

# СОДЕРЖАНИЕ

---

---

Том 83, номер 6, 2022

---

---

(Воспроизводится в журнале “Current Contents”)

От чего зависит продолжительность жизни вида?

*Е. А. Новиков, Е. Е. Демченко, И. В. Задубровская, П. А. Задубровский,  
Л. Л. Мацкало, Г. Г. Назарова, Е. В. Новикова,  
М. А. Потапов, О. Ф. Потапова, Л. П. Проскурняк*

403

Генетическое разнообразие восточных подвидов благородного оленя (*Cervus elaphus*) России по данным полиморфизма мтДНК и микросателлитных локусов

*О. С. Голосова, М. В. Холодова, И. А. Володин, И. В. Середкин,  
И. М. Охлопков, А. В. Аргунов, Т. П. Сипко*

419

Бюджет углерода в экосистемах среднетаежных коренных ельников

*К. С. Бобкова, М. А. Кузнецов*

434

К природе развития естественных эндогенных гипоксических состояний у водных организмов

*А. А. Солдатов*

450

Деградация коралловых рифов под воздействием комплекса природных и антропогенных факторов на примере залива Нячанг (Вьетнам)

*К. С. Ткаченко*

462

---

---

# Contents

---

---

Vol. 83, No. 6, 2022

---

---

(Indexed in “Current Contents”)

What determines the life span of a species? <i>E. A. Novikov, E. E. Demchenko, I. V. Zadubrovskaya, P. A. Zadubrovskiy, L. L. Matskalo, G. G. Nazarova, E. V. Novikova, M. A. Potapov, O. F. Potapova, L. P. Proskurnyak</i>	403
Genetic diversity of the eastern subspecies of red deer ( <i>Cervus elaphus</i> ) in Russia revealed by mtDNA and microsatellite polymorphism <i>O. S. Golosova, M. V. Kholodova, I. A. Volodin, I. V. Seryodkin, I. M. Okhlopkov, A. V. Argunov, T. P. Sipko</i>	419
Carbon budget in the ecosystems of virgin spruce forests in the middle taiga <i>K. S. Bobkova, M. A. Kuznetsov</i>	434
To the nature of the development of endogenous hypoxic states in aquatic organisms <i>A. A. Soldatov</i>	450
Coral reefs degradation under complex impact of natural and anthropogenic factors with Nha Trang Bay (Vietnam) as an example <i>K. S. Tkachenko</i>	462

---

---

УДК 591.1/599.323.5

**ОТ ЧЕГО ЗАВИСИТ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ ВИДА?**

© 2022 г. Е. А. Новиков<sup>1, 2, \*</sup>, Е. Е. Демченко<sup>1, 2</sup>, И. В. Задубровская<sup>1, 3</sup>, П. А. Задубровский<sup>1</sup>,  
Л. Л. Мацкало<sup>1, 2</sup>, Г. Г. Назарова<sup>1</sup>, Е. В. Новикова<sup>1</sup>, М. А. Потапов<sup>1</sup>,  
О. Ф. Потапова<sup>1</sup>, Л. П. Проскурняк<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт систематики и экологии животных СО РАН  
ул. Фрунзе, 11, Новосибирск, 630091 Россия

<sup>2</sup>Новосибирский государственный аграрный университет  
ул. Добролюбова, 160, Новосибирск, 630036 Россия

<sup>3</sup>Новосибирский государственный педагогический университет  
ул. Вилюйская, 28, Новосибирск, 630126 Россия

\*E-mail: eug\_nov@ngs.ru

Поступила в редакцию 31.08.2022 г.

После доработки 22.09.2022 г.

Принята к публикации 08.11.2022 г.

Расходясь в исходных предпосылках, как механистические, так и эволюционные теории старения предполагают наличие положительной корреляции видовых показателей продолжительности жизни с размерами тела и отрицательной – с плодовитостью и интенсивностью обмена веществ. Такая зависимость отчетливо прослеживается в пределах крупных таксонов, однако при анализе меньшего масштаба (на уровне отрядов и семейств) значительный вклад в изменчивость соответствующих показателей может вносить экологическая специализация видов. В предлагаемой работе у восьми видов хомяковых (Cricetidae) проанализированы коррелятивные взаимоотношения между медианной и максимальной продолжительностью жизни, с одной стороны, и средневидовыми значениями массы тела, плодовитости, мышечной силы, величинами стандартного и максимального энергообмена, двигательной активности и эмоциональности в тесте открытого поля, с другой. Корреляция с продолжительностью жизни отчетливо прослеживается для всех показателей, кроме массы тела. Для двигательной активности корреляция с продолжительностью жизни была положительной, для остальных показателей – отрицательной. В работе обсуждаются возможные причины различий в силе коррелятивных связей анализируемых показателей с максимальной и медианной продолжительностью жизни с точки зрения механистических и эволюционных представлений о причинах и механизмах старения.

DOI: 10.31857/S0044459622060069

Вопрос о причинах и механизмах старения выходит далеко за рамки практической геронтологии. Изучение изменчивости продолжительности жизни животных и обуславливающих ее причин является одной из центральных проблем современной эволюционной биологии. Для объяснения причин старения как феномена, явно инадаптивного с точки зрения отдельного организма, предложено большое количество различных теорий, которые в целом можно разбить на две основные группы: механистические и эволюционные (Goldsmith, 2011). Первые исходят из очевидного положения о том, что отбор теряет свою эффективность по мере возрастного снижения остаточной плодовитости и не может влиять на процесс старения. В качестве возможной причины возрастного ухудшения состояния организма, в конечном итоге приводящего к необратимым последствиям, рассматривается стохастическое на-

копление случайных отказов в работе различных систем, связанное с ошибками транскрипции, повреждающим действием свободных радикалов кислорода, потерей эластичности клеточных мембран и другими необратимыми биохимическими процессами (Harman, 1956; Гаврилов, Гаврилова, 1991; Speakman et al., 2002). Предполагается, что скорость течения подобных процессов и, следовательно, скорость старения организма напрямую связаны с интенсивностью энергетического метаболизма (Pearl, 1928; Kleiber, 1932). Современная эволюционная теория старения, опирающаяся на концепцию  $r$  и  $K$  отбора (Pianka, 1974), предполагает, что на видовом уровне как общая продолжительность жизни, так и продолжительность отдельных этапов онтогенеза определяются вероятностью преждевременной гибели особей от случайных причин. В условиях неизбежной в природе конкуренции за ресурсы между

репродуктивной и соматической функциями вклад в потомство оказывается выгоднее с точки зрения приспособленности, чем вклад в поддержание жизнедеятельности и репаративные процессы. Поэтому после достижения полового созревания ресурсы организма перераспределяются преимущественно в пользу репродуктивной функции, что делает неизбежным процесс старения и гибель организма. Высокий риск гибели животных от случайных причин способствует эволюционной тенденции к ускорению полового созревания и более интенсивной репродукции при меньшем родительском вкладе в каждого потомка. Поэтому крупные и хорошо защищенные за счет экологических или морфологических адаптаций виды живут дольше мелких животных, легкодоступных для хищников (Kirkwood, 1977; Kirkwood, Rose, 1991). Анализ большого массива данных показал наличие тесной взаимосвязи продолжительности жизни животных с массой их тела и возрастом наступления половозрелости, при отсутствии корреляции с остаточными (приведенными к массе тела) величинами основного обмена. Случаи выпадения видов из ожидаемых аллометрических закономерностей оказываются хорошей иллюстрацией эволюционной теории старения. Так, среди млекопитающих продолжительность жизни выше ожидаемой, исходя из регрессионной зависимости от массы тела, имеют рукокрылые и приматы (Magalhaes et al., 2007), среди грызунов – древесные белычьи, дикобразовые и голый землекоп, т.е. хорошо защищенные виды с низким риском преждевременной гибели от внешних причин (Gorbunova et al., 2008). В то же время закономерности, отчетливо прослеживающиеся при анализе крупных таксонов, не всегда реализуются на уровне семейств, особенно таких специализированных, как, например, землекоповые (Bathyergidae). Мелкие социальные виды этого семейства живут значительно дольше одиночных крупных (Dammann, Burda, 2007).

Реципрокные отношения между соматической и генеративной функциями, лежащие в основе современных эволюционных теорий, предполагают наличие обратной зависимости между продолжительностью жизни и затратами на размножение (Kirkwood, 1977; Kirkwood, Rose, 1991). Такая зависимость хорошо прослеживается, в частности, у летучих мышей (Wilkinson, South, 2002). К сожалению, сравнительных работ по анализу затрат на размножение и продолжительности жизни на видовом уровне очень мало. При анализе компромиссных взаимоотношений между соматическими и репродуктивной функциями у животных из природных популяций неизбежно встает вопрос: связан ли их реципрокный характер с непосредственной конкуренцией за лимитированные ресурсы, или он является следствием эволюционных ограничений, наложенных дей-

ствием естественного отбора, оптимизирующего распределение этих ресурсов между функциями? Очевидно, что в первом случае показатели, отражающие состояние репродуктивной и соматических функций, будут подвержены значительной внутривидовой изменчивости, отражающей неравномерность влияния факторов среды, и скоррелированы (в зависимости от паттерна возрастной динамики смертности) со средней или медианной (в случае, если распределение продолжительности жизни отличается от нормального) продолжительностью жизни особей изучаемого вида. Во втором случае следует ожидать тесной взаимосвязи между состоянием отдельных функций и максимальной продолжительностью жизни, как устойчивой видовой характеристикой, сформировавшейся в процессе естественного отбора. Однако в естественной среде обитания выявление подобных закономерностей затруднено неконтролируемым вкладом смертности от случайных причин (погодные катаклизмы, болезни и хищники), поэтому для их изучения целесообразно использовать животных, содержащихся в стандартных лабораторных условиях.

К сожалению, в мировой литературе практически нет сравнительных работ, в которых показатели функциональной активности жизненно важных систем организма у разных видов анализировались бы с позиции изменчивости их продолжительности жизни. Подобную работу предпочтительнее было бы проводить на представителях одной филогенетической линии, во избежание влияния различной эволюционной истории видов. С другой стороны, для выявления межвидовой изменчивости по продолжительности жизни и функциональной активности различных систем организма целесообразно использовать экологически контрастную таксономическую группу, в которой изучаемые показатели достаточно сильно различались бы у разных видов. Очень удобной в этом отношении группой могли бы стать грызуны семейства хомяковых (Cricetidae), демонстрирующие обширнейший спектр жизненных форм (Башенина, 1977; Покровский, Большаков, 1979). Однако практически единственной работой по сравнительному анализу продолжительности жизни и влияющих на нее факторов у видов этого семейства, представляющих различные адаптационные типы и филогенетические линии, при стандартизованных условиях содержания является исследование Моррисона с соавт. (Morrison et al., 1977).

Наличие в нашей лаборатории живой коллекции мышевидных грызунов, обитающих на юге Сибири, позволило выполнить сравнительный анализ продолжительности жизни и характеристик, отражающих функциональное состояние различных систем организма, направленный на понимание причин, определяющих продолжи-

тельность жизни на видовом уровне. Для достижения этой цели мы рассматривали корреляционные отношения между продолжительностью жизни и видоспецифичными значениями показателей, отражающих различные стороны жизнедеятельности организма, пытаясь выявить приросту наблюдаемых корреляций.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили представители восьми видов мышевидных грызунов семейства хомяковых (Cricetidae): джунгарский хомячок (*Phodopus sungorus*), обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus*), степная пеструшка (*Lagurus lagurus*), водяная (*Arvicola amphibius*), узкочерепная (*Lasiopodomys gregalis*), красная (*Myodes rutilus*), тувинская (*Alticola tuvinicus*) и плоскочерепная (*A. strelzovi*) полевки. Водяная полевка, наиболее крупный из рассмотренных видов, обитает по берегам водоемов, питаясь околородной растительностью; джунгарский хомячок, степная пеструшка, обыкновенная слепушонка и узкочерепная полевка населяют аридные (лесостепные и степные) местообитания. Джунгарский хомячок — преимущественно семенной вид с большой долей животной пищи в рационе; узкочерепная полевка и степная пеструшка питаются преимущественно зеленой массой, а обыкновенная слепушонка — подземными частями растений. Красная полевка предпочитает лесные и таежные местообитания, питаясь в основном семенами растений. В работе использовали как особей, в молодом возрасте отловленных в природе и в течение всей оставшейся жизни содержащихся в лаборатории, так и их потомков одного—двух поколений.

На протяжении последних десяти лет животных перечисленных видов периодически отлавливали живоловушками. Молодых неполовозрелых зверьков доставляли в лабораторию, где содержали в клетках 40 × 30 × 20 см (слепушонок — в круглых вольерах диаметром 50 см) при температуре 18—22°C. Фотопериодический режим меняли в соответствии с естественной сменой освещенности: 8L : 16D зимой, 12L : 12D весной и осенью, 16L : 8D летом. Условия кормления зависели от особенностей биологии видов: семеноядным видам давали фабричные корма для грызунов (“Вака”, “Жорка”), зерновую смесь (овес, семя подсолнечника) с добавлением кедровых орехов и ягод — красным полевым, с добавлением животных кормов (мясо, вареное яйцо, мучные черви) — джунгарским хомячкам, зеленоядным — свежее разнотравье, семя, морковь. Обыкновенным слепушонкам предлагали преимущественно свежую морковь с добавлением других корнеплодов и зерновую смесь. Всем животным в рацион добавляли яблоки и фабричные гранулированные конвенциональные

корма (Чара К°). Молодых зверьков всех видов (за исключением обыкновенной слепушонки) содержали поодиночке либо sibсовыми группами, при достижении половой зрелости формировали пары, сохранявшиеся до момента гибели одного из партнеров. Особей обыкновенной слепушонки, ведущей в природе колониальный образ жизни, содержали группами по 4 особи (2 самца и 2 самки), отсаживая потомство по мере его взросления. Осмотр клеток проводили ежедневно, фиксировали факты рождения потомства и гибели животных. Число родившихся детенышей подсчитывали при рождении и после прекращения лактации. Погибших животных осматривали и вскрывали для выявления травм или патологий, являющихся возможной причиной гибели.

В качестве показателя максимальной продолжительности жизни вида использовали максимальное из значений, зарегистрированных нами за все время наблюдения за данным видом. Полученные величины значимо не отличались от имеющих (но не для всех видов) в литературе (Magalhaes, Costa, 2009) либо превосходили их. Поскольку не для всех рассмотренных видов распределение продолжительности жизни подчинялось нормальному закону вследствие выраженной правосторонней асимметрии (тест Колмогорова—Смирнова;  $P < 0.05$ ), в качестве характеристики, отражающей выживаемость в лаборатории, использовали медианную продолжительность жизни. Репродуктивную активность оценивали по среднему размеру выводка, зарегистрированному для данного вида в наших наблюдениях. Этот показатель, с одной стороны, адекватно отражает текущие затраты на размножение и, с другой стороны, в отличие, например, от общего количества принесенных в течение жизни детенышей, мало подвержен случайным ошибкам наблюдения. В качестве показателей, отражающих состояние соматических функций, рассматривали массу тела, мышечную силу передних конечностей, величины основного обмена, максимального (холодового) обмена и поведенческий репертуар, демонстрируемый в тесте открытого поля. Ежедневная регистрация фактов рождения детенышей позволяла оценивать возраст родившихся в виварии зверьков с точностью до одного дня. В расчетах кривых выживания использовали только особей, продолжительность жизни которых составляла более месяца, поскольку в этом возрасте грызуны большинства изучаемых видов выходят из гнезд и начинают вести активный образ жизни. Календарный возраст отловленных в природе животных на момент отлова, во избежание завышения оценки максимальной продолжительности жизни, принимали равным одному месяцу.

Анализ мышечной силы проводили с использованием установки оригинальной конструкции, представляющей собой динамометр (пружинные

**Таблица 1.** Факторная нагрузка поведенческих актов, демонстрируемых грызунами изучаемых видов в тесте открытого поля

	Фактор 1. Двигательная активность	Фактор 2. Эмоциональность
Латентное время активности	−0.46	−0.16
Вертикальная активность	0.72*	−0.12
Горизонтальная активность на периферии	0.80*	−0.11
Горизонтальная активность в центре	0.95*	−0.13
Грумминг	0.14	0.17
Дефекация, акты	0.00	0.96*
Дефекация, число фекальных болюсов	−0.04	0.95*
Уринация	−0.07	0.23
Роющая активность	0.08	0.00
Прыжок	0.21	−0.06
Отряхивание	0.04	−0.04
Потягивание	−0.05	0.11
Вокализация	−0.06	−0.09
Объясненная дисперсия, %	19.4	11.2

**Примечание.** Поведенческие акты, вносящие наибольший вклад в значения компонент, помечены знаком \*.

весы Resola C° с пределом шкалы 1 кг), закрепленный на неподвижном основании и соединенный с пластиковым цилиндром диаметром 5 см, в который помещали тестируемое животное. Для того, чтобы зверек мог зафиксироваться в цилиндре передними лапами, внутрь помещали стальную спираль. После фиксации зверька в цилиндре его брали за заднюю часть туловища и пытались извлечь из цилиндра, который смещался при этом по продольной оси установки, приводя в движение шкалу динамометра. Максимальное смещение шкалы, зарегистрированное перед тем, как животное разжимало лапы, считали показателем его мышечной силы (Novikov et al., 2015). Из-за различий в размерах тестируемых животных мышечную силу при анализе рассматривали в виде удельных значений, относя ее к массе тела.

Для измерения величин стандартного (обмен покоя в термонеutralной зоне, показатель, близкий по величине к основному обмену) и максимального обмена использовали метод непрямой калориметрии в установке закрытого типа (Калабухов, 1951) в модификации, разработанной в нашей лаборатории и неоднократно описанной ранее (Новиков и др., 2015б, 2021; Поликарпов и др., 2016; Задубровский и др., 2021). Выпадающие размеры и возможности тестового оборудования не позволили корректно оценить интенсивность метаболизма у водяной полевки.

Межвидовую изменчивость поведенческого репертуара оценивали по результатам стандартного теста “открытое поле” (Hall, 1934, 1936). Поведение обыкновенной слепушонки оказалось

крайне однообразным: животные постоянно двигались вдоль стенки тестовой арены и почти не демонстрировали иных поведенческих актов. Из-за сомнений в валидности теста открытого поля для этого вида, обитающего в одномерном пространстве подземных ходов, он был исключен из анализа. Данные по остальным видам объединяли в единую выборку, которую обрабатывали с использованием компонентного анализа (Задубровский и др., 2017, 2021). Наиболее значимый вклад в первую главную компоненту, объясняющую 19.4% изменчивости, вносили показатели вертикальной и горизонтальной активности (число пройденных секторов в центре и на периферии арены, частота вертикальных стоек). Вторая компонента, объясняющая 11.2% дисперсии, была сформирована главным образом частотой дефекаций и числом болюсов, оставленных во время теста (табл. 1), что, в соответствии с классической трактовкой результатов теста открытого поля, предложенной его автором Холлом (Hall, 1934, 1936), рассматривали как проявление эмоциональности животных. Значения первой и второй компонент, усредненные для каждого вида (центроиды выборок), использовали как видовые характеристики двигательной активности и эмоциональности в сравнительном анализе.

Для оценки статистической значимости вклада видовой принадлежности в изменчивость анализируемых признаков использовали однофакторный дисперсионный анализ, для выявления зависимостей между изучаемыми показателями — коэффициенты ранговой корреляции Спирмена.

Расчеты проводили с использованием пакета Statistica версии 12, производитель Statsoft Inc.

Латинские названия видов даны в соответствии с последней сводкой по арвиколинам Палеарктики (Kryštufek, Shenbrot, 2022).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В ряду рассматриваемых видов максимальная продолжительность жизни при содержании в неволе зафиксирована у обыкновенной слепушонки и плоскочерепной полевки (табл. 2). Медианная продолжительность жизни была самой высокой у джунгарских хомячков. Оба показателя статистически значимо коррелировали между собой ( $R_s = 0.78$ ;  $P < 0.05$ ). Динамика смертности также статистически значимо (тест Гехана–Уилкоксона,  $P < 0.001$ ) различалась у разных видов (рис. 1). Красная, узкочерепная и плоскочерепная полевки имели более высокую, чем остальные виды, смертность на ранних этапах жизненного цикла. Обыкновенная слепушонка и плоскочерепная полевка демонстрировали относительно низкую смертность на поздних этапах онтогенеза. Видовая принадлежность оказывала статистически значимое влияние на показатели, отражающие состояние репродуктивной (размер выводка) и соматических (масса тела, мышечная сила, двигательная активность) функций (табл. 2). Размер выводка и эмоциональность в тесте открытого поля отрицательно коррелировали как с максимальной, так и с медианной продолжительностью жизни, показатели энергообмена — только с максимальной, мышечная сила — только с медианной. Двигательная активность положительно коррелировала с медианной продолжительностью жизни. Для массы тела статистически значимых корреляций с продолжительностью жизни не выявлено (рис. 2–5, табл. 3).

## ОБСУЖДЕНИЕ

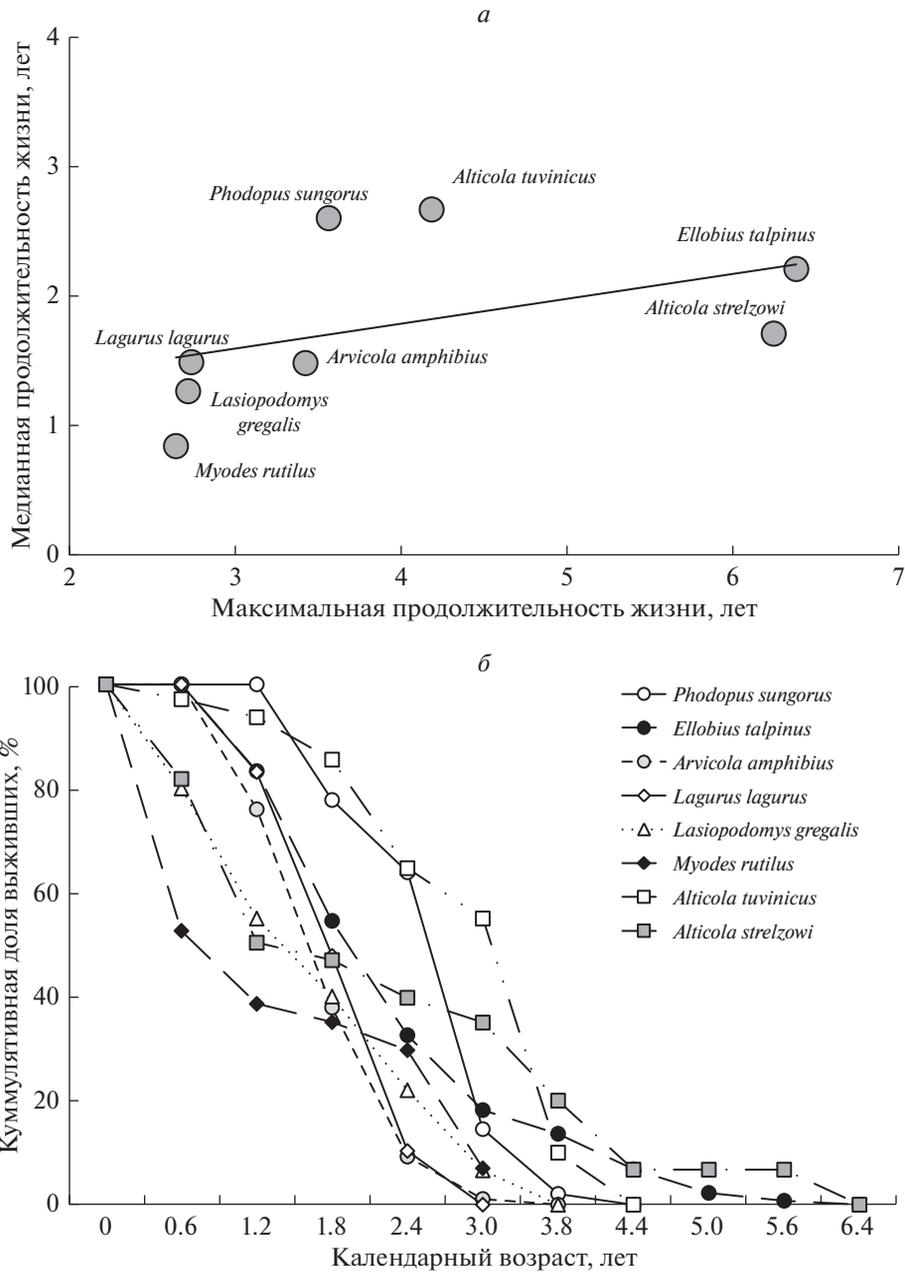
Все рассмотренные в работе виды, за исключением джунгарского хомячка (представителя подсемейства Cricetinae), принадлежат к одному подсемейству — полевоочьих (Arvicolinae), имеют частично симпатричные ареалы, однако различаются по массе тела, предпочитаемым биотопам, пищевой специализации и пространственно-этологической структуре популяций, демонстрируя широкий спектр жизненных форм. В анализируемой выборке представлены зеленоядные и семяядные, околородные и аридные, подстилочные, норные, подземные и петрофильные, одиночные и социальные виды (Башенина, 1977; Павлинов, Лисовский, 2012; Kryštufek, Shenbrot, 2022). В одной работе невозможно рассмотреть весь спектр жизненных форм и филогенетических линий такого обширного семейства, как хомяковые, однако

при выборе видов для анализа мы исходили именно из принципа их максимального экологического разнообразия. Широкий градиент значений экологических факторов, оказывающих воздействие на рассматриваемые виды, отражается как на внешнем облике, так и на этолого-физиологических характеристиках животных. Все рассматриваемые нами показатели (за исключением эмоциональности в тесте открытого поля) с высоким уровнем статистической значимости различались у рассматриваемых видов. Детальный анализ изменчивости этих показателей не входил в задачи данной работы, но, поскольку в работе использовали виды различной экологической специализации, можно предполагать, что существенный вклад в нее вносит специфика среды обитания.

Виды, включенные в анализируемую выборку, существенно различались по основным параметрам жизненных циклов. Эти различия касаются прежде всего темпов полового созревания: у мелких видов с коротким жизненным циклом (лесных и серых полевок, пеструшек и мохноногих хомячков) половое созревание может наступать в возрасте 1.5–2 мес., тогда как у скальных полевок — только на второй год жизни (Башенина, 1977; Покровский, Большаков, 1979). У водяных полевок и слепушонок также размножаются в основном перезимовавшие особи (Евдокимов, 2001; Пантелеев, 2001). Корреляция скорости полового созревания с продолжительностью жизни отчетливо проявляется как на внутри- (Шварц и др., 1964), так и на межвидовом уровнях. Помимо скорости полового созревания, одним из основных предикторов продолжительности жизни на видовом уровне является масса тела (Magalhaes et al., 2007). С точки зрения механистических представлений о старении большая продолжительность жизни крупных животных может быть обусловлена обратной зависимостью между массой тела и удельной (на единицу массы тела) величиной энергообмена (Pearl, 1928; Kleiber, 1932), с точки зрения эволюционной теории — низким риском невозрастной гибели, которая у грызунов в значительной мере обусловлена вероятностью хищничества (Gorbunova et al., 2008). Однако у восьми рассмотренных нами представителей семейства хомяковых масса тела не коррелировала ни с максимальной, ни с медианной продолжительностью жизни. Отсутствие статистически значимых корреляций (хотя и при наличии положительного тренда) может быть связано как с малым объемом выборки, так и со спецификой формирования идиоадаптаций, в которых масса тела имеет существенное терморегуляторное значение. Хорошо известно, что у грызунов эволюционная тенденция к увеличению размеров характерна для одиночных (по сравнению с колониальными формами), подземных (McNab, 1979; Dammann, Burda, 2007) и околородных (Пантеле-

**Таблица 2.** Продолжительность жизни, плодовитость (средний размер выводка) и показатели жизнедеятельности у восьми видов грызунов семейства хомяковых при лабораторном содержании. В качестве относительных характеристик двигательной активности и эмоциональности приведены значения 1 и 2 главных компонент, полученных в результате факторного анализа данных тестирования в открытом поле

	Продолжительность жизни, лет		Масса тела, г	Размер выводка, особей	Энергообмен, мл/г·ч		Мышечная сила, г/г массы	Двигательная активность	Эмоциональность
	максимальная	медианная			стандартный	максимальный			
Джунгарский хомячок	3.6	2.6	31.3 ± 1.3	4.4 ± 0.1	3.9 ± 0.3	17.4 ± 0.5	5.2 ± 0.4	0.35 ± 0.08	-0.22 ± 0.10
Обыкновенная слепушонка	6.4	2.2	45.8 ± 1.5	2.9 ± 0.1	2.7 ± 0.2	7.7 ± 0.4	5.9 ± 0.4		
Водяная полевка	3.4	1.5	164.7 ± 9.1	4.5 ± 0.4			10.6 ± 0.2	-0.93 ± 0.15	0.33 ± 0.27
Степная пеструшка	2.7	1.5	17.9 ± 0.3	3.6 ± 0.2	4.5 ± 0.2	14.3 ± 0.6	8.1 ± 0.2	0.70 ± 0.08	-0.02 ± 0.12
Узкощерпная полевка	2.7	1.3	20.0 ± 0.9	6.2 ± 0.4	4.0 ± 0.1	15.6 ± 0.6	10.0 ± 0.5	-0.35 ± 0.08	0.05 ± 0.9
Красная полевка	2.7	0.8	21.9 ± 0.7	6.4 ± 0.5	4.0 ± 0.1	15.9 ± 0.3	9.1 ± 0.3	-0.55 ± 0.08	0.13 ± 0.09
Тувинская полевка	4.2	2.7	43.2 ± 2.1	2.6 ± 0.2	2.9 ± 0.2	11.1 ± 0.5	7.1 ± 0.6	1.48 ± 0.11	-0.57 ± 0.05
Плоскощерпная полевка	6.3	1.7	42.9 ± 2.4	3.3 ± 0.3	2.4 ± 0.2	11.0 ± 0.4	8.5 ± 0.6	0.75 ± 0.25	-0.60 ± 0.06
Значения критерия Фишера				33.2	16.0	16.6	18.2	38.3	2.3
Уровень значимости, <i>P</i>				0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.05



**Рис. 1.** Выживаемость восьми видов мышевидных грызунов в условиях лаборатории: *а* – зависимость между максимальной и медианной продолжительностью жизни, *б* – возрастная динамика смертности.

ев, 2001) видов. В обоих случаях увеличение размеров не приводит, очевидно, к снижению риска хищничества. Исключение из анализируемой выборки водяной полевки делает статистически значимой ( $R = 0.82$ ;  $P < 0.05$ ) корреляцию массы тела с максимальной (но не с медианной!) продолжительностью жизни.

Положение о конкуренции за ресурсы между соматической и генеративной функциями является одним из краеугольных в современной эволюционной биологии (Kirkwood, 1977; Stearns,

1992). В частности, для млекопитающих отчетливо прослеживается эволюционная тенденция к более ранним срокам размножения и увеличению плодовитости у видов с высоким уровнем смертности (Promislow, Harvey, 1990). У восьми исследованных видов хомяковых мы выявили отрицательную зависимость между обоими рассматриваемыми показателями продолжительности жизни и текущими затратами на размножение, как это было показано ранее для летучих мышей (Wilkinson, South, 2002). Используемый нами эксперимен-

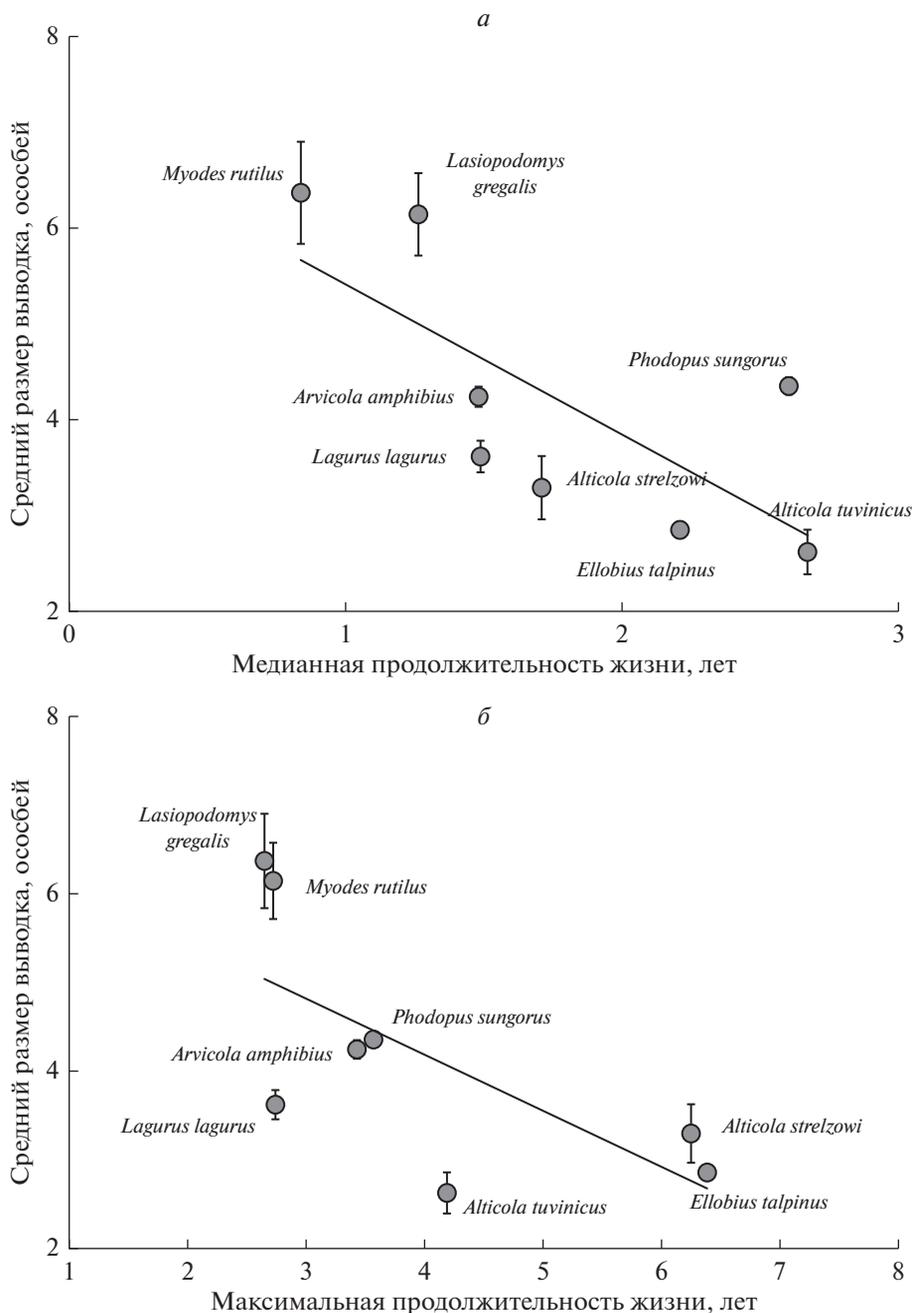


Рис. 2. Зависимость между средним размером выводка, медианной (а) и максимальной (б) продолжительностью жизни.

тальный протокол не позволил надежно установить сроки полового созревания, однако надо отметить, что долгоживущие виды — обыкновенная слепушонка и скальная полевка — в природе приступают к размножению, как правило, только на второй год жизни (Покровский, Большаков, 1979; Евдокимов, 2001).

Анализу зависимостей между продолжительностью жизни и интенсивностью основного обмена посвящено достаточно большое количество работ. Наличие подобной зависимости является

отправным положением механистических теорий старения (Speakman et al., 2002). С точки зрения эволюционной теории ее возможное объяснение может быть связано с наличием аллометрической зависимости между размерами тела и удельной (на единицу массы тела) интенсивностью энергообмена (Darveau et al., 2002). Более крупные животные имеют меньший по сравнению с мелкими удельный обмен и одновременно лучше защищены от хищников. В нашем случае дополнительный вклад в наблюдаемую закономерность вно-

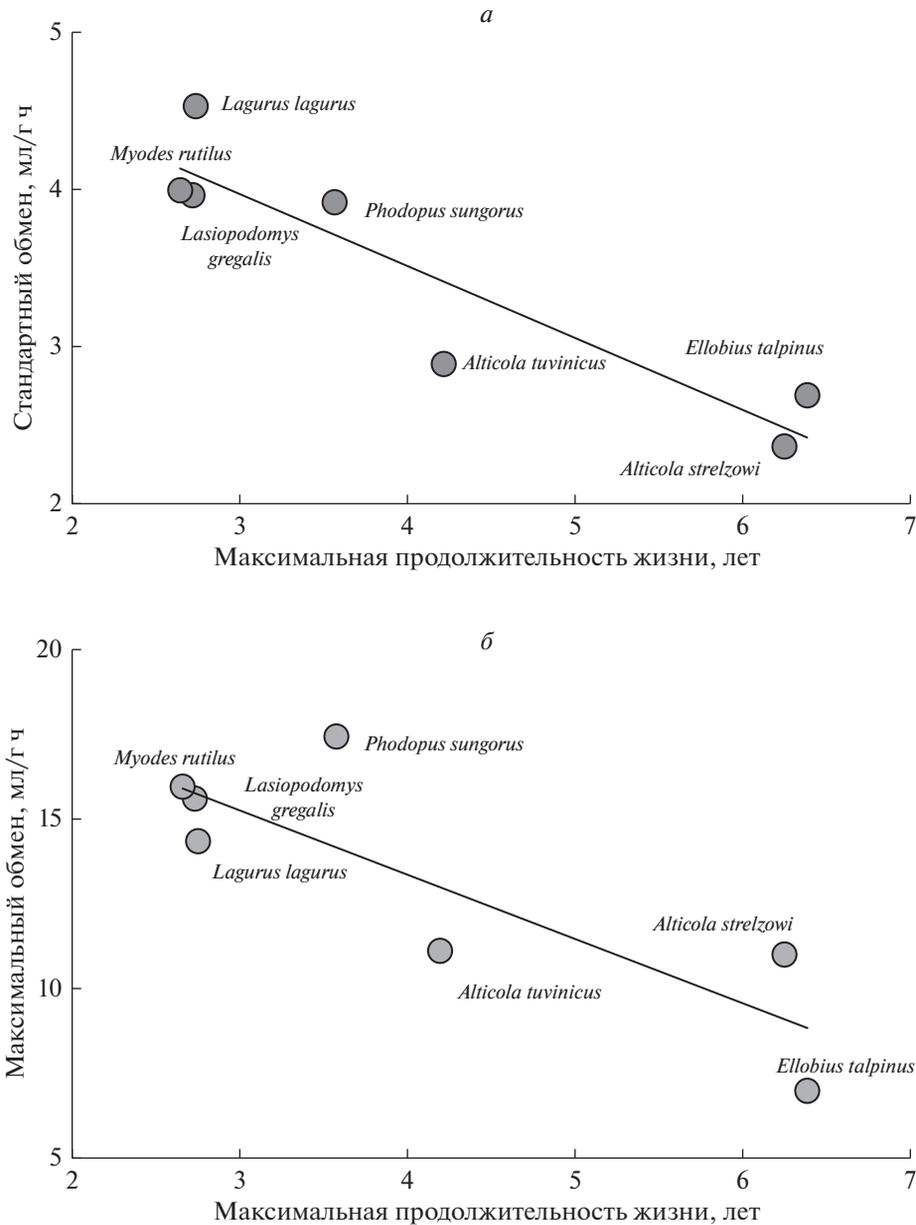
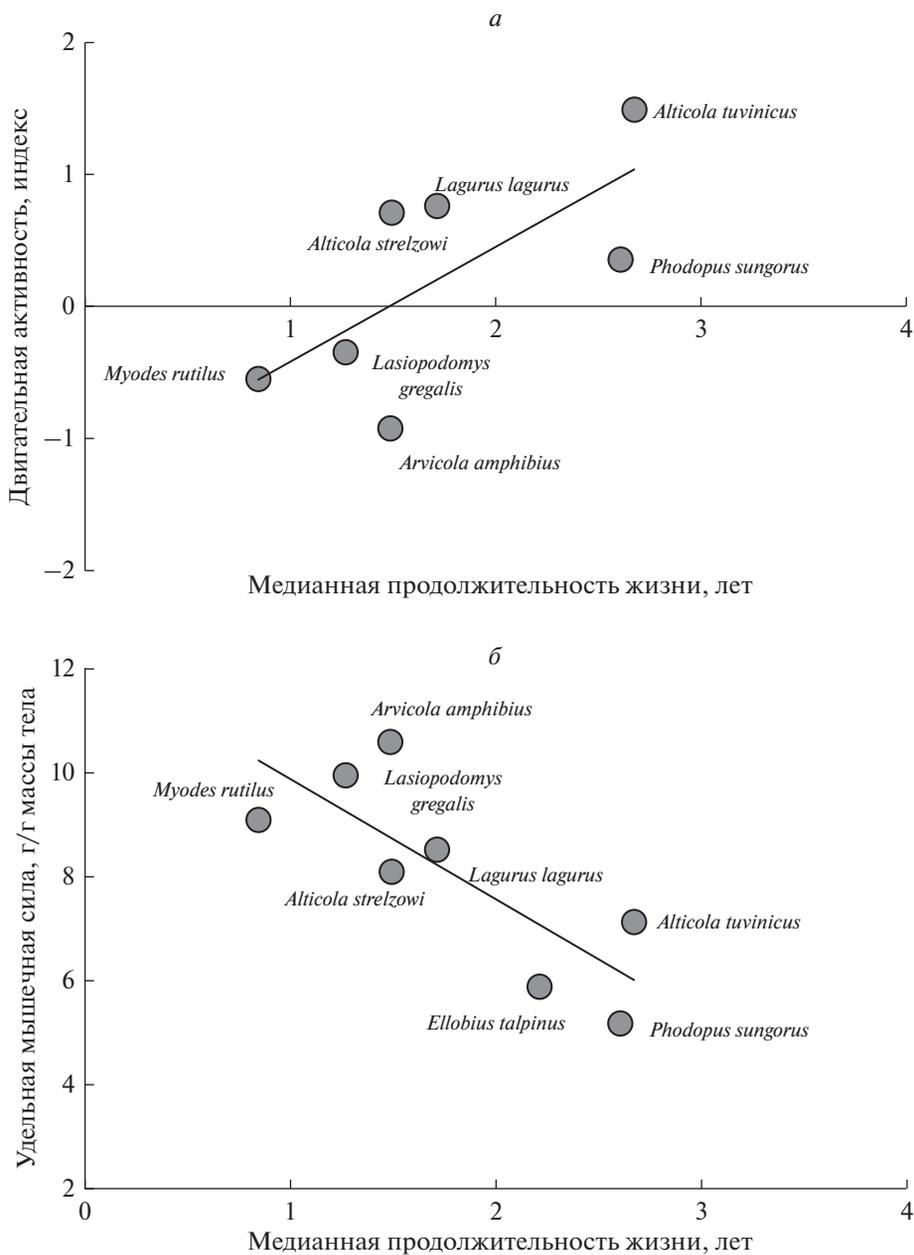


Рис. 3. Зависимость между стандартным (а), максимальным (б) обменом и максимальной продолжительностью жизни.

сит наличие в исследуемой выборке подземного и горных видов, подверженных хронической гипоксии и имеющих минимальную в рассматриваемом ряду величину основного обмена (McNab, 1979; Ar, 1987). Гипоксия, как острая, так и хроническая, является, очевидно, одним из значимых факторов увеличения продолжительности жизни (Агаджанян и др., 1995). Водяная полевка, как ныряющий вид, периодически подверженный острой гипоксии (Ночачка et al., 1999; Пантелеев, 2001), представляет собой очень интересный объект для сравнительного анализа, однако мы были вынуждены исключить ее из рассмотрения из-за несопоставимых с остальными ви-

дами размеров. Помимо газового состава атмосферы, значительное влияние на интенсивность метаболизма оказывают и экологические факторы — географическая широта, климатические условия, калорийность и доступность кормов (Lovegrove, 2000, 2003). Поскольку в природе реальное потребление энергии животными (особенно эндотермными), как правило, значительно превышает уровень основного обмена, в качестве более адекватной характеристики для анализа аллометрических зависимостей с продолжительностью жизни предлагается рассматривать среднесуточные энергозатраты (Speakman et al., 2002). Однако в силу технических сложностей данный



**Рис. 4.** Зависимость между двигательной активностью в тесте открытого поля (а), удельной мышечной силой (б) и медианной продолжительностью жизни.

подход все еще недостаточно широко используется в сравнительных исследованиях. Поэтому в качестве характеристики видоспецифичного уровня энергозатрат, с которыми животные сталкиваются в природе, мы использовали величину максимального обмена. Этот показатель, измеряемый в условиях острого охлаждения или физических нагрузок, мы применяли для оценки адаптивных возможностей организма, позволяющих адекватно реагировать на воздействия внешней среды (Hayes, 1989; Moshkin et al., 2002; Rezende et al., 2004; Поликарпов и др., 2016), однако дан-

ных о его корреляции с видовыми или индивидуальными показателями продолжительности жизни в литературе нет. Наличие отрицательной связи, выявленное в нашей работе, может иметь ту же природу, что и для основного обмена, и интерпретироваться как с механистических, так и с эволюционных позиций. Резкая активация энергообмена вплоть до максимальных значений в стрессовых ситуациях, неизбежных в природе (некомфортные температуры, нападение хищника), с соответствующей пиковой нагрузкой на кровеносную, нервную и эндокринную системы, мо-

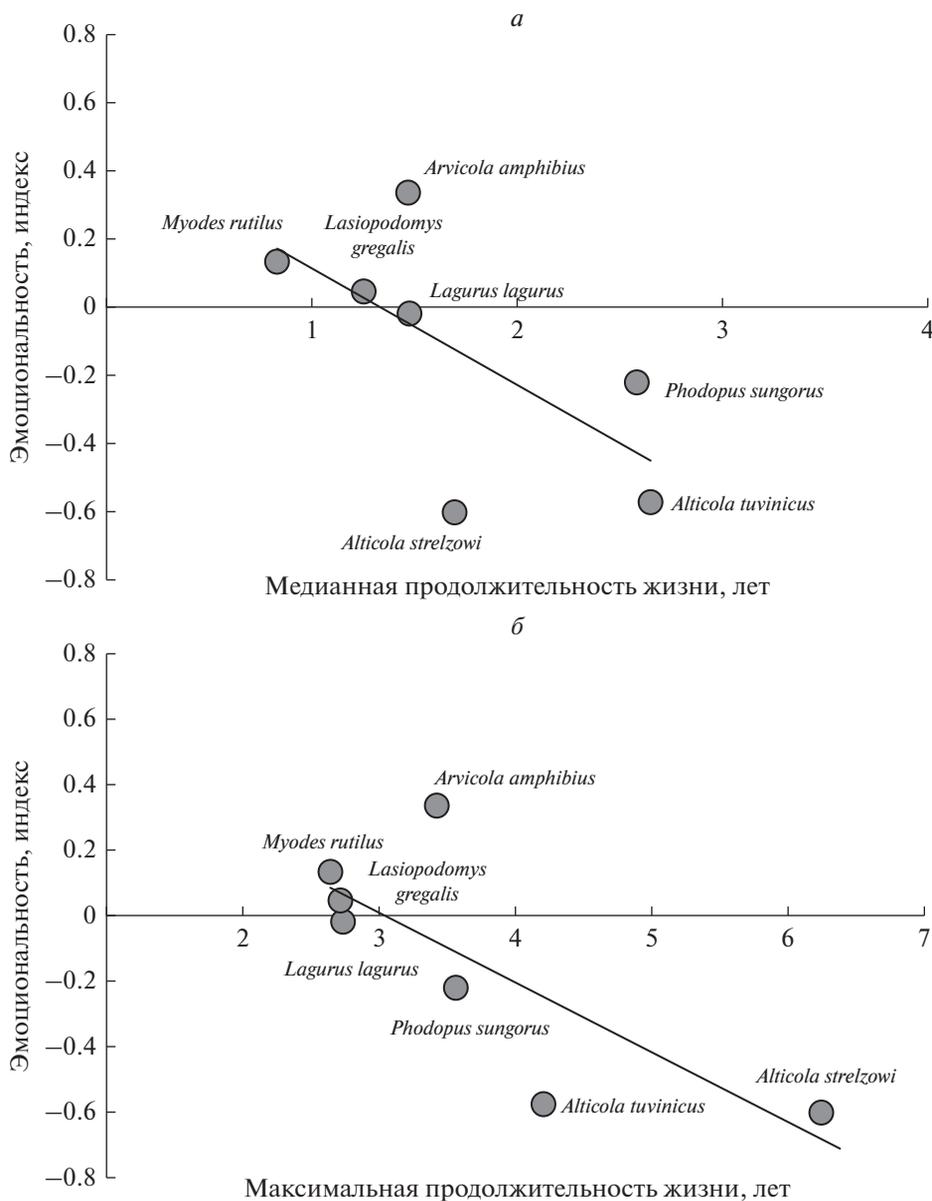


Рис. 5. Зависимость между эмоциональностью, медианной (а) и максимальной (б) продолжительностью жизни.

жет приводить к быстрому изнашиванию организма. Частота же таких нагрузок обратно пропорциональна стабильности условий среды и ее защитным свойствам.

С метаболическими ограничениями может быть частично связана изменчивость и таких показателей, как мышечная сила и двигательная активность в тесте открытого поля. Однако, помимо размеров тела, важную роль здесь может играть специфика условий обитания и образа жизни вида. Тот и другой показатели коррелируют (разнонаправленно) с медианной, но не с максимальной продолжительностью жизни. Мышечная сила, как и другие связанные с энергообменом показате-

ли — масса тела, двигательная активность, может определяться возможностями ресурсного обеспечения организма, однако очевидно, что при используемом нами экспериментальном подходе она зависит и от устройства локомоторного аппарата и характера биомеханических нагрузок на него (Гамбарян, 1972). Максимальные среди рассмотренных видов значения этого показателя продемонстрировала водяная полевка. Нагрузка на передние конечности у данного вида может быть связана как с плаванием в летний период, так и с интенсивной роющей деятельностью в зимний. Значительно меньшую относительно массы тела силу передних конечностей демонстрировали виды открытых пространств и под-

**Таблица 3.** Значения коэффициентов ранговой корреляции между продолжительностью жизни и показателями жизнедеятельности у восьми видов грызунов семейства хомяковых

	Масса тела, г	Размер выводка, особей	Энергообмен, мл/г ч		Мышечная сила, г	Двигательная активность	Эмоциональность
			стандартный	максимальный			
Максимальная продолжительность жизни	0.64	<b>-0.83*</b>	<b>-0.86*</b>	<b>-0.79*</b>	-0.57	0.68	<b>-0.79*</b>
Медианная продолжительность жизни	0.38	-0.76*	-0.57	-0.29	<b>-0.81*</b>	<b>0.79*</b>	<b>-0.79*</b>

\* – значения достоверны ( $P < 0.05$ ).

земный вид – обыкновенная слепушонка, использующая для рытья преимущественно резцы. На видовом уровне мышечная сила считается одним из наиболее надежных предикторов остаточной продолжительности жизни (Rantanen et al., 2000; Leong et al., 2015). Отсутствие корреляции мышечной силы передних конечностей с максимальной продолжительностью жизни вида связано, очевидно, с неоднозначностью определяющих ее эволюционных тенденций.

Не менее широк диапазон факторов, влияющих на локомоторную активность животных и в том числе на те ее составляющие, которые проявляются при тестировании животных в тесте открытого поля. Помимо спонтанной двигательной активности, такими компонентами могут являться исследовательская активность, желание покинуть дискомфортную обстановку и т.п. (Walsh, Cummin, 1976). Снижение двигательной активности, в свою очередь, рассматривается как одно из основных проявлений так называемого синдрома болезни, развивающегося в организме при попадании токсинов или инфекционных агентов (Dantzer, 2001). Влиянию двигательной активности на долголетие человека посвящено огромное количество работ (Powell et al., 1987), однако данных о связи между этими показателями у позвоночных животных на удивление мало (Ingram et al., 2000). В исследованиях, выполненных на социальном подземном представителе семейства землекоповых – пескорое Анселла (*Fukomys anselii*), не удалось выявить различий в бюджете активности между размножающимися и не размножающимися особями (Schielke et al., 2012), несмотря на почти двукратные различия в медианной и максимальной продолжительности жизни (Dammann, Burda, 2007). Выявленная в нашей работе корреляция данного показателя с медианной и ее отсутствие с максимальной видовой продолжительностью жизни свидетельствуют о непосредственной функциональной связи между физическим состоянием особи и временем ее дожития. Это дает возможность использовать уровень

спонтанной двигательной активности для оценки качества жизни как отдельных особей, так и видов животных при содержании их в лабораторных условиях.

Одной из основных индивидуальных характеристик, рассматриваемых при тестировании животных в открытом поле, является эмоциональность, проявлением которой считаются прежде всего такие поведенческие акты, как груминг, дефекации и урикации (Hall, 1934, 1936). При анализе изменчивости поведенческого репертуара в выборке, сформированной из семи видов грызунов семейства хомяковых, 11.2% объясненной дисперсии брала на себя вторая главная компонента, сформированная преимущественно частотой актов дефекации и числом болюсов. Менее значимый вклад в эту компоненту вносили частоты груминга и урикации (табл. 1). Несмотря на неоднозначность биологической трактовки понятия эмоциональности (Izard, 2010; Paul, Mendl, 2018), результаты тестирования в открытом поле, в том числе и при изучении диких видов грызунов (Задубровский и др., 2017, 2021), хорошо интерпретируются с позиций индивидуальных и видовых особенностей поведения в свете концепции поведенческого синдрома (Réale et al., 2010). Отрицательная корреляция индекса эмоциональности, демонстрируемой в тесте открытого поля, с медианной продолжительностью жизни рассмотренных здесь видов отражает хорошо известный факт влияния психического состояния организма на его физическое здоровье. В неблагоприятных условиях повышенный эмоциональный фон может стать предпосылкой развития состояния хронического стресса, оказывающего угнетающее влияние на все стороны жизнедеятельности организма (Селье, 1979). Кумулятивные последствия стрессов, действующих на особь в течение жизни, рассматриваются как один из механизмов старения (Дильман, 1986). С другой стороны, поведенческая реакция на незнакомую обстановку считается важным компонентом “индивидуальности” особи, затрагивающей комплекс онтогенетиче-

ских, поведенческих и физиологических параметров, определяющих положение особи (и вида) в континууме “скорости жизни” (Ricklefs, Wikelski, 2002; Réale et al., 2010). “Короткоживущие” виды с высокой интенсивностью обменных процессов, подверженные риску хищничества, эмоциональнее реагировали на экспериментальные условия. Следует также подчеркнуть, что при отсутствии в выборке обыкновенной слепушонки, исключенной из анализа из-за низкой частоты поведенческих актов, интерпретируемых как проявления эмоциональности, долгоживущие виды были представлены лишь скальными полевками, обитающими в природе в трехмерном пространстве каменных россыпей. Не исключено, что тестовые условия являлись для них менее стрессорирующими, чем для остальных видов (Задубровский и др., 2017).

Проведенный здесь сравнительный анализ адаптационных стратегий видов грызунов различной экологической специализации свидетельствует о наличии тесной взаимосвязи между видоспецифичными особенностями физиологии и поведения, с одной стороны, и продолжительностью жизни — с другой. За исключением массы тела, рассматриваемой в качестве одной из основных эволюционных детерминант долголетия на уровне крупных таксонов (Magalhaes et al., 2007), все показатели, рассмотренные в данной работе, коррелировали с максимальной и/или медианной продолжительностью жизни вида. В большинстве случаев наблюдаемые корреляции могут быть интерпретированы как с позиции эволюционных, так и с позиции механистических представлений о старении. Следует отметить, что между двумя рассмотренными группами гипотез отсутствует концептуальный антагонизм. Согласно эволюционной теории старения, роль естественного отбора состоит в достижении оптимального распределения ресурсов на размножение и соматические потребности, включающие в себя и ряд репаративных функций, обеспечивающих восстановление повреждений, возникающих в процессе жизнедеятельности (разрывы ДНК, оксидативные повреждения, нарушение функции мембран, долгоживущих белков и т.п.). Таким образом, как на организменном, так и на видовом уровне продолжительность жизни определяется балансом ресурсного обеспечения этих двух процессов (Kirkwood, 1977; Kirkwood, Rose, 1991). Однако именно максимальные видовые значения (в случае, если их оценка является корректной) отражают эволюционную составляющую видовой продолжительности жизни. Медианная продолжительность жизни, вполне очевидно, является характеристикой конкретной выборки и зависит от того, в какой мере животным удастся реализовать свой эволюционный потенциал в конкретных условиях содержания (Morrison et al.,

1977). Относительно высокая смертность на ранних этапах онтогенеза может быть как частью адаптационной стратегии (Stearns, 1992), так и отражением способности особей данного вида адаптироваться к условиям содержания. Помимо температурного режима, адекватного кормления, фактора беспокойства и других причин, влияющих на выживаемость животных в неволе, например, для социальных подземных видов значимым фактором сокращения индивидуальной продолжительности жизни могут стать невозможность реализации репродуктивной мотивации (Dammann, Burda, 2007; Новиков и др., 2015a; Novikov et al., 2015), а для высокогорных — не вполне комфортные величины парциального давления газов во вдыхаемом воздухе (Novikov et al., 2022).

Восемь видов грызунов, рассмотренные в нашей работе, далеко не исчерпывают разнообразия жизненных форм представителей уникального в видовом и экологическом отношении семейства хомяковых. Помимо всего прочего, существенный вклад в межвидовую изменчивость рассматриваемых показателей может вносить филогенетическая история таксона (Harvey, 1996). Отсутствие надежных данных не позволило нам учесть филогенетические отношения видов в нашей работе, однако во всех случаях, за исключением скальных полевок, каждый род был представлен одним видом, что позволило частично нивелировать влияние филогенетического сигнала. Следует также подчеркнуть, что наиболее близкие в филогенетическом отношении клады — скальные и лесные полевки (Kryštufek, Shenbrot, 2022) — достаточно сильно различались по значениям большинства рассмотренных показателей.

Сделанная здесь попытка сравнительного анализа комплекса функциональных характеристик у экологически контрастных видов позволит понять, насколько жесткими являются эволюционные ограничения на увеличение максимальной продолжительности жизни, и какие показатели состояния организма наиболее значимо влияют на медианную продолжительность жизни в условиях лаборатории. Изменчивость соотношения между максимальной и медианной продолжительностью жизни может послужить основой для разработки новых критериев благополучия видов, содержащихся и разводимых для разных целей под контролем человека животных, а поиск путей увеличения их выживаемости может оказаться полезным и для практической геронтологии.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Федеральной программы фундаментальных научных исследований на 2021—2025 гг. FWGS-2021-0003 при частичной финансовой

поддержке РФФИ (гранты № 13-04-01045; 16-04-00888; 19-04-00929).

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы декларируют отсутствие конфликта интересов в финансовой или иной сфере.

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Условия были адаптированы к биологии каждого вида, чтобы свести к минимуму вредные и стрессовые последствия содержания в клетке. Климатические режимы в лабораторных помещениях были комфортными для животных; обычный рацион был сбалансированным и включал все питательные вещества, необходимые для нормального роста и развития. Помещения периодически стерилизовались с помощью кварцевой лампы. Мы не беспокоили животных без причины. В случае смерти особей осторожно извлекали из клеток. Экспериментальный протокол был приведен в соответствие с правилами проведения научных исследований с использованием экспериментальных животных, утвержденными приказом Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 г. № 12000-496 и приказом Министерства высшего образования СССР от 13 сентября 1984 г. № 22. Протокол экспериментов был утвержден на заседании комиссии по биоэтике Института систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаджанян Н.А., Радыш И.В., Северин А.Е., Ермакова Н.В., 1995. Экология, адаптация и биоритмы // *Авиакосм. и экол. медицина*. Т. 29. № 3. С. 16–19.
- Башенина Н.В., 1977. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука. 355 с.
- Гаврилов Н.А., Гаврилова Н.С., 1991. Биология продолжительности жизни. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Наука. 280 с.
- Гамбарян П.П., 1972. Бег млекопитающих. Приспособительные особенности органов движения. Л.: Наука. 334 с.
- Дильман В.М., 1986. Большие биологические часы (введение в интегральную медицину). М.: Знание. 256 с.
- Евдокимов Н.Г., 2001. Популяционная экология обыкновенной слепушонки. Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”. 144 с.
- Задубровский П.А., Степанова А.В., Лопатина Н.В., Литвинов Ю.Н., 2017. Поведение неполовозрелых скальных полевок двух видов (*Alticola strelzowi* и *A. tvinicus*) в тесте “открытое поле” // *Сиб. экол. журн.* № 3. С. 257–263. <https://doi.org/10.15372/SEJ20170303>
- Задубровский П.А., Васина А.В., Новикова Е.В., Кондратюк Е.Ю., Мацкало Л.Л., Новиков Е.А., 2021. Влияние антропогенных факторов на способность узкочерепной полевки (*Lasiopodomys gregalis*) ада тироваться к условиям неволи // *Экология*. № 4. С. 263–270. <https://doi.org/10.31857/S0367059721040120>
- Калабухов Н.И., 1951. Методика экспериментальных исследований по экологии наземных позвоночных. М.: Советская наука. 176 с.
- Новиков Е.А., Кондратюк Е.Ю., Бурда Г., 2015а. Возрастное увеличение концентраций глюкокортикоидов в моче у неразмножающихся особей пескостроя, *Fukomys anelli* (Rodentia, Bathyergidae) при лабораторном содержании // *Зоол. журн.* Т. 94. № 1. С. 119–124.
- Новиков Е.А., Кондратюк Е.Ю., Петровский Д.В., 2015б. Влияние типа онтогенеза на биоэнергетические показатели красной полевки (*Myodes rutilus* Pall.) из горно-таежной популяции юга Западной Сибири // *Экология*. № 5. С. 387–391.
- Новиков Е.А., Задубровский П.А., Кондратюк Е.Ю., Крюков В.Ю., Новикова Е.В., Глухов В.В., 2021. Влияние энтомопатогенных грибов *Beauveria bassiana* и *Metarhizium robertsii* на физиологические и поведенческие показатели красной полевки (*Myodes rutilus*, Rodentia, Cricetidae) в стрессовых условиях // *Зоол. журн.* Т. 100. № 10. С. 1165–1174.
- Павлинов И.Я., Лисовский А.А., 2012. Млекопитающие России. Систематико-географический справочник. М.: КМК. 604 с.
- Пантелеев П.А., 2001. Водяная полевка. Образ вида. М.: Наука. 527 с.
- Покровский А.В., Большаков В.Н., 1979. Экспериментальная экология полевок. М.: Наука. 147 с.
- Поликарпов И.А., Кондратюк Е.Ю., Петровский Д.В., Новиков Е.А., 2016. Межпопуляционная изменчивость эндокринно-метаболической реакции на холодовой стресс у красной полевки (*Myodes rutilus*) // *Журн. общ. биологии*. Т. 77. № 4. С. 284–292.
- Селье Г., 1979. Стресс без дистресса. М.: Прогресс. 122 с.
- Шварц С.С., Ищенко В.Г., Овчинникова Н.А., Оленев В.Г., Покровский А.В., Пястолова О.А., 1964. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов // *Журн. общ. биологии*. Т. 25. № 6. С. 417–433.
- Ar A., 1987. Physiological adaptations to underground life in mammals // *Adaptations to Extreme Environments*. V. 2. Basel: Karger. P. 208–221.
- Dammann P., Burda H., 2007. Senescence patterns in African mole-rats (Bathyergidae, Rodentia) // *Subterranean Rodents. News from Underground* / Eds Burda H., Begall S., Schleich C. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag. P. 251–263.
- Dantzer R., 2001. Cytokine-induced sickness behavior: mechanisms and implications // *Ann. N. Y. Acad. Sci.* V. 933. № 1. P. 222–234.
- Darveau C.A., Suarez R.K., Andrews R.D., Hochachka P.W., 2002. Allometric cascade as a unifying principle of body mass effects on metabolism // *Nature*. V. 417. № 6885. P. 166–170.
- Goldsmith T., 2011. An Introduction to Biological Aging Theory. Crownsville: Azinet press. 33 p.
- Gorbunova V., Bozzella M.J., Seluanov A., 2008. Rodents for comparative aging studies: from mice to beavers // *Age*. V. 30. № 2. P. 111–119.

- Hall C.S., 1934. Emotional behavior in the rat. Defecation and urination as measures of individual differences in emotionality // *J. Comp. Psychol.* V. 18. P. 385–403.
- Hall C.S., 1936. The relationship between emotionality and ambulatory activity // *J. Comp. Psychol.* V. 22. P. 345–452.
- Harman D., 1956. Aging: A theory based on free radical and radiation chemistry // *J. Gerontol.* V. 11. P. 298–300.
- Harvey P.H., 1996. Phylogenies for ecologists // *J. Anim. Ecol.* V. 65. P. 255–263.
- Hayes J.P., 1989. Field and maximal metabolic rates of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) at low and high altitudes // *Physiol. Zool.* V. 62. № 3. P. 732–744.
- Hochachka P.W., Thornton S.J., Mottishaw P.D., 1999. The diving response mechanism and its surprising evolutionary path in seals and sea lions // *Am. Zool.* V. 39. P. 434–450.
- Ingram D.K., 2000. Age-related decline in physical activity: generalization to nonhumans // *Med. Sci. Sports Exerc.* V. 32. № 9. P. 1623–1629.
- Izard C.E., 2010. The many meanings/aspects of emotion: definitions, functions, activation and regulation // *Emot. Rev.* V. 2. P. 363–370.
- Kirkwood T.B., 1977. Evolution of ageing // *Nature.* V. 270. № 5635. P. 301–304.
- Kirkwood T.B., Rose M.R., 1991. Evolution of senescence: Late survival sacrificed for reproduction // *Phil. Trans. Roy. Soc. Ser. B. Biol. Sci.* V. 332. № 1262. P. 15–24.
- Kleiber M., 1932. Body size and metabolism // *Hilgardia.* V. 6. P. 315–353.
- Kryštufek B., Shenbrot G., 2022. Voles and Lemmings (Arvicolinae) of the Palearctic Region. Maribor: Maribor Univ. Press. 449 p.
- Leong D.P., Teo K.K., Rangarajan S., Lopez-Jaramillo P., Avezum A., Jr., et al., 2015. Prognostic value of grip strength: Findings from the Prospective Urban Rural Epidemiology (PURE) study // *Lancet.* V. 386. № 9990. P. 266–273.
- Lovegrove B.G., 2000. The zoogeography of mammalian basal metabolic rate // *Am. Nat.* V. 156. № 2. P. 201–219.
- Lovegrove B.G., 2003. The influence of climate on the basal metabolic rate of small mammals: A slow-fast metabolic continuum // *J. Comp. Phys. B.* V. 173. № 2. P. 87–112.
- Magalhaes J.P., de, Costa A.J., 2009. A database of vertebrate longevity records and their relation to other life-history traits // *J. Evol. Biol.* V. 22. № 8. P. 1770–1774.
- Magalhaes J.P., de, Costa J., Church G.M., 2007. An analysis of the relationship between metabolism, developmental schedules, and longevity using phylogenetic independent contrasts // *J. Gerontol. A. Biol. Sci. Med. Sci.* V. 62. № 2. P. 149–160.
- McNab B.K., 1979. The influence of body size on the energetics and distribution of fossorial and burrowing mammals // *Ecology.* V. 60. № 5. P. 1010–1021.
- Morrison P., Dieterich R., Preston D., 1977. Longevity and mortality in 15 rodent species and subspecies maintained in laboratory colonies // *Acta Theriol.* V. 22. № 23. P. 317–335.
- Moshkin M.P., Novikov E.A., Kolosova I.E., Surov A.V., Telitsina A.Y., Osipova O.A., 2002. Adrenocortical and bioenergetic responses to cold in five species of murine rodent // *J. Mammal.* V. 83. № 2. P. 458–466.
- Novikov E., Kondratuk E., Petrovski D., Titova T., Zadubrovskaya I. et al., 2015. Reproduction, aging and mortality rate in social subterranean mole voles (*Ellobius talpinus* Pall.) // *Biogerontology.* V. 16. № 6. P. 723–732. <https://doi.org/10.1007/s10522-015-9592-x>
- Novikov E.A., Lopatina N.V., Titova T.V., Zadubrovskiy P.A., Litvinov Yu.N., 2022. Physical condition, activity, and longevity of two rock vole species: *Alticola tuvinicus* and *A. strelzowi* // *Proc. Zool. Soc.* V. 75. № 1. P. 103–110. <https://doi.org/10.1007/s12595-021-00428-9>
- Paul E.S., Mendl M.T., 2018. Animal emotion: Descriptive and prescriptive definitions and their implications for a comparative perspective // *Appl. Anim. Behav. Sci.* V. 205. P. 202–209.
- Pearl R., 1928. *The Rate of Living.* L.: Univ. London Press. 185 p.
- Pianka E.R., 1974. *Evolutionary Ecology.* N.-Y.: Harper and Row. 512 p.
- Powell K.E., Thompson P.D., Caspersen C.J., Kendrick J.S., 1987. Physical activity and the incidence of coronary heart disease // *Annu. Rev. Public Health.* V. 8. P. 253–287.
- Promislow D.E., Harvey P.H., 1990. Living fast and dying young: A comparative analysis of life-history variation among mammals // *J. Zool.* V. 220. № 3. P. 417–437.
- Rantanen T., Harris T., Leveille S.G., Visser M., Foley D. et al., 2000. Muscle strength and body mass index as long-term predictors of mortality in initially healthy men // *J. Gerontol. A. Biol. Sci. Med. Sci.* V. 55. № 3. P. M168–M173.
- Réale D., Garant D., Humphries M.M., Bergeron P., Careau V., Montiglio P.O., 2010. Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level // *Phil. Trans. Roy. Soc. B. Biol. Sci.* V. 365. № 1560. P. 4051–4063.
- Rezende E.L., Bozinovic F., Garland T., Jr., 2004. Climatic adaptation and the evolution of basal and maximum rates of metabolism in rodents // *Evolution.* V. 58. № 6. P. 1361–1374.
- Ricklefs R.E., Wikelski M., 2002. The physiology/life-history nexus // *Trends Ecol. Evol.* V. 17. P. 462–468.
- Schielke C.K., Begall S., Burda H., 2012. Reproductive state does not influence activity budgets of eusocial Ansell's mole-rats, *Fukomys anselli* (Rodentia, Bathyergidae): A study of locomotor activity by means of RFID // *Mamm. Biol.* V. 77. № 1. P. 1–5.
- Speakman J.R., Selman C., McLaren J.S., Harper E.J., 2002. Living fast, dying when? The link between aging and energetic // *J. Nutr.* V. 132. № 6. P. 1583S–1597S.
- Stearns S.C., 1992. *The Evolution of Life Histories.* Oxford: Oxford Univ. Press. 249 p.
- Walsh R.N., Cummim R.K., 1976. The open-field test: A critical review // *Psychol. Bull.* V. 83. P. 482–504.
- Wilkinson G.S., South J.M., 2002. Life history, ecology and longevity in bats // *Aging Cell.* V. 1. № 2. P. 124–131.

## What determines the life span of a species?

**E. A. Novikov<sup>a, b, \*</sup>, E. E. Demchenko<sup>a, b</sup>, I. V. Zadubrovskaya<sup>a, c</sup>, P. A. Zadubrovskiy<sup>a</sup>, L. L. Matskalo<sup>a, b</sup>,  
G. G. Nazarova<sup>a</sup>, E. V. Novikova<sup>a</sup>, M. A. Potapov<sup>a</sup>, O. F. Potapova<sup>a</sup>, and L. P. Proskurnyak<sup>a</sup>**

<sup>a</sup>*Institute of Systematic and Ecology of Animals SB RAS  
Frunze St., 11, Novosibirsk, 630091 Russia*

<sup>b</sup>*Novosibirsk State Agrarian University  
Dobrolubov St., 160, Novosibirsk, 630036 Russia*

<sup>c</sup>*Novosibirsk State Pedagogical University  
Viluyskaya St., 28, Novosibirsk, 630126 Russia*

*\*e-mail: eug\_nov@ngs.ru*

Diverging in the initial assumptions, both mechanistic and evolutionary theories of aging suggest a positive correlation of specific indicators of life expectancy with body size and a negative correlation with fertility and metabolic rate. Such dependence is obviously traced within large taxes, however, when analyzing on a smaller scale (at the level of orders and families), ecological specialization of species can make a significant contribution to the variability of the corresponding indicators. In the suggested work, correlative relationships between median and maximum life expectancy, on the one hand, and the average values of body weight, fertility, muscle strength, values of standard and maximum metabolic rates, locomotor activity and emotionality in the open field test, on the other hand, are analyzed in 8 species of Cricetidae family. The correlations with life expectancy were significant for all indicators except body weight. For motor activity, the correlation with life expectancy was positive, for other indicators – negative. The paper discusses possible reasons for differences in the strength of correlative relationships of the analyzed indicators with the maximum and median life expectancy from the point of view of mechanistic and evolutionary approaches to the analysis of the causes and mechanisms of aging.

УДК 599.735.31

## ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ВОСТОЧНЫХ ПОДВИДОВ БЛАГОРОДНОГО ОЛЕНЯ (*CERVUS ELAPHUS*) РОССИИ ПО ДАННЫМ ПОЛИМОРФИЗМА мтДНК И МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ ЛОКУСОВ

© 2022 г. О. С. Голосова<sup>1</sup>\*, М. В. Холодова<sup>1</sup>, И. А. Володин<sup>1, 2</sup>, И. В. Середкин<sup>3</sup>,  
И. М. Охлопков<sup>4</sup>, А. В. Аргунов<sup>4</sup>, Т. П. Сипко<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН  
Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия

<sup>2</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова  
Ленинские горы, 1, Москва, 119991 Россия

<sup>3</sup>Тихоокеанский институт географии ДВО РАН  
ул. Радио, 7, Владивосток, 690041 Россия

<sup>4</sup>Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН  
просп. Ленина, 41, Якутск, 677000 Россия

\*E-mail: golosova95@yandex.ru

Поступила в редакцию 31.07.2022 г.

После доработки 13.09.2022 г.

Принята к публикации 19.09.2022 г.

Проведен анализ полиморфизма полного гена цитохрома *b* мтДНК (1140 п.н.) и 12 микросателлитных локусов яДНК благородного оленя *Cervus elaphus* восточных подвидов (марал и изюбрь). На территории России было собрано 112 образцов из разных частей ареала, в том числе из Якутии, где встречаются особи с промежуточными морфометрическими признаками. Описан 41 гаплотип, общих гаплотипов для марала и изюбря не обнаружено. Филогенетический анализ последовательностей гена цитохрома *b* выявил следы предкового полиморфизма или интрогрессии митохондриальных генов марала в геном изюбря. Благородные олени Якутии образуют две группы, одна из которых генетически ближе маралам, а другая – американским вапиту. Последнее может свидетельствовать о сохранении в Якутии древних линий, участвовавших в заселении Северной Америки в эпоху плейстоценовых оледенений. Микросателлитный анализ выявил слабую дифференциацию подвидов ( $F_{st} = 0.037$ ), что говорит о наличии постоянного потока генов между нативными популяциями марала и изюбря, при этом генотипы благородных оленей из Якутии демонстрируют гетерогенность, свидетельствующую о смешанном происхождении.

DOI: 10.31857/S0044459622050049

Благородный олень (*Cervus elaphus*) – политический вид, обладающий обширным гларктическим ареалом. Внутри вида выделяют две группы подвидов: восточную, включающую азиатские (кроме Центральной Азии) и североамериканские подвиды, и западную, включающую европейские и центральноазиатские подвиды (Mahmut et al., 2002; Ludt et al., 2004; Pitra et al., 2004; Skog et al., 2009; Doan et al., 2018). Недавние исследования определяют центральноазиатские подвиды как отдельную группу (Doan et al., 2021). Генетические, морфологические и акустические различия между восточной и западной группами довольно высоки, и некоторые исследователи рассматривают их в качестве двух разных видов – собственно благородного оленя *C. elaphus* и вапиту *C. canadensis* (Polziehn, Strobeck, 1998; Randi et al., 2001; Ludt et al., 2004; Doan et al., 2018).

На азиатской части ареала наряду с сибирским маралом *C. e. sibiricus* и дальневосточным изюбром *C. e. xanthopygus* выделяют китайские и монгольские подвиды *C. e. songaricus*, *C. e. alashanicus*, *C. e. wallichii*, *C. e. kansuensis* и *C. e. macneilli* (Ohtaishi, Gao, 1990; Данилкин, 1999; Ludt et al., 2004). Североамериканских вапиту рассматривают либо как один подвид *C. e. canadensis*, либо как несколько подвидов: *C. e. roosevelti*, *C. e. nannodes*, *C. e. nelsoni*, *C. e. manitobensis* (Polziehn, Strobeck, 1998; Polziehn et al., 1998). При этом внутривидовая таксономия благородного оленя трактуется неоднозначно, и у разных авторов можно встретить разные подвидовые названия для особей из одного района исследований.

На территории России обитают два восточных подвида благородного оленя – марал (*C. e. sibiricus*)

и изюбрь (*C. e. xanthopygus*). Ареал марала в России охватывает Южную Сибирь до Байкала, но носит очаговый характер и тесно связан с горным поясом, подвид активно разводят в различных регионах страны в охотничьих и пантовых хозяйствах (Данилкин, 1999; Луницын, Борисов, 2012). Изюбрь обитает в Забайкалье и на Дальнем Востоке. В Предбайкалье, Забайкалье и Якутии встречаются популяции с переходными морфологическими признаками, что свидетельствует об их смешанном происхождении, так что определение границ распространения подвидов часто затруднено (Данилкин, 1999; Степанова, Аргунов, 2016а). При этом благородные олени этих территорий генетически не изучены. Имеющиеся данные по генетике благородного оленя в России позволяют делать предположения о возможной границе между ареалами марала и изюбря в районе Предбайкалья (Кузнецова и др., 2012). Однако ранее проведенные исследования основаны на анализе полиморфизма митохондриального (мтДНК) гена цитохрома *b*, который является наиболее распространенным маркером для благородного оленя в филогеографических исследованиях, но не позволяет оценить генетический вклад самцов. Для выявления особей смешанного происхождения и определения границ ареалов двух подвидов оптимальным маркером представляются микросателлитные локусы ядерной ДНК (ядДНК), обладающие быстрой скоростью эволюции и отражающие разнообразие обеих линий наследования (Selkoe, Toonen, 2006). Использование микросателлитного анализа оправдано и для решения прикладных задач: для определения подвидового статуса благородных оленей в охотничьих хозяйствах, на фермах и в местах интродукций, что позволяет избежать смешения подвидов, а также нарушения генетической структуры популяций в случае выпусков в дикую природу (Zachos et al., 2016; Frantz et al., 2017). В последнее время во многих работах применяют сочетание анализа митохондриальных (на видовом и подвидовом) и микросателлитных (на подвидовом и популяционном уровнях) маркеров (Feulner et al., 2004; Niedziałkowska et al., 2012; Krojerova-Prokešova et al., 2015; Zhou et al., 2015).

Целью исследования является описание генетического разнообразия восточных подвидов благородного оленя России из разных точек ареала, в том числе из Якутии, по полиморфизму гена цитохрома *b* мтДНК и 12 микросателлитных локусов яДНК.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Мы проанализировали 112 образцов (фрагменты мышечной ткани в 96%-ном этаноле, кровь в растворе КЗ ЭДТА) благородного оленя восточных подвидов: 40 образцов изюбря (дикие живот-

ные из разных частей ареала), 59 образцов марала (дикие и из оленеводческих хозяйств – “Ферма 1” и “Ферма 2”) и 13 образцов особей невыясненного таксономического статуса (марал/изюбрь) из Якутии (дикие) (табл. 1). Ферма 1, “Костромское мараловодческое хозяйство”, представляет собой небольшой вольерный комплекс (общая площадь 70 га) в Костромской области, поголовье было завезено в 2010 г. из алтайских мараловодческих хозяйств и на момент сбора образцов составляло примерно 150 голов (Volodin et al., 2016). Ферма 2, ОПХ “Новоталицкое” Россельхозакадемии – это крупнейшее мараловодческое хозяйство Алтайского края (Чарышский район), на момент сбора образцов общее поголовье насчитывало 3700 маралов, которые содержались в полувольных условиях на трех фермах. Образцы для данного исследования были взяты с фермы “Сентелек”. ДНК была выделена с помощью набора реактивов Diatom DNA Prep (Изоген, Россия).

Для определения полных последовательностей мтДНК гена цитохрома *b* (*cyt b*) использовали праймеры *Cytb-ung-F* (прямой) (5'-GAAAAACCATC-GTTGT(C/T)ATTCA-3') и *Cytb-ung-R* (обратный) (5'-TTTTCTGGTTTACAAGACCAGT(G/A)T-3') (Zvychaynaya et al., 2013). Режим амплификации включал первичную денатурацию на 95°C – 3 мин; 35 циклов: 94°C – 20 с, 55°C – 20 с, 72°C – 130 с; и финальную элонгацию на 72°C – 5 мин. Определение первичных нуклеотидных последовательностей было проведено с помощью ABI PRISM BigDye Terminator v. 3.1 Kit (ThermoFisher Scientific, США) с последующим анализом на автоматическом секвенаторе 3130 Genetic Analyzer (ThermoFisher Scientific, США). Полученные последовательности были выравнены вручную с помощью программы BioEdit (Hall, 1999). Гаплотипы были добавлены в международную базу данных Генбанк (GenBank NCBI) под номерами ON677311–ON677351 (табл. 1).

Медианные сети гаплотипов строили в программе Network v. 10 (Fluxus Technology Ltd, UK, <https://www.fluxus-engineering.com/>). Филогенетическое древо гаплотипов строили в программе MEGA X (Kumar et al., 2018) по методу максимального правдоподобия (Maximum Likelihood, ML) с использованием модели НКУ+G (Hasegawa–Kishino–Yano model с применением дискретного гамма-распределения (5 категорий)) (Hasegawa et al., 1985). Поддержка узлов указана для 1000 бутстрэп-повторов. Для сравнения мы включили в анализ 38 последовательностей цитохрома *b* благородного оленя восточных подвидов из Генбанка. В качестве внешней группы использовали последовательность гена цитохрома *b* европейской лани (*Dama dama*, номер в Генбанке MN746794). В выравнивание последовательности также включили пятнистого оленя (*C. nippon*, AV021093, AV021094, JF893490), норвежского (*C. e. at-*

**Таблица 1.** Список образцов и *сyt b* гаплотипов благородного оленя восточных подвидов

<i>Cyt b</i> гаплотип	Номер в Генбанке	Образцы	Географическое происхождение	Подвид
2SIB	ON677311	2sib	“Костромской мараловодческий комплекс” (Ферма 1), алтайский марал	<i>Cervus elaphus sibiricus</i>
3SIB	ON677312	3sib		<i>C. e. sibiricus</i>
4SIB	ON677313	4sib		<i>C. e. sibiricus</i>
5SIB	ON677314	5sib, 7sib, 12sib, 14sib, 15sib, 18sib, 20sib, 21sib, 28sib		
		20f, 28f, 41f, 44f	ОПХ “Новоталицкое” (Ферма 2), алтайский марал	<i>C. e. sibiricus</i>
		183k, 200k	Алтай, дикая популяция	<i>C. e. sibiricus</i>
8SIB	ON677315	8sib	“Костромской мараловодческий комплекс” (Ферма 1), алтайский марал	<i>C. e. sibiricus</i>
11SIB	ON677316	11sib		<i>C. e. sibiricus</i>
9SIB	ON677317	9sib		<i>C. e. sibiricus</i>
13SIB	ON677318	13sib		<i>C. e. sibiricus</i>
17SIB	ON677319	17sib, 25sib, 27sib, 29sib		<i>C. e. sibiricus</i>
22SIB	ON677320	22sib		<i>C. e. sibiricus</i>
23SIB	ON677321	23sib		<i>C. e. sibiricus</i>
24SIB	ON677322	24sib		<i>C. e. sibiricus</i>
26SIB	ON677323	26sib		<i>C. e. sibiricus</i>
11F	ON677324	11f, 13f, 16f, 23f, 24f, 27f, 30f, 34f, 37f, 38f, 40f, 42f, 45f, 47f		ОПХ “Новоталицкое” (Ферма 2), алтайский марал
21F	ON677325	21f	<i>C. e. sibiricus</i>	
25F	ON677326	25f, 50f	<i>C. e. sibiricus</i>	
33F	ON677327	33f	<i>C. e. sibiricus</i>	
39F	ON677328	39f	<i>C. e. sibiricus</i>	
49F	ON677329	49f	<i>C. e. sibiricus</i>	
206K	ON677344	206k, 207k	Иркутская обл., г. Аныгджер	<i>C. e. sibiricus</i>
208K	ON677345	208k, 210k	Иркутская обл., г. Аныгджер	<i>C. e. sibiricus</i>
		720k	ГПЗ “Столбы”, г. Красноярск	<i>C. e. sibiricus</i>
		1555k	Красноярский край, Новоселовский р-н	<i>C. e. sibiricus</i>
209K	ON677346	209k	Иркутская обл., г. Аныгджер	<i>C. e. sibiricus</i>
		76yak	Центральная Якутия, Мегино-Кангаласский р-н	<i>C. e. sibiricus/xanthopygus</i>
		81yak	Центральная Якутия, Хангаласский р-н	<i>C. e. sibiricus/xanthopygus</i>
		85yak, 86yak, 87yak	Южная Якутия, Олекминский р-н	<i>C. e. sibiricus/xanthopygus</i>

Таблица 1. Продолжение

Сyt b гаплотип	Номер в Генбанке	Образцы	Географическое происхождение	Подвид
717K	ON677347	717k	Саяно-Шушенский заповедник	<i>C. e. sibiricus</i>
718K	ON677348	718k	Саяно-Шушенский заповедник	<i>C. e. sibiricus</i>
75YAK	ON677349	75yak, 77yak	Центральная Якутия, Мегино-Кангаласский р-н	<i>C. e. sibiricus/xanthopygus</i>
		82yak, 83yak	Центральная Якутия, Хангаласский р-н	<i>C. e. sibiricus/xanthopygus</i>
		1053k, 1054k	Южная Якутия, бассейн р. Олекма	<i>C. e. sibiricus/xanthopygus</i>
79YAK	ON677350	79yak	Центральная Якутия, Хангаласский р-н	<i>C. e. sibiricus/xanthopygus</i>
1051K	ON677351	1051k	Южная Якутия, бассейн р. Олекма	<i>C. e. sibiricus/xanthopygus</i>
1XAN	ON677330	1xant	Хабаровский край, нац. парк "Ануйский"	<i>C. e. xanthopygus</i>
2XAN	ON677331	2xant	Хабаровский край, р-н им. Лазо	<i>C. e. xanthopygus</i>
		161xant, 162xant	Приморский край, Дальнегорский р-н	<i>C. e. xanthopygus</i>
		212xant	Приморский край, Красноармейский р-н	<i>C. e. xanthopygus</i>
		384xant	Приморский край, Тернейский р-н	<i>C. e. xanthopygus</i>
		1001xant, 1002xant, 1003xant, 1005xant	Хабаровский край	<i>C. e. xanthopygus</i>
3XAN	ON677332	3xant	Хабаровский край, Хехцирский заказник	<i>C. e. xanthopygus</i>
		104xant	Приморский край, Дальнегорский р-н	<i>C. e. xanthopygus</i>
		190xant	Приморский край, Красноармейский р-н	<i>C. e. xanthopygus</i>
4XAN	ON677333	4xant	Приморский край, Анучинский р-н	<i>C. e. xanthopygus</i>
		163xant, 247xant, 340xant	Приморский край, Дальнегорский р-н	<i>C. e. xanthopygus</i>
		197xant, 232xant	Приморский край, Тернейский р-н	<i>C. e. xanthopygus</i>
		218xant	Приморский край, Красноармейский р-н	<i>C. e. xanthopygus</i>
		1004xant	Хабаровский край, р-н им. Лазо	<i>C. e. xanthopygus</i>
		1006xant	Хабаровский край	<i>C. e. xanthopygus</i>
103XAN	ON677334	103xant	Приморский край, Дальнегорский р-н	<i>C. e. xanthopygus</i>

Таблица 1. Окончание

Сyt b гаплотип	Номер в Генбанке	Образцы	Географическое происхождение	Подвид
106XAN	ON677335	106xant	Приморский край, Пожарский р-н	<i>C. e. xanthopygus</i>
118XAN	ON677336	118xant, 152xant, 175xant, 381xant	Приморский край, Тернейский р-н	<i>C. e. xanthopygus</i>
		138xant	Приморский край, Пожарский р-н	<i>C. e. xanthopygus</i>
		159xant	Приморский край, Дальнегорский р-н	<i>C. e. xanthopygus</i>
153XAN	ON677337	153xant	Приморский край, Тернейский р-н	<i>C. e. xanthopygus</i>
160XAN	ON677338	160xant	Приморский край, Дальнегорский р-н	<i>C. e. xanthopygus</i>
		174xant, 182xant	Приморский край, Тернейский р-н	<i>C. e. xanthopygus</i>
		343xant	Приморский край, Пожарский р-н	<i>C. e. xanthopygus</i>
166XAN	ON677339	166xant	Приморский край, Дальнегорский р-н	<i>C. e. xanthopygus</i>
181XAN	ON677340	181xant	Приморский край, Тернейский р-н	<i>C. e. xanthopygus</i>
184XAN	ON677341	184xant		<i>C. e. xanthopygus</i>
185XAN	ON677342	185xant		<i>C. e. xanthopygus</i>
229XAN	ON677343	229xant		<i>C. e. xanthopygus</i>

*lanticus*, AY070221) и бухарского (*C. e. bactrianus*, AY142327) благородных оленей. Генетические дистанции (*Fst*), гаплотипическое (*H*) и нуклеотидное ( $\pi$ ) разнообразие рассчитывали в программе Arlequin v. 3.5 (Excoffier, Lischer, 2010).

Анализ полиморфизма 12 микросателлитных локусов был проведен для всех 112 образцов (табл. 1). Для восьми микросателлитных локусов (MM12, CSSM14, BM757, BM1818, CSSM19, BM4107, CSSM22, CSPS115) использовали праймеры и условия амплификации, подобранные ранее (Kuehn et al., 2003; Golosova et al., 2021). Для локуса Haut14 были использованы праймеры (F: 5'-CCAGGGAAGATGAAGTGACC-3'; R: 5'-TGACCTTCACTCATGT-TATGAA-3') при следующих условиях амплификации: первичная денатурация на 94°C – 3 мин; 35 циклов: 94°C – 30 с, 53°C – 1 мин, 72°C – 1 мин; финальная элонгация на 72°C – 30 мин (Kuehn et al., 2003). Локусы Rt1, BMS745, OheQ были амплифицированы с помощью набора COrDIS Alces (Гордиз, Россия) по протоколу производителя.

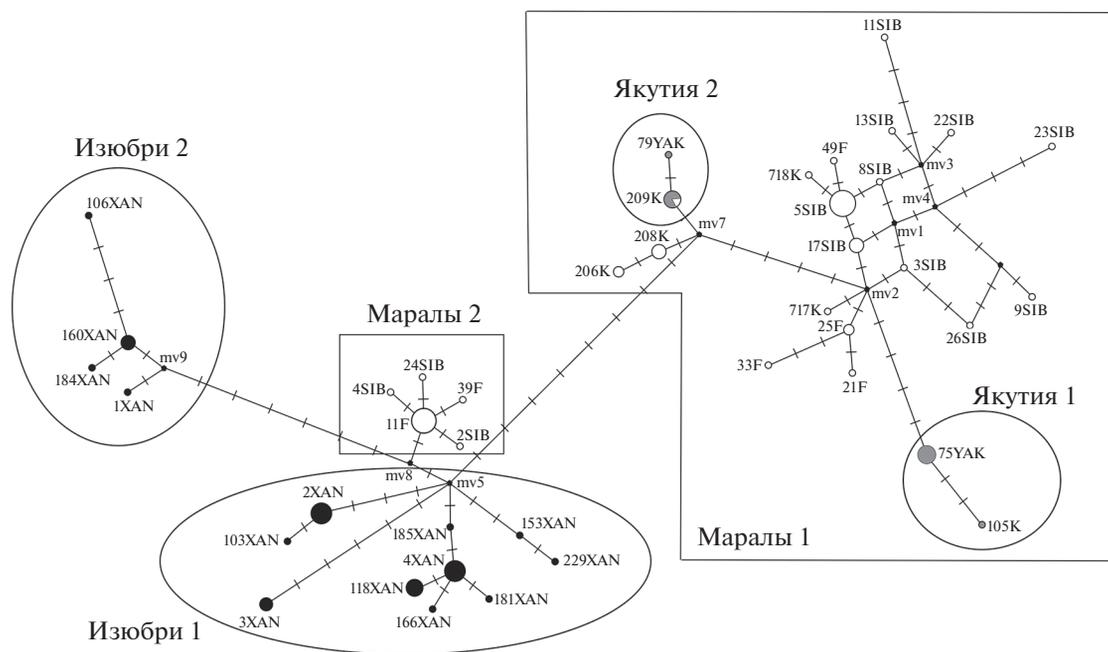
Фрагментный анализ проводили на секвенаторе ABI PRISM 3130 (Termofisher Scientific, США) с визуализацией в программе GeneMapper v. 4.1 (Termofisher Scientific, США). Частоты нуль-аллелей определяли в программе CERVUS 3.0 (Ka-

linowski et al., 2007). Отклонения от равновесия Харди–Вайнберга, уровень генетической дифференциации (*Fst*), а также показатели генетического разнообразия определяли с помощью программы GenAIEx 6.5 (Peakall, Smouse, 2006, 2012). Аллельное разнообразие ( $A_R$ ) посчитано в программе FSTAT v. 2.9 (Goudet, 1995) при минимальном размере выборки 11 особей. Для определения наиболее вероятного количества субпопуляций использовали алгоритм STRUCTURE v. 2.3 (Pritchard et al., 2000). Пять повторностей были заданы для определения числа кластеров (*K*). Значения *K* были заданы от 1 до 8; 500000 итераций по методу Монте-Карло для марковских цепей (МКМЦ) после 150000 испытаний на отказ. Проверку достоверности результатов кластеризации данных с помощью программы STRUCTURE осуществляли с помощью метода Эванно (Earl, Holdt, 2012).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Ген *cyt b* мтДНК

Конечное выравнивание содержало 112 последовательностей полного гена *cyt b* мтДНК общей



**Рис. 1.** Медианная сеть гаплотипов восточных подвидов благородного оленя на основании 112 последовательностей полного гена цитохрома *b* (1140 п.н.). Белым цветом отмечены гаплотипы марала, черным – гаплотипы изюбря, серым – гаплотипы благородного оленя из Якутии. Черточки обозначают мутации, размер кружков пропорционален частоте гаплотипов, длина ветвей пропорциональна генетическим дистанциям.

длиной 1140 п.н. Выравнивание не содержало инделей, из 64 (5.6%) полиморфных сайтов 48 (4.2%) были парсимониально-информативными. Соотношение транзиций/трансверсий ( $R$ ) составило 7.42. На основании данного выравнивания был описан 41 гаплотип (табл. 1). Для марала и изюбря не было выявлено ни одного общего *cyt b* гаплотипа.

Для анализа филогенетических отношений гаплотипов благородных оленей восточной группы подвидов была построена медианная сеть (рис. 1). На сети выделяются две большие группировки, в одну из которых вошли гаплотипы марала и гаплотипы якутских благородных оленей. Два гаплотипа из Якутии – 75YAK и 1051K (“Якутия 1”) – заняли обособленное положение на сети, тогда как гаплотипы 209K и 79YAK (“Якутия 2”) оказались близкими к гаплотипам марала 206K и 208K из диких популяций Иркутской области и Красноярского края (табл. 1, рис. 1). При этом в распределении якутских гаплотипов на сети геогра-

фической закономерности не выявлено – в обеих группах встречаются гаплотипы из Центральной и Южной Якутии. Примечательно, что гаплотип 209K был найден как у благородного оленя из Якутии, так и у дикого марала из Иркутской области. У алтайских маралов из дикой природы и из обоих оленеводческих хозяйств обнаружены близкие или идентичные гаплотипы. Близкими к ним оказались гаплотипы маралов из Саяно-Шушенского заповедника (717K, 718K; табл. 1, рис. 1).

Вторая группировка включает гаплотипы изюбря, а также несколько гаплотипов марала из оленеводческих хозяйств (“маралы 2”). При этом гаплотипы изюбря формируют две гаплогруппы – “изюбри 1” и “изюбри 2”, разделенные достаточно большим числом мутаций ( $n = 7$ ), однако гаплотипы из этих двух групп часто принадлежат животным из одного и того же района (табл. 1, рис. 1). Генетическая дифференциация ( $F_{st}$ ) оказалась наименьшей между выборками марала и изюбря и наибольшей между выборками изюбря и благородного оленя из Якутии (табл. 2).

**Таблица 2.** Генетическая  $F_{st}$  дифференциация между выборками благородного оленя восточных подвидов, основанная на частотах *cyt b* гаплотипов (для всех значений  $p < 0.001$ )

	Якутия	Марал
Марал	0.199	
Изюбрь	0.207	0.123

Для выяснения филогенетического статуса благородных оленей из исследуемой выборки мы сравнили полученные последовательности с уже имеющимися данными из Генбанка. В общем выравнивании полного гена цитохрома *b* (1140 п.н.) 150 последовательностей (112 – полученных в ходе данного исследования, 38 – из Генбанка) обнаружено 96 (8.4%) переменных сайтов, 65 (5.7%)

**Таблица 3.** Показатели генетического разнообразия (среднее  $\pm$  SD) *cyt b* гаплотипов благородного оленя восточных подвидов

Выборка	<i>N</i> образцов	<i>N</i> гаплотипов	<i>N</i> полиморфных локусов	Гаплотипическое разнообразие ( $H$ )	Нуклеотидное разнообразие ( $\pi$ )	Среднее число попарных различий (PD)
Марал	59	24	33 (2.9%)	0.877 $\pm$ 0.029	0.008 $\pm$ 0.004	8.678 $\pm$ 4.064
Изюбрь	40	14	29 (2.5%)	0.877 $\pm$ 0.029	0.005 $\pm$ 0.003	6.031 $\pm$ 2.934
Якутия	13	4	12 (1.1%)	0.680 $\pm$ 0.089	0.005 $\pm$ 0.003	5.308 $\pm$ 2.740
В целом	112	41	64 (5.6%)	0.946 $\pm$ 0.001	0.010 $\pm$ 0.005	10.804 $\pm$ 4.953

из которых были парсимониально-информативными. Соотношение транзаций/трансверсий ( $R$ ) составило 4.74. Всего в выравнивании было описано 72 гаплотипа.

На основании 72 *cyt b* мтДНК гаплотипов было построено ML древо с использованием модели НКУ+G (рис. 2). В качестве внешних групп использованы гаплотипы *cyt b* мтДНК лани *Dama dama*, пятнистого оленя *C. nippon*, норвежского *C. e. atlanticus* и бухарского *C. e. bactrianus* благородных оленей. При этом гаплотипы лани и благородного оленя Европы и Центральной Азии (*C. e. atlanticus* и *C. e. bactrianus*) образовали внешние группы по отношению к гаплотипам пятнистого и восточных подвидов благородного оленей. Гаплотипы пятнистого оленя образовали отдельный кластер по отношению к гаплотипам марала и изюбря с высокой (84%) поддержкой. Последние также с высокой вероятностью (97%) разделились на два кластера, один из которых включал гаплотипы большинства маралов, американских вапити и гаплотипы благородных оленей из Якутии (рис. 2). При этом гаплотипы группы “Якутия 1” (75YAK и 1051K) оказались близки к гаплотипам американских вапити, в то время как гаплотипы группы “Якутия 2” (209K и 79YAK) представляют собой отдельную обособленную кладу. Второй крупный кластер включил в себя гаплотипы изюбря, близких ему китайских подвидов, а также часть гаплотипов алтайского и семиреченского маралов (рис. 2, “маралы 2”). При этом гаплотипы маралов из одних и тех же локалитетов (из двух оленеводческих хозяйств) попали в оба кластера.

Гаплотипическое разнообразие ( $H$ ) оказалось наименьшим для выборки благородного оленя из Якутии и одинаковым для марала и изюбря (табл. 3). Нуклеотидное разнообразие ( $\pi$ ) — наибольшее для выборки марала и одинаково для марала и изюбря. В целом показатели генетического разнообразия немного выше для марала, чем для изюбря, при сходных размерах выборок (табл. 3).

### Микросателлиты

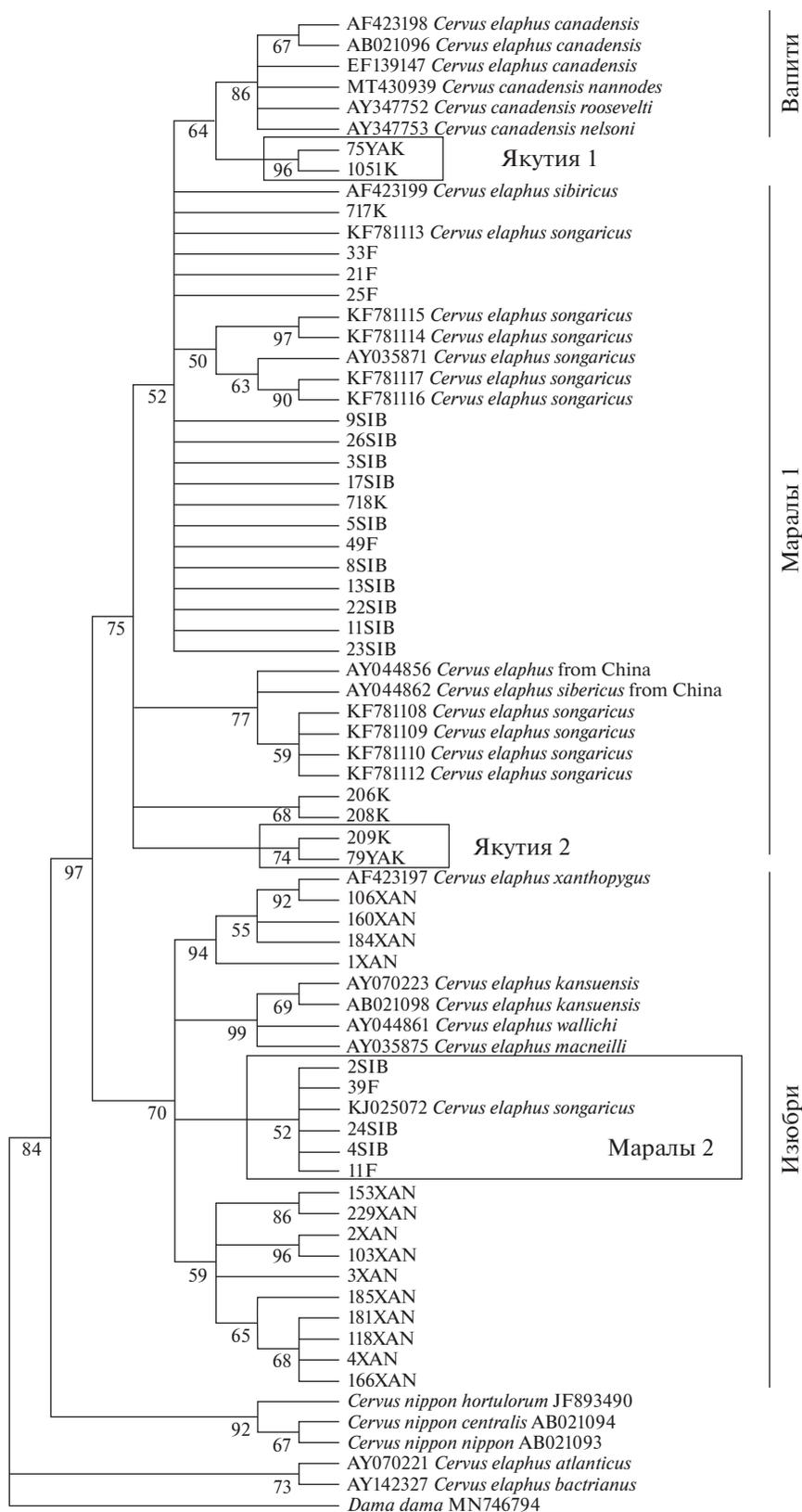
Мы проанализировали 112 образцов восточных подвидов благородного оленя по 12 микросателлитным локусам. Наиболее вариабельным оказался локус Haut14 (18 аллелей), наиболее консервативным — локус CSSM22 (4 аллеля). Для локуса BM1818 отмечены высокие частоты нуль-аллелей (0.41), которые спровоцировали отклонение от равновесия Харди–Вайнберга по данному локусу. Для локусов CSSM14 (0.10), BM757 (0.11) и OheQ (0.10) частоты нуль-аллелей также относительно высоки. Однако исключение локусов с высокими частотами нуль-аллелей не повлияло на характер результатов, поэтому в дальнейший анализ мы включили все локусы.

Отклонения от равновесия Харди–Вайнберга по пяти локусам были отмечены в выборке марала с Фермы 1 (BM757, BM1818, BM4107, OheQ и BMS745). Также отклонения от равновесия Харди–Вайнберга отмечены в выборке из Якутии (BM757, Haut14, Rt1 и OheQ).

Из 127 аллелей, обнаруженных в общей выборке, 40 были приватными (характерными только для определенной выборки, популяции или подвида). Было обнаружено 17 приватных аллелей для марала, 18 для изюбря и 5 для благородного оленя из Якутии.

Показатели генетического разнообразия имели самые высокие значения для выборки изюбря и самые низкие для выборки благородного оленя из Якутии (табл. 4). Внутри выборки марала особи из разных локалитетов имели сходный уровень генетического разнообразия. При этом индекс фиксации ( $F$ ) был выше для выборки марала с Фермы 1, дикого марала и выборки благородного оленя из Якутии, и ниже для выборки марала с Фермы 2 и изюбря (табл. 4). Однако небольшие размеры выборок благородного оленя из Якутии и дикого марала не позволяют делать достоверные выводы об уровне инбридинга в этих популяциях.

Анализ в программе STRUCTURE с использованием метода Эванно показал наиболее вероятное разделение общей выборки на два кластера



**Рис. 2.** Филогенетическое древо *сyt b* гаплотипов, построенное на основании 150 последовательностей (1140 п.н.). У каждого узла указаны значения бутстрэп-поддержки для ML алгоритмов (1000 повторов). Генетические дистанции рассчитаны с помощью модели HKY+G.

**Таблица 4.** Показатели генетического разнообразия (среднее  $\pm SE$ ), основанные на частотах аллелей 12 микросателлитных локусов

Выборка	N образцов	Число аллелей на локус ( $N_a$ )	Число эффективных аллелей ( $N_e$ )	Наблюдаемая гетерозиготность ( $H_o$ )	Ожидаемая гетерозиготность ( $H_e$ )	Индекс фиксации ( $F$ )	Индекс разнообразия Шеннона ( $H$ )	N приватных аллелей	Аллельное разнообразие ( $A_R$ )
Марал (Ферма 1)	24	6.250 $\pm$ 0.897	3.705 $\pm$ 0.626	0.538 $\pm$ 0.088	0.600 $\pm$ 0.080	0.090 $\pm$ 0.078	1.296 $\pm$ 0.196	0.667 $\pm$ 0.225	5.160
Марал (Ферма 2)	24	6.250 $\pm$ 0.946	3.339 $\pm$ 0.557	0.597 $\pm$ 0.085	0.573 $\pm$ 0.077	-0.037 $\pm$ 0.040	1.225 $\pm$ 0.194	0.167 $\pm$ 0.112	4.959
Марал (дикий)	11	5.500 $\pm$ 0.900	3.819 $\pm$ 0.694	0.530 $\pm$ 0.082	0.579 $\pm$ 0.086	0.075 $\pm$ 0.036	1.250 $\pm$ 0.217	0.083 $\pm$ 0.083	5.500
Марал (в целом)	59	8.417 $\pm$ 1.373	4.026 $\pm$ 0.702	0.561 $\pm$ 0.081	0.615 $\pm$ 0.078	0.089 $\pm$ 0.055	1.409 $\pm$ 0.215	1.417 $\pm$ 0.434	5.760
Изюбрь	40	8.250 $\pm$ 1.109	4.179 $\pm$ 0.741	0.599 $\pm$ 0.074	0.626 $\pm$ 0.077	0.038 $\pm$ 0.018	1.454 $\pm$ 0.202	1.500 $\pm$ 0.379	5.891
Якутия	13	4.750 $\pm$ 0.780	3.158 $\pm$ 0.560	0.503 $\pm$ 0.086	0.553 $\pm$ 0.078	0.078 $\pm$ 0.075	1.113 $\pm$ 0.185	0.417 $\pm$ 0.193	4.562

**Таблица 5.** Генетическая *Fst* дифференциация между выборками благородного оленя восточных подвидов, основанная на частотах аллелей 12 микросателлитных локусов (для всех значений  $p \leq 0.001$ )

	Марал Ферма 1	Марал Ферма 2	Марал (дикий)	Изюбрь
Марал Ферма 2	0.032			
Марал (дикий)	0.054	0.034		
Изюбрь	0.062	0.040	0.041	
Якутия	0.056	0.057	0.071	0.051

( $K = 2$ , рис. 3а). При этом генотипы марала с Фермы 1 относились к одному кластеру с высокой вероятностью, близкой к 1, тогда как генотипы маралов с Фермы 2 и из дикой природы отличались большей гетерогенностью. Генотипы изюбря сформировали отдельный кластер, обладающий высокой гомогенностью. Генотипы из Якутии демонстрируют смешанные черты и наибольшую гетерогенность выборки.

Метод анализа главных компонент на базе индивидуальных генетических дистанций показал отсутствие ярко выраженных группировок (рис. 4). Часть генотипов марала (преимущественно с ферм) образует несколько обособленное облако, тогда как большая часть генотипов диких маралов, а также часть генотипов с ферм, расположены довольно близко к генотипам изюбря. В распределении генотипов благородного оленя из Якутии нет географической закономерности, хотя очевидно родственные генотипы 1051к–1053к расположены рядом. При этом различия по *Fst* между тремя выборками выражены слабо: наименьшая дистанция между выборками марала и изюбря ( $Fst = 0.037$ ,  $p \leq 0.001$ ), наибольшая между выборками изюбря и благородного оленя из Якутии ( $Fst = 0.051$ ,  $p \leq 0.001$ ), различия между выборками марала и благородного оленя из Якутии име-

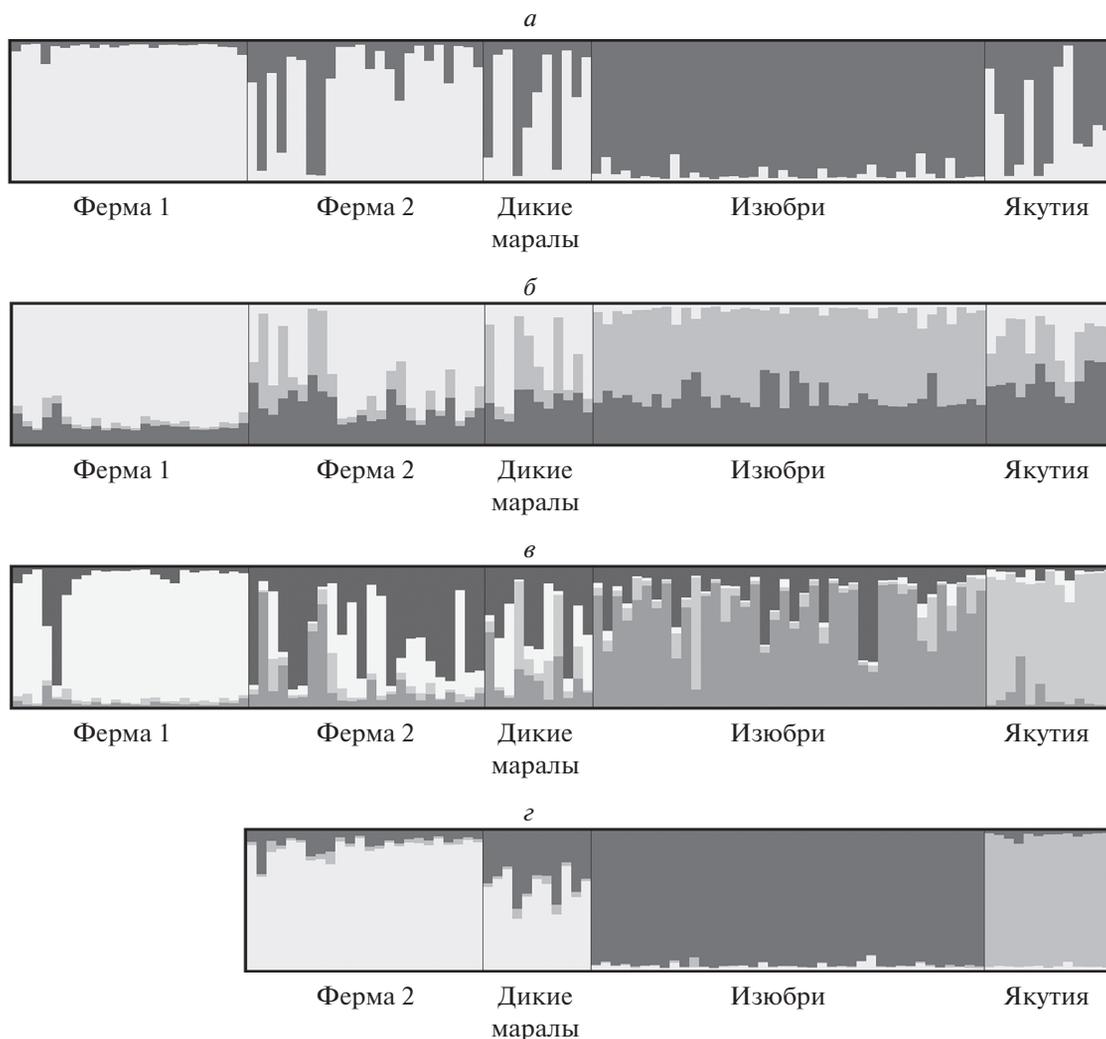
ют промежуточное значение ( $Fst = 0.047$ ,  $p \leq 0.001$ ). Различия по *Fst* между отдельными локалитетами внутри выборки марала сравнимы с различиями по *Fst* между двумя подвидами и благородным оленем из Якутии (табл. 5). Самые высокие различия наблюдаются между выборками дикого марала и благородного оленя из Якутии, самые низкие – между маралами с двух ферм.

## ОБСУЖДЕНИЕ

### *Филогенетические отношения восточных подвидов благородного оленя России*

Согласно имеющимся данным по филогении р. *Cervus*, восточные подвиды благородного оленя образуют отдельную кладу, которая генетически ближе к пятнистому оленю, чем к европейскому благородному оленю (Randi et al., 2001; Pitra et al., 2004; Lorenzini, Garofalo, 2015; Doan et al., 2018, 2021). Топология построенного древа согласуется с этими данными – ветвь европейского благородного оленя является внешней по отношению к кластерам пятнистого и восточного благородного оленя (рис. 2).

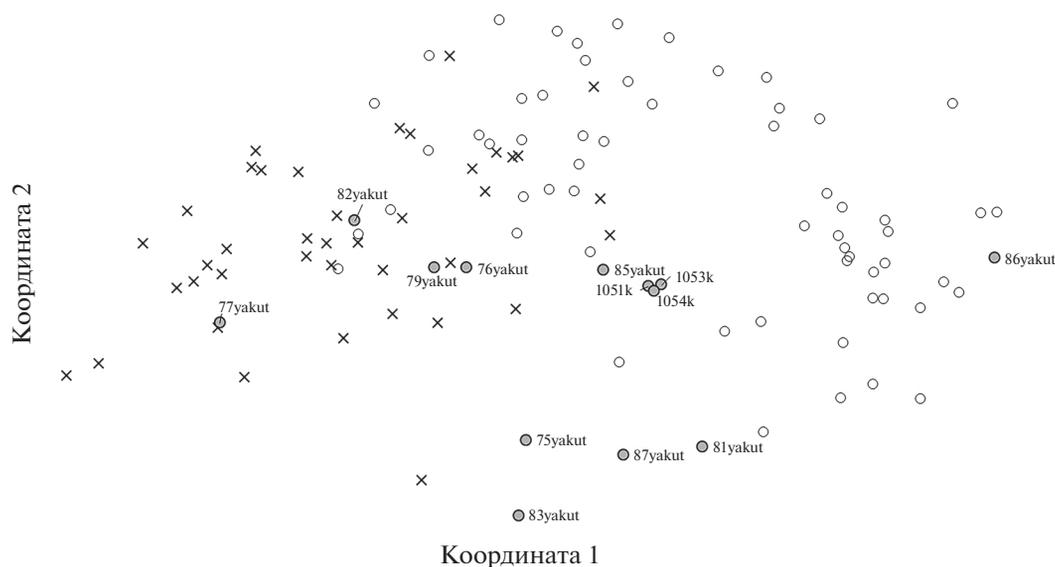
Анализ исследуемой выборки по гену цитохрома *b* мтДНК показал генетическую неоднородность.



**Рис. 3.** Результат анализа выборки благородного оленя в STRUCTURE: *a–в* – для пяти выборок, где *a* – для  $K = 2$ , *б* – для  $K = 3$ , *в* – для  $K = 4$ ; *г* – для четырех выборок ( $K = 3$ ) (без Фермы 1). По оси абсцисс – генотипы, по оси ординат – вероятность принадлежности к одному из кластеров. Применена модель генетического смешения (admixture) со скоррелированными частотами аллелей в популяциях.

родность, свойственную маралу (рис. 1, 2). Большинство маралов с Алтая, из Красноярского края и Иркутской области вошли в одну кладу с маралами из Китая и Монголии, а также благородными оленями из Якутии и американскими вапити. Эта кладка соответствует кладе E3 по Доан с соавторами (Doan et al., 2018), гаплотипы из которой были широко распространены на территории Евразии до максимума последнего оледенения, а также попали в Северную Америку в процессе ее заселения благородным оленем (Doan et al., 2021). Однако нами также были обнаружены гаплотипы алтайского марала (“маралы 2”), которые вошли в одну кладу с гаплотипами изюбря, причем помимо животных с ферм такие гаплотипы были найдены у семиреченского марала *C. e. songaricus* из Генбанка (№ HQ191429 – гаплотип 11F, № KJ025072 – одноименный гаплотип; рис. 2).

Любопытно, что те же гаплотипы из Генбанка заняли аналогичную позицию внутри клады изюбрей (E3) на филогенетическом древе в работе Доан с соавторами (Doan et al., 2018), что подтверждает положение группы “маралы 2”. При этом распределение по группам “маралы 1” и “маралы 2” не имеет географической закономерности – в разные кластеры вошли олени из одних и тех же локалитетов (алтайский марал с Ферм 1 и 2). Подобное расположение клады “маралы 2” может свидетельствовать как об интрогрессии митохондриальной ДНК марала, так и о следах предкового полиморфизма (Avice, 2000; Абрамсон, 2007). В случае благородного оленя оба сценария представляются возможными, так что вопрос требует дальнейшего изучения с использованием ядерных маркеров. Благородные олени, отнесенные к подвиду *C. e. songaricus*, близки алтайскому маралу



**Рис. 4.** Метод анализа главных компонент на базе индивидуальных генетических дистанций. Номера на рисунке соответствуют номерам особей из табл. 1. Крестиками отмечены генотипы изюбря, белыми кружками — генотипы марала, серыми кружками — генотипы благородного оленя из Якутии.

*C. e. sibiricus* (в том числе несут общие гаплотипы), что подтверждает искусственность разделения данных подвидов (Данилкин, 1999).

Выборка благородного оленя из Якутии также демонстрируют ярко выраженную гетерогенность без географической привязки гаплотипов. Олени из группы “Якутия 1” оказались близки американским вапити (рис. 2). О сходстве некоторых якутских и американских гаплотипов уже упоминалось ранее (Кузнецова и др., 2012). В данном случае мы можем предполагать сохранение в Якутии предковых гаплотипов, которые были характерны для благородных оленей, участвовавших в колонизации Северной Америки (Doan et al., 2018, 2021), однако подобные утверждения, безусловно, требуют подтверждения на основе анализа древних образцов. Благородные олени из группы “Якутия 2” оказались родственны маралам из Иркутской области и Красноярского края (был найден один общий гаплотип), что, судя по всему, определяется географией их ареала. Так, река Лена с богатыми пойменными местообитаниями является основой для расселения благородных оленей вдоль ее русла в Южной Якутии. Она начинается западнее оз. Байкала, являющегося для них изолирующим фактором. При этом на территориях западнее Байкала обитает марал, так что долина р. Лены выступает для него в качестве естественного экологического коридора, который тянется от границ ареала далее на восток по пределам Южной Якутии. Эта часть ареала благородного оленя в пределах Южной Якутии изолирована Становым нагорьем и Становым хребтом от ареала изюбря, который распростра-

нен в бассейне Амура. Однако эта географическая изоляция не полная, и по долинам таких рек, как Витим и Олекма, вполне возможна их естественная взаимная интрогрессия.

В целом, по мтДНК олени из Якутии ближе к маралу, несмотря на небольшие различия в генетической *Fst* дифференциации между благородными оленями из Якутии и обоими подвидами (рис. 1, 2, табл. 2). Это подтверждает имеющиеся данные о большем сходстве благородного оленя из Якутии и марала по морфометрии тела (Егоров, 1965; Степанова, Аргунов, 2016а), однако противоречит данным по морфометрии рогов, которые у благородного оленя из Якутии сходны с рогами изюбря (Степанова, Аргунов, 2016а).

Изюбри сформировали более гомогенный кластер, хотя исходная выборка также образовала две группы (“изюбрь 1” и “изюбрь 2”; рис. 1). Такое разделение нельзя объяснить географическими закономерностями — в разные группы вошли гаплотипы из одних и тех же районов исследования. Родственными изюбрю оказались китайские подвиды *C. e. wallichii*, *C. e. kansuensis* и *C. e. macneilli*, что согласуется с литературными данными (Кузнецова и др., 2012; Lorenzini, Garofalo, 2015). Несколько последовательностей редкого подвида *C. e. alashanicus (alxaicus)* (Северный Китай, Монголия) несли идентичный с изюбрем гаплотип, что также может свидетельствовать об искусственности его подвидового статуса.

Несмотря на общепринятость выделения подвидов марал и изюбрь, существуют сомнения в истинности этого разделения, во многом обусловленные клинальностью морфологических

признаков (Данилкин, 1999). Однако, несмотря на очевидную близость этих двух подвидов, порядок ветвления на филогенетическом древе (наличие двух кластеров с высокой бутстрэп-поддержкой, где кластер изюбря является внешним по отношению к кластеру марала и американских вапити) указывает на целесообразность существующего разделения (рис. 2). Невысокий уровень *Fst*-дифференциации может свидетельствовать о недавнем разделении подвидов (табл. 2).

В отличие от результатов по мтДНК, микросателлитный анализ выявил отсутствие ярко выраженных группировок внутри исследуемых выборок. Анализ с помощью алгоритма STRUCTURE показал наличие двух кластеров, однако только выборки марала с Фермы 1 и изюбря показали высокую степень гомогенности (рис. 3а). При дальнейшей кластеризации выборки на  $K = 3$  и  $K = 4$  только выборка с Фермы 1 оставалась однородной (рис. 3б, в). Учитывая небольшое поголовье, условия содержания (огороженные вольеры, малое количество самцов, допущенных к размножению) и фактическое отсутствие потока генов, в данном хозяйстве могут сохраняться редкие аллели, не столь распространенные в популяции дикого марала, что может влиять на характер кластеризации выборки. Для того, чтобы нивелировать это влияние, мы провели кластеризацию выборки без генотипов с Фермы 1 (рис. 3г). В результате при оптимальном  $K = 3$ , выявленном с помощью метода Эванно, видно выделение трех кластеров, к одному из которых с высокой вероятностью принадлежат генотипы изюбря, тогда как генотипы марала принадлежат к другому кластеру с более низкой вероятностью. Гетерогенность, присущая маралу (особенно дикому), свидетельствует о неполной дифференциации подвидов. Якутия образует отдельный, обособленный и четко дифференцированный кластер (рис. 3г).

Как и в случае мтДНК анализа, *Fst*-дифференциация была ниже между выборками марала и благородного оленя из Якутии, однако в целом различия между выборками невелики, хотя и достоверны (табл. 5). Графическое представление индивидуальных генетических дистанций на плоскости с помощью анализа главных компонент подтверждает слабую дифференциацию подвидов по микросателлитным маркерам. В целом различия по микросателлитным локусам оказались гораздо менее выраженными, чем по цитохрому *b*, что можно объяснить вкладом самцов, которые при расселении активно перемещаются по речным местообитаниям на границе ареалов, что приводит к смешению генофонда популяций двух подвидов.

#### *Генетическое разнообразие восточных подвидов благородного оленя России*

Благородные олени из Якутии продемонстрировали наиболее низкие значения показателей генетического разнообразия внутри исследуемой выборки, как по цитохрому *b*, так и по микросателлитам, что объясняется невысокой численностью популяции, которая начала увеличиваться лишь в последние десятилетия (Степанова, Охлопков, 2009; Степанова, Аргунов, 2016б). Уровень гаплотипического разнообразия ( $h$ ) исследуемых оленей высок (0.946; табл. 3), что характерно для восточных подвидов благородного оленя: 0.981 (Ludt et al., 2004) и 0.995 (Кузнецова и др., 2012) (табл. 3). Показатели нуклеотидного разнообразия ( $\pi = 0.010$ ; табл. 3) низкие относительно средних значений, характерных для европейского благородного оленя ( $\pi = 0.020$ ; Skog et al., 2009), но, видимо, это типично для восточных подвидов ( $\pi = 0.002$  в среднем для пяти популяций семиреченского марала *C. e. songaricus*; Zhou et al., 2015).

Результаты микросателлитного анализа показали достаточно высокий уровень аллельного разнообразия ( $A_R$ ) (4.562–5.891; табл. 4), находящийся в пределах характерных для благородного оленя значений (2.52–6.76) (Niedziałkowska et al., 2012; Zhou et al., 2015; Zachos et al., 2016; Golosova et al., 2021). При этом он сходен с уровнем аллельного разнообразия популяций семиреченского марала (4.13–4.78; Zhou et al., 2015) (табл. 4). Ожидаемая гетерозиготность ( $H_e$ ) (0.553–0.626; табл. 4) также имела средние для благородного оленя значения (разброс средних значений от 0.258 до 0.741 для восточных подвидов благородного оленя и от 0.33 до 0.83 для западных) (Polziehn et al., 2000; Kuehn et al., 2003; Dellicour et al., 2011; Niedziałkowska et al., 2012; Krojerova-Prokešova et al., 2015; Zhou et al., 2015; Zachos et al., 2016; Golosova et al., 2021). Однако к сравнению показателей генетического разнообразия из разных исследований следует относиться с осторожностью, так как использование разных наборов микросателлитных локусов дает разные результаты.

Наблюдаемая гетерозиготность ( $H_o$ ), которая для большинства выборок ниже, чем ожидаемая ( $H_e$ ), и значения индекса фиксации ( $F$ ) свидетельствуют о наличии определенного уровня дефицита гомозигот в исследуемых выборках (табл. 4). Мы также обнаружили отклонения от равновесия Харди–Вайнберга в двух выборках из пяти, причем в выборке марала из Фермы 1 они могут быть связаны с неслучайным скрещиванием животных в условиях мараловодческого комплекса. Отклонения от равновесия Харди–Вайнберга в выборке из Якутии могут свидетельствовать о присутствии эффекта Валунда (дефицит гетерозигот, вызванный подразделенностью популяции и фактиче-

ским отсутствием панмиксии) (Wahlund, 1928; Allendorf, Luikart, 2007).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Генетический анализ восточных подвидов благородного оленя России показал, что маралы и изюбри хорошо различаются по мтДНК, в том числе не несут общих гаплотипов. Это свидетельствует о полном разделении подвидов, которое, как мы предполагаем, произошло недавно. Микросателлитный анализ, напротив, демонстрирует неполную дифференциацию популяций марала и изюбря, что объясняется более активным перемещением самцов и их генетическим вкладом. Благородные олени Якутии образуют две группы, одна из которых родственна маралам, другая — американским вапити. Подобное разделение может свидетельствовать как о существовании нескольких путей заселения региона, так и о сохранении в Якутии линий, участвовавших в колонизации Северной Америки в плейстоцене. Генетическое разнообразие и структура популяции благородных оленей Якутии нуждается в дальнейшем изучении. Полученные в ходе нашего исследования данные могут быть использованы при выяснении подвидового статуса особей и популяций благородного оленя восточных подвидов.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарим владельцев оленеводческих хозяйств за предоставление материала для анализа, а также С.Л. Кальнова, Н.А. Власову, А.В. Куваева и И.А. Минакова, участвовавших в сборе образцов. Исследование выполнено на базе Кабинета методов молекулярной диагностики ИПЭЭ РАН, входящего в ЦКП “Инструментальные методы в экологии”.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-34-90123.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Данное исследование выполнено с соблюдением этических стандартов и законов Российской Федерации. Образцы были взяты у животных с ферм при проведении плановых мероприятий, а также у диких животных, легально добытых на охоте или павших от естественных причин.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамсон Н.И., 2007. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы // Вестн. ВОГиС. Т. 11. № 2. С. 307–331.
- Данилкин А.А., 1999. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Олени. М.: Геос. 552 с.
- Егоров О.В., 1965. Благородный олень (*Cervus elaphus* L.) // Дикие копытные Якутии. М.: Наука. С. 71–87.
- Кузнецова М.В., Данилкин А.А., Холодова М.В., 2012. Филогеография благородного оленя (*Cervus elaphus*): данные анализа полиморфизма митохондриального гена цитохрома *b* // Изв. РАН. Сер. Биол. № 4. С. 391–398.
- Луницын В.Г., Борисов Н.П., 2012. Пантовое оленеводство России. Барнаул: Азбука. 1000 с.
- Степанова В.В., Аргунов А.В., 2016а. Морфометрия рогов благородного оленя (*Cervus elaphus* L., 1758) Якутии // Вестн. УдмГУ. Т. 26. № 1. С. 126–132.
- Степанова В.В., Аргунов А.В., 2016б. Пространственно-временная динамика ареалов благородного оленя (*Cervus elaphus*, Cervidae) и сибирской косули (*Capreolus pygargus*, Cervidae) в Якутии // Экология. № 1. С. 50–55.
- Степанова В.В., Охлопков И.М., 2009. Экология благородного оленя Якутии. Новосибирск: Наука. 136 с.
- Allendorf F.W., Luikart G., 2007. Conservation and the Genetics of Populations. Oxford: Blackwell Publishing. 642 p.
- Avise J.C., 2000. Phylogeography: The History and Formation of Species. Cambridge: Harvard Univ. Press. 464 p.
- Dellicour S., Frantz A.C., Colyn M., Bertouille S., Chaumont F., Flamand M.C., 2011. Population structure and genetic diversity of red deer (*Cervus elaphus*) in forest fragments in north-western France // Conserv. Genet. V. 12. P. 1287–1297. <https://doi.org/10.1007/s10592-011-0230-0>
- Doan K., Mackiewicz P., Sandoval-Castellanos E., Stefaniak K., Ridush B., et al., 2018. The history of Crimean red deer population and *Cervus* phylogeography in Eurasia // Zool. J. Linn. Soc. V. 183. P. 208–225. <https://doi.org/10.1093/zoolinnea/zlx065>
- Doan K., Niedziałkowska M., Stefaniak K., Sykut M., Jędrzejewska B. et al., 2021. Phylogenetics and phylogeography of red deer mtDNA lineages during the last 50000 years in Eurasia // Zool. J. Linn. Soc. V. 194. № 2. P. 431–456. <https://doi.org/10.1093/zoolinnea/zlab025>
- Earl D.A., Holdt B.M., von, 2012. STRUCTURE HARVESTER: A website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method // Conserv. Genet. Resour. V. 4. P. 359–361. <https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>
- Excoffier L., Lischer H.E.L., 2010. Arlequin Suite ver 3.5, a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Mol. Ecol. Resour. V. 10. P. 564–567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
- Feulner P.G.D., Bielfeldt W., Zachos F.E., Bradvarovic J., Eckert I., Hartl G.B., 2004. Mitochondrial DNA and microsatellite analyses of the genetic status of the presumed subspecies *Cervus elaphus montanus* (Carpathi-

- an red deer) // *Heredity*. V. 93. P. 299–306.  
<https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800504>
- Frantz A.C., Zachos F.E., Bertouille S., Eloy M.-C., Colyn M., Flamand M.-C., 2017. Using genetic tools to estimate the prevalence of non-native red deer (*Cervus elaphus*) in a Western European population // *Ecol. Evol.* V. 7. № 19. P. 7650–7660.  
<https://doi.org/10.1002/ece3.3282>
- Golosova O.S., Kholodova M.V., Volodin I.A., Volodina E.V., Likhatsky E.Y., et al., 2021. Vocal phenotype of male rutting roars and genetic markers delineate East European red deer (*Cervus elaphus*) from Central and West European populations // *Sci. Nat.* V. 108.  
<https://doi.org/10.1007/s00114-021-01742-0>
- Goudet J., 1995. FSTAT (Version 1.2): A computer program to calculate F-Statistics // *J. Hered.* V. 86. № 6. P. 485–486.  
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a111627>
- Hall T.A., 1999. BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // *Nucl. Acids Symp. Ser.* V. 41. P. 95–98.  
[https://doi.org/10.14601/Phytopathol\\_Mediterr-14998u1.29](https://doi.org/10.14601/Phytopathol_Mediterr-14998u1.29)
- Hasegawa M., Kishino H., Yano T., 1985. Dating the human-ape split by a molecular clock of mitochondrial DNA // *J. Mol. Evol.* V. 22. P. 160–174.  
<https://doi.org/10.1007/BF02101694>
- Kalinowski S.T., Taper M.L., Marshall T.C., 2007. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment // *Mol. Ecol.* V. 16. P. 1099–1106.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2007.03089.x>
- Krojerova-Prokešova J., Barančeková M., Koubek P., 2015. Admixture of eastern and western European red deer lineages as a result of postglacial recolonization of the Czech Republic (Central Europe) // *J. Hered.* V. 106. P. 375–385.  
<https://doi.org/10.1093/jhered/esv018>
- Kuehn R., Schroeder W., Pirchner F., Rottmann O., 2003. Genetic diversity, gene flow and drift in Bavarian red deer populations (*Cervus elaphus*) // *Conserv. Genet.* V. 4. P. 157–166.  
<https://doi.org/10.1023/A:1023394707884>
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K., 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms // *Mol. Biol. Evol.* V. 35. P. 1547–1549.  
<https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Lorenzini R., Garofalo L., 2015. Insights into the evolutionary history of *Cervus* (Cervidae, tribe Cervini) based on Bayesian analysis of mitochondrial marker sequences, with first indications for a new species // *J. Zool. Syst. Evol.* V. 53. № 4. P. 340–349.  
<https://doi.org/10.1111/jzs.12104>
- Ludt C.J., Schroeder W., Rottmann O., Kuehn R., 2004. Mitochondrial DNA phylogeography of red deer (*Cervus elaphus*) // *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 31. P. 1064–1083.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2003.10.003>
- Mahmut H., Masuda R., Onuma M., Takahashi M., Nagata J., et al., 2002. Molecular phylogeography of the red deer (*Cervus elaphus*) populations in Xinjiang of China: Comparison with other Asian, European, and North American populations // *Zool. Sci.* V. 19. P. 485–495.  
<https://doi.org/10.2108/zsj.19.485>
- Niedziałkowska M., Jędrzejewska B., Wójcik J.M., Goodman S.J., 2012. Genetic structure of red deer population in Northeastern Poland in relation to the history of human interventions // *J. Wildl. Manage.* V. 76. P. 1264–1276.  
<https://doi.org/10.1002/jwmg.367>
- Ohtaishi N., Gao Y., 1990. A review of the distribution of all species of deer (Tragulidae, Moschidae and Cervidae) in China // *Mammal Rev.* V. 20. P. 125–144.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1990.tb00108.x>
- Peakall R., Smouse P.E., 2006. GenAlEx 6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // *Mol. Ecol.* V. 6. № 1. P. 288–295.  
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x>
- Peakall R., Smouse P.E., 2012. GenAlEx 6.5: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update // *Bioinformatics.* V. 28. P. 2537–2539.  
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460>
- Pitra C., Fickel J., Meijaard E., Groves C.P., 2004. Evolution and phylogeny of old world deer // *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 33. P. 880–895.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.07.013>
- Polziehn R.O., Strobeck C., 1998. Phylogeny of wapiti, red deer, sika deer, and other North American cervids as determined from mitochondrial DNA // *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 10. № 2. P. 249–258.  
<https://doi.org/10.1006/mpev.1998.0527>
- Polziehn R.O., Hamr J., Mallory F.F., Strobeck C., 1998. Phylogenetic status of North American wapiti (*Cervus elaphus*) subspecies // *Can. J. Zool.* V. 76. P. 998–1010.  
<https://doi.org/10.1139/z98-026>
- Polziehn R., Hamr J., Mallory F., Strobeck C., 2000. Microsatellite analysis of North American wapiti (*Cervus elaphus*) populations // *Mol. Ecol.* V. 9. P. 1561–1576.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2000.01033.x>
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P., 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data // *Genetics.* V. 155. P. 945–959.  
<https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>
- Randi E., Mucci N., Claro-Hergueta F., Bonnet A., Douzery E.P., 2001. A mitochondrial DNA control region phylogeny of the Cervinae: Speciation in *Cervus* and implication for conservation // *Anim. Conserv.* V. 4. P. 1–11.
- Selkoe K., Toonen R., 2006. Microsatellites for ecologists: A practical guide to using and evaluating microsatellite markers // *Ecol. Lett.* V. 9. P. 615–629.  
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00889.x>
- Skog A., Zachos F.E., Rueness E.K., Feulner P.G.D., Mysterud A., et al., 2009. Phylogeography of red deer (*Cervus elaphus*) in Europe // *J. Biogeogr.* V. 36. P. 66–77.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01986.x>
- Volodin I.A., Volodina E.V., Golosova O.S., 2016. Automated monitoring of vocal rutting activity in red deer (*Cervus elaphus*) // *Russ. J. Theriol.* V. 15. P. 91–99.
- Wahlund S., 1928. Zusammensetzung von Populationen und Korrelationserscheinungen vom Standpunkt der Vererbungslehre aus Betrachtet // *Hereditas.* V. 11. P. 65–106.  
<https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1928.tb02483.x>

- Zachos F.E., Frantz A.C., Kuehn R., Bertouille S., Colyn M., et al., 2016. Genetic structure and effective population sizes in European red deer (*Cervus elaphus*) at a continental scale: Insights from microsatellite DNA // J. Hered. V. 107. P. 318–326.  
<https://doi.org/10.1093/jhered/esw01>
- Zhou C.-L., Turdy R., Halik M., 2015. Genetic differentiation between red deer from different sample sites on the Tianshan Mountains (*Cervus elaphus*), China // Mitochondrial DNA. V. 26. № 1. P. 101–111.  
<https://doi.org/10.3109/19401736.2014.984165>
- Zy chaynaya E.Y., Volokh A.M., Kholodova M.V., Danilkin A.A., 2013. Mitochondrial DNA polymorphism of the European roe deer, *Capreolus capreolus* (Artiodactyla, Cervidae), from the South-West of Ukraine // Vestn. Zool. V. 47. № 5. P. 415–420.

## Genetic diversity of the eastern subspecies of red deer (*Cervus elaphus*) in Russia revealed by mtDNA and microsatellite polymorphism

O. S. Golosova<sup>a, \*</sup>, M. V. Kholodova<sup>a</sup>, I. A. Volodin<sup>a, b</sup>, I. V. Seryodkin<sup>c</sup>, I. M. Okhlopkov<sup>d</sup>, A. V. Argunov<sup>d</sup>, and T. P. Sipko<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS  
 Leninsky prosp., 33, Moscow, 119071 Russia

<sup>b</sup>Lomonosov Moscow State University  
 Leninskiye Gory, 1, Moscow, 119991 Russia

<sup>c</sup>Pacific Geographical Institute, Far-Eastern Branch, RAS  
 Radio str., 7, Vladivostok, 690041 Russia

<sup>d</sup>Institute for Biological Problems of Cryolithozone  
 Lenin ave., 41, Yakutsk, 677000 Russia

\*e-mail: golosova95@yandex.ru

We analyzed the polymorphism of the complete mtDNA cytochrome *b* gene (1140 bp) and 12 microsatellite nDNA loci of the eastern red deer *Cervus elaphus* subspecies – Siberian *C. e. sibiricus* and Far East *C. e. xanthopygus* wapiti. On the territory of Russia, 112 samples were collected from different parts of the range, including Yakutia, where individuals with intermediate morphometric traits were found. We described 41 haplotypes, with no common haplotypes found for Siberian and Far East wapiti. Phylogenetic cytochrome *b* analysis revealed traces of ancestral polymorphism or introgression from Siberian wapiti into Far East wapiti. The red deer of Yakutia formed two haplogroups, the first group was genetically closer to Siberian wapiti, and the second to American wapiti. The latter may indicate the preservation of ancient lines in Yakutia, which participated in the North America colonization during the Pleistocene glaciation. Microsatellite analysis revealed a little differentiation between the subspecies ( $F_{st} = 0.037$ ), reflecting the presence of a constant gene flow between their populations. The genotypes of red deer from Yakutia demonstrate heterogeneity, indicating their mixed origin.

УДК 630\*187:582.475:631.417.1(1-924.82)

## БЮДЖЕТ УГЛЕРОДА В ЭКОСИСТЕМАХ СРЕДНЕТАЕЖНЫХ КОРЕННЫХ ЕЛЬНИКОВ

© 2022 г. К. С. Бобкова<sup>1</sup>, М. А. Кузнецов<sup>1</sup>, \*<sup>1</sup>Институт биологии Коми научного центра УрО РАН  
Коммунистическая, 28, Сыктывкар, 167982 Россия

\*E-mail: kuznetsov\_ma@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 06.07.2022 г.

После доработки 08.11.2022 г.

Принята к публикации 16.11.2022 г.

В работе приведена характеристика основных составляющих углеродного цикла в экосистемах спелых среднетаежных ельников. Объекты исследования представлены ельниками разнотравно-черничными на подзолистых и чернично-сфагновыми на торфянисто-подзолисто-глебоватых почвах. Приходно-расходные статьи углеродного бюджета фитоценозов оценены по показателям, характеризующим продукционные процессы органического вещества. Определены фитомасса и прирост надземных органов древесных растений методом модельных деревьев. Масса корней определена по методу крупных и мелких монолитов. Количество опада растений древесного яруса выявлено с помощью опадоуловителей. Массу травяных растений, кустарничков и мхов определяли методом укосов на 10 площадках размером  $0.5 \times 0.5$  м. Опад растений травяно-кустарничкового яруса оценивали по их приросту. Запасы органического углерода в почвах определяли по его содержанию в различных горизонтах с учетом их мощности и плотности. Эмиссию  $\text{CO}_2$  измеряли, используя метод темных камер при помощи ИКГ LI-COR 8100 (LI-COR Biosciences, США). Общий пул углерода в экосистемах старовозрастных ельников составляет  $184.4\text{--}187.7$  т  $\text{га}^{-1}$ , из них в растениях фитоценоза  $48\text{--}49\%$ , в крупных древесных остатках (сухой и валеж) —  $6\text{--}8\%$ . В почве, включая подстилку и минеральный слой, запасается  $44\text{--}45\%$  от общего пула углерода, примерно третья часть которого концентрируется в органогенном горизонте мощностью  $7.7$  см в ельнике разнотравном черничном и  $13.1$  см в ельнике чернично-сфагновом. Выявлено, что в старовозрастных ельниках фитоценоз оказывает существенное влияние на динамику содержания растворенного углерода органического вещества в атмосферных осадках и в почвенных водах. Ежегодное депонирование углерода фитоценозами ельников равно  $3.30$  в разнотравно-черничном и  $3.08$  т  $\text{га}^{-1}$  — в чернично-сфагновом. В продукции углерода исключительно важная роль принадлежит древесному. Количество углерода, поступающего с опадом, составило  $2.48\text{--}2.84$  т  $\text{га}^{-1}$  год<sup>-1</sup>. В общем потоке углерода в атмосферу доля минерализационных потерь за счет разложения растительных остатков в ельниках составила менее  $30\%$ . Установлено влияние на процесс выделения диоксида углерода с поверхности почвы погодных условий сезона, отмечена положительная корреляция эмиссии  $\text{CO}_2$  с температурой почвы ( $r = 0.6\text{--}0.8$ ). Эмиссия  $\text{CO}_2$  с поверхности почвы обоих исследуемых ельников составила  $2.47$  т  $\text{C}$   $\text{га}^{-1}$  сезон<sup>-1</sup>. Показано, что коренные среднетаежные ельники служат местом стока углерода в размере  $0.36$  и  $0.87$  т  $\text{га}^{-1}$  год<sup>-1</sup>.

DOI: 10.31857/S0044459622060033

Бореальные леса являются крупнейшим в мире депо углерода, однако реакция их на прогнозируемое изменение климата неопределенна (Stockner et al., 2013). С позиций оценки углеродного цикла лесные экосистемы представляют собой систему блоков — растительность, почва, крупные древесные остатки (КДО), атмосфера — характеризующихся определенными запасами углерода органического вещества (ОВ). Они связаны между собой его потоками: фотосинтетической ассимиляцией углерода атмосферы в нетто-продукции (Net Primary Production, NPP) и освобождением, возвратом его в атмосферу в ходе разложения ОВ.

Соотношение интенсивностей этих процессов характеризует роль лесного сообщества в углеродном цикле биосферы и определяет, является ли та или иная экосистема стоком или источником углерода (Лесные экосистемы..., 2002; Кудряков и др., 2007).

Большинство экосистем хвойных сообществ таежной зоны являются стоком углерода (Valentini et al., 2000; Коренные еловые..., 2006; Goulden et al., 2011; Ведрова и др., 2018; Uri et al., 2019, и др.). Однако есть работы, в которых показано, что лесные экосистемы в отдельные периоды могут вы-

ступать и источником углерода (Lindroth et al., 1998; Milyukova et al., 2002; Бобкова, 2007; Hadden, Grelle, 2016, и др.). Даже незначительные изменения между запасами и потоками ОБ в лесах бореальной зоны могут оказать существенное влияние на глобальный углеродный бюджет атмосферы (Johnston et al., 2004). Следовательно, важно определить динамику как запасов, так и потоков углерода ОБ с целью оценки функционирования лесных экосистем, разработки политики в области изменений климата, принятия мер по адаптации и смягчению их последствий.

На европейском Северо-Востоке России, где лесная растительность формирует основные природные ландшафты, доминируют еловые леса. Так, лесопокрытая площадь на территории Республики Коми (РК) составляет 30.2 млн га, из них 55% занимают еловые леса, эдификатором в которых является ель сибирская (*Picea obovata* L.). Они распространены во всех подзонах таежной зоны региона и произрастают в различных условиях, за исключением сухих песчаных почв и торфяников. Возрастная структура ельников РК на 80% представлена спелыми и перестойными древостоями (Лесное хозяйство..., 2000; Коренные еловые леса..., 2006). Известно, что скорость поглощения диоксида углерода из атмосферы еловыми фитоценозами зависит от климатических условий и количества доступного азота (Pregitzer, Euskirchen, 2004; Magnani et al., 2007). Однако данных, характеризующих пул углерода в КДО, потоки его при связывании в NPP, поступление с растительным опадом, атмосферными осадками и выделение в атмосферу при дыхании почвы для старовозрастных ельников недостаточно.

Цель данной работы – оценка запасов и потоков углерода ОБ в экосистемах двух типов старовозрастных ельников средней тайги.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Анализ параметров углеродного цикла в экосистемах коренных среднетаежных ельников проведен на основе их количественных оценок, полученных при стационарных исследованиях и полевых экспериментах длительностью 15 лет (2002–2017 гг.). Работа выполнена на территории Ляльского лесоэкологического стационара Института биологии Коми научного центра УрО РАН (62°17' с.ш., 50°40' в.д.). Площадь стационара является частью Мезенско-Вычегодской равнины, поверхность которой покрыта четвертичными отложениями мощностью в десятки метров. Отложения включают два горизонта морены, верхний из которых был оставлен льдами Московского оледенения. Верхняя морена большей частью размывта и опесчанена, во многих местах перекрыта озерно-ледниковыми и флювиогляциальными отложениями. Озерно-ледниковые от-

ложения мощностью 0.4–11 м залегают непосредственно под почвенно-растительным слоем. Они состоят из голубовато-серого суглинка, на поверхности коричневого, с прослойками и линзами супеси, песка, местами с галькой и гравием. Пески мелкие, глинистые, редко пылеватые, коричневатые, коричневатато-желтые, серые. Флювиогляциальные отложения представлены мелкими желтовато-коричневыми кварцевыми слабоглинистыми песками средней плотности. Мощность отложений 1.7 м (Атлас Коми..., 1964). Подземные воды не имеют сплошного развития, расположены спорадически и приурочены к песчаным линзам и прослойкам в толще суглинистых отложений. Глубина залегания подземных вод от 5 до 15.5 м. Мощность водоносных слоев от нескольких сантиметров до 3 м и более (Рубцов и др., 1990).

По агроклиматическому районированию стационар расположен на границе прохладного и умеренно-прохладного районов (Агроклиматические ресурсы..., 1973). Согласно данным наблюдений на метеостанции “Усть-Вымь”, расположенной в 15 км южнее от Ляльского стационара, средняя годовая температура воздуха составляет 0.1°C, средние минимальные и максимальные температуры соответственно равны –4.2 и 4.3°C. Средняя температура воздуха за вегетационный период составляет 11.6°C. Осадки в годовом цикле распределены неравномерно, основная часть их приходится на апрель–октябрь – 442 мм, в том числе 332 мм на вегетационный период. По почвенному районированию территория стационара относится к Нившери-Вымскому округу Двино-Вычегодской провинции среднетаежной подзоны подзолистых почв. Почвообразующие породы представлены ледниковыми, водно-ледниковыми, в поймах рек – аллювиальными отложениями (Атлас Коми..., 1964).

Древесный ярус ельника разнотравно-черничного (*Piceetum herboso-myrtillosum*) состоит из ели сибирской, пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb., березы пушистой *Betula pubescens* Ehrh., березы повислой *B. pendula* Roth, сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L., осины обыкновенной *Populus tremula* L., имеет состав 7ЕЗБ + Пх, С ед. Ос (табл. 1). Древостой плотностью 891 экз. га<sup>-1</sup> аккумулирует 311 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup> древесины. Сухостой 200 экз. га<sup>-1</sup> представлен елью с запасом древесины 25 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>. Подрост 8.3 тыс. экз. га<sup>-1</sup>, в основном из ели. На поверхности почвы довольно много валежа (291 экз. га<sup>-1</sup>) из ели и березы. В подлеске встречаются единичные кусты можжевельника обыкновенного *Juniperus communis* L., шиповника иглистого *Rosa acicularis* Lindl., рябины обыкновенной *Sorbus aucuparia* L., ивы *Salix* sp. Травяно-кустарничковый ярус имеет простое синузальное строение, состоит из типичных бореальных видов растений:

Таблица 1. Лесоводственно-таксационная характеристика ельников

Тип ельника	Состав древостоя	Вид древесного растения	Возраст деревьев, лет	Число деревьев, экз. га <sup>-1</sup>		Запас древесины, м <sup>3</sup> га <sup>-1</sup>		Среднее		Количество подраста, экз. га <sup>-1</sup>
				растущих	сухих	растущих	сухих	высота, м	диаметр, см	
Разнотравно-черничный	7ЕЗБ + Пх, С ед Ос (2006)	Ель	80–160	575	167	216	25.0	18	22	6838
		Береза	60–100	258	8	68	0.02	18	20	1450
		Сосна	110	17	8	12	0.2	22	29	–
		Пихта	110	33	17	10	0.02	18	19	–
		Осина	110	8	–	5	–	24	26	–
		Итого		891	200	311	25.24			8288
Чернично-сфагновый	9Е1Б + С ед Пх (2003)	Ель	106–200	595	85	177	8.30	16	20	5179
		Береза	110	15	–	8	–	23	32	1395
		Сосна	110	5	10	8	1.19	22	40	–
		Пихта	50	10	–	1	–	10	10	66
		Итого		625	95	194	9.49			6640

черники *Vaccinium myrtillus* L., брусники *V. vitis-idaea* L., майника двулистного *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt., линнеи северной *Linnaea borealis* L., седмичника европейского *Trientalis europaea* L., голокучника обыкновенного *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newman и др. Почти сплошной моховой покров образуют *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. с незначительной примесью *Dicranum polysetum* Sw., *Polytrichum commune* Hedw. и небольшими пятнами сфагновых мхов *Sphagnum* sp. Названия растений приведены по С.К. Черепанову (1995). Микрорельеф биогенный из заросших мхами валежа, старых пней. Почва текстурно-дифференцированная, подзолистая (Полевой определитель..., 2008; IUSS Working Group..., 2015). В почвенном профиле горизонт О (подстильно-торфяной) имеет мощность  $7.7 \pm 0.4$  см, под которым залегает подзолистый горизонт Е ( $7.7 \pm 1.1$  см), переходящий в горизонт ВЕL (субэлювиальный) –  $13.0 \pm 0.7$  см, ВТ (текстурный) –  $18.0 \pm 0.7$  см.

В ельнике чернично-сфагновом (*Piceetum myrtilloso-sphagnosum*) состав древостоя 9Е1Б + С ед. Пх. Всего на 1 га насчитывается 625 деревьев, аккумулирующие  $194 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$  древесины. Сухостой – 95 экз. га<sup>-1</sup> с запасом древесины  $3.4 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ , валеж различной стадии гниения – 200 экз. га<sup>-1</sup>, в котором сосредоточено  $55 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$  древесины. Подрост – 6.6 тыс. экз. га<sup>-1</sup>, из ели, пихты, березы (табл. 1). Подлесок редкий, состоит из шиповника, ивы, можжевельника, рябины. Травяно-кустарничковый ярус имеет проективное покрытие 60–70%, число видов 21: черника, брусника, линнея северная, хвощ (*Equisetum*

*sylvaticum* L.), осока шаровидная (*Carex globularis* L.), костяника обыкновенная (*Rubus saxatilis* L.), костяника хмелелистная (*R. humilifolius* C.A. Mey), княженика (*R. articus* L.), майник, седмичник, кислица (*Oxalis acetosella* L.), голокучник, лютик (*Ranunculus* sp.), фиалка болотная (*Viola palustris* L.), мятлик луговой (*Poa pratensis* L.), бодяк полевой (*Cirsium arvense* (L.) Scop.), марьяник луговой (*Melampyrum pratense* L.), луговик извилистый (*Avenella flexuosa* (L.) Drey.), ожика волосистая (*Luzula pilosa* (L.) Willd.), золотая розга (*Solidago virgaurea* L.), дудник (*Angelica* sp.). Моховой покров с покрытием 80–90% образован сфагновыми мхами, на прикомлевых возвышениях встречаются небольшие пятна *Polytrichum commune* и *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidadelphus triquetrus*. Почва характеризуется отчетливой дифференциацией на генетические горизонты. В ее профиле мощность горизонта О составляет  $13.1 \pm 2.3$  см с четкой дифференциацией на подгоризонты по степени деструкции (сфагновый очес 0–5 см; О(Ф) 5–11 см; О(Н) 11–13 см). Ниже формируется элювиальный горизонт (ЕLg) с отчетливо выраженными признаками оглеения в виде сизых и сизовато-бурых пятен. Тяжелый гранулометрический состав нижележащих горизонтов (ВТ1g–ВТ2g) затрудняет внутрипочвенный отток атмосферных осадков и определяет застойно-промывной тип водного режима. С 90 см сочится вода. Средняя и нижняя часть почвенного профиля также имеют признаки оглеения в виде сизых и ржавых морфонов, с редкими Mn–Fe конкрециями и примазками, что позволяет отнести данную почву к торфянисто-подзолисто-глева-

той (Полевой определитель..., 2008; Zhangurov et al., 2011).

Постоянные пробные площади (ППП) в ельниках заложены согласно ОСТ 56-69-83 (1983). На них проведен сплошной пересчет деревьев древостоя, подроста, валежа. Обработка материала выполнена по “Лесотаксационному справочнику...” (1986). Возраст древостоя определяли с помощью кернов, взятых с 25 деревьев. Массу и продукцию надземных органов древесных растений определяли методом модельных деревьев (Уткин, 1975; Усольцев, 2007). Массу корней древесных растений оценивали по методу крупных и мелких монолитов (Орлов, 1967). Прирост корней определяли по формуле

$$P_{кр} = (P_{с \times K}) / C,$$

где  $P_{кр}$  – прирост корней (единицы массы);  $P_{с}$  – прирост стволов и ветвей (единицы массы);  $K$  – доля корней от суммарной массы ствола, ветвей и корней (%);  $C$  – доля ствола и ветвей от суммарной массы ствола, ветвей и корней (%) (Методы изучения..., 2002).

Опад растений древесного яруса учитывали с помощью 18–20 опадоулавливателей (ОУ) размером  $0.5 \times 0.5$  м. Растительные остатки собирали дважды в год – летом и поздней осенью. Массу растений травяно-кустарничкового яруса, мхов в ельнике чернично-сфагновом оценивали методом укусов на уровне поверхности подстилки на 10 площадках размером  $0.5 \times 0.5$  м, в ельнике разнотравно-черничном – буром диаметром 10 см в 35-кратной повторности. Опад растений этого яруса определяли по их приросту, для чего проводили срезания побегов текущего года у 80–100 растений на тех же площадках. Ежегодно отмирающую массу брусники принимали равной 30%, черники, травянистых растений и мхов – 100% прироста (Родин и др., 1968). Прирост и опад корней растений травяно-кустарничкового яруса был принят равным  $\frac{1}{4}$  от их массы (Dahlman, Kuseega, 1965; Бобкова и др., 1982). Массу подстилки определяли с помощью металлических шаблонов площадью  $98 \text{ см}^2$  в 30–35-кратной повторности. Каждый образец подстилки разбирали вручную на подгоризонты. Пересчет запасов массы растений, опада и подстилки на массу углерода осуществляли дифференцированно по компонентам с применением коэффициентов (0.45–0.53), свойственных отдельным фракциям (Бобкова, Тужилкина, 2001). Для оценки скорости разложения растительных остатков в органогенном горизонте на год закладывали в пятикратной повторности компоненты растительного опада и образцы лесной подстилки в капроновых мешочках (Heath et al., 1964).

Установка пробоотборников и сбор образцов осадков и лизиметрических вод проводили со-

гласно общепринятым международным методикам (Manual on methods..., 2011). Атмосферные осадки учитывали ежемесячно в течение года. Дождевые осадки собирали с июня по октябрь. Для их сбора использовали осадкоприемники с диаметром приемной поверхности 18 см в 15-кратной повторности, которые размещались на расстоянии 5 м друг от друга под кронами елей, берез и в межкрупных пространствах (“окнах”). Снег отбирали с декабря по март. Для сбора твердых осадков использовали снегоприемники ( $S = 1017.4 \text{ см}^2$ ), которые были установлены в трех–четыре повторностях под кронами елей, берез и в “окнах”. Образец из каждого снегоприемника взвешивали и растаивали, затем на химический анализ отбирали средний образец из-под кроны елей, берез и “окон”. Воды, свободно стекающие по почвенному профилю, собирали в лизиметры с диаметром приемной поверхности 20 см, расположенные под каждым из горизонтов: О (подстильно-торфяной) на глубине 7 см, Е (подзолистом) на глубине 15 см, ВЕЛ (субэлювиальный) на глубине 28 см в 3-кратной повторности. Содержание водорастворимого органического углерода в воде определяли в единицах массовых концентраций. Для более корректной интерпретации результаты эксперимента пересчитывали в соответствующие значения уровней поступления веществ в месяц на поверхность в  $\text{кг га}^{-1}$ . Углерод в атмосферных и почвенных водах рассчитывали по данным, опубликованным ранее (Робакидзе и др., 2013, 2015).

Закладку почвенных разрезов, описание почвы, отбор образцов для анализа проводили в соответствии с рекомендациями (Агрохимические методы..., 1975). Физико-химические анализы растительных и почвенных образцов, проб воды проведены в аккредитованной экоаналитической лаборатории Института биологии Коми научного центра УрО РАН по метрологически аттестованным методикам количественного химического анализа (№ РОСС RU.0001.511257). Содержание органического углерода в образцах подстилки и почвы определяли методом газовой хроматографии на анализаторе элементом EA 1110 (CHNS–O) (фирма CE Instruments, Италия).

Запас органического углерода в почвах еловых фитоценозов рассчитывали по формуле А.В. Смагина и соавт. (2001):

$$C = C\% \rho_b h,$$

где  $C\%$  – процентное содержание органического вещества относительно массы сухой почвы,  $\rho_b$  – плотность почвы ( $\text{г см}^{-3}$ ),  $h$  – мощность слоя почвы, в котором сосредоточен запас углерода (см).

При измерении эмиссии  $\text{CO}_2$  с поверхности почвы использовали две разновидности метода камер: закрытая статическая (накопительная) с использованием инфракрасного газового анали-

**Таблица 2.** Запас, продукция, опад углерода органического вещества (среднее за три года) в фитоценозах ельников

Состав ОВ	Разнотравно-черничный			Чернично-сфагновый		
	фитомасса, т га <sup>-1</sup>	продукция, т га <sup>-1</sup> год <sup>-1</sup>	опад, т га <sup>-1</sup> год <sup>-1</sup>	фитомасса, т га <sup>-1</sup>	продукция, т га <sup>-1</sup> год <sup>-1</sup>	опад, т га <sup>-1</sup> год <sup>-1</sup>
Древостой	90.04	2.77	2.23	85.48	2.49	2.05
Подрост + подлесок	0.66	0.05	0.002	0.69	0.07	0.003
Напочвенный покров	1.67	0.53	0.61	1.95	0.52	0.50
КДО	10.44	—	—	15.7	—	—

затора ПГА-6 и открытая динамическая (принудительной продувки) с применением анализатора LI-COR 8100 (LI-COR Biosciences, США) с почвенной камерой Survey chamber 8100-103 диаметром 20 см. Учет факторов, влияющих на эмиссию CO<sub>2</sub> из почвы, как изменение давления внутри измерительной камеры при ее установке, способ перемешивания анализируемой воздушной смеси, рост концентрации CO<sub>2</sub> в камере и эффект растворения газа в водном паре, позволяет считать ее эталонной. Измерение эмиссии на ИКГ LI-COR проведены по методике Хили с соавт. (Nealy et al., 1996). Для изучения почвенного дыхания камерным методом предварительно срезали зеленую часть растений напочвенного покрова и проводили измерения с поверхности подстилки. Температуру почвы измеряли при помощи автономных термисторов Logger Noho (США), установленных на глубину 5, 10, 15 см. Измерения вели в непрерывном почасовом режиме в течение всего вегетационного периода. В сроки измерений определяли влажность почвы весовым методом (Роде, 1960). Расчет эмиссии углекислого газа методом динамической продувки осуществляли при помощи программ LI-8100(M) PC Client v.2.0.0 и File Viewer v.2.0.0. Для оценки выделения CO<sub>2</sub> из древесины валежа различной стадии гниения использовали образцы КДО: ель от 1-й до 5-й, сосна 2-й и береза 2-й стадии разложения. Делали спилы стволовой части валежа и исследовали эмиссию углекислого газа методом темных камер на газовом анализаторе Li-COR 8100 в трехкратной повторности. Стадии гниения древесины определяли по В.Г. Стороженко (1990). Статистический анализ материалов выполнен по И.И. Гусеву (2002).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Пул углерода в древостое.** Данные о запасах и потоках ОВ в исследуемых старовозрастных ельниках нами приведены ранее (Кузнецов, Бобкова, 2014; Бобкова и др., 2020). В ельниках разнотравно-черничном аккумулировано 219.8, чернично-сфагновом — 216.28 т га<sup>-1</sup> растительного ОВ.

В данной работе рассмотрим пул и потоки углерода ОВ в этих сообществах. Так, в ельнике разнотравно-черничном в массе растущих деревьев сосредоточено 90.04 т С га<sup>-1</sup> (табл. 2). Его формируют в основном ель (74.3%) и береза (18.2%). Участие сосны, пихты, осины составляет 3.5, 2.9, 1.1% соответственно. В фитомассе древостоя ельника чернично-сфагнового аккумулировано 85.48 т С га<sup>-1</sup>. В его содержании доминирует ель (95.1%). Небольшое количество углерода концентрируют береза (2.9%), сосна (1.8%) и пихта (0.2%). Полученные данные по запасам углерода в древостоях ельников вписываются в пределы колебаний, приведенных в литературе. Так, спелые и перестойные древостои среднетаежных ельников Европейско-Уральской провинции в фитомассе аккумулируют в среднем 57.2 т С га<sup>-1</sup> (Уткин и др., 2004). В условиях РК в массе растущих органов древостоев среднетаежных ельников черничных концентрируется 84.9–89.7 т С га<sup>-1</sup> (Коренные еловые леса..., 2006). Н.Н. Кошурникова и С.В. Верховец (2011) выявили, что в фитомассе 170-летнего древостоя ельника разнотравно-осочкового Западной Сибири содержится 107.5 т С га<sup>-1</sup>.

Распределение углерода фитомассы по компонентам в древостоях исследуемых коренных ельников довольно близкое. На долю стволовой древесины приходится 54.8–59.9%, стволовой коры — 6.2–6.5%, ветвей — 7.5–7.7%, листьев (хвои) — 5.7–7.7%, корней — 20.7–23.0% от общего содержания углерода в древостоях. А.И. Уткин с соавт. (2004) приводили сопоставимые с нашими показатели соотношения отдельных компонентов для ельников Европейско-Уральской провинции. По их данным, от углерода фитомассы древостоя на стволовую древесину приходится 60.1%, ветвей — 11.3%, листьев (хвои) — 7.1%, корней — 21.3%.

**Углерод КДО.** В хвойных экосистемах, особенно в спелых и перестойных, в бюджете углерода существенную роль выполняют КДО (Замолотчиков, 2009; Pan et al., 2011). Запас последнего складывается из сухостоя, отмерших, но прикреплённых к стволу ветвей, корней, а также дре-

весины остолопа (дерева со сломанной вершиной) и валежа различной стадии гниения. В ельнике разнотравно-черничном запасы углерода КДО равны  $10.44 \text{ т га}^{-1}$ , из них 37.3% сосредоточено в древесине сухостойных деревьев, 22.5% – в сухих ветвях, 21.6% – в древесине ствола валежа, представленного елью и березой, 12.3% – в корнях сухостойных деревьев, 6.3% – в древесине остолопа. В КДО ельника чернично-сфагнового накоплено  $15.72 \text{ т С га}^{-1}$ , половина которого приходится на валеж. Стволовая древесина, ветви и корни сухостойных деревьев содержат соответственно 29.4, 7.4 и 10.2% углерода, накопленного в КДО. Вклад остолопа в запасе углерода КДО невелик (3%). В валеже чернично-сфагнового ельника, состоящего из ели, сосредоточено  $8.23 \text{ т С га}^{-1}$ , из них 19.7% приходится на древесину первой, 40.2% – второй, 29.0% – третьей и 11.0% – четвертой стадии гниения.

**Углерод растений нижних ярусов.** Подрост ельника разнотравно-черничного ( $8.3 \text{ тыс. экз. га}^{-1}$ ) представлен преимущественно здоровой елью мелкой и средней категорий крупности. Фитомасса деревьев этого яруса содержит  $0.26 \text{ т С га}^{-1}$ . Вклад растений подлеска в накоплении углерода –  $0.40 \text{ т га}^{-1}$ . В фитомассе растений напочвенного покрова накоплено  $1.67 \text{ т С га}^{-1}$ , из них в кустарничках – 10.2%, травяных растениях – 4.7%, мхах – 34.7%, корнях кустарничков и трав – 50.4%.

В ельнике чернично-сфагновом в древесных растениях подроста запасается  $0.67$  и подлеска –  $0.02 \text{ т С га}^{-1}$ . Растения напочвенного покрова в этом ельнике содержат  $1.95 \text{ т С га}^{-1}$ . Большую часть запаса углерода формируют мхи, преимущественно сфагновые, на долю которых приходится 24.8%. Углерод наземной фитомассы кустарничков и трав занимает 7.5 и 7.2% соответственно. 60.5% от запасов углерода растений напочвенного покрова сосредоточено в корнях кустарничков и трав.

**Углерод почв** находится в состоянии динамического равновесия. С одной стороны, его количество пополняется за счет притока растительных остатков опада и углерода атмосферных осадков, с другой – убывает, подвергаясь окислению, микробному разложению и выносу за пределы почвенной толщи (Смагин и др., 2001; Аккумуляция углерода..., 2018). Исследуемые ельники являются коренными типами сообществ, не испытавших заметного антропогенного воздействия. Как было отмечено, ельник разнотравно-черничный развивается на типичных подзолистых, а чернично-сфагновый – на торфянисто-подзолисто-глеватых почвах. Следует отметить, что почвы близки по гранулометрическому составу (супесчаные на суглинках) и химическим свойствам (кислые, бедные поглощенными основаниями). Почвы отличаются по их водному режиму. Под-

золистая почва ельника разнотравно-черничного характеризуется относительно благоприятными условиями влажности. Влагозапас теплого периода в ней держится основном в доступной форме. Почва умеренно дренированная, отмечается периодическое увлажнение в весенний, редко в летний период. Ельник чернично-сфагновый входит в динамический ряд заболачивания ельников черничных. Торфянисто-подзолисто-глеватая почва этого сообщества в весеннее-летнее время почти постоянно переувлажнена (Коренные еловые леса..., 2006).

При оценке пула органического углерода в почвах среднетаежных ельников РК выявлена его значительная вариабельность: от  $57 \text{ т га}^{-1}$  в типичной подзолистой почве до  $151 \text{ т га}^{-1}$  в глееподзолистой почве (Продуктивность..., 1975; Осипов, Кузнецов, 2010; Бобкова и др., 2014). Такой широкий диапазон запасов органического углерода является одной из характерных черт накопления ОБ в почвах еловых сообществ средней тайги, отображающих разнообразие лесорастительных условий при слабой степени гумификации растительных остатков.

Согласно результатам наших исследований, пул углерода в метровом слое почвы, включая лесную подстилку, в подзолистой почве ельника разнотравно-черничного составляет  $84.7 \pm 8.3 \text{ т га}^{-1}$ , а в торфянисто-подзолисто-глеватой ельника чернично-сфагнового –  $81.3 \pm 8.3 \text{ т га}^{-1}$  (табл. 3). Для почв рассматриваемых еловых экосистем характерно накопление ОБ на поверхности почвы в виде лесной подстилки. Органогенный слой почвы ельника разнотравно-черничного мощностью  $7.7 \pm 0.4 \text{ см}$  аккумулирует  $15.9 \pm 1.5 \text{ т С га}^{-1}$ , а ельника чернично-сфагнового мощностью  $13.1 \pm 2.3 \text{ см}$  –  $26.6 \pm 0.3 \text{ т С га}^{-1}$ . Следует отметить, что в слое почвы (0–50 см) исследуемых ельников концентрируется 68–73% углерода ОБ от общего его количества в метровом слое.

Таким образом, анализ аккумуляции углерода в естественно развивающихся экосистемах коренных среднетаежных ельников разнотравно-черничного на подзолистых и чернично-сфагнового на торфяно-подзолисто-глеватых почвах показал, что общий пул углерода в этих экосистемах составляет  $184.4–187.9 \text{ т га}^{-1}$ , из них 47.8–49.1% сконцентрировано в живой фитомассе, 5.6–8.1% – в КДО, 44.1–45.3% – в метровом слое почвы, включая лесную подстилку (рис. 1).

**Углерод в NPP (Net Primary Production).** Потоки углерода ОБ в экосистемах рассматриваемых ельников представлены на рис. 2. Интенсивность продуцирования органического вещества, во многом определяющая ход процессов развития фитоценозов в экосистемах, используется в целях оценки углероддепонирующей способности лесов. Годичная продукция углерода древо-

**Таблица 3.** Запасы органического углерода в почвах ельников

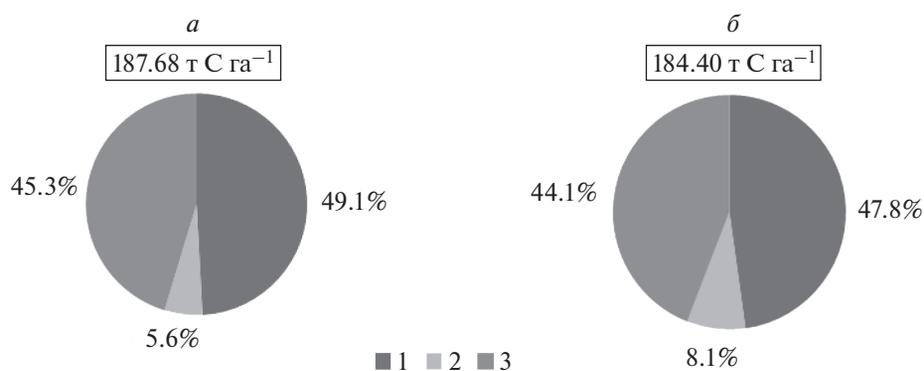
Запас углерода, т га <sup>-1</sup>	Разнотравно-черничный	Чернично-сфагновый
В слое 0–20 см	28.5 ± 3.4	10.8 ± 1.6
В слое 0–50 см	47.1 ± 5.2	32.9 ± 8.2
В слое 0–100 см	68.8 ± 8.2	54.7 ± 13.2
Лесная подстилка	15.9 ± 1.5	26.6 ± 2.5
В слое 0–100 см, в том числе лесной подстилки	84.7 ± 8.3	81.3 ± 8.3

стоя в ельнике разнотравно-черничном составляет 2.77 т га<sup>-1</sup>, из них ель накапливает 74.6%, сосна – 3.0%, береза – 18.0%, пихта – 3.2% и осина – 1.2%. Вклад в продукцию углерода растений подроста и подлеска составляет 0.05 т га<sup>-1</sup>. Растения напочвенного покрова за год накапливают 0.53 т С га<sup>-1</sup>. В депонировании углерода в растениях данного яруса основную роль выполняют корни кустарничков, трав (44.4%) и мхи (30.5%). Участие в годичной продукции углерода наземных органов кустарничков и трав составляет 9.1 и 16.0% соответственно. В целом, NPP фитоценоза ельника разнотравно-черничного достигает 3.30 ± 0.56 т С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup> (табл. 2).

Годичная продукция углерода фитомассы древесных растений ельника чернично-сфагнового на полугидроморфных почвах равна 2.56 т га<sup>-1</sup> в год. Существенный вклад в накопления углерода этого яруса вносят листья (хвоя) 34.3% и корни 31.0%. Прирост углерода ОВ стволовой древесины в исследуемом ельнике составляет 17.7%, ветвей – 12.3%, коры – 4.7% от прироста фитомассы древостоя. В продукции растений травяно-кустарничкового яруса данного ельника накапливается 0.52 т С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>. Вклад кустарничков и мхов составляет по 26.9%, трав – 13.5%, корней кустарничков и трав – 32.7%. Таким образом, в NPP фитоценоза ельника чернично-сфагнового накапливается 3.08 ± 0.29 т С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup> (табл. 2).

**Лесной опад** обеспечивает переход углерода из фитомассы в почву. Он состоит из опавших растительных остатков древесных растений, растений напочвенного покрова и корнепада. С растительными остатками в ельнике разнотравно-черничном поступает 2.84 ± 0.11, а в чернично-сфагновом – 2.55 ± 0.17 т С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup> (табл. 2). С наземным древесным опадом в ельники разнотравно-черничный и чернично-сфагновый поступает 1.59 ± 0.12 и 1.26 ± 0.13 т С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup> соответственно. В обоих рассматриваемых фитоценозах доминируют растительные остатки ели (71–79%) и березы (12–24%). В ельнике разнотравно-черничном участие корней древесных растений в опаде составляет 24.5%, а в ельнике чернично-сфагновом – 31.0% от углерода всего опада. Доля участия растений напочвенного покрова в структуре массы опада составляет 19.6–21.5%. Масса углерода ОВ опада в рассматриваемых ельниках составляет 82–86% показателей его ежегодного прироста.

Поступивший опад в результате действия почвенных беспозвоночных, микроорганизмов и грибов разлагается. В результате часть ОВ опада превращается в гумус, другая часть окисляется до СО<sub>2</sub> и воды с выделением энергии. Результаты изучения почвенной микрофауны в исследуемых и близких к ним по структуре насаждениях исследуемого региона (Смоленцева, 1979; Мелехина, 2001) показали, что почвенные беспозвоночные



**Рис. 1.** Запасы углерода ОВ в экосистемах ельников: разнотравно-черничного (а), чернично-сфагнового (б). Углерод: 1 – фитомассы, 2 – КДО, 3 – почвы, включая подстилку. Общий запас углерода в экосистемах приведен в рамке.

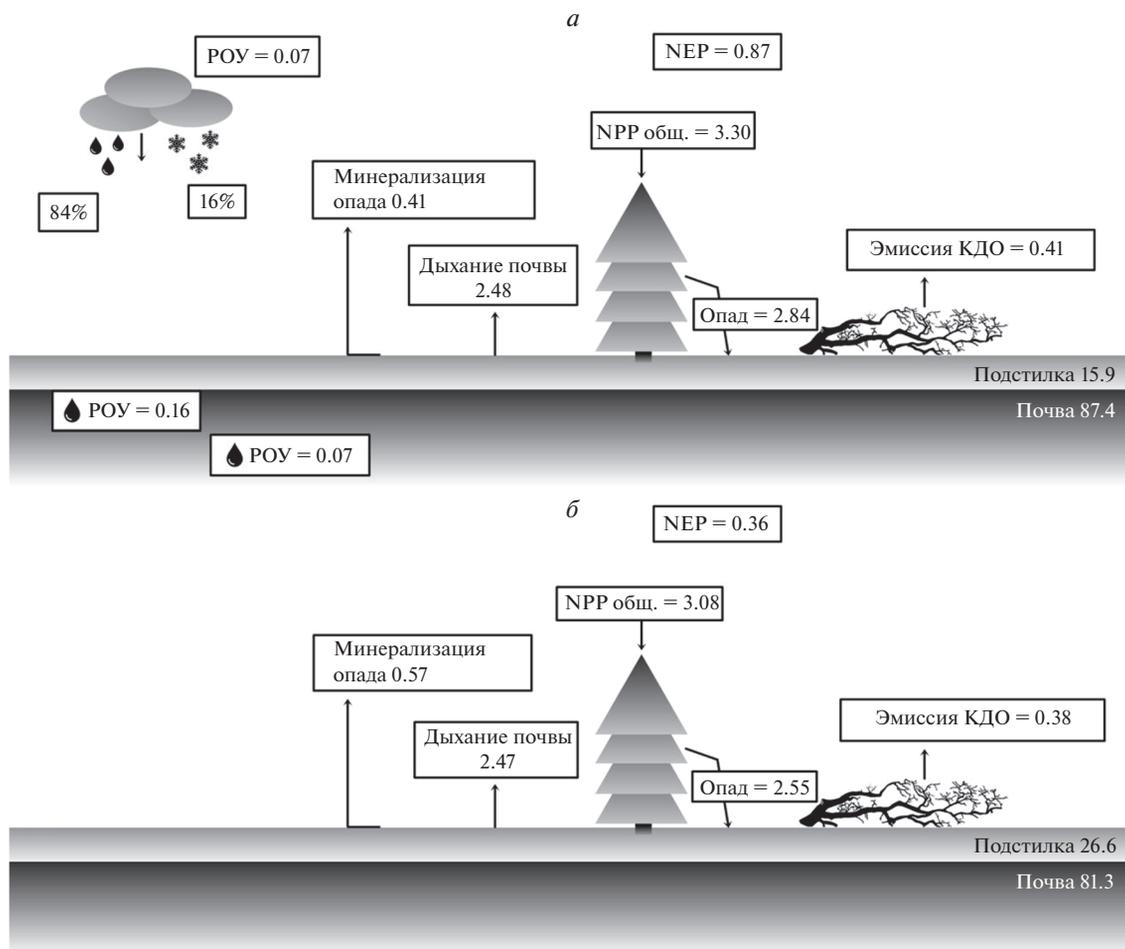


Рис. 2. Запасы (т С га<sup>-1</sup>) и потоки (т С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>) углерода в ельниках: разнотравно-черничном (а), чернично-сфагновом (б).

распространены в основном в органогенном слое почвы. Среди изученных групп мелких членистоногих преобладали сапрофаги (клещи и ногохвостки) – около 90%. Почвенное население более крупных размеров в изучаемых ельниках (мезофауна – 1.28–10 мм) представлено всеми основными группами постоянных обитателей таежных почв: дождевыми червями, многоножками, наземными моллюсками, жуками и стафилинидами. Согласно Ф.М. Хабибуллиной (2009), в старовозрастных ельниках рассматриваемого региона в микробной биомассе почв доминируют грибы. На их долю приходится более 99% общей биомассы, из которых 1–6% составляет биомасса спор, а более 94% – мицелия. В подзолистой почве ельника насчитывается 58, а в болотно-подзолистой – 34 вида микромицетов. В подзолистой почве преобладали представители родов *Penicillium*, *Mucor*, *Mortierella*. Целлюлозоразрушающие грибы представлены 16 видами. Доминируют в этой группе *Trichoderma* и *Chaetomium*. Межсезонные колебания численности гри-

бов наблюдаются по всему профилю подзолистой почвы, но их максимум регистрируется в гумусовом горизонте и подстилке. Согласно исследованиям этого автора, в торфянисто-подзолисто-глеватой почве по численности и видовому разнообразию преобладают пенициллы (11 видов), единичны аспергиллы, темноцветные гифомицеты, многочисленны виды р. *Trichoderma* (6 видов), светло- и темноокрашенные формы стерильного мицелия, а также мицелий базидиальных грибов с пружками. К доминирующим видам грибов в торфянисто-подзолисто-глеватых почвах относятся *Trichoderma sympodanum*, *T. viride*, *Penicillium camemberti*, *Mortierella ramanniana*, а также мицелий базидиальных грибов. Глубина распространения микроорганизмов вниз по профилю небольшая и составляет 20–30 см.

Исследования разложения опада, проведенные в еловом сообществе средней тайги РК, показали, что размер годичной деструкции древесного опада составляет 32.9% (Продуктивность..., 1975), в сосново-еловом – 30% (Смоленцева, 1979). Со-

**Таблица 4.** Потеря массы основных компонентов растительных остатков опада и подстилки при деструкции (средние за три года), %

Компонент опада	Потеря массы	
	ельник разнотравно-черничный	ельник чернично-сфагновый
Древесные растения		
Ель		
Хвоя	22.0* ± 0.9**	19.2 ± 3.6
Кора	2.5 ± 0.1	2.6 ± 0.6
Ветви	9.1 ± 1.0	9.2 ± 1.4
Шишки	3.9 ± 0.7	3.9 ± 1.0
Береза		
Листья	35.7 ± 7.1	30.8 ± 6.6
Ветви	5.6 ± 0.8	—
Сосна		
Хвоя	26.0 ± 1.3	25.2 ± 2.0
Кора	6.9 ± 2.4	—
Шишки	6.0 ± 3.3	—
Осина		
Листья	24.2 ± 1.1	50.1 ± 13.5
Ветви	5.6 ± 0.8	—
Растения напочвенного покрова		
Черника	51.0 ± 4.1	63.0 ± 16.3
Брусника	29.8 ± 1.4	28.9 ± 5.9
Разнотравье	56.0 ± 3.8	48.1 ± 8.7
Мхи зеленые	28.0 ± 3.1	30.8 ± 4.0
Мхи политриховые	26.0 ± 2.6	—
Мхи сфагновые	—	32.2 ± 1.2
Лесная подстилка	15.6 ± 3.0	14.4 ± 2.2
Подгоризонт L	—	4.6 ± 1.2
Подгоризонт F	—	9.6 ± 2.5
Подгоризонт H	—	0.2 ± 0.05

**Примечание:** \* – среднее, \*\* – стандартная ошибка, “—” – не определяли.

гласно К.С. Бобковой с соавт. (1989), скорость разложения надземной части опада хвойных насаждений средней тайги в первый год составляет от 15 до 30%. Показано, что в результате таких малых темпов деструкционных процессов происходит образование грубогумусовой подстилки мощностью от 5 до 20 см. Так, подстилка ельника разнотравно-черничного мощностью  $7.7 \pm 0.4$  см аккумулирует  $15.9 \pm 1.5$  т С га<sup>-1</sup>, а ельника чернично-сфагнового мощностью  $13.1 \pm 2.3$  см –  $26.6 \pm 0.3$  т С га<sup>-1</sup>. В ранее проведенных исследованиях по разложению подстилки в ельниках средней тайги выявлено, что за год минерализуется от 7 до 15.6% от исходной массы (Фролова, 1965; Продуктивность..., 1975; Бобкова и др., 2014).

Деструкция растительных остатков в рассматриваемых ельниках исследовалась на компонентах опада, играющих значимую роль в его общей массе. Интенсивность разложения отдельных компонентов растительных остатков опада за год в ельниках колеблется от 2.5 до 63%. По убыванию скорости разложения фракции опада располагаются следующим образом: черника > травяные растения > листья березы > брусника > мхи > хвоя сосны > хвоя ели > ветви ели > шишки ели и сосны > кора ели (табл. 4).

**Растворенный органический углерод (РОУ).** В углеродном бюджете лесных сообществ важную роль выполняет РОУ (Никонов, Лукина, 1994; Лесные экосистемы..., 2002; Горбачева, Лукина, 2004, и др.). Он является главным пищевым субстратом для микробных сообществ, определяет

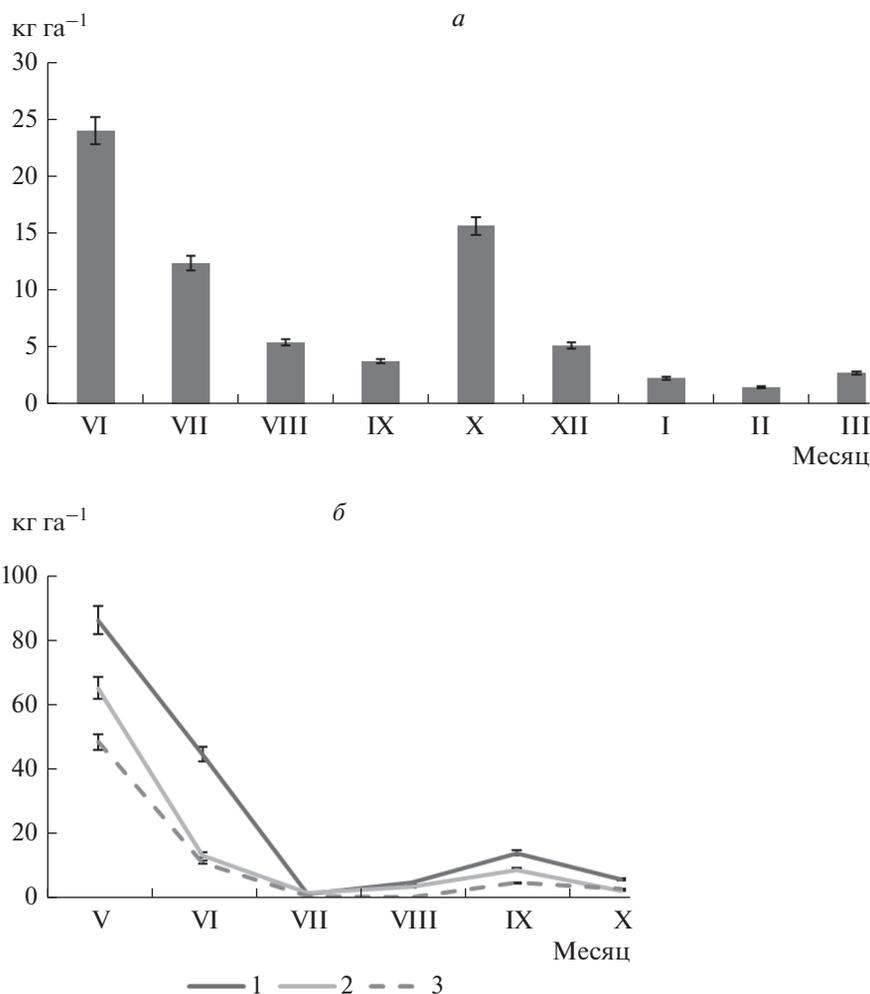
реакцию почвенных вод, контролирует доступность питательных элементов для растений. Состав РОУ лизиметрических вод отражает биологическую продуктивность ценозов, интенсивность разложения, физико-химическую адсорбцию и транспортные процессы в почве. Нами ранее (Робакидзе и др., 2013, 2015) была проведена оценка миграционных потоков РОУ с осадками в трех типах среднетаежных еловых экосистем на подзолистых почвах. Показано, что в составе атмосферных осадков, поступающих под полог ельников, содержание РОУ подвержено значительным колебаниям. На основе экспериментальных исследований определено количество поступающего РОУ в исследуемом ельнике разнотравно-черничном. Поступление РОУ со снегом под полог древостоя варьирует по месяцам зимнего сезона от 1.3 до 8.0 кг га<sup>-1</sup>. Более высокие выпадения его отмечены в декабре (рис. 3). В феврале происходит снижение в снеговой воде, а в марте увеличение содержания РОУ. Таким образом, за зимний период в ельнике разнотравно-черничном в разные годы выпало от 9.4 до 15.2 кг га<sup>-1</sup> РОУ. В составе дождевых осадков содержание данного компонента в зависимости от периода вегетации под пологом древостоя ельника варьирует от 3 до 28 кг га<sup>-1</sup>. Более высокие показания его отмечены в июне и июле. В августе наблюдали снижение содержания РОУ в дождевой воде в исследуемом ельнике в среднем в 2.3 раза по сравнению с июлем. В октябре его концентрация увеличивается. За вегетационный период под полог ельника поступает 58.1–64.8 кг га<sup>-1</sup> РОУ. Итого с осадками под полог ельника в разные годы поступает от 69.2 до 79.9 кг га<sup>-1</sup> РОУ, из них 94% в подкроновое пространство. Содержание РОУ в лизиметрических водах снижается в процессе продвижения вниз по почвенному профилю. В течение вегетации концентрации РОУ в почвенных водах под разными горизонтами варьируют, так же как и в дождевых осадках, поступающих к поверхности почвы ельника. Более высокое содержание РОУ в почвенных водах отмечается в мае–июне, в июле резко снижается. В сентябре наблюдали повышенное содержание РОУ, а в октябре оно снова падает. Сентябрьское увеличение концентрации РОУ, видимо, связано с сезонным накоплением на поверхности почвы опада, который является источником ОВ. В сентябре колебания температуры способствуют разложению опада и вымыванию из него углерода ОВ в нижележащие горизонты, тогда как к октябрю ОВ в почве закрепляется в нерастворимом виде. За вегетационный сезон (май–октябрь) из подстилочно-торфяного горизонта ельника разнотравно-черничного вымывается в среднем 156.9 кг га<sup>-1</sup>, из подзолистого – 95.4 кг га<sup>-1</sup>, из субэлювиального – 68.6 кг га<sup>-1</sup> РОУ. Для сравнения, в северотаежном ельнике

зеленомошном Мурманской области вынос углерода из лесной подстилки составляет 95 кг га<sup>-1</sup>, из минерального профиля – 35 кг га<sup>-1</sup> (Аккумуляция углерода..., 2018). Анализ потоков РОУ в осадках и лизиметрических водах ельника в системе атмосфера–древостой–почва свидетельствует о том, что атмосферные выпадения существенно обогащаются органическим углеродом.

**Эмиссия CO<sub>2</sub> с поверхности почвы** служит важнейшей составляющей общего поступления парниковых газов в атмосферу. На основе регистрации потока диоксида углерода с поверхности почв исследуемых ельников выявлены суточные и сезонные изменения его показателей. В течение всего вегетационного периода отмечается понижение интенсивности CO<sub>2</sub>-газообмена почвы в утренние и дневные, повышение в вечерние и ночные часы. Количество выделяющегося CO<sub>2</sub> с поверхности подзолистой почвы ельника разнотравно-черничного в середине мая, после схода снега составляло от 0.03 до 0.06 г С м<sup>-2</sup> ч<sup>-1</sup>, в июле–августе постепенно увеличивалось от 0.29 до 0.44 г С м<sup>-2</sup> ч<sup>-1</sup> и постепенно снижалось к осени, составляя в конце октября 0.01–0.03 г С м<sup>-2</sup> ч<sup>-1</sup>. С поверхности почвы ельника разнотравно-черничного выделяется в разные годы от 2.26 до 2.69, в среднем 2.48 т С га<sup>-1</sup> сезон<sup>-1</sup> (Машика, 2006). Согласно результатам наших наблюдений (Кузнецов, 2014), в конце мая эмиссия диоксида углерода с поверхности полугидроморфной почвы ельника чернично-сфагнового составляла 0.0003–0.01 г С м<sup>-2</sup> ч<sup>-1</sup>, более высокого значения достигала в июле 0.11–0.15, и в октябре снижалась до 0.02 г С м<sup>-2</sup> ч<sup>-1</sup>. Средняя удельная скорость выделения CO<sub>2</sub> с поверхности почвы ельника чернично-сфагнового с мая по октябрь в зависимости от условий вегетационного сезона составила от 2.44 до 2.50, в среднем 2.47 т С га<sup>-1</sup> сезон<sup>-1</sup>.

В исследуемых ельниках выявлена положительная корреляционная взаимосвязь ( $r = 0.34–0.95$ , при  $p < 0.05$ ) скорости эмиссии CO<sub>2</sub> с температурой верхних горизонтов почвы. Влияние влажности почвы на выделение диоксида углерода проследить довольно сложно из-за небольших ее колебаний. При средних значениях влажности и среднесуточной эмиссии CO<sub>2</sub> линейный корреляционный анализ показал отрицательную связь ( $r = -0.44–0.86$ , при  $p < 0.05$ ) для ельника разнотравно-черничного (Машика, 2006) и незначительную ( $r = 0.13–0.36$ , при  $p > 0.05$ ) для ельника чернично-сфагнового (Кузнецов, 2014).

В ельнике чернично-сфагновом были проведены наблюдения эмиссии CO<sub>2</sub> с поверхности почвы в зимний период – с января по апрель 2009 г. Выделение диоксида углерода с января по март незначительное, в среднем 0.003 г С м<sup>-2</sup> ч<sup>-1</sup>. Близкие к полученным данным показатели эмиссии



**Рис. 3.** Поступление РОУ с осадками (а) и вынос с лизиметрическими водами (б) в ельнике разнотравно-черничном (среднее за три года). 1 – подстильно-торфяной, 2 – подзолистый, 3 – субэлювиальный горизонты почвы.

CO<sub>2</sub> с поверхности почвы в зимний период приведены для хвойных лесов Западной Сибири (Чебакова и др., 2002) и Канады (Mahli et al., 1999). В апреле выделение диоксида углерода из почвы среднетаежного ельника значительно увеличилось и равнялось 0.02 г С м<sup>-2</sup> ч<sup>-1</sup>. Увеличение эмиссии CO<sub>2</sub> в начале весны Н.М. Чебакова с соавт. (2002) объясняют усилением стволового дыхания, обусловленным, в свою очередь, увеличением теплообмена в почве в весенний период. Согласно нашим наблюдениям, поток диоксида углерода с января по апрель в ельнике чернично-сфагновом составил 0.23 т С га<sup>-1</sup> или 8.5% от эмиссии CO<sub>2</sub> с поверхности почвы за вегетационный период.

При изучении цикла углерода в лесных экосистемах следует учитывать роль потоков углерода из КДО. Известно, что процессы биологического разложения древесины протекают при участии широкого круга организмов, образующих ксило-

фильные сообщества, где ведущая роль принадлежит дереворазрушающим грибам. Показано, что скорость разложения древесины в естественных условиях зависит от многих факторов, среди которых наиболее важным является влажность воздуха приземного слоя и почвы в период вегетации. Эти показатели, в свою очередь, определяют влажность древесины КДО, рост мицелия грибов, их видоспецифичность. В скорости разложения значима также роль линейных параметров стволов, положения их относительно земли, характеристики экотопа и другие (Krankina, Harmon, 1995; Шорохова, Шорохов, 1999; Mukhin et al., 2021). Показано также, что выделение CO<sub>2</sub> с древесины валежа определяется стадией ее гниения (Сафонов и др., 2012; Иванов и др., 2018; Гитарский и др., 2020). Согласно нашим исследованиям, у древесины ели первой стадии гниения эмиссия CO<sub>2</sub> составила 0.01 г С м<sup>-2</sup> ч<sup>-1</sup>. Затем она постепенно возрастала по мере увеличения деструкции

и достигала  $0.38 \text{ г С м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$  у древесины пятой стадии гниения. Измерения показали, что эмиссия углерода из древесины сухостойных деревьев и валежа составила  $0.41 \pm 0.11$  и  $0.38 \pm 0.07 \text{ т га}^{-1} \text{ год}^{-1}$  для ельника разнотравно-черничного и чернично-сфагнового соответственно.

## ОБСУЖДЕНИЕ

В исследуемых среднетаежных старовозрастных ельниках эдификатором экосистем является разновозрастный еловый древостой, представленный деревьями четырех–пяти классов возраста. В фитоценозах выражен успешный возобновительный процесс. Подрост 6–8 тыс. экз.  $\text{га}^{-1}$  состоит в основном из ели, здоровый. Следовательно, в древостоях ельников происходит непрерывная смена поколений. В ельнике разнотравно-черничном на подзолистой почве и в ельнике чернично-сфагновом на торфянисто-подзолисто-глеевой почве пул углерода в экосистеме довольно близок и составляет  $187.68$  и  $184.40 \text{ т га}^{-1}$  соответственно. Из его запасов  $47.8$ – $49.1\%$  аккумуляровано в растительном ОВ, включающем древостой, подрост, подлесок и растения напочвенного покрова. Углерод ОВ почвы занимает  $44.1$ – $45.3\%$ , КДО –  $5.6$ – $8.1\%$  от его общего пула. Небольшие различия аккумуляции углерода ОВ в ельниках объясняется тем, что исследуемые еловые сообщества произрастают на близких по гранулометрическому составу и химическим свойствам почвах. Почвы супесчаные, подстилаемые суглинками, обладают высокой кислотностью. В минеральных горизонтах почвы с глубиной резко падает содержание гумуса и азота (Коренные еловые леса..., 2006). Продукция ОВ ельника разнотравно-черничного составляет  $3.3 \text{ т С га}^{-1} \text{ год}^{-1}$ , ельника чернично-сфагнового –  $3.08 \text{ т С га}^{-1} \text{ год}^{-1}$ . За год с опадом в почву старовозрастных ельников поступает  $2.84$  и  $2.55 \text{ т С га}^{-1}$  соответственно. Эмиссия диоксида углерода с поверхности почв ельников в разные годы составляет  $2.3$ – $2.7 \text{ т га}^{-1} \text{ сезон}^{-1}$ . Вклад углерода КДО в потоке углекислого газа составляет  $0.41$  для ельника разнотравно-черничного и  $0.38 \text{ т га}^{-1} \text{ год}^{-1}$  для ельника чернично-сфагнового.

Оценка бюджета углерода в экосистеме проведена на основании потоков углерода, т.е. по разности между поступлением и потерями углерода по уравнению (Кудеяров и др., 2007)

*Чистая экосистемная продукция (Net Ecosystem Production, NEP) = NPP – Дыхание гетеротрофов*

Дыхание гетеротрофных организмов является одним из ключевых звеньев при оценке углеродного цикла как в почве, так и в экосистеме. Оно определяется по разности между эмиссией  $\text{CO}_2$  с

поверхности почвы и дыханием корней. В исследованиях ряда авторов (Bond-Lamberty et al., 2004; Кудеяров и др., 2007; Евдокимов и др., 2010, и др.) показано, что дыхание корней древостоев занимает от 7 до 36% от общей эмиссии углерода из почвы. В наших расчетах доля дыхания корней была принята 27% от общего дыхания с поверхности почвы. Данный показатель является средним согласно вышеприведенным работам.

Так, в ельнике разнотравно-черничном бюджет углерода ( $\text{т С га}^{-1} \text{ год}^{-1}$ ) в экосистеме равен  $3.30 - 2.43 = 0.87$  (с учетом выноса РОУ из почвы  $0.07$  он составит  $0.80$ ), а в чернично-сфагновом  $3.08 - 2.72 = 0.36$ . Для сравнения, старовозрастные еловые экосистемы черничных типов в условиях РК служат местом стока для  $0.2$ – $0.3$  в северной и  $0.3$ – $0.4 \text{ т С га}^{-1} \text{ год}^{-1}$  в средней подзоне тайги (Коренные еловые леса..., 2006).

Спелые и перестойные ельники рассматриваются преимущественно как сток углерода и реже как углерод-нейтральные экосистемы (Valentini et al., 2000; Luysaert et al., 2008; Ueyama et al., 2014, и др.) Количественная характеристика пулов и потоков углерода, а также величина поглощения или выделения углерода в лесной экосистеме зависит от возраста древостоя (Law et al., 2003). В работе Крииска с соавт. (Kriiska et al., 2019) показано, что NEP хвойных экосистем снижается с увеличением возраста древостоя, смещаясь в сторону умеренного источника углерода в насаждениях возрастом более 100 лет. Спелые и перестойные лесные фитоценозы, приближаясь к устойчивому равновесному состоянию (стадии климакса), в отдельные периоды могут стать источником углерода вследствие снижения их продуктивности, накоплению больших запасов почвенного углерода и отпада деревьев (Бобкова, 2007; Luysaert et al., 2008; Goulden et al., 2011). Приведенный в данной статье материал показывает, что рассматриваемые среднетаежные коренные ельники являются стоком углерода. Несмотря на то, что общие запасы углерода фитомассы и почвы исследуемых экосистем близки, показатели NPP и NEP ельника разнотравно-черничного на подзолистых почвах несколько выше, чем ельника чернично-сфагнового на торфянисто-подзолисто-глеевых. Это, видимо, следует объяснить прежде всего неблагоприятными условиями влажности полугидроморфной почвы ельника чернично-сфагнового, для которой характерно постоянное переувлажнение (Коренные еловые леса..., 2006). Избыток влаги в почве способствует снижению скорости деструкции растительных остатков и аккумуляции углерода в лесной подстилке, почве и КДО. Запасы углерода мертвого органического вещества (КДО + лесная подстилка) в исследуемых нами лесных сообществах значительны. В ельнике разнотравно-черничном

они равны 25.54, в ельнике чернично-сфагновом 41.97 т га<sup>-1</sup>, что составляет 13.6 и 22.0% соответственно от общих запасов углерода в экосистемах. Следует отметить, что накапливая мортмассу, старовозрастные ельники не обязательно становятся источником углерода. Они сохраняют аккумулярующие функции. Медленно разлагаясь и накапливаясь на поверхности и в толще почвы, фитодетрит исполняет роль хранителя углерода в экосистемах и субстрата для появления новых поколений древесных растений. Как показали исследования, экосистема коренного среднетаежного ельника чернично-сфагнового на полугидроморфных почвах является слабым, но все-таки стоком углерода, в то время как сфагново-черничный ельник на торфянисто-подзолисто-глеуватой почве в условиях южной тайги — его источником. Согласно А.В. Варлагину с соавт. (2012), по результатам 12-летних наблюдений в южнотаежном ельнике величина NEE варьирует от -55 до -318 г С м<sup>-2</sup> год<sup>-1</sup>. В то же время старовозрастный сложный неморальный ельник подзоны южной тайги характеризуется положительным (NEE = 166 г С м<sup>-2</sup> год<sup>-1</sup>) углеродным балансом (Ольчев и др., 2009).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом анализ входного (расход атмосферного углерода на формирование продукции) и выходного (возврат С-СО<sub>2</sub> в атмосферу) потоков углерода показывает, что старовозрастные ельники разнотравно-черничный на подзолистых почвах и чернично-сфагновый на торфянисто-подзолисто-глеуватых служат местом стока углерода. NEE равен 0.87 и 0.36 т С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup> соответственно, что находится в соответствии с приведенными оценками (0.66 т С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>) для покрытых лесом земель средней тайги России (Швиденко, Щепаченко, 2014), выше оценок (0.26 т С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>) для бореальных лесов Сибири (Ведрова, Ваганов, 2009). Вызывают сомнение данные С.В. Загировой с соавт. (2020), характеризующие положительный баланс углерода (NEE) 327 г С м<sup>-2</sup> в течение вегетационного периода (апрель—август) для среднетаежного перестойного ельника черничного на подзолистых почвах. Приведенный в статье материал может быть использован при оценке роли старовозрастных хвойных лесов в углеродном балансе биосферы Северных регионов таежной зоны.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках бюджетных тем НИР “Пространственно-временная динамика структуры и продуктивности фитоценозов лесных и болотных экосистем на европейском Северо-Востоке России”

(AAAA-A17\_117122090014-8) и “Зональные закономерности динамики структуры и продуктивности первичных и антропогенно измененных фитоценозов лесных и болотных экосистем европейского северо-востока России” (№ 1021051101417-8-1.6.19).

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии какого-либо конфликта интересов.

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агроклиматические ресурсы Коми АССР, 1973. Л.: Гидрометеоиздат. 134 с.
- Агрохимические методы исследования почв, 1975 / Отв. ред. Соколов А.В. М.: Наука. 656 с.
- Аккумуляция углерода в лесных почвах и сукцессионный статус лесов, 2018 / Под ред. Лукиной Н.В. М.: Т-во науч. изд. КМК. 232 с.
- Атлас Коми АССР*, 1964. М.: УГК. 112 с.
- Бобкова К.С., 2007. Биологическая продуктивность и компоненты баланса углерода в заболоченных коренных ельниках Севера // *Лесоведение*. № 6. С. 45–54.
- Бобкова К.С., Тужилкина В.В., 2001. Содержание углерода и калорийность органического вещества в лесных экосистемах Севера // *Экология*. № 1. С. 69–71.
- Бобкова К.С., Машика А.В., Смагин А., 2014. Динамика содержания углерода органического вещества в среднетаежных ельниках на автоморфных почвах / Отв. ред. Лукина Н.В. СПб.: Наука. 270 с.
- Бобкова К.С., Робакидзе Е.А., Торлопова Н.В., 2020. Круговорот элементов минерального питания в экосистеме коренного разнотравно-черничного ельника средней тайги (республика Коми) // *Сиб. лесн. журн.* № 2. С. 40–54. <https://doi.org/10.15372/SJFS20200205>
- Бобкова К.С., Смоленцева Н.Л., Тужилкина В.В., Артемов В.А., 1982. Круговорот азота и зольных элементов в сосново-еловом насаждении средней тайги // *Лесоведение*. № 5. С. 3–11.
- Бобкова К.С., Галенко Э.П., Тужилкина В.В., Сенькина С.Н., 1989. Эколого-физиологические основы продукционного процесса хвойных фитоценозов на Севере. Серия препринтов “Научные доклады”. Вып. 213. Сыктывкар: Коми НЦ УрО АН СССР. 28 с.
- Варлагин А.В., Выгодская Н.Н., Курбатова Ю.А., Широная И.В., Широная Н.В., Шульце Э.-Д., 2012. Многолетняя динамика составляющих энерго-массообмена между атмосферой и лесными экосистемами // Динамика многолетних процессов в экосистемах Центрально-Лесного заповедника. Тр. ЦЛГПБЗ.

- Вып. 6. Великие Луки: ООО “Великолукская городская типография”. С. 71–81.
- Ведрова Э.Ф., Ваганов Е.А., 2009. Углеродный бюджет бореальных лесов Средней Сибири // ДАН. № 5. С. 678–682.
- Ведрова Э.Ф., Мухортова Л.В., Трефилова О.В., 2018. Участие старовозрастных лесов в бюджете углерода бореальной зоны Центральной Сибири // Изв. РАН. Сер. биол. № 3. С. 326–336. <https://doi.org/10.7868/S0002332918030104>
- Гитарский М.Л., Замолодчиков Д.Г., Мухин В.А., Дярова Д.К., Грабар В.А. и др., 2020. Сезонная изменчивость эмиссии диоксида углерода при разложении елового валежа южной тайги Валдая // Лесоведение. № 3. С. 239–249. <https://doi.org/10.31857/S0024114820030055>
- Горбачева Т.Т., Лукина Н.В., 2004. Органический углерод в водах подзолов ельников зеленомошных Кольского полуострова // Лесоведение. № 4. С. 43–50.
- Гусев И.И., 2002. Моделирование экосистем. Архангельск: Изд-во Арханг. гос. техн. ун-та. 112 с.
- Евдокимов И.В., Ларионова А.А., Шмитт М., Лопес де Гереню В.О., Бан М., 2010. Экспериментальная оценка вклада дыхания корней растений в эмиссию углекислого газа из почвы // Почвоведение. № 12. С. 1479–1488.
- Загирова С.В., Михайлов О.А., Елсаков В.В., 2020. Поток диоксида углерода, тепла и влаги между еловым насаждением и атмосферой на европейском Северо-Востоке России // Изв. РАН. Сер. биол. № 3. С. 325–336.
- Замолодчиков Д.Г., 2009. Оценка пула углерода крупных древесных остатков в лесах России с учетом влияния пожаров и рубок // Лесоведение. № 4. С. 3–15.
- Иванов А.В., Браун М., Замолодчиков Д.Г., Лошаков С.Ю., Потоцкий О.В., 2018. Эмиссия углерода с поверхности валежа в кедровых лесах южного Приморья // Экология. № 4. С. 275–281. <https://doi.org/10.7868/S0367059718040042>
- Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции, 2006 / Отв. ред. Бобкова К.С., Галенко Э.П. СПб.: Наука. 337 с.
- Кошурникова Н.Н., Верховец С.В., 2011. Продукция углерода фитомассы в южно-таежных темнохвойных лесах Западной Сибири (Кеть-Чулымский лесорастительный округ) // Растительные ресурсы. Т. 47. № 3. С. 8–21.
- Кудяров В.Н., Заварзин Г.А., Благодатский С.А., Борисов А.В., Воронин П.Ю. и др., 2007. Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России. М.: Наука. 315 с.
- Кузнецов М.А., 2014. Выделение CO<sub>2</sub> с поверхности почвы в ельнике чернично-сфагновом // Углерод в лесных и болотных экосистемах особо охраняемых природных территорий Республики Коми / Отв. ред. Бобкова К.С., Загирова С.В. Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН. С. 87–94.
- Кузнецов М.А., Бобкова К.С., 2014. Потоки органического углерода в системе почва-фитоценоз ельника чернично-сфагнового средней тайги Республики Коми // Экология. № 5. С. 338–345.
- Лесное хозяйство и лесные ресурсы Республики Коми, 2000 / Под ред. Козубова Г.М., Таскаева А.И. М.: ИПЦ ДИК. 512 с.
- Лесные экосистемы Енисейского меридиана, 2002 / Под ред. Плешикова Ф.И., Ваганова Е.А., Ведровой Э.Ф. и др. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 356 с.
- Лесотаксационный справочник для северо-востока европейской части СССР, 1986 / Под ред. Войнова Г.С. Архангельск: Правда Севера. 357 с.
- Машика А.В., 2006. Эмиссия диоксида углерода с поверхности подзолистой почвы // Почвоведение. № 12. С. 1457–1464.
- Мелехина Е.Н., 2001. Почвенная микрофауна // Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера / Под ред. Бобковой К.С., Галенко Э.П. СПб.: Наука. С. 234–250.
- Методы изучения лесных сообществ, 2002. СПб.: НИИ Химки СПбГУ. 240 с.
- Никонов В.В., Лукина Н.В., 1994. Биогеохимические функции лесов на северном пределе распространения. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 315 с.
- Ольчев А.В., Курбатова Ю.А., Татарин Ф.А., Молчанов А.Г., Варлагин А.В. и др., 2009. Оценка первичной валовой и чистой продуктивности еловых лесов центрально-европейской части России с помощью полевых измерений и математической модели // Успехи соврем. биологии. Т. 129. № 6. С. 565–577.
- Орлов А.Я., 1967. Метод определения массы корней деревьев в лесу и возможность учета годичного прироста органической массы в толще лесной почвы // Лесоведение. № 1. С. 64–69.
- Осинов А.Ф., Кузнецов М.А., 2010. Содержание органического углерода в болотно-подзолистых почвах хвойных лесов средней тайги // Лесоведение. № 6. С. 65–70.
- ОСТ 56-69-83., 1983. Пробные площади лесостроительные. Метод закладки. М.: ЦБНТИ Гослесхоза СССР. 60 с.
- Полевой определитель почв России, 2008. М.: Почв. ин-т им. В.В. Докучаева. 88 с.
- Продуктивность и круговорот элементов в фитоценозах Севера, 1975 / Отв. ред. Пономарева В.В. Л.: Наука. 130 с.
- Робакидзе Е.А., Торлопова Н.В., Бобкова К.С., 2013. Химический состав жидких атмосферных осадков в старовозрастных ельниках средней тайги // Геохимия. № 1. С. 72–83.
- Робакидзе Е.А., Торлопова Н.В., Бобкова К.С., 2015. Химический состав снеговых вод под пологом старовозрастных еловых древостоев средней тайги Республики Коми // Лесоведение. № 6. С. 458–469.
- Роде А.А., 1960. Методы изучения водного режима почв. М.: АН СССР. 244 с.
- Родин Л.Е., Ремезов Н.П., Базилевич Н.И., 1968. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л.: Наука. 143 с.

- Рубцов М.В., Дерюгин А.А., Соломина Ю.Н., Гурцев В.И., 1990. Водорегулирующая роль таежных лесов. М.: Агропромиздат. 221 с.
- Сафонов С.С., Карелин Д.В., Грабар В.А., Латышев Б.А., Грабовский В.И. и др., 2012. Эмиссия углерода от разложения валежа в южнотаежном ельнике // Лесоведение. № 5. С. 44–49.
- Смагин А.В., Садовникова Н.Б., Смагина М.В., Глаголев М.В., Шевченко Е.М. и др., 2001. Моделирование динамики органического вещества почв. М.: МГУ. 120 с.
- Смоленцева Н.Л., 1979. Роль почвенных животных и микроорганизмов в разложении опада сосново-елового насаждения средней тайги // Экология роста и развития сосны и ели на Северо-Востоке Европейской части СССР. Сыктывкар: Коми филиал АН СССР. С. 104–116.
- Стороженко В.Г., 1990. Датировка разложения валежа ели // Экология. № 6. С. 66–69.
- Усольцев В.А., 2007. Биологическая продуктивность лесов Северной Евразии: методы, база данных и ее приложения. Екатеринбург: УрО РАН. 636 с.
- Уткин А.И., 1975. Биологическая продуктивность лесов (методы изучения и результаты) / Лесоведение и лесоводство // Итоги науки и техники. М.: ВИНТИ АН СССР. Т. 1. С. 9–189.
- Уткин А.И., Замолодчиков Д.Г., Честных О.В., 2004. Углеродные пулы фитомассы, почв и депонирование углерода в еловых лесах России // Хвойные борельной зоны. № 2. С. 21–30.
- Фролова Л.Н., 1965. Особенности почвообразования в еловых лесах в связи со сменой пород в условиях Коми АССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар. 18 с.
- Хабибуллина Ф.М., 2009. Почвенная микробиота естественных и антропогенно нарушенных экосистем Северо-Востока европейской части России. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Сыктывкар. 40 с.
- Чебакова Н.М., Колле О., Золотухин Д.А., Ллойд Дж., Арнет А., Парфенова Е.И., 2002. Годичная и сезонная динамика энерго- и массообмена в основном лесу средней тайги // Лесные экосистемы Енисейского Меридиана. Новосибирск: Изд-во СО РАН. С. 52–64.
- Черепанов С.К., 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья. 990 с.
- Швиденко А.З., Щепаченко Д.Г., 2014. Углеродный бюджет лесов России // Сиб. лесн. журн. № 1. С. 69–92.
- Шорохова Е.В., Шорохов А.Л., 1999. Характеристика классов разложения древесного детрита ели, березы и осины в ельниках подзоны средней тайги // Тр. СПб НИИ лесного хоз-ва. Вып. 1. С. 17–23.
- Bond-Lamberty B., Wang C., Gower S.T., 2004. Contribution of root respiration to soil surface CO<sub>2</sub> flux in a boreal black spruce chronosequence // Tree Physiol. V. 24. P. 1387–1395.
- Dahlman R.C., Kuceera C.L., 1965. Root productivity and turnover in native prairie // Ecology. V. 46. № 1–2. P. 102–105.
- Goulden M.L., McMillan A.M.S., Winston G.C., Rocha A.V., Manies K.L. et al., 2011. Patterns of NPP, GPP, respiration, and NEP during boreal forest succession // Glob. Change Biol. V. 17. № 2. P. 855–871. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02274.x>
- Hadden D., Grelle A., 2016. Changing temperature response of respiration turns boreal forest from carbon sink into carbon source // Agric. For. Meteorol. V. 223. P. 30–38. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2016.03.020>
- Healy R.W., Striegl R.G., Russell T.F., Hutchinson G.L., Livingston G., 1996. Numerical evaluation of static-chamber measurements of soil-atmosphere gas exchange: Identification of physical processes // Soil Sci. Soc. Am. J. V. 60. P. 740–747.
- Heath G.W., Edwards C.A., Arnold M.K., 1964. Some methods for assessing the activity of soil animals in the breakdown of leaves // Pedobiologia. V. 4. № 1–2. P. 80–87.
- IUSS Working Group WRB, 2015. World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015. International soil classification system for naming soil and creating legends for soil map. World Soil Resources Reports № 106. Rome: FAO. 192 p.
- Johnston C.A., Groffman P., Breshears D.D., Cardon Z.G., Currie W. et al., 2004. Carbon cycling in soil // Front. Ecol. Environ. № 2. P. 522–528.
- Krankina O.N., Harmon M.E., 1995. Dynamics of the dead wood carbon pool in northern-western Russian boreal forests // Water Air Soil Pollut. V. 82. P. 227–238.
- Kriiska K., Frey J., Asi E., Kabral N., Uri V. et al., 2019. Variation in annual carbon fluxes affecting the SOC pool in hemiboreal coniferous forests in Estonia // For. Ecol. Manag. V. 433. P. 419–430. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.026>
- Law B.E., Sun O.J., Campbell J., Tuyl S., van, Thornton P.E., 2003. Changes in carbon storage and fluxes in a chronosequence of ponderosa pine // Glob. Change Biol. V. 9. P. 510–524. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00624.x>
- Lindroth A., Grelle A., Moren A.-S., 1998. Long-term measurements of boreal forest carbon balance reveal large temperature sensitivity // Glob. Change Biol. V. 4. P. 443–450.
- Luyssaert S., Schulze E.-D., Börner A., Kohl A., Hessenmöller D. et al., 2008. Old-growth forests as global carbon sinks // Nature. V. 455. P. 213–215. <https://doi.org/10.1038/nature07276>
- Magnani F., Mencuccini M., Borghetti M., Berbigier P., Berninger F. et al., 2007. The human footprint in the carbon cycle of temperate and boreal forests // Nature. V. 447. P. 848–850. <https://doi.org/10.1038/nature05847>
- Mahli Y., Baldocchi D., Jarvis P., 1999. The carbon balance of tropical, temperate and boreal forests // Plant Cell Environ. V. 22. P. 715–740.
- Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forest, 2011. Part XI. 30 p. <http://icp-forests.net/page/icp-forests-manual>
- Milyukova I.M., Kolle O., Varlagin A.V., Vygodskaya N.N., Schulze E.D., Lloyd J., 2002. Carbon balance of a southern taiga spruce stand in European Russia // Tellus B. Chem. Phys. Meteorol. V. 54. P. 429–442. <https://doi.org/10.3402/tellusb.v54i5.16679>

- Mukhin V.A., Diyarova D.K., Gitarskiy M.L., Zamolodchikov D.G., 2021. Carbon and oxygen gas exchange in woody debris: The process and climate-related drivers // *Forests*. V. 12. № 9. <https://doi.org/10.3390/f12091156>
- Pan Y., Birdsey R.A., Fang J., Houghton R., Kauppi P.E., Kurz W.A., 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests // *Science*. V. 333. P. 988–993.
- Pregitzer K.S., Euskirchen E.S., 2004. Carbon cycling and storage in world forests: Biome patterns related to forest age // *Glob. Change Biol.* V. 10. P. 2052–2077. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00866.x>
- Stocker T.F., Qin D., Plattner G.-K., Alexander L.V., Allen S.K., et al., 2013. Technical summary // *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 33–115. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.005>
- Ueyama M., Harazono Y., Kim Y., Tanaka N., 2009. Response of the carbon cycle in sub-arctic black spruce forests to climate change: Reduction of a carbon sink related to the sensitivity of heterotrophic respiration // *Agric. For. Meteorol.* V. 149. P. 582–602
- Uri V., Kukumägi M., Aosaar J., Varik M., Becker H. et al., 2019. The carbon balance of a six-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) ecosystem estimated by different methods // *For. Ecol. Manag.* V. 433. P. 248–262. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.012>
- Valentini R., Matteucci G., Dolman A.J., Schulze E.-D., Rebmann C. et al., 2000. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests // *Nature*. V. 404. P. 861–865.
- Zhangurov E.V., Lebedeva M.P., Zaboeva I.V., 2011. Microstructure of genetic horizons in automorphic soils of the Timan Ridge // *Eurasian Soil Sci.* V. 44. P. 261–271. <https://doi.org/10.1134/S1064229311030203>

## Carbon budget in the ecosystems of virgin spruce forests in the middle taiga

K. S. Bobkova<sup>a</sup> and M. A. Kuznetsov<sup>a, \*</sup>

<sup>a</sup>*Institute of Biology, Komi Research Center, Ural Branch of RAS  
Kommunisticheskaya, 28, Syktyvkar, 167982 Russia*

*\*e-mail: kuznetsov\_ma@ib.komisc.ru*

The main components of the carbon cycle in the ecosystem of spruce forests of the middle taiga are characterized. The objects of the study are spruce forests: grasses-blueberry and blueberry-sphagnum. The input and expenditure items of the carbon budget of phytocenoses are estimated by biological productivity. Phytomass and growth of aboveground organs of woody plants were determined by the method of model trees. The mass of the roots is determined by the method of large and small monoliths. The litterfall was revealed with the help of fall catchers. The mass of herbaceous plants, shrubs and mosses was determined by the method of mowing on 10 sites measuring  $0.5 \times 0.5$  m. The leaf litter of plants of the grass-shrub layer is estimated by their growth. The reserves of organic carbon in soils were determined by the content of humus in various horizons, taking into account the density of the soil. CO<sub>2</sub> emissions were measured using the dark chamber method using the LI-COR 8100 ICG (LI-COR Biosciences, USA). The total carbon pool in the ecosystems of old-age spruce forests is 184.4–187.7 t ha<sup>-1</sup>, of which 48–49 – in plants of phytocenosis, 6–8% – in large wood residues (dead wood). In the soil, including the litter and mineral layer, 44–45% of the total carbon pool is stored, about a third of which is concentrated in an organogenic horizon with a capacity of 7.7 cm in a mixed-herb blueberry spruce and 13.1 cm in a blueberry-sphagnum spruce. It was found out that in old-age spruce forests, phytocenosis has a significant effect on the dynamics of the content of soluble carbon of organic matter in atmospheric precipitation and in soil waters. The annual carbon deposition by phytocenoses of spruce forests is 3.30 in mixed-herb-blueberry and 3.08 t ha<sup>-1</sup> in blueberry-sphagnum. The forest stand plays an extremely important role in carbon production. The carbon of the litterfall has been found to be 2.48–2.84 t ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>. Mineralization losses due to the decomposition of plant residues in spruce forests amounted to less than 30%. The emission of carbon dioxide from the soil surface is affected by the weather conditions of the season. A positive correlation of CO<sub>2</sub> emissions with soil temperature ( $r = 0.6–0.8$ ) was noted. The CO<sub>2</sub> emission from the soil of spruce forests was 2.47 tons per ha<sup>-1</sup> season<sup>-1</sup>. The carbon budget of the virgin spruce forests of middle taiga is 0.36 and 0.87 t ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>.

УДК [591.11:612.22](204)

## К ПРИРОДЕ РАЗВИТИЯ ЕСТЕСТВЕННЫХ ЭНДОГЕННЫХ ГИПОКСИЧЕСКИХ СОСТОЯНИЙ У ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

© 2022 г. А. А. Солдатов\*

*Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН  
просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011 Россия**\*E-mail: alekssoldatov@yandex.ru*

Поступила в редакцию 17.08.2022 г.

После доработки 21.10.2022 г.

Принята к публикации 11.11.2022 г.

Рассматриваются эндогенные формы гипоксических состояний, отражающих специфику организации систем кислородного обеспечения у водных организмов, которые не свойственны наземным формам жизни. Они включают респираторный, циркуляторный и гемический компоненты. Анализируются исключительно естественные процессы, которые приводят к развитию ряда критических состояний на протяжении жизненного цикла гидробионтов, а также при адаптации к факторам водной среды (гипоксии, гипотермии, гиперосмии). Токсические эффекты, патологии и заболевания не учитываются. Описана группа процессов, приводящая к развитию артериальной гипоксемии, которая реализуется на уровне респираторных поверхностей (вентиляционная и парехиматозная гипоксия). Рассмотрены причины, ответственные за нарушение процессов микроциркуляции на тканевом уровне (ишемическая и застойная гипоксия). Определены механизмы, приводящие к периодическому понижению концентрации гемоглобина в крови (анемия), росту содержания метгемоглобина и изменению кинетических характеристик связывания кислорода кровью. Рассмотренные состояния не следует расценивать как аномальные, так как они отражают группу процессов, которые реализуются в организме гидробионтов в течение его жизнедеятельности.

DOI: 10.31857/S0044459622060070

Под гипоксическими состояниями понимают особый относительно устойчивый во времени комплекс физиологических и метаболических процессов, позволяющий организму определенный период времени существовать в условиях острой нехватки кислорода (Колчинская, 1991). Эти состояния особо актуальны для обитателей водной среды. Диффузия кислорода здесь протекает почти в 10000 раз менее эффективно, чем на воздухе (Жоусе, 2000). Не случайно В.И. Вернадский писал: “Борьба за существование в водных экосистемах – это, прежде всего, борьба за кислород!” (по: Кляшторин, 1982). Гипоксические зоны (оxygen-minimum zones, OMZ) широко представлены в водах Мирового океана (Levin, 2002; Middelburg, Levin, 2009; Gewin, 2010). Это придонные слои шельфа Северо-Западной и Юго-Западной Африки (Атлантический океан) (Duncombe-Rae et al., 2000; Karstensen et al., 2008), Персидского залива, шельфа Аравийского моря, Бенгальского залива и Андаманского моря (Индийский океан) (Paulmier, Ruiz-Pino, 2009; Banse et al., 2014). Особенно широкое распространение получили гипоксические акватории в Тихом океане. Они захватывают более 25% его шельфа (Karstensen et al.,

2008; Paulmier, Ruiz-Pino, 2009). В массе эти зоны расположены на глубинах 400–1500 м, реже – 150–300 м (Karstensen et al., 2008; Paulmier, Ruiz-Pino, 2009). Концентрация кислорода в них не превышает  $1.5 \text{ мгО}_2 \text{ л}^{-1}$  (в среднем  $0.5 \text{ мгО}_2 \text{ л}^{-1}$ ) (Levin, 2002; Banse et al., 2014), при норме  $7\text{--}8 \text{ мгО}_2 \text{ л}^{-1}$ . Для них характерно сочетанное действие острой гипоксии, гипербарии и гипотермии (Солдатов, 2019).

Гипоксические акватории широко представлены также в водах Черного и Балтийского морей. В первом случае они в основном являются следствием сероводородного заражения глубинных слоев воды (более 100–150 м), но могут развиваться и в шельфовой зоне (Дунай-Днестровский регион) в результате процессов эвтрофикации и апвеллинга (Орехова, Коновалов, 2018). Эвтрофирование глубинных слоев воды также является причиной развития гипоксии в Балтийском море. В последнее время они захватывают площадь около  $49000 \text{ км}^2$ , а содержание кислорода в них не превышает  $2 \text{ мгО}_2 \text{ л}^{-1}$  (Zillén et al., 2008).

Принято считать, что первичноводные формы жизни начинают ощущать дефицит кислорода при его концентрации менее  $2 \text{ мг O}_2 \text{ л}^{-1}$  (Rosenberg et al., 2001). Однако это справедливо в основном для бентосных организмов, обитающих в придонных слоях воды. У оксифильных видов (пелагические формы), не сталкивающихся с гипоксическими условиями среды, эти значения обычно выше ( $3\text{--}4 \text{ мг O}_2 \text{ л}^{-1}$ ) (Vaquer-Sunyer, Duarte, 2008). Существование организмов в условиях дефицита кислорода сопровождается развитием комплекса процессов, направленных на оптимизацию кислородного режима тканей и переход к суббазальным скоростям метаболизма (Hochachka, Somero, 2002). Многие из них приспособились к существованию в условиях длительной аноксии (Fenchel, Finlay, 1995; Stoeck et al., 2003). В их тканях реализуются весьма эффективные метаболические схемы анаэробной генерации энергии (Bidinotto et al., 1997; Lutz, Nilsson, 1997; Chew et al., 2005; Bickler, Buck, 2007). К ним можно отнести прежде всего представителей типа Mollusca и класса Priapulida (Андреевко, 2014). Наиболее радикальные изменения отмечены в клеточных системах лорицифер: вместо митохондрий в них обнаружены гидрогеносомы (Danovaro et al., 2010).

Специфика физико-химических условий водной среды, а также особенности функциональной организации первичноводных организмов позволили пересмотреть классификацию гипоксических состояний, принятую в отношении наземных форм жизни (Soldatov, 2012). Это коснулось, прежде всего, экзогенных форм гипоксии. Для водной среды актуальными принято считать следующие процессы, приводящие к развитию внешнего дефицита кислорода: ограничение водообмена, эвтрофикация, гипертермия и гиперосмия (Soldatov, 2012). Последние два фактора имеют значение преимущественно для мелководных водоемов. При этом первичные формы гипоксии (тканевая гипоксия) в отношении водных и наземных организмов не были пересмотрены: дефицит субстратов окисления, недостаточность окисления, нарушение окисления, разобщение окисления и фосфорилирования (Soldatov, 2012).

В настоящей работе рассматриваются новые эндогенные формы гипоксических состояний, отражающих специфику организации респираторных, циркуляторных и гемических систем у водных организмов, которые не свойственны наземным формам жизни.

### ЭНДОГЕННЫЕ ФОРМЫ ГИПОКСИИ

Эндогенные формы гипоксии могут развиваться в отсутствие внешнего дефицита кислорода и при полноценном функционировании дыха-

тельной цепи митохондрий клеток. Поэтому их относят к вторичной группе гипоксических состояний (Колчинская, 1991; Soldatov, 2012). Они обычно сопровождаются понижением артериального напряжения кислорода (артериальная гипоксемия), ограничением величин массопереноса кислорода к тканям либо одновременным сочетанием обоих процессов. Данные формы гипоксии включают респираторный, циркуляторный и гемический компоненты. В дальнейшем предполагается рассмотреть исключительно группу естественных процессов, протекающих в организме гидробионтов и приводящих к развитию у них гипоксических состояний. Токсические эффекты, патологии и заболевания учитываться не будут.

### РЕСПИРАТОРНЫЕ ФОРМЫ ГИПОКСИИ

Данный вид гипоксических состояний развивается вследствие функциональной недостаточности респираторной системы. Он включает в основном две составляющие: вентиляционную и паренхиматозную.

*Вентиляционная гипоксия* связана с ограничением дыхательных объемов и сопровождается развитием артериальной гипоксемии. Это возможно в случае подавления функциональной активности респираторного центра. У рыб данное состояние часто наблюдается в условиях температурного шока, особенно холодого (Azuma et al., 1998; Maricondi-Massari et al., 1998). В естественных условиях оно может возникать при подъеме глубинных вод (апвеллинг) и затрагивать преимущественно представителей донных сообществ. Показано, что низкие температуры повышают число гипоксических зон в тканевых структурах костистых рыб (Солдатов, Парфенова, 2011).

В ряде случаев артериальная гипоксемия развивается на фоне увеличения вентиляции жаберных полостей. Это может быть либо следствием функциональной недостаточности дыхательных движений, либо понижением диффузионных характеристик водно-гематического барьера. Подобная ситуация была отмечена в условиях гипертермии (Fernandes et al., 1995; Glass, Soncini, 1995; Soncini, Glass, 1997). Чаще всего она встречается в мелководных хорошо прогреваемых водоемах и водоемах-охладителях ТЭС и АЭС.

К вентиляционным формам гипоксии следует отнести и состояние гиподинамии в отношении высокоподвижных представителей ихтиофауны. Ограничение подвижности снижает роль таранного типа вентиляции жаберной полости, который в той или иной степени используют подвижные виды рыб (Кляшторин, 1982). Это существенно повышает энергетическую стоимость дыхания. Ограничение подвижности делает работу жаберного насоса менее эффективной. Следствием этого

должно быть снижение артериального напряжения кислорода. Данное состояние было зарегистрировано у тунцов, различных видов акул и скумбрий при их искусственном содержании (Perry, McDonald, 1993; Bushnell, Jones, 1994). Оно было отмечено и при садковом выращивании кефали-пиленгаса (Солдатов, Парфенова, 2009).

*Паренхиматозная гипоксия* определяется негативными изменениями характера диффузии кислорода на уровне водно-гематического барьера. Следствием этих процессов также является развитие артериальной гипоксемии. Водно-гематический барьер у гидробионтов включает три составляющие (Hills, Hughes, 1970): жаберную мембрану с примыкающим к ней неподвижным слоем воды и эндотелий капиллярной стенки. Структура водно-гематического барьера достаточно подробно описана для костистых рыб. Толщина жаберной мембраны у них варьирует в достаточно широких пределах 0.6–2.5 мкм (Hughes, Morgan, 1973; Bushnell, Jones, 1994). При этом максимальных значений она достигает у донных рыб. У пелагических рыб она существенно ниже, что определяется высокими кислородными потребностями их организма. Отмечены и возрастные изменения толщины жаберной мембраны в сторону увеличения, что должно осложнять диффузионные процессы (Dube, Datta-Munshi, 1974). Капиллярная стенка образована одним слоем эндотелиальных клеток и имеет толщину 0.04–0.05 мкм у костистых рыб и 0.1–0.5 мкм у круглоротых (Jasinski, 1973; Potter et al., 1995). Диффузионный слой воды, примыкающий к жаберной мембране, имеет непостоянную толщину, которая напрямую зависит от интенсивности вентиляции жаберной полости. Газообмен на уровне респираторных поверхностей в целом определяется их площадью, поперечным сечением, а также рядом переменных: интенсивностью жаберного кровотока, газотранспортными свойствами крови и химическим составом водно-гематического барьера (Soldatov, 2012).

Как уже отмечалось, поперечное сечение жаберной мембраны у донных видов рыб выше, чем у пелагических (Hughes, Morgan, 1973; Bushnell, Jones, 1994). Площадь респираторной поверхности, вентиляционные объемы, жаберный кровоток, напротив, ниже (Кляшторин, 1982). Это определяет более низкое напряжение кислорода в артериальной крови и тканевых структурах, а также повышенное сродство гемоглобина к кислороду у представителей донной ихтиофауны (Soldatov, 1997; Солдатов, 2018). Фактически организм данной экологической группы рыб адаптирован к функционированию в режиме гипоксического состояния. Оно позволяет ему существовать в придонных слоях воды, для которых в большинстве случаев характерно отсутствие активного пе-

ремешивания и, как следствие, низкая концентрация кислорода (Paulmier, Ruiz-Pino, 2009).

Жаберные поверхности у гидробионтов наряду с респираторной выполняют и ряд других сопутствующих функций, которые могут косвенно влиять на процессы газообмена. К ним можно отнести участие в регуляции водно-солевого и кислотно-щелочного баланса. Это обеспечивается присутствием в эпителии жабр хлоридных клеток, осуществляющих транспорт  $\text{Ca}^{2+}$  и  $\text{Cl}^-$  (Perry, McDonald, 1993; Perry, 1997). Роль этих образованных существенно повышается в период адаптаций организма к условиям повышенной солености. Отмечается активная пролиферация хлоридных клеток и рост их числа в жаберном эпителии. Толщина последнего при этом существенно повышается, что совпадает со снижением напряжения кислорода в артериальной крови (Bindon et al., 1994; Gilmour et al., 1995).

Гидробионты относятся к группе организмов, которые в качестве конечных продуктов белкового обмена экскретируют в воду  $\text{NH}_4^+$  в основном на уровне респираторных поверхностей (Wilkie, 2002; Henry et al., 2012). При ограничении вентиляционных объемов данное соединение может накапливаться в примыкающем к жаберной мембране водном слое и приводить к развитию локального ацидоза. Это может иметь несколько негативных следствий: снижать диффузию кислорода (Wilson et al., 1994) и уменьшать сродство гемоглобина к нему (Souza, Bonilla-Rodriguez, 2007). И то, и другое способствует развитию артериальной гипоксемии и переводит организм в режим гипоксического состояния. На рис. 1 представлена обобщенная схема рассмотренной выше информации.

### ЦИРКУЛЯЦИОННАЯ ГИПОКСИЯ

Данный вид гипоксического состояния предполагает ограничение величины объемного тканевого кровотока, которое не удовлетворяет действующий кислородный запрос тканей (Колчинская, 1991; Soldatov, 2012). В основе его могут лежать изменение тонуса гладкомышечной стенки сосуда (ишемическая гипоксия), реакции перераспределения крови и понижение функциональных кондиций миокарды сердца (застойная гипоксия).

Случаи естественной *ишемической гипоксии* отмечаются у гидробионтов в основном при адаптации к низким температурам (Soivio, Tuurala, 1981). Эффект затрагивает в основном сосуды жаберного аппарата и выражается в неконтролируемой вазоконстрикции их сосудистой стенки. Это ограничивает объемный кровоток в данном органе и сопровождается развитием артериальной гипоксемии. Аналогичные изменения отмечаются



Рис. 1. Группа естественных процессов, приводящая к развитию артериальной гипоксемии у гидробионтов.

и при повышении концентрации  $\text{NH}_4^+$  в примембранном слое воды жабр, что приводит к развитию локального ацидоза (Sundin, Nilsson, 2000). Рост этот может происходить вследствие ограничения вентиляционных объемов, о чем говорилось выше (Wilkie, 2002; Henry et al., 2012).

Сходные изменения были отмечены в скелетных мышцах ряда теплолюбивых видов рыб (кефаль-сингиль, хамса) в условиях экспериментальной гипотермии ( $5^\circ\text{C}$  и ниже) (Солдатов, 2010). Это выражалось в повышении тонуса гладкомышечной стенки сосудов микроциркуляторного русла и уменьшении плотности капиллярной сети в мышечной ткани. Следствием этого явился рост толщины диффузионного слоя и уменьшение площади диффузионной поверхности, что понижало тканевое напряжение кислорода (Солдатов, 2010). Сосуды при этом утрачивали способность реагировать на тестовые функциональные нагрузки (реакция на внешнюю гипоксию). Это происходило на фоне повышения концентрации свободного  $\text{Ca}^{2+}$  в скелетных мышцах (Солдатов, 2010). Известно, что у клеток, чувствительных к гипотермии, в области низких температур происходит нарушение мембранных

функций, приводящее к диссипации ионных градиентов, что сопровождается входом  $\text{Ca}^{2+}$  в клетки (Hochachka, 1986). Поступление внеклеточного  $\text{Ca}^{2+}$  в гладкомышечные клетки активизирует базальный тонус сосудов (Шуба, Кочемасова, 1988). На этом фоне должна развиваться неконтролируемая вазоконстрикторная реакция, что, по-видимому, в действительности и имело место. Вазоконстрикторный эффект  $\text{Ca}^{2+}$  был выявлен в условиях гипоксии и у циклостомат (Russell et al., 2001).

В основе *застойных форм гипоксии* могут лежать два процесса: избирательное перераспределение крови в пользу отдельных органов, что ограничивает объемный кровоток в других органах, и ограничение функциональных кондиций миокарды сердца (Колчинская, 1991; Soldatov, 2012).

Наиболее реактивной группой сосудов у гидробионтов и рыб в частности являются сосуды оксифильных тканей: головного мозга, сердца и жаберных лепестков (Soivio, Tuurala, 1981; Gamperl et al., 1994; Renshaw, Dyson, 1999). В условиях внешней гипоксии кровотоков в них может увеличиваться более чем в 2 раза (Gamperl

et al., 1994; Yoshikawa et al., 1995; Soederstroem, Nilsson, 2000). При этом в остальных тканях (почки, печень, селезенка, скелетные мышцы, кишечник) он может существенно ограничиваться, приводя к понижению среднетканевого напряжения кислорода (Cameron, 1975; Axelsson, Fritsche, 1991).

Значительное влияние на перераспределение крови в организме гидробионтов оказывают факторы водной среды. Так, повышение температуры ( $6 \rightarrow 18^\circ\text{C}$ ) увеличивало объемный кровоток в белых скелетных мышцах форели (Barron et al., 1987). В других органах (селезенка, печень, почки, кишечник, желчный пузырь) он явно подавлялся. При увеличении солености отмечен существенный рост кровотока в кожных покровах *Pleuronectes platessa* (Steffensen, Lomholt, 1985).

Функциональные состояния также могут оказывать существенное влияние на характер распределения кровотока в тканях. Чрезмерное потребление пищи, характерное для хищных донных рыб, значительно усиливает кровоток в желудочно-кишечном тракте (Shulman, Love, 1999). Плавательные нагрузки в крейсерском режиме сопровождаются повышением объемного кровотока в красной мышечной ткани (Axelsson, Fritsche, 1991). Определенное влияние оказывает и состояние нереста (Soldatov, 2006). Из представленной информации видно, что реакции перераспределения крови переводят функционирование отдельных органов и тканей гидробионтов в режим ограниченного кровоснабжения. Это, как следствие, может периодически усиливать в них анаэробные процессы, что характерно для тканевой гипоксии.

Застойные формы гипоксии могут развиваться у гидробионтов и на основе изменения функционального состояния сердечной мышцы. Значительную роль в этом играют факторы среды. Выраженная брадикардия и ограничение ударного объема крови у костистых рыб отмечается в условиях внешней гипоксии и гипотермии (Mougad et al., 1991; Kakuta, Murachi, 1992), что ограничивает величину объемного кровотока на организменном уровне в целом.

Недавно в условиях эксперимента описан феномен полного кратковременного подавления сердечной деятельности у морского ерша при предъявлении звуковых стимулов (реакция настороженности, “замирание”) (Kolesnikova et al., 2021). Он наблюдался на фоне прекращения движения оперкулярных крышек (остановка дыхания, апноэ). Длительность реакции составила от 31 до 50 сек. Остановка кровотока должна была сказаться прежде всего на состоянии оксифильных тканей (мозг, сердце). Предполагается, что в основе кратковременной задержки сердечной деятельности скорпены лежит явление кардио-ре-

спираторного сопряжения и синхронизации. Данный феномен следует рассматривать как естественное для данного вида состояние, которое в условиях плотной водной среды обеспечивает отсутствие акустических и электрических сигналов, демаскирующих местоположение хищника-засадчика.

Процессы, ответственные за развитие циркуляционной гипоксии, обобщены на схеме (рис. 2).

## ГЕМИЧЕСКАЯ ГИПОКСИЯ

Данный вид гипоксических состояний может развиваться как следствие изменения респираторных характеристик циркулирующих сред (крови, гемолимфы). К ним можно отнести анемию, снижение доли функционально активного пигмента, изменение диффузионных свойств эритроцитарных мембран (Soldatov, 2012). У гидробионтов в результате естественных процессов могут периодически возникать указанные выше критические состояния.

**Анемия, как следствие нерегулярности эритропоэтических процессов.** По общему признанию, нерест является своеобразным “стержнем” большинства метаболических процессов, протекающих в организме гидробионтов на протяжении годового цикла (Shulman, Love, 1999). Состояние физиологических систем в этот период претерпевает наиболее радикальные изменения. Красная кровь не является исключением. Отмечено, что кислородная емкость крови в преднерестовый период и в начале нереста существенно понижается. Концентрация гемоглобина и число эритроцитов в крови падает (Raizada, Singh, 1981; Маслова, Тавровская, 1991), что фактически отражает развитие анемии. Эти результаты подтверждены также в экспериментах с искусственной стимуляцией нереста (инъекции вытяжек гипофиза карпа, гонадотропина, эстрогена, релизинг-факторов) (Ochiai et al., 1975; Hilge, Klinger, 1978). К концу нереста и в постнерестовый период (2–3 мес.), напротив, происходит существенное увеличение кислородной емкости крови, о чем свидетельствует повышение концентрации гемоглобина и числа циркулирующих эритроцитов (Маслова, Тавровская, 1991; Ranzani-Paiva, 1995). Известно, что при подготовке к нересту в организме гидробионтов происходит существенное перераспределение пластических ресурсов. Оно в той или иной степени отражается на состоянии большинства физиологических систем, в частности циркулирующей крови, и выражается в деградациии части клеточной массы органов и тканей.

Известно, что белковая недостаточность всегда сопряжена с более или менее выраженной анемией у рыб (Kokkidis et al., 2000), которая способна индуцировать выработку эритропоэтинов

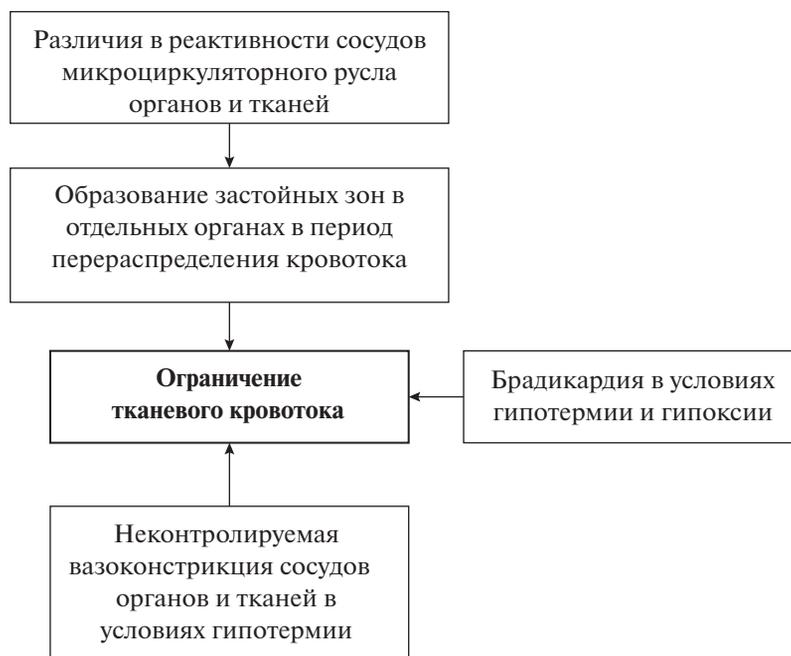
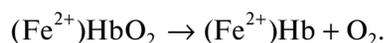


Рис. 2. Группа естественных процессов, приводящая к ограничению тканевого кровотока у гидробионтов.

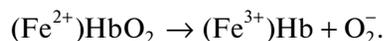
(Weinberg et al., 1976; Houston et al., 1996; Rothmann et al., 2000). Впервые данные соединения были обнаружены у рыб с помощью иммунохимического анализа в почках, селезенке, печени и плазме крови (Wickramasinghe, 1993). Местом их образования, по-видимому, являются почки. Здесь была обнаружена самая высокая концентрация эритропоэтина. Полная структура гена эритропоэтина в настоящее время аннотирована для *Fugu rubripes* (Chou et al., 2004). Выработка эритропоэтина и усиление эритропоэза в гемопоэтических тканях — это сравнительно инерционный процесс, требующий у гидробионтов определенного периода времени. Образование новых циркулирующих эритроцитов обычно происходит в течение 2–3 мес. (Soldatov, 2005). Это соответствует продолжительности жизни эритроцитов костистых рыб, определяемой по включению  $^3\text{H}$ -тимидина и флуоресцентных зондов (270–310 дней) (Золотова, 1987; Fischer et al., 1998). Отсюда следует, что интенсификация процессов пролиферации и дифференцировки клеток эритроидного ряда в кроветворной ткани в постнерестовый период является вполне закономерным следствием развития анемичного состояния, которое возникает у гидробионтов периодически на протяжении годового цикла. Степень развития этого состояния может иметь как индивидуальную, так и межвидовую специфику.

**Метгемоглобинемия, как следствие нерегулярности эритропоэтических процессов.** Процесс деоксигенации оксигемоглобина ( $\text{HbO}_2$ ) в норме сопровождается освобождением молекулярного

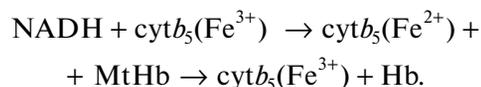
кислорода с сохранением железа в геме в двухвалентном состоянии (ферро-форма) (Schechter, 2008):



Однако в ряде случаев это сопровождается окислением железа, которое переходит в трехвалентное состояние ( $\text{Fe}^{3+}$ ) (ферри-форма), и образованием супероксиданионрадикала ( $\text{O}_2^-$ ) (Schechter, 2008):



Это соединение именуется метгемоглобином (MtHb). Оно снижает кислородную емкость крови в целом. В эритроцитах присутствует NADH-диафораза, которая препятствует развитию данного процесса. Она переносит электрон с NADH на цитохром  $b_5$ , а затем на MtHb (Percy, Lappin, 2008):



Это приводит практически к 100%-му восстановлению окисленного пигмента. Окислению гемоглобина препятствуют также глутатион (GSH), аскорбиновая кислота, токоферол (Krishna, Venkataramana, 2007).

В эритроцитах гидробионтов (костистые рыбы) также присутствует данный молекулярный комплекс (Zikic et al., 1991; Schoore et al., 1995). Однако респираторные пигменты у них отличаются низкой устойчивостью к окислению в сравнении с высшими позвоночными (Powell, Perry,



Рис. 3. Группа естественных процессов, приводящая к ограничению доставки кислорода к тканям у гидробионтов.

1997; Blair et al., 2020). Они могут периодически переходить в ферри-форму без видимых признаков токсической метгемоглобинемии. Такое состояние было отмечено у отдельных видов на протяжении годового цикла (Hardig, Hoglund, 1983; Soldatov, Maslova, 1989). Максимальная концентрация метгемоглобина была выявлена у *Gadus morhua* – 27% (Graham, Fletcher, 1986). При этом сезонная динамика уровня метгемоглобина в крови имеет явно выраженную видовую специфичность и обычно не отражает естественный ход изменения температуры и фотопериода (Graham, Fletcher, 1986; Soldatov, Maslova, 1989).

Как показали наблюдения, уровень окисленного пигмента в крови коррелировал с изменением активности гемопоэтической ткани. В период активной пролиферации и дифференцировки эритроидных форм уровень метгемоглобина в крови был минимален (Soldatov, Maslova, 1989). Основной прирост приходился на период старения циркулирующей эритроцитарной массы, в основном в преднерестовый период. Это нашло отражение в смещении максимума кислотных эритрограмм влево и происходило на фоне снижения активности NADH-диафоразы (Soldatov, Maslova, 1989; Солдатов, 2005).

Из представленной информации следует, что нерегулярность эритропоэтических процессов в гемопоэтической ткани гидробионтов имеет два негативных следствия: развитие анемии и метге-

моглобинемии (рис. 3). Это снижает кислородную емкость крови и способствует развитию состояния гипоксии, которое периодически возникает на протяжении годового цикла.

**Влияние гипоксии и гипотермии.** Как показали наблюдения, данные факторы могут снижать функциональные кондиции респираторных пигментов и способствовать развитию гемической гипоксии у гидробионтов (рис. 3).

При гипоксии повышается доля дезокс-формы гемоглобина. Железо в геме при этом находится в высокоспиновом состоянии (четыре неспаренных электрона). Это может способствовать отрыву электрона и переходу гемоглобина в метформу (автоокисление гемоглобина) (Jensen et al., 1998), что показано для высших и низших позвоночных (Affonso et al., 2002; Chen et al., 2017). Роль акцептора электрона при этом выполняет кислород венозной крови.

Эритроциты низших позвоночных содержат ядро и митохондрии (Boutillier, Ferguson, 1989; Phillips et al., 2000). В них активно протекают аэробные процессы. В условиях гипоксии в клетках красной крови усиливаются гликолитические процессы, что приводит к закислению внутриклеточной среды (Adragna et al., 2004). Это должно сопровождаться снижением активности NADH-диафоразы и приводить к росту содержания метгемоглобина.

Гипотермия оказывает негативное влияние преимущественно на гемоглобины теплолюбивых видов рыб. При температуре воды ниже 10°C тепловая зависимость реакции оксигенации крови у них значительно повышается, о чем свидетельствуют более высокие значения теплоты оксигенации пигмента ( $\Delta H$ ) (Солдатов, Парфенова, 2011). Это сопровождается значительным увеличением сродства цельной крови к кислороду, что существенно осложняет процесс ее деоксигенации на тканевом уровне. Допускается, что данная реакция определяется изменением характера взаимоотношений гемоглобина с внутриэритроцитарной средой, а не свойствами самого пигмента.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, специфика организации респираторных, циркуляционных и гемических систем у водных организмов может приводить к развитию естественных эндогенных гипоксических состояний, не свойственных высшим позвоночным. Они могут наблюдаться при сохранении внешнего оптимума условий среды, а также при адаптации к ряду физико-химических факторов (гипоксии, гипотермии, гипоосмии). При этом следует обратить внимание на следующую группу процессов:

- К респираторным формам гипоксии можно отнести: ограничение подвижности у пелагических рыб, использующих в той или иной степени таранный тип вентиляции жаберной полости; рост  $\text{NH}_4^+$  в примембранном слое воды жабр вследствие увеличения интенсивности процессов белкового катаболизма; подавление активности респираторного центра и неконтролируемую вазоконстрикцию сосудов микроциркуляции жабр в условиях гипотермии; рост толщины диффузионного слоя жабр как следствие повышенной пролиферации хлоридных клеток. Во всех случаях эти процессы приводят к развитию артериальной гипоксемии у гидробионтов.

- К циркуляционным формам гипоксии относятся: развитие чрезмерной брадикардии в условиях гипотермии и гипоксии; неконтролируемая вазоконстрикция сосудов микроциркуляции в ряде органов и тканей при гипотермии; различия в реактивности сосудов микроциркуляции органов и тканей, что может приводить к формированию застойных зон в момент перераспределения крови в организме. Эти процессы ограничивают приток крови к тканям, что усиливает течение в них анаэробных процессов.

- Гемические формы гипоксии в основном связаны с нерегулярностью функционирования гемопозитической ткани. Это приводит к периодическому старению циркулирующей эритроцитарной массы, что сопровождается развитием анемии и

метгемоглобинемии на протяжении годового цикла. В условиях гипотермии возможен неконтролируемый рост сродства гемоглобина к кислороду, что осложняет процесс диссоциации оксигемоглобина.

Рассмотренные выше состояния не свойственны наземным формам жизни. Их не следует рассматривать как аномальные, так как они являются естественными и отражают специфику функциональной организации организма гидробионтов и особенности их существования в водной среде.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках госзадания № 121041400077-1 и при частичной поддержке проекта РФФИ № 20-04-00037А.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии какого-либо конфликта интересов.

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием лабораторных животных в качестве объектов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреевко Т.И., 2014. Сравнительная оценка устойчивости гидробионтов к условиям внешней гипоксии и аноксии // Морской экол. журн. Т. 13. № 2. С. 14–23.
- Золотова Т.Е., 1987. Экспериментальное исследование кровотока у рыб. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 24 с.
- Кляшторин Л.Б., 1982. Водное дыхание и кислородные потребности рыб. М.: Легкая и пищ. пром-сть. 168 с.
- Колчинская А.З., 1991. Кислород. Физическое состояние. Работоспособность. Киев: Наукова думка. 208 с.
- Маслова М.Н., Тавровская Т.В., 1991. Динамика сезонных изменений в системе красной крови низших позвоночных: сезонная динамика эритропоэза у форели *Salmo gairdneri* // Журн. эвол. биохимии и физиологии. Т. 27. С. 796–798.
- Орехова Н.А., Коновалов С.К., 2018. Кислород и сульфиды в донных отложениях прибрежных районов севастопольского региона Крыма // Океанология. Т. 58. № 5. С. 739–750.  
<https://doi.org/10.1134/S0030157418050106>
- Солдатов А.А., 2005. Эритропоэз и концентрация метгемоглобина в крови кефали-сингиля (*Liza aurata* Risso) на протяжении годового цикла // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов. Петрозаводск: Изд-во Ин-та биологии, КарНЦ РАН. С. 182–187.
- Солдатов А.А., 2010. Влияние экспериментальной гипотермии на состояние капиллярной сети скелет-

- ных мышц морских рыб // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов. Сб. научн. статей. Т. 1. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 278–282.
- Солдатов А.А., 2018. Кислородный режим скелетных мышц костистых рыб и механизмы его функциональной коррекции (краткий обзор) // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 6. С. 471–481.
- Солдатов А.А., 2019. Функциональные аспекты существования морских организмов в зонах острой гипоксии // Тр. ИБВВ РАН. Вып. 88 (91). С. 20–28. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2019-10024>
- Солдатов А.А., Парфенова И.А., 2009. Развитие тканевой гипоксии у кефали-пиленгаса в условиях садкового содержания // Рыбне хозяйство. Вып. 66. С. 180–184.
- Солдатов А.А., Парфенова И.А., 2011. Связывание кислорода кровью морских рыб в условиях экспериментальной гипотермии // Укр. биохим. журн. Т. 83. № 1. С. 77–82.
- Шуба М.Ф., Кочемасова Н.Г., 1988. Физиология сосудистых гладких мышц. Киев: Наукова думка. 252 с.
- Adragna N.C., Di Fulvio M., Lauf P.K., 2004. Regulation of K-Cl cotransport: from function to genes // J. Membr. Biol. V. 201. P. 109–137. <https://doi.org/10.1007/s00232-006-1002-5>
- Affonso E.G., Polez V.L., Corrêa C.F., Mazon A.F., Araújo M.R. et al., 2002. Blood parameters and metabolites in the teleost fish *Colossoma macropomum* exposed to sulfide or hypoxia // Comp. Biochem. Physiol. C. V. 133. P. 375–382. [https://doi.org/10.1016/S1532-0456\(02\)00127-8](https://doi.org/10.1016/S1532-0456(02)00127-8)
- Axelsson M., Fritsche R., 1991. Effects of exercise hypoxia and feeding on the gastrointestinal blood flow in the Atlantic cod *Gadus morhua* // J. Exp. Biol. V. 158. P. 181–198. <https://doi.org/10.1242/jeb.158.1.181>
- Azuma T., Chikushi Ya., Itazawa Ya., 1998. Effects of acute drop of ambient temperature on respiration and blood circulation of porgy // Fish Sci. V. 64. № 2. P. 270–275. <https://doi.org/10.2331/fishsci.64.270>
- Banse K., Naqvi S.W.A., Narvekar P.V., Postel J.R., Jayakumar D.A., 2014. Oxygen minimum zone of the open Arabian Sea: Variability of oxygen and nitrite from daily to decadal timescales // Biogeosciences. V. 11. P. 2237–2261. <https://doi.org/10.5194/bg-11-2237-2014>
- Barron M.G., Tarr B.D., Hayton W.L., 1987. Temperature-dependence of cardiac output and regional blood flow in rainbow trout, *Salmo gairdneri* R. // J. Fish Biol. V. 31. № 6. P. 735–744. <https://doi.org/10.1111/J.1095-8649.1987.TB05276.X>
- Bickler P.E., Buck L.T., 2007. Hypoxia tolerance in reptiles, amphibians, and fishes: Life with variable oxygen availability // Annu. Rev. Physiol. V. 69. P. 145–170. <https://doi.org/10.1146/annurev.physiol.69.031905.162529>
- Bidinotto P.M., Moraes G., Souza R.H.S., 1997. Hepatic glycogen and glucose in eight tropical freshwater teleost fish: A procedure for field determinations of micro samples // Bol. Tec. Cepta. V. 10. P. 53–60.
- Bindon S.D., Gilmour K.M., Fenwick J.C., Perry S.F., 1994. The effects of branchial chloride cell proliferation on respiratory function in the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* // J. Exp. Biol. V. 197. P. 47–63. <https://doi.org/10.1242/jeb.197.1.47>
- Blair B., Barlow C., Martin E., Schumaker R., McIntyre J., 2020. Methemoglobin determination by multi-component analysis in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) possessing unstable hemoglobin // Methods. V. 7. <https://doi.org/10.1016/j.mex.2020.100836>
- Boutillier R.G., Ferguson R.A., 1989. Nucleated red cell function: Metabolism and pH regulation // Can. J. Zool. V. 67. P. 2986–2993. <https://doi.org/10.1139/z89-421>
- Bushnell P.G., Jones D.R., 1994. Cardiovascular and respiratory physiology of tuna: Adaptations for support of exceptionally high metabolic rates // Environ. Biol. Fishes. V. 40. № 3. P. 303–318.
- Cameron J.N., 1975. Blood flow distribution as indicated by tracer microspheres in resting and hypoxic Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) // Comp. Biochem. Physiol. A. Comp. Physiol. V. 52. № 3. P. 441–444. [https://doi.org/10.1016/s0300-9629\(75\)80062-4](https://doi.org/10.1016/s0300-9629(75)80062-4)
- Chen N., Wu M., Tang G.-P., Wang H.-J., Huang C.-X. et al., 2017. Effects of acute hypoxia and reoxygenation on physiological and immune responses and redox balance of Wuchang bream (*Megalobrama amblycephala* Yih, 1955) // Front. Physiol. V. 8. P. 1–9. <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00375>
- Chew S.F., Gan J., Ip Y.K., 2005. Nitrogen metabolism and excretion in the swamp eel, *Monopterus albus*, during 6 or 40 days of estivation in mud // Physiol. Biochem. Zool. V. 78. № 4. P. 620–629. <https://doi.org/10.1086/430233>
- Chou C.-F., Tohari S., Brenner S., Venkatesh B., 2004. Erythropoietin gene from a teleost fish, *Fugu rubripes* // Blood. V. 104. P. 1498–1503. <https://doi.org/10.1182/blood-2003-10-3404>
- Danovaro R., Dell'Anno A., Pusceddu A., Gambi C., Heiner I., Kristensen R.M., 2010. The first metazoa living in permanently anoxic conditions // BMC Biol. V. 8. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-8-30>
- Dube S.C., Datta-Munshi J.S., 1974. Studies on the blood-water diffusion barrier of secondary gill lamellae of an air-breathing fish, *Arabas testudineus* // Zool. Anz. V. 193. № 1–2. P. 35–41.
- Duncombe-Rae C.M., Bailey G.W., Neumann T., Plas A., Mouton D. et al., 2000. Low oxygen expression and the poleward undercurrent on the Angola-Namibia shelf, July 1999 // 10<sup>th</sup> SAMSS, 2000: Wilderness (South Africa), 22–26 Nov 1999. Wilderness: Univ. of Port Elizabeth. Abstracts. 1 p.
- Fenchel T., Finlay B.J., 1995. Ecology and Evolution in Anoxic Worlds. Oxford: Oxford Univ. Press. 276 p.
- Fernandes M.N., Barrionuevo W.R., Rantin F.T., 1995. Effects of thermal stress on respiratory responses to hypoxia of a South American prochilodontid fish, *Prochilodus scrofa* // J. Fish. Biol. V. 46. № 1. P. 123–133. <https://doi.org/10.1111/J.1095-8649.1995.TB05951.X>
- Fischer U., Ototake M., Nakanishi T., 1998. Life span of circulating blood cells in ginbuna crucian carp (*Carassius auratus langsdorffii*) // Fish Shellfish Immunol. V. 8. P. 339–349. <https://doi.org/10.1006/fsim.1998.0144>

- Gamperl A.K., Pinder A.W., Grant R.R., Boutilier R.G., 1994. Influence of hypoxia and adrenaline administration on coronary blood flow and cardiac performance in seawater rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // J. Exp. Biol. V. 193. P. 209–232.  
https://doi.org/10.1242/jeb.193.1.209
- Gewin V., 2010. Dead in the water // Nature. V. 466. № 7308. P. 812–814.  
https://doi.org/10.1038/466812a
- Gilmour K.M., Fenwick J.C., Perry S.F., 1995. The effects of softwater acclimation on respiratory gas transfer in the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* // J. Exp. Biol. V. 198. № 12. P. 2557–2567.  
https://doi.org/10.1242/jeb.198.12.2557
- Glass M.L., Soncini R., 1995. Regulation of acid-base status in ectothermic vertebrates: The consequences for oxygen pressures in lung gas and arterial blood // Braz. J. Med. Biol. Res. V. 28. № 11–12. P. 1161–1166.
- Graham M.S., Fletcher G.L., 1986. High concentrations of methemoglobin in five species of temperate marine teleosts // J. Exp. Zool. V. 239. P. 139–142.  
https://doi.org/10.1002/jez.1402390117
- Hardig J., Hoglund L.B., 1983. Seasonal and ontogenetic effects on methaemoglobin and reduced glutathione contents in the blood of reared Baltic salmon // Comp. Biochem. Physiol. A. Comp. Physiol. V. 76. № 1. P. 27–34.
- Henry R., Lucu C., Onken H., Weihrauch D., 2012. Multiple functions of the crustacean gill: Osmotic/ionic regulation, acid-base balance, ammonia excretion, and bioaccumulation of toxic metals // Front. Physiol. V. 3.  
https://doi.org/10.3389/fphys.2012.00431
- Hilge V., Klinger H., 1978. Changes in the hemogram of the male European eel (*Anguilla anguilla*) during induced maturation. Hamburg: ICES. 17 p.
- Hills B.A., Hughes G.M., 1970. A dimensional analysis of oxygen transfer in the fish gills // Respir. Physiol. V. 9. P. 126–140.  
https://doi.org/10.1016/0034-5687(70)90065-4
- Hochachka P., 1986. Defence strategies against hypoxia and hypothermia // Science. V. 231. P. 324–241.  
https://doi.org/10.1126/science.2417316
- Hochachka P.W., Somero G.N., 2002. Biochemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution. N.-Y.: Oxford Univ. Press. 466 p.
- Houston A.H., Roberts W.C., Kennington J.A., 1996. Hematological response in fish: Pronephric and splenic involvements in the goldfish // Fish Physiol. Biochem. V. 15. № 6. P. 481–489.  
https://doi.org/10.1007/BF01874922
- Hughes G.M., Morgan M., 1973. The structure of fish gills in relation to their respiratory function // Biol. Rev. V. 48. P. 419–475.  
https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1973.tb01009.x
- Jasinski A., 1973. Fine structure of capillaries in the respiratory intestine of the pond loach, *Misgurnus fossilis* // Ann. Med. Sec. Pol. Acad. Sci. V. 18. № 1. P. 74–76.
- Jensen F.B., Fago A., Weber R.E., 1998. Hemoglobin structure and function // Fish Physiology. V. 17 / Eds Perry S.F., Tufts B.L. San Diego: Acad. Press. P. 1–40.
- Joyce S., 2000. The dead zones: Oxygen-starved coastal waters // Environ. Health Perspect. V. 108. № 3. P. A120–A125.  
https://doi.org/10.1289/ehp.108-a120
- Kakuta I., Murachi S., 1992. Effects of hypoxia on renal function in carp // Zool. Sci. V. 9. № 6. P. 1250.
- Karstensen J., Stramma L., Visbeck M., 2008. Oxygen minimum zones in the eastern tropical Atlantic and Pacific Oceans // Prog. Oceanogr. V. 77. P. 331–350.  
https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.05.009
- Kokkidis M.J., Goubier V., Martin M., Hardy I., Exbrayat J.M., 2000. Haematological changes in the blood of cultured black-bass (*Micropterus salmoides*) during an annual sexual reproductive cycle // Ichthyologie. V. 24. № 3S. P. 113–118.
- Kolesnikova E.E., Kirin M.P., Soldatov A.A., Golovina I.V., 2021. Phenomenon of the complete suppression of cardiac activity in the Black Sea scorpionfish *Scorpaena porcus* (Scorpaenidae) during an alertness reaction // Mar. Biol. J. V. 6. № 3. P. 78–86.  
https://doi.org/10.21072/mbj.2021.06.3.08
- Krishna M.S., Venkataramana G., 2007. Status of lipid peroxidation, glutathione, ascorbic acid, vitamin E and antioxidant enzymes in patients with pregnancy-induced hypertension // Indian J. Physiol. Pharmacol. V. 51. P. 284–288.  
https://doi.org/10.4103/0019-5359.29592
- Levin L.A., 2002. Oxygen minimum zone influence on the community structure of deep-sea benthos // Fish Physiology, Toxicology, and Water Quality. Proc. 6<sup>th</sup> int. symp. (La Paz). Athens: Environmental Research Laboratory. P. 121.
- Lutz P.L., Nilsson G.E., 1997. Contrasting strategies for anoxic brain survival – glycolysis up or down // J. Exp. Biol. V. 200. P. 411–419.  
https://doi.org/10.1242/jeb.200.2.411
- Maricondi-Massari M., Kalinin A.L., Glass M.L., Rantin F.T., 1998. The effects of temperature on oxygen uptake. Gill ventilation and ECG waveforms in the Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* // J. Therm. Biol. V. 23. № 5. P. 283–290.
- Middelburg J.J., Levin L.A., 2009. Coastal hypoxia and sediment biogeochemistry // Biogeosci. Discuss. V. 6. P. 3655–3706.  
https://doi.org/10.5194/bgd-6-3655-2009
- Mourad M.H., 1991. Effects of water temperature on the ECG; heart rate and respiratory rate of the eel *Anguilla anguilla* L. // Acta Ichthyol. Piscat. V. 21. № 1. P. 81–86.  
https://doi.org/10.3750/AIP1991.21.1.08
- Ochiai A., Ogawa M., Umeda S., Taniguchi N., 1975. Change of blood properties of maturing japan eel at hormonal influences // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. V. 41. № 6. P. 609–614.
- Paulmier A., Ruiz-Pino D., 2009. Oxygen minimum zones in the modern ocean // Prog. Oceanogr. V. 80. P. 113–128.  
https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.08.001
- Percy M.J., Lappin T.R., 2008. Recessive congenital methaemoglobinaemia: cytochrome *b<sub>5</sub>* reductase deficiency // Br. J. Haematol. V. 141. № 3. P. 298–308.  
https://doi.org/10.1111/j.1365-2141.2008.07017.x
- Perry S.F., 1997. The chloride cell: Structure and function in the gills of freshwater fishes // Annu. Rev. Physiol. V. 59. P. 325–347.  
https://doi.org/10.1146/annurev.physiol.59.1.325

- Perry S.F., McDonald G., 1993. Gas exchange // *The Physiology of Fishes* / Ed. Evans D.H. Boca-Raton: CRC Press. P. 251–278.
- Phillips M.C.L., Moyes C.D., Tufts B.L., 2000. The effects of cell ageing on metabolism in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) red blood cells // *J. Exp. Biol.* V. 203. P. 1039–1045.
- Potter L.C., Welsch U., Wright G.M., Honma Y., Chiba A., 1995. Light and electron microscope studies of the dermal capillaries in three species of hagfishes and three species of lampreys // *J. Zool.* V. 235. № 4. P. 677–688. <https://doi.org/10.1111/J.1469-7998.1995.TB01777.X>
- Powell M.D., Perry S.F., 1997. Respiratory and acid-base pathophysiology of hydrogen peroxide in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Aquat. Toxicol.* V. 37. P. 99–112.
- Raizada M.N., Singh C.P., 1981. Seasonal variations in the erythrocyte counts and haemoglobin content of *Cirrhinus mrigala* (Ham.) // *Proc. Indian Nat. Sci. Acad.* V. 47. № 5. P. 656–658.
- Ranzani-Paiva M.J.T., 1995. Hematological characteristics of the mullet, *Mugil platanus* G. from Cananea lagoon-estuarine region // *Bol. Inst. Pesca.* V. 22. P. 1–22.
- Renshaw G.M., Dyson S.E., 1999. Increased nitric oxide synthase in the vasculature of the epaulette shark brain following hypoxia // *Neuroreport.* V. 10. № 8. P. 1707–1712. <https://doi.org/10.1097/00001756-199906030-00015>
- Rosenberg R., Nilsson H.C., Diaz R.J., 2001. Response of benthic fauna and changing sediment redox profiles over a hypoxic gradient // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* V. 53. P. 343–350. <https://doi.org/10.1006/ecss.2001.0810>
- Rothmann C., Levinshal T., Timan B., Avtalion R.R., Malik Z., 2000. Spectral imaging of red blood cells in experimental anemia of *Cyprinus carpio* // *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* V. 125. P. 75–83. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(99\)00157-9](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(99)00157-9)
- Russell M.J., Pelaez N.J., Packer C.S., Forster M.E., Olson K.R., 2001. Intracellular and extracellular calcium utilization during hypoxic vasoconstriction of cyclostome aortas // *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* V. 281. № 5. P. R1506–R1513. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.2001.281.5.R1506>
- Schechter A.N., 2008. Hemoglobin research and the origins of molecular medicine // *Blood.* V. 112. № 10. P. 3927–3938. <https://doi.org/10.1182/blood-2008-04-078188>
- Schoore E.J., Simco B.A., Davis K.B., 1995. Responses of blue catfish and channel catfish to environmental nitrite // *J. Aquat. Anim. Health.* V. 7. № 4. P. 304–311.
- Shulman G.E., Love R.M., 1999. The biochemical ecology and marine fishes // *Adv. Mar. Biol.* V. 36. L.: Academic Press. 347 p.
- Soederstroem V., Nilsson G.E., 2000. Brain blood flow during hypercapnia in fish: No role of nitric oxide // *Brain Res.* V. 857. № 1–2. P. 207–211. [https://doi.org/10.1016/S0006-8993\(99\)02428-2](https://doi.org/10.1016/S0006-8993(99)02428-2)
- Soivio A., Tuurala H., 1981. Structural and circulatory responses to hypoxia in the secondary lamellae of *Salmo gairdneri* gills at two temperatures // *J. Comp. Physiol.* V. 145. № 1. P. 37–43.
- Soldatov A.A., 1997. Oxygen-dissociation properties of blood and intraerythrocytic medium composition in sea fish with different motor activity // *J. Evol. Biochem. Physiol.* V. 33. № 6. P. 534–539.
- Soldatov A.A., 2005. Peculiarities of organization and functioning of the fish red blood system // *J. Evol. Biochem. Physiol.* V. 41. P. 272–281. <https://doi.org/10.1007/s10893-005-0060-0>
- Soldatov A.A., 2006. Organ blood flow and vessels of micro-circulatory bed in fish (review) // *J. Evol. Biochem. Physiol.* V. 42. № 3. P. 243–252. <https://doi.org/10.1134/S002209300603001X>
- Soldatov A.A., 2012. On the issue of classification of the hypoxic states of the aquatic organisms // *Hydrobiol. J.* V. 48. № 4. P. 3–17. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v48.i4.10>
- Soldatov A.A., Maslova M.N., 1989. Concentration of methemoglobin in blood of fish in the course of the annual cycle // *J. Evol. Biochem. Physiol.* V. 25. № 4. P. 317–321.
- Soncini R., Glass M.L., 1997. The effects of temperature and hyperoxia on arterial  $PO_2$  and acid-base status in *Piaractus mesopotamicus* // *J. Fish Biol.* V. 51. № 2. P. 225–233. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1997.tb01661.x>
- Souza P.C., de, Bonilla-Rodriguez G.O., 2007. Fish hemoglobins // *Braz. J. Med. Biol. Res.* V. 40. № 6. P. 769–778. <https://doi.org/10.1590/s0100-879x2007000600004>
- Steffensen J.F., Lomholt J.P., 1985. Cutaneous oxygen uptake and its relation to skin blood perfusion and ambient salinity in the plaice, *Pleuronectes platessa* // *Comp. Biochem. Physiol. A. Comp. Physiol.* V. 81. № 2. P. 373–375. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(85\)90150-1](https://doi.org/10.1016/0300-9629(85)90150-1)
- Stoeck T., Taylor G.T., Epstein S.S., 2003. Novel eukaryotes from the permanently anoxic Cariaco Basin (Caribbean Sea) // *Appl. Environ. Microbiol.* V. 69. № 9. P. 5656–5663. <https://doi.org/10.1128/AEM.69.9.5656-5663.2003>
- Sundin L., Nilsson G.E., 2000. Branchial and circulatory responses to serotonin and rapid ambient water acidification in rainbow trout // *J. Exp. Biol.* V. 287. № 2. P. 113–119.
- Vaquero-Sunyer R., Duarte C.M., 2008. Thresholds of hypoxia for marine biodiversity // *Proc. Natl. Acad. Sci.* V. 105. P. 15452–15457. <https://doi.org/10.1073/pnas.0803833105>
- Weinberg S.R., Lobue J., Siegel C.D., Gordon A.S., 1976. Hematopoiesis of the kissing gourami. Effects of starvation, bleeding and plasma-stimulating factors on its erythropoiesis // *Can. J. Zool.* V. 54. P. 1115–1127. <https://doi.org/10.1139/z76-127>
- Wickramasinghe S.N., 1993. Erythropoietin and the human kidney: Evidence for an evolutionary link from studies of *Salmo gairdneri* // *Comp. Biochem. Physiol. A. Comp. Physiol.* V. 104. P. 63–65. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(93\)90009-s](https://doi.org/10.1016/0300-9629(93)90009-s)
- Wilkie M.P., 2002. Ammonia excretion and urea handling by fish gills: Present understanding and future research challenges // *J. Exp. Zool.* V. 293. P. 284–301. <https://doi.org/10.1002/jez.10123>
- Wilson R.W., Wright P.M., Munger S., Wood C.M., 1994. Ammonia excretion in freshwater rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and the importance of gill boundary layer acidification: Lack of evidence for  $Na^+/NH_4^+$  ex-

change // J. Exp. Biol. V. 191. P. 37–58.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.191.1.37>

*Yoshikawa H., Ishida Y., Kawata K., Kawai F., Kanamori M.*, 1995. Electroencephalograms and cerebral blood flow in carp, *Cyprinus carpio*, subjected to acute hypoxia // J. Fish Biol. V. 46. № 1. P. 114–122.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1995.tb05950.x>

*Zikic R.V., Stajn A., Petrovic V.M.*, 1991. Effect of dexamethasone on the activity of superoxide dismutase and catalase in the tissue and erythrocytes of goldfish // Acta Biol. Jugosl. C. V. 27. № 1. P. 45–51.

*Zillén L., Conley D.J., Andrén T., Andrén E., Björck S.*, 2008. Past occurrences of hypoxia in the Baltic Sea and the role of climate variability, environmental change and human impact // Earth Sci. Rev. V. 91. P. 77–92.

## To the nature of the development of endogenous hypoxic states in aquatic organisms

**A. A. Soldatov\***

*Kovalevsky Institute of Biology of the South Seas, RAS  
Pr. Nakhimova, 2, Sevastopol, 299011 Russia*

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

Endogenous forms of hypoxic states are considered, reflecting the specifics of the organization of oxygen transport systems in aquatic organisms that are not characteristic of terrestrial forms of life. They include respiratory, circulatory and hemic components. Exclusively natural processes that lead to the development of a number of critical conditions throughout the life cycle of hydrobionts, as well as during adaptation to factors of the aquatic environment (hypoxia, hypothermia, hyperosmia) are analyzed. Toxic effects, pathologies and diseases are not taken into account. A group of processes leading to the development of arterial hypoxemia, which is realized at the level of respiratory surfaces (ventilation and parenchymatous hypoxia), is described. The reasons behind the violation of microcirculation processes at the tissue level (ischemic and congestive hypoxia) are considered. The mechanisms leading to a periodic decrease in the concentration of hemoglobin in the blood (anemia), an increase in the content of methemoglobin, and a change in the kinetic characteristics of oxygen binding by blood have been determined. The conditions considered should not be understood as abnormal, since they reflect a group of processes that are implemented in the body of a hydrobiont during its life.

УДК 591.524:594.1

## ДЕГРАДАЦИЯ КОРАЛЛОВЫХ РИФОВ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ КОМПЛЕКСА ПРИРОДНЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА ПРИМЕРЕ ЗАЛИВА НЯЧАНГ (ВЬЕТНАМ)

© 2022 г. К. С. Ткаченко\*

Самарский государственный социально-педагогический университет  
ул. Максима Горького, 65/67, Самара, 443099 Россия

\*E-mail: konsttkachenko@gmail.com

Поступила в редакцию 26.08.2022 г.

После доработки 07.10.2022 г.

Принята к публикации 11.11.2022 г.

Еще до недавнего времени залив Нячанг Южного Вьетнама с одноименным городом-курортом на своем побережье был известен как “Ривьера Южно-Китайского моря” с чистыми белыми пляжами, нетронутыми островами и богатыми коралловыми рифами с большим биоразнообразием. Однако в реальности многолетнее и комплексное антропогенное воздействие в виде разрастания туристических мегакомплексов на побережье и островах, дноуглубительных работ в районе порта, бума развития плавучих хозяйств марикультуры и нерегулируемого промысла морских биоресурсов привели к деградации более половины коралловых рифов в заливе уже к началу 2010-х годов. Относительно высоким коралловым покрытием и разнообразием обладала только треть сохранившихся к тому времени рифов в мористой части залива. Однако всего за три года, с 2017 по 2019 год, более 90% от этой трети погибло в результате вспышки численности основного кораллофага – морской звезды *Acanthaster* sp., достигшей на апрель 2019 г. плотности 4.2 экз./100 м<sup>2</sup>. Последующая в июне этого же года сильнейшая тепловая аномалия поверхностных вод вызвала обесцвечивание и высокую смертность оставшихся в живых колоний кораллов. Каскадная деградация коралловых рифов в заливе и не менее серьезное ухудшение экологического статуса на рифах соседних провинций не позволяют дать оптимистичный прогноз на восстановление коралловых сообществ в заливе в ближайшем будущем.

DOI: 10.31857/S0044459622060082

Тропические коралловые рифы являются одними из наиболее богатых по продуктивности и биоразнообразию экосистем на планете и имеют ключевое значение для огромного числа его обитателей и для жизни людей в прибрежных странах тропиков. Вместе с тем за последние три десятка лет коралловые рифы испытывают сильнейшее стрессовое воздействие, обусловленное комплексом природных и антропогенных негативных факторов. Тепловые аномалии поверхностных водных слоев, ацидофикация (закисление) океана, разработка береговой линии, дноуглубительные работы, терригенные стоки с повышенным содержанием поллютантов и биогенов, добыча кораллового известняка и бесконтрольное рыболовство привели к тому, что к настоящему моменту более двух третей коралловых рифов по всему миру деградированы более чем на 80% (Sarpenter et al., 2008; Wilkinson, 2008; Burke et al., 2011; Ткаченко, 2015а; Hughes et al., 2017, 2018). В Индо-Пацифике, где сосредоточена основная часть современных коралловых рифов, скорость деградации

составляет в среднем 0.72% кораллового покрытия в год (Bruno, Selig, 2007). Более того, скорость эрозии кораллового известняка по всей области распространения рифов к настоящему моменту превышает скорость его естественного прироста (Yates et al., 2017), и при сохранении таких темпов деградации уже к середине текущего 21-го столетия все современные тропические рифы могут погибнуть и перейти исключительно к фазе эрозии (Hoegh-Guldberg et al., 2007; Sale, 2008).

Рифы Юго-Восточной Азии составляют 34% от всех коралловых рифов в Мировом океане и в большинстве своем входят в состав так называемого “кораллового треугольника” с наибольшим видовым богатством рифообразующих кораллов, однако более 90% рифов региона находятся под высоким риском частичной или полной деградации (Burke et al., 2011). Коралловые рифы Вьетнама входят в эту долю (90%) с наибольшей угрозой вымирания, только 1% рифов до сих пор находится в относительно здоровом состоянии с коралловым покрытием от 50 до 90% (Wilkinson, 2008;

Burke et al., 2011), причем эти коралловые сообщества преимущественно локализованы вокруг удаленных островов в Южно-Китайском море, принадлежащих Вьетнаму, таких как острова Кон Дао (Латыпов, Селин, 2011; Ткаченко, 2018) или некоторые острова в архипелаге Спратли (Tkachenko et al., 2020a). Однако по нашим последним данным, уже и на островах Спратли происходит массовая гибель кораллов под воздействием как природных, так и антропогенных факторов (Tkachenko, Hoang, 2022).

Очень небольшая доля относительно здоровых рифов до недавнего времени сохранялась также у материкового побережья Южного Вьетнама, в частности в заливе Нячанг и в акватории природного парка Нуй Чуа в провинции Нин Тхуан. Залив Нячанг Южно-Китайского моря входит в состав провинции Кхань Хоа и характеризуется значительным развитием прибрежных окаймляющих коралловых рифов. На берегу залива находится широко известный одноименный город-курорт Нячанг. До середины 90-х годов прошлого века в заливе были описаны богатые коралловые сообщества с высоким коралловым покрытием и видовым разнообразием (более 250 видов из 60 родов), состав которых позволил отнести эти сообщества к “коралловому треугольнику” (Vo, Hodgson, 1997; Латыпов, 2007; Latypov, 2011). По воспоминаниям местных рыбаков, в то время в залив также периодически заходили стаи дельфинов, китовые акулы, гигантские скаты-манты, на рифах встречались морские черепахи, рифовые акулы и было много рыбы. Но к началу XXI в. воздействие человека в акватории залива стало стремительно возрастать. Интенсивная разработка береговой линии, несколько этапов дноуглубительных работ, нерегулируемое рыболовство, развитие садковой марикультуры, а также природные стрессовые факторы, такие как вспышка численности основного кораллофага – морской звезды акантастер (*Acanthaster* sp.), привели к каскадной деградации рифов в заливе (Ткаченко, 2015б; Tkachenko et al., 2016). По данным Во с соавт. (Vo et al., 2008), с 1994 по 2007 год в среднем по заливу Нячанг покрытие рифообразующих кораллов снизилось на 13.1%, и его ежегодное снижение в среднем сохраняется на уровне 1.25%. Декларирование большей части залива как морской охраняемой акватории в 2002 г. (Vo et al., 2002) не внесло значимых изменений в режим использования его природных ресурсов. В конечном итоге к концу 2010-х годов большая часть рифов в акватории залива пришла в состояние перманентного коллапса.

В 2013 г. в рамках программы “Биоразнообразие и структурно-функциональная организация морских прибрежных экосистем”, проводимой Российско-Вьетнамским Тропическим научно-исследовательским и технологическим центром, автором была инициирована оценка статуса ко-

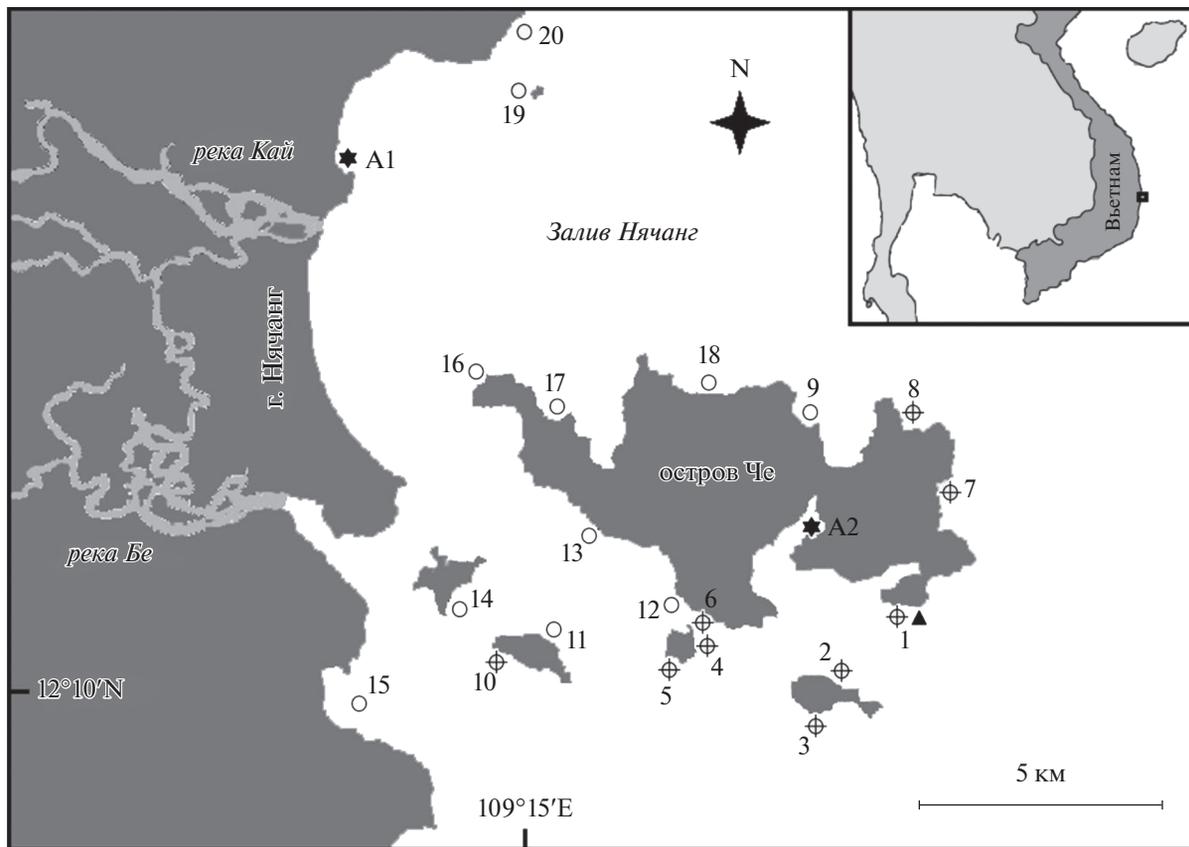
ралловых сообществ залива и анализ влияющих на него природных и антропогенных факторов. Данная статья является обобщением собранных автором за десятилетний период (2013–2022 гг.) данных по мониторингу коралловых рифов залива Нячанг (Ткаченко, 2015б, 2018; Tkachenko et al., 2016, 2020b; [https://www.youtube.com/watch?v=Y\\_Uvt\\_S7g4c&t=12s](https://www.youtube.com/watch?v=Y_Uvt_S7g4c&t=12s)) и оценкой перспектив устойчивости рифообразующих кораллов в акватории в свете текущих стрессовых воздействий.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

### *Особенности гидрологического и температурного режимов в акватории залива*

Залив Нячанг (12°08'–12°24' с.ш., 109°10'–109°23' в.д.; рис. 1) характеризуется наличием речных стоков от двух рек Кай и Бе, суммарные выносы которых в акваторию ежегодно составляют 916.41 км<sup>3</sup> пресной воды и 80.64 тонн речного осадка, из которых большая часть приходится на более крупную и разветвленную р. Кай (Nguyen et al., 2013). Речные и городские стоки обуславливают высокую концентрацию растворенных биогенов, наибольшие их значения приходятся на эстуарии рек, до 423.87 мг/м<sup>3</sup> фосфатов и до 184.02 мг/м<sup>3</sup> нитратов в эстуарии р. Кай и соответственно до 48.53 и 198.45 мг/м<sup>3</sup> в эстуарии р. Бе (Huan, 2010). Концентрация суммарного осадка (взвешенных частиц) в заливе достигает в среднем  $1.80 \pm 1.07$  г/м<sup>3</sup> в сухой сезон и  $9.73 \pm 7.08$  г/м<sup>3</sup> в сезон дождей, в эстуариях концентрация суммарного осадка в сезон дождей может достигать 60–70 г/м<sup>3</sup> (Huan et al., 2009; Huan, 2010). Залив Нячанг находится в зоне прохождения тропических циклонов, формирующихся в юго-западной части Тихого океана, большинство циклонов приходят в залив с юго-востока. В акватории залива находятся девять островов, из которых самый большой, о. Че, является естественным разделителем акватории на северную и южную части.

Несмотря на такие достаточно жесткие гидрологические условия, в заливе сформировались обширные коралловые структуры, преимущественно вокруг островов и также по периферии береговой линии залива, причем северные окаймляющие приматериковые рифы находятся в менее чем двух километрах от устья реки Кай. Согласно данным картирования рифовых структур, проведенным Всемирным центром мониторинга охраны природы программы ООН по окружающей среде (Millennium Coral Reef Mapping Project of UN Environment World Conservation Monitoring Centre, UNEP-WCMC) и представленным в виде GIS-карт на хостинге данных по коралловым рифам ReefBase (<http://reefgis.reefbase.org>), первоначальная площадь коралловых рифов в заливе составляла 6.65 км<sup>2</sup> (Tkachenko



**Рис. 1.** Расположение гидробиологических станций первого и второго этапа. Целевые станции отмечены крестиком. Треугольник – место постановки терморегистраторов у станции 1. Звездочки (станции A1 и A2) – участки с сохранившимися акропоридными сообществами, выявленными после 2019 г.

et al., 2020b). По топологической классификации, предложенной Ю.Я. Латыповым (2007), коралловые рифы в заливе относятся к двум типам: 1) бесструктурные рифы с невыраженным риф-флетом (мелководной прибрежной террасой) и пологим склоном, где известковый каркас рифа не сформирован и коралловые поселения образуют корковое покрытие на подстилающем скалистом основании; 2) структурированные голоценовые рифы, имеющие выраженный риф-флет и рифовый склон, толщина известкового каркаса может превышать 10 м, а тело рифа может иметь характерные отбойные каналы (система батресс). Несмотря на наличие второго типа, преимущественно в заливе представлены бесструктурные рифы, причем вертикальное распространение рифообразующих кораллов не превышает 9–12 м.

По температурному режиму залив Нячанг выделяется тем, что он находится под воздействием сезонного Вьетнамского апвеллинга, который генерируется сильными муссонными юго-западными ветрами в период май–август на узком континентальном шельфе Центрального Вьетнама и вызывает падение температуры в прибрежной части на 3–5°C по сравнению с соседними района-

ми Южно-Китайского моря (Kuo et al., 2000). Анализ многолетней температурной динамики поверхностного водного слоя в заливе позволил отнести этот район к температурному рефугиуму для рифообразующих кораллов, поскольку апвеллинг нивелирует в заливе воздействие тепловых летних аномалий поверхностного слоя у побережья Южного Вьетнама (Tkachenko et al., 2016). За период исследований, представленных в настоящей работе (2013–2022 гг.), акватория Южного Вьетнама испытала четыре тепловых аномалии, когда был достигнут и превышен температурный порог обесцвечивания (бличинга) кораллов. Повышение температуры ускоряет метаболизм кораллов и фотосинтез симбиотических микроводорослей зооксантелл и приводит к образованию токсичных концентраций вырабатываемого кислорода, что активирует массовый сброс коралловыми полипами зооксантелл, вызывающий потерю окраски (Veron, 2008). Если температурная аномалия имеет большую длительность и (или) амплитуду, кораллы деградируют и гибнут в результате отравления кислородными радикалами и продолжительного голодания. Так как тропические рифообразующие кораллы яв-

ляются стенотермными организмами, обитающими у верхней границы своей температурной устойчивости (Jokiel, Coles, 1990; Glynn, 1993), повышение температуры воды всего на 1°C от среднесуточного температурного максимума вызывает их массовое обесцвечивание (Goreau, Hayes, 1994). По данным Американского Национального Бюро по Океаническим и Атмосферным Исследованиям (National Oceanic and Atmospheric Administration, NOAA), среднесуточный максимум для Южного Вьетнама составляет 29.5°C, соответственно, порог обесцвечивания кораллов достигается при 30.5°C. Согласно классификации по программе Coral Reef Watch (NOAA, <https://coralreefwatch.noaa.gov/product/5km/methodology.php>), обесцвечивание кораллов начинается при их экспозиции в воде с температурой выше пороговой более четырех недель. При экспозиции более восьми недель наблюдается массовое обесцвечивание и смертность кораллов. Несмотря на нивелирующее действие апвеллинга, в 2019 г. его развитие не совпало по времени с наступлением аномально высоких температур, таким образом, вторую половину мая и весь июнь коралловые сообщества в заливе подвергались воздействию сильнейшей за последние 20 лет тепловой аномалии. Число недель с аномально высокой температурой весной 2019 г. достигло восьми (Tkachenko et al., 2020b). Нами были установлены автономные температурные регистраторы (модель НОВО® U22-001, Onset, Bourne, MA, USA) на коралловом рифе на станции 1 у юго-восточной части о. Че на глубинах 3 и 7 м (рис. 1), которые зафиксировали эту аномалию на обоих горизонтах.

#### *Антропогенная трансформация залива*

В заливе с 2000 по 2007 год было проведено несколько этапов дноуглубительных и насыпных работ в районе порта и эстуария р. Бе с вырубкой прибрежных мангровых лесов, а также строительство ~60 км дороги с севера на юг по береговой линии Нячанга и его окрестностей, сопровождавшееся выработкой прибрежных горных массивов с отвалом породы вниз по склону к побережью. В результате в залив было сброшено свыше 2000000 м<sup>3</sup> выработанного грунта с соответствующим многократным повышением концентрации взвеси в воде (Nguyen et al., 2013; Tkachenko et al., 2016). Более того, строительство гигантских туристических комплексов на побережье и островах, в первую очередь двух самых больших – Даймонд Бей (Diamond Bay) и Винперл (Vinpearl), стало причиной значительной трансформации береговой линии и вызвало гибель прибрежных коралловых рифов. Винперл и по сей день продолжает активную разработку о. Че, видоизменяя его ландшафт и срывая значительные части природ-

ных возвышенностей острова, основу которых составляет красная мелкодисперсная глина. В результате этой деятельности окаймляющие рифы либо просто захораниваются в результате отсыпных работ, либо подвергаются воздействию такого уровня седиментации при терригенных смывах в период дождей, что деградируют в течение нескольких месяцев с начала подобных работ. Например, только за один год между 2003-м и 2004-м в результате отсыпки во внутренней части бухты Dam Gia Bay на северо-западном побережье о. Че было уничтожено 50 га кораллового рифа и 12 га морских трав (Son et al., 2007). Более того, гидробиологические исследования, проведенные в заливе Нячанг в последнюю декаду прошлого 20-го столетия и предшествующие упомянутым этапам дноуглубительных и насыпных работ, показали токсичность и мутагенный эффект илистых донных отложений с высоким содержанием фотоингибирующих диоксинов, которые также могли иметь разрушительное воздействие на коралловые сообщества залива (Павлов и др., 2004).

Разрастание города-курорта Нячанг, сброс муниципальных канализационных стоков, выносы удобрений с полей и бум развития садковой марикультуры в заливе способствовали значительной эвтрофикации. Особенно высокое содержание биогенов отмечается в эстуариях рек, например, концентрация фосфатов у устья более крупной р. Кай доходит до 423 мг/м<sup>3</sup>, а нитратов, соответственно, до 184 мг/м<sup>3</sup> (Tkachenko et al., 2016). Вместе с этим начиная с 2000 г. активное развитие в заливе получили плавучие хозяйства марикультуры. Только за период с 2001 по 2004 год число плавучих садков увеличилось с 1675 до 5096 (Dung, 2009), а для разведения и подкормки лангустов в садках ежегодно используется до 6650 т рыбных комбикормов или “мусорной рыбы” (Tung, 2002). Раздача корма происходит один раз в две–три недели, количество корма на каждый садок составляет около 7% массы от общей массы объектов марикультуры, содержащейся в садке, периодически в корм добавляются поливитамины и антибиотики, такие как цефокситин и эритромицин (Tkachenko, 2015b). Бытовые и фекальные сбросы с плотов марикультуры напрямую попадают в окружающую воду. Все это неизбежно сказывается на показателях качества воды и содержании биогенов. Самое крупное скопление плавучих хозяйств марикультуры до 2017 г. находилось у деревни Vung Ngan в центральной части южного побережья о. Че и частично в проливе между островами Че и Мот (к апрелю 2016 г. в нем насчитывалось 55 плотов). Каждый плот имел в среднем 40–50 садков с размером верхней части от 2 до 4 м<sup>2</sup>.

Рыболовство и рыбоводство, связанное с добычей рыбной молоди в природе для подращивания в садках, в заливе никак не контролируется и

не регулируется. Только за три года после декларирования бóльшей части залива охраняемой акваторией, число рыболовных ботов увеличилось с 380 в 2002 г. до 527 в 2005 г. (Dung, 2009). Кроме пелагической рыбы вылавливаются все группы коралловых рыб, независимо от их размеров и пищевой ценности, частично для удовлетворения аквариумного рынка. Таким образом, из экосистемы изымаются в том числе и рыбы-фитофаги из семейств Scaridae, Acanthuridae и Siganidae, играющие важнейшую роль в сохранении баланса между обилием макроводорослей и покрытием кораллов. По нашим данным (Tkachenko et al., 2016), относительно высокая численность этих трех семейств к 2014 г. сохранялась только на двух самых удаленных мористых станциях у охраняемого о. Мун и у юго-восточной части о. Че (станции 1 и 3, рис. 1), на большинстве остальных станций эти семейства были представлены либо единично, либо полностью отсутствовали. До сих пор в акватории залива некоторыми рыбаками используются деструктивные способы собирательства аквариумных рыб с применением цианидов. Разрушительными для коралловых колоний являются якоря, а учитывая огромное количество рыбацких ботов и ферм марикультуры, а также частоту постановок на якорь каждый день/месяц/год, число разбитых и погибших вследствие этого колоний кораллов весьма существенно. Влияние туризма на коралловые рифы в заливе опосредовано через строительство и расширение курортных комплексов, многократное увеличение потребления морепродуктов и увеличение спроса на сувенирную продукцию из морских раковин и кораллов, добываемых на рифах. В существенно меньшей степени туризм влияет через развитие морских экскурсий с дайвингом и снорклингом, так как в этой сфере туристические боты хотя бы используют стантовые швартовые канаты (муринги). Однако в силу местной специфики дайвинг в заливе слабо регулировался в плане правил поведения дайверов на дне и контактов с колониями кораллов.

#### *Сбор и обработка материала*

Сбор материала проводился на глубинах 4–7 м на рифовых склонах с наибольшим коралловым покрытием методом фототрансект, отработанным автором в разных районах Индо-Вестпакифики (Tkachenko, 2012, 2015; Tkachenko et al., 2016, 2020a, b; Tkachenko, Soong, 2017). По четыре фототрансекты, длиной 25 м каждая, были расположены в указанном диапазоне глубин случайным образом и разделены 10-метровым интервалом. Для учета проективного покрытия бентосных компонент (известковых кораллов до уровня рода (включая склерактиний, восьмилучевой коралл *Heliopora coerulea* и гидроидные кораллы из

р. *Millepora*), мертвых известковых кораллов, коралловых обломков и макроводорослей) использовался метод фотоквадратов (площадь квадрата 0.25 м<sup>2</sup>) – по 30 фотоквадратов на трансекту. Количественную оценку покрытия проводили с помощью программы SPeC (Kohler, Gill, 2006), процентное покрытие объектов внутри фотоквадрата рассчитывали по 25 точкам, расположенным случайным образом (750 точек на трансекту).

Работа была проведена в два этапа. В течение первого этапа (2013–2016 гг.) был проведен сбор данных на 20 гидробиологических станциях (рис. 1). После обработки и анализа данных было выделено девять целевых станций, на которых покрытие кораллов было выше 40%. В течение второго этапа на этих станциях проводился мониторинг состояния коралловых сообществ с количественной сравнительной оценкой, сделанной в 2019 г. В последующие годы ежегодную оценку состояния проводили только на станциях 2 и 3 (рис. 1), где в результате охранных мероприятий еще оставались живые коралловые сообщества, а также в двух новых точках A1 и A2, где после 2019 г. были обнаружены уцелевшие скопления склерактиний с большой долей акропорид (рис. 1).

Кластерный анализ (метод взвешенных парных средних) был использован для группировки 20 станций, обследованных в ходе первого этапа (2013–2016 гг.) по покрытию рифообразующих кораллов. Для сравнительной оценки изменений в покрытиях указанных четырех бентосных компонент на девяти целевых станциях в течение второго этапа (2016–2019 гг.) использовали однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) с последующим тестом Тьюки. Перед проведением сравнительного анализа данные были лог-трансформированы. Вариации в обилии основного кораллофага – морской звезды *Acanthaster* sp. – оценивали непараметрическим критерием Краскела–Уоллиса. Статистическую обработку производили с помощью программы STATISTICA® 8.0 (StatSoft Inc. 2007).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### *Влияние повышенной седиментации и эвтрофикации*

Группировка 20 гидробиологических станций, обследованных в ходе первого этапа (2013–2016 гг.), позволила выделить две четкие группы (рис. 2) – с высоким коралловым покрытием (более 40%) и с низким или средним покрытием (две подгруппы в этом кластере: в первой подгруппе станции 14–16, 18–20 с покрытием 0.3–12.5%, во второй подгруппе станции 9, 11–13 и 17 с соответственным покрытием 24.2–34.7%). Станции с низким и средним коралловым покрытием располагались

в районах залива, в той или иной степени подверженных повышенной седиментации и эвтрофикации от выносов рек, из зон дноуглубительных работ или прибрежного строительства, либо недалеко от садковых ферм марикультуры. На этих станциях доминировали виды, более резистентные к повышенному содержанию взвеси и биогенов, такие как массивные и ветвистые поритиды (*Porites lobata*, *P. lutea*, *P. cyllindrica*), некоторые массивные представители сем. Merulinidae, такие как *Favites*, *Dispsastraea*, *Astraea*, *Goniastrea* и *Platygyra*, а также два вида гидроидных кораллов *Millepora dichotoma* и *M. platyphylla*, больше использующих гетеротрофное питание, чем склерактинии. На части станций с покрытием 0.3–6% коралловые сообщества были уже полностью деградированными с единичной встречаемостью отдельных колоний склерактиний указанных резистентных групп. Ярким примером деградации рифа в результате воздействия повышенной седиментации является станция 14 у о. Мьеу, где первая гидробиологическая съемка, проведенная Ю.Я. Латыповым в 1981 г. выявила высокое коралловое покрытие (в среднем 60%) и доминирование чувствительных к повышенной седиментации акропорид (*Acropora* и *Montipora*) (Tkachenko et al., 2016). Уже к 2005 г. после нескольких этапов дноуглубительных работ в районе порта и сброса выработанного грунта в открытое море в двух километрах от этой станции произошло замещение акропорид на более резистентных поритид и общее снижение кораллового покрытия до 35%, а к началу наших съемок в 2013 г. этот риф уже пришел к состоянию перманентного коллапса, с коралловым покрытием 6.5% и зарастанием макроводорослями, в первую очередь *Chnoospora implexa*, покрытие которых достигало 20.5%, в то время как давно погибшие кораллы уже превратились в обломочный материал, доля которого в общем покрытии дна составила 43.7% (Tkachenko et al., 2016). По той же причине (разработка береговой линии и сброс выработанного грунта после дноуглубительных работ) погибло коралловое сообщество и в районе соседней станции 15 на мощном структурированном голоценовом рифе. В большей степени этому способствовало строительство курортного комплекса Даймонд Бей и отсыпка грунта с берега прямо в районе этого рифа, так что проведенная нами съемка в 2014 г. выявила на этой станции только 12.5% кораллового покрытия, в то время как макроводорослями (*Chnoospora implexa* и *Sargassum* sp.) этот риф был покрыт на 61% (Tkachenko et al., 2016). Считается, что коралловое сообщество нормально функционирует при седиментационной нагрузке от 1 до 10 мг/см<sup>2</sup>/сут (или, соответственно, <10 мг/л; Rogers, 1990). Более высокие концентрации взвеси действуют на кораллы угнетающе. Концентрация суммарного осадка в воде в районах сброса выработанного

донного грунта доходила до 100 мг/л (Nguyen et al., 2007), и шлейфы с таким высоким содержанием осадка затягивались течениями на ближайшие станции. Повышение содержания взвешенного и аккумулярованного на дне осадка становится причиной гибели в результате абразии и засыпания колоний либо приводит к негативным последствиям, таким как замедление или прекращение линейного роста кораллов в результате снижения фотосинтеза из-за недостатка физиологически активной радиации (ФАР) и затрат на самоочищение (Rogers, 1990; Nugues, Roberts, 2003; Ткаченко, 2015а). Подвижный субстрат ингибирует оседание и закрепление коралловых планул и увеличивает их смертность (Bak, Engel, 1979; Rogers, 1990; Fabricius et al., 2003), а повышенная мутность, снижающая количество ФАР, сдвигает нижнюю границу вертикального распределения кораллов выше в мелководную часть акватории (Acevedo, Morelock, 1988; Nugues, Roberts, 2003).

Интенсивное зарастание рифов макроводорослями также может свидетельствовать о влиянии двух негативных факторов: повышенном уровне эвтрофикации и перелове рыб-фитофагов, регулирующих рост водорослей на рифах. В частности, по периферии города Нячанг близости от устьев рек Кай и Бе (станции 15, 19 и 20), а также на островных станциях, более подверженных воздействию речных выносов и муниципальных стоков (станции 10, 13, 14 и 16), покрытие макроводорослями варьировало от 20 до 63% (Tkachenko et al., 2016). Не менее показательными были станции, расположенные в районах деятельности садковых ферм марикультуры, такие как уже упомянутая выше станция 14, где большое хозяйство марикультуры расположено в соседней бухте, а также станции 4, 6 и 12. На них покрытие макроводорослей варьировало от 9 до 25.8%. По нашим оценкам в районе самой большой агрегации плавучих ферм марикультуры (станция 12), существовавшей до конца 2017 г., содержание нитритов, нитратов и фосфатов было на 30–50% выше, чем на соседних референтных станциях (Ткаченко, 2015б; Tkachenko et al., 2016). Всего за три года с 2013 по 2016 год один из относительно здоровых на то время рифов на станции 4, расположенный в 300 м ниже по течению от плавучих ферм, частично зарос макроводорослями, преимущественно *Chnoospora implexa*, что может быть связано со стимулирующим влиянием биогенов от ферм и низкой численностью рыб-фитофагов, контролирующих рост водорослей. Покрытие кораллов за трехлетний период на этом рифе снизилось с 66.3 до 46.5%, а покрытие макроводорослей возросло с 7.2 до 14.7%. Усиление эвтрофикации способствует развитию других фотосинтезирующих пространственных конкурентов склерактиний, в первую очередь макроводо-

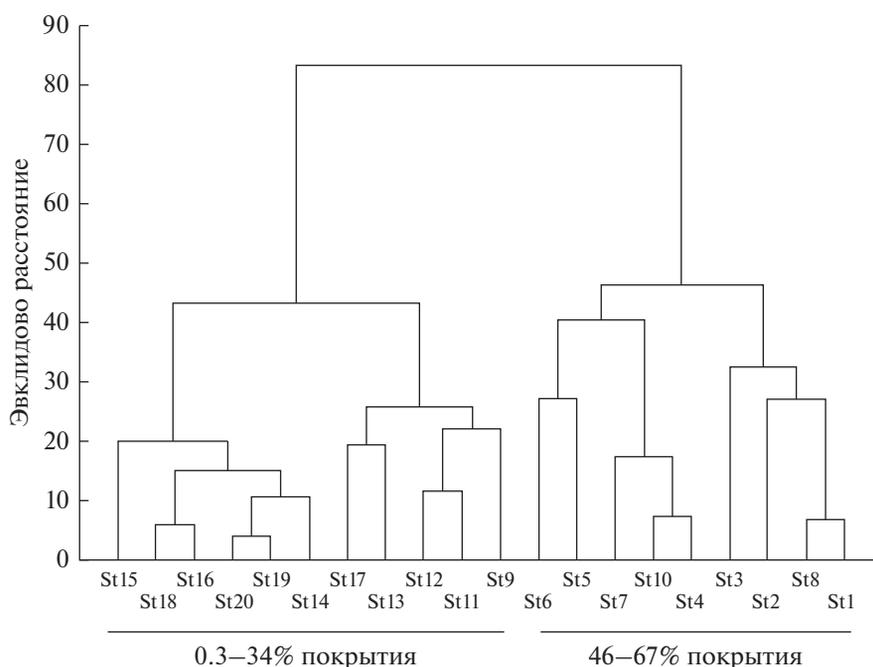


Рис. 2. Группировка станций первого этапа (2013–2016 гг.) по покрытию рифообразующих кораллов (метод взвешенных парных средних).

рослей, которые перерастают кораллы и приводят к прекращению их роста и гибели в результате перекрытия ФАР (Lapointe et al., 2004; Fabricius, 2005). Однако и другие фотосинтезирующие конкуренты, такие как актинии (*Actiniaria*) и коралли-морфари (Corallimorpharia), более устойчивые к повышенной седиментации и усиливающие интенсивность размножения и рост с увеличением концентрации биогенов, могут вытеснить и замещать склерактиний (Kuguru et al., 2004; Tkachenko et al., 2007; Work et al., 2008; Chadwick, Morrow, 2011). Наглядным показателем такого альтернативного замещения стала станция 12, расположенная непосредственно в центре скопления плавучих ферм марикультуры на мелководном деградированном рифе на глубине 4–5 м. Некоторые биогермы, сформированные коралловыми обломками на этом рифе, были плотно заселены актинией *Anemonia manjano*, покрытие которой было почти равнозначно покрытию макроводорослей (7.6% актиний против 8.8% макроводорослей), а численность актиний доходила до  $>1000$  экз./м<sup>2</sup> в силу их небольшого размера (1–3 см высотой и столько же в диаметре орального диска) (Tkachenko et al., 2016). Нами было показано, что данная актиния занимает любые поверхности дна (песок, коралловые обломки и мертвые кораллы) на хорошо освещенном мелководье до глубин 6–7 м и конкурирует со склерактиниями, не только занимая все твердые поверхности, но и заселяя живые колонии известковых кораллов путем умерщвления коралловых полипов с помощью

нематоцистов в маргинальных щупальцах (Tkachenko, Britayev, 2016). Было отмечено, что *A. manjano* атаковала и оккупировала как колонии склерактиний из родов *Acropora* и *Porites*, так и гидроидного коралла *Millepora*, несмотря на наличие собственных нематоцистов у последнего. Более того, увеличение концентрации растворенных биогенов снижает гаметогенез у кораллов, развитие и оседание планул, снижает плотность планул и увеличивает смертность молоди кораллов, а также увеличивает плотность организмов-сверлильщиков и патогенов, вызывающих специфические болезни кораллов (McCook et al., 2001; Fabricius, 2005). Хроническое загрязнение биогенами может вызывать многолетний коллапс коралловой экосистемы с отсутствием восстановления кораллов в течение десятилетий даже после прекращения эвтрофикации акватории и снижения концентрации биогенов (Connell, 1997).

#### Воздействие биологических деструкторов

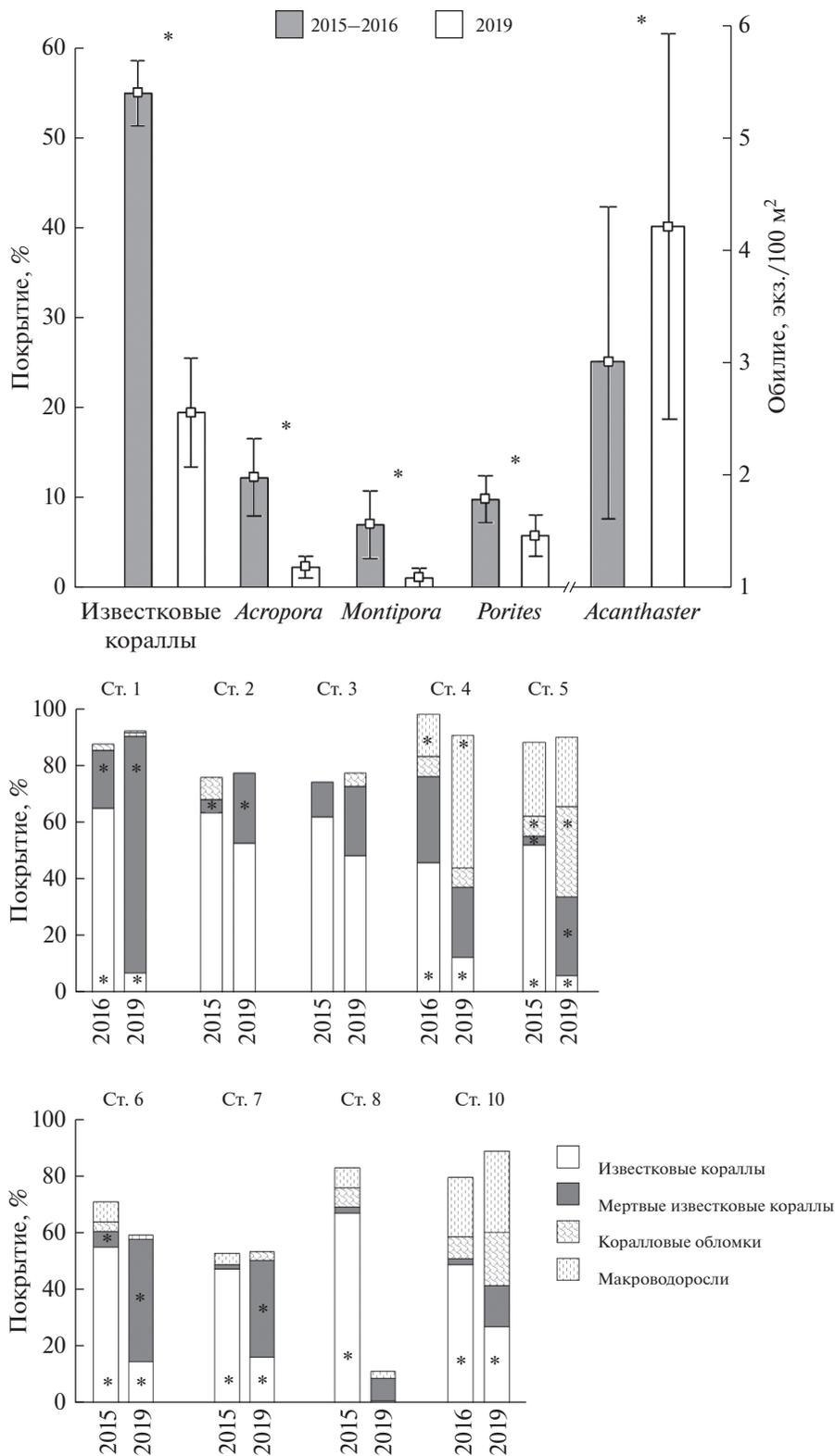
Таким образом, уже на первом этапе более половины станций было исключено из дальнейшего мониторинга в силу частичной или полной деградации коралловых сообществ. На втором этапе (2016–2019 гг.) проводился сбор данных с целевых станций второго кластера (1–8 и 10) с относительно высоким коралловым покрытием ( $>40\%$ ), расположенных в мористой части залива, где воздействие повышенной седиментации и эвтрофикации было существенно ниже, чем во внутрен-

ней западной части залива. Следует также отметить, что в ходе первого этапа была выявлена вспышка численности основного кораллофага — морской звезды акантастер (*Acanthaster* sp.), или “терновый венец”, со средней численностью по заливу на 2014 г. 1.7 экз./100 м<sup>2</sup>, а также отмечена достаточно высокая плотность другого кораллофага — гастроподы *Drupella cornus* (17.8 экз./м<sup>2</sup>) (Tkachenko et al., 2016). Такая численность акантастера уже входит в диапазон 100–1000 экз./га, который считается критическим и может определять до 95% потери кораллового покрытия, учитывая, что скорость уничтожения мягких тканей кораллов одной звездой составляет 161–478 см<sup>2</sup>/день, или 5–17 м<sup>2</sup>/год (Birkeland, Lucas, 1990). Согласно протоколу ReefCheck, >0.1 экз./100 м<sup>2</sup> считается “активной вспышкой численности” (Hodgson, Liebler, 2002). Сравнительный анализ с предыдущими оценками (Vo et al., 2002, 2008) позволил выявить постепенное увеличение численности акантастера в заливе Нячанг с 0 в 1998 г. к 0.8 экз./100 м<sup>2</sup> в 2007 г. и к 1.7 экз./100 м<sup>2</sup> в 2014 г.

Оценка статуса, проведенная на целевых станциях в 2019 г., выявила катастрофическую смертность рифообразующих кораллов и разрушение рифового каркаса. За трехлетний период (2016–2019 гг.) среднее коралловое покрытие на этих станциях снизилось на 64.4% (смертность кораллов варьировала от 43 до 95% покрытия; рис. 3) (Tkachenko et al., 2020b). Наибольший урон был нанесен сообществам акропорид (Acroporidae), среднее покрытие *Acropora* и *Montipora* снизилось в 5 раз для обоих родов, или на 80.6 и 82.3% соответственно, покрытие массивных и ветвистых поритид (*Porites*) снизилось в среднем в 1.6 раза (рис. 3) (Tkachenko et al., 2020b). Наиболее сильная деградация коралловых сообществ произошла на рифах, где доминировали акропориды и фунгииды (Fungiidae), а именно на станциях 1, 4–8 (рис. 3). Также на станциях 1, 5–7 значимо увеличилась доля мертвых кораллов (в 4–20 раз), на станциях 3, 5 и 10 — доля коралловых обломков (в 2–4 раза), а станция 4 показала более чем трехкратное увеличение покрытия макроводорослями (рис. 3). Примеры особенно существенных трансформаций представлены на рис. 4. Основной причиной деградации коралловых сообществ на целевых станциях стало усиление вспышки численности акантастера, которая к 2019 г. достигла в среднем 4.2 экз./100 м<sup>2</sup> (Tkachenko et al., 2020b), т.е. средняя численность акантастера за 5-летний период (2014–2019 гг.) увеличилась в 2.4 раза. По нашим оценкам акантастер поедает фактически все известковые и мягкие кораллы, представленные в заливе, включая гидроидные кораллы *Millepora* (рис. 5a–e). Незначимое снижение кораллового покрытия на станциях 2 и 3 обусловлено тем, что 1) основными на этих станциях были ветвистые и

массивные поритиды, и 2) персонал охраняемой зоны о. Мун, у которого были расположены эти станции, начиная с 2016 г. периодически проводил акции сбора акантастера и тем самым способствовал выживанию коралловых сообществ. Тем не менее сокращение кораллового покрытия на 17% на станции 2 и на 22% на станции 3 определяется исключительно вымиранием акропорид, как наиболее предпочтительного пищевого ресурса для акантастера. Большое число работ выделяет *Acropora* и *Montipora* как два самых уязвимых таксона при инвазиях акантастера, в то время как *Porites*, некоторые *Merulinidae* и октокоралл *Heliopora coerulea* являются наименее уязвимыми по пищевым предпочтениям акантастера (Pratchett et al., 2014). Мы также выявили, что голубой коралл *H. coerulea* был единственным коралловым таксоном в заливе, которого акантастер избегал (Tkachenko et al., 2020b).

Помимо прибрежных вод Вьетнама, вспышки численности акантастера зафиксированы и в других районах Южно-Китайского моря, в частности в Брунее, Малайзии и Таиланде (Lane, 2012; Scott et al., 2017; Chak et al., 2018), а также на удаленных коралловых островах и атоллах, таких как атолл Донгша (Пратас) (Reimer et al., 2019) и архипелаг Спратли (Heng et al., 2022; Kuo et al., 2022; Tkachenko, Hoang, 2022). Вспышки численности акантастера являются наиболее серьезной биологической угрозой для коралловых рифов Индо-Пацифики и становятся причиной массовой смертности кораллов; воздействие этого разрушительного фактора может быть сильнее, чем воздействие всех остальных стрессовых факторов вместе взятых (Bruno, Selig, 2007; De'ath et al., 2012; Kayal et al., 2012; Pratchett et al., 2014). Массовую гибель кораллов в результате инвазий акантастера отмечают по всей области его распространения от Кении в Индийском океане до побережья Западной Панамы в Тихом океане и от Южной Японии до Большого Барьерного рифа в Австралии (Mendonca et al., 2010; Caballes, Pratchett, 2014; Pratchett et al., 2014; Saponari et al., 2014; Roche et al., 2015). Только начиная с 1990 г. в Индо-Пацифике было зафиксировано 246 вспышек численности этого кораллофага (Moran, 1986; Birkeland, Lucas, 1990; Pratchett et al., 2014). Численность акантастера в заливе Нячанг к 2019 г. достигла критического уровня, с максимумом до 15 экз./100 м<sup>2</sup>, что неизбежно привело к коллапсу по схожему сценарию с другими районами Индо-Пацифики, к примеру, при адекватной численности акантастера у о. Мууреа (Французская Полинезия), которая всего за год возросла в 10 раз, за этот же годовой промежуток было уничтожено более 96% кораллового покрытия вокруг острова (Kayal et al., 2012). Что же вызвало такую вспышку этой морской звезды в заливе Нячанг?



**Рис. 3.** Изменения величин покрытия основных бентосных компонент, доминирующих коралловых таксонов и численности кораллофага – морской звезды *Acanthaster* sp. – на целевых станциях в ходе второго этапа (2016–2019 гг.). Звездочками обозначены значимые изменения ( $p < 0.05$ ) для кораллового покрытия по результатам однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA), для обилия морской звезды – по результатам непараметрического критерия Краскела–Уоллиса.

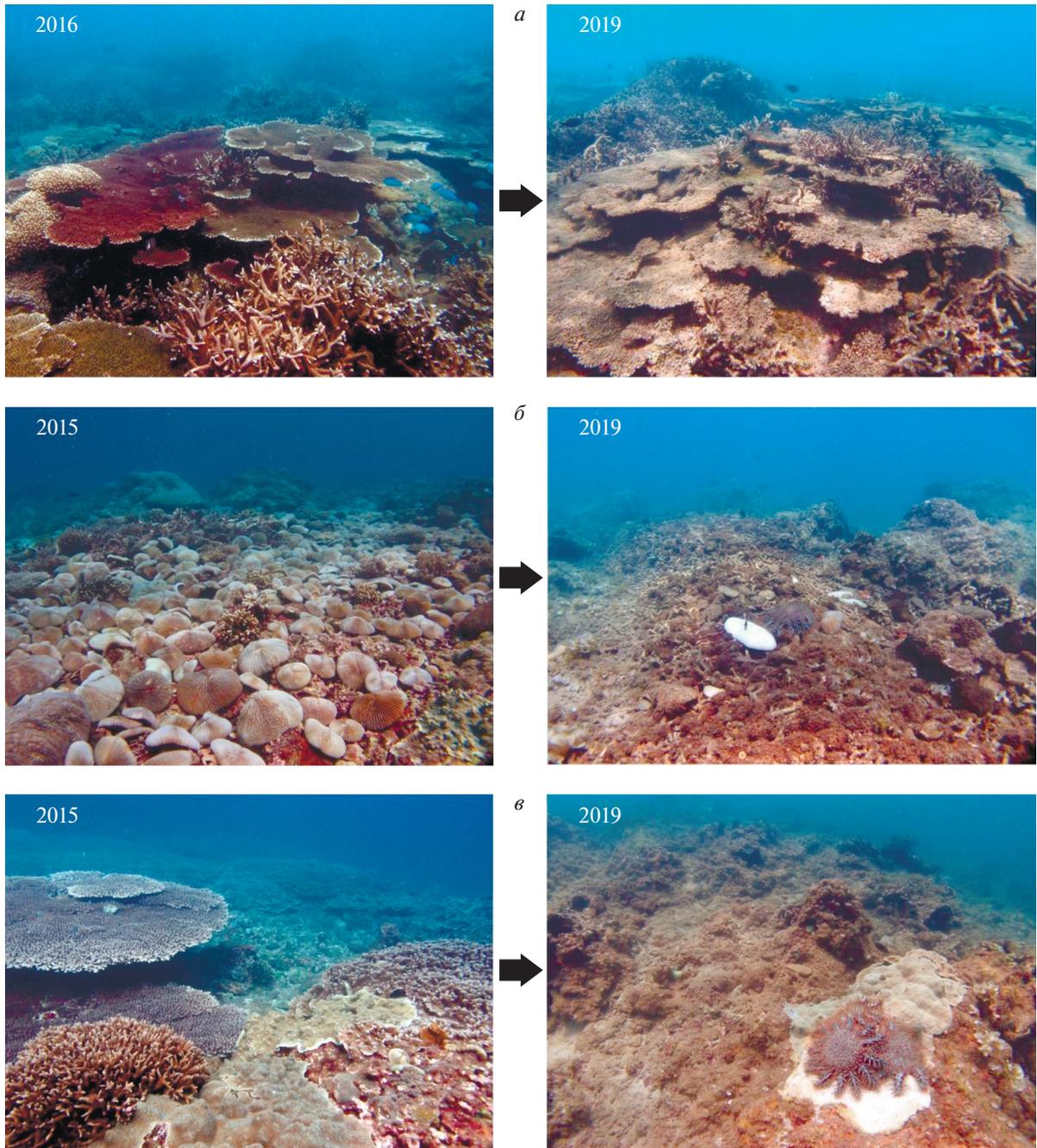
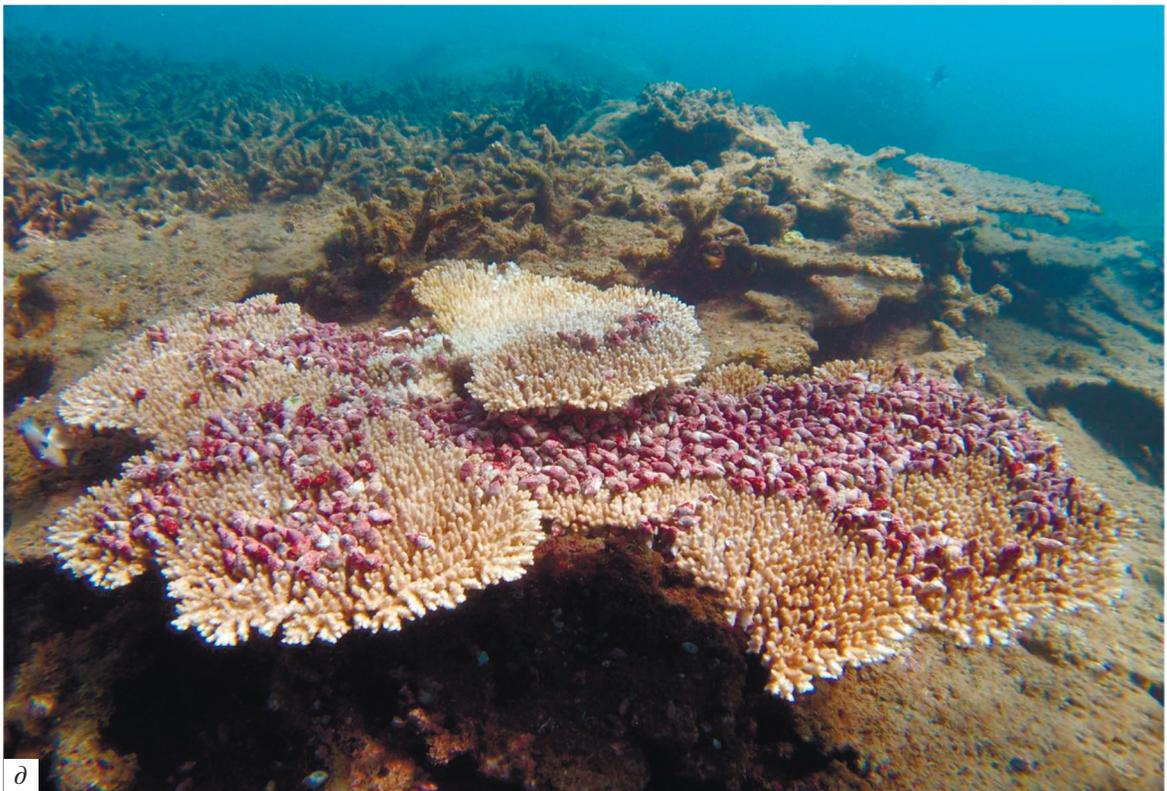
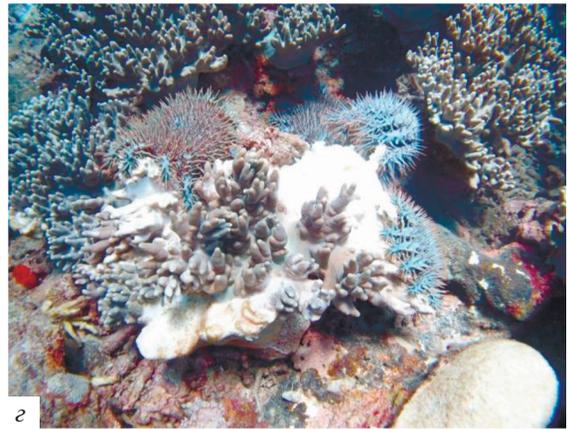


Рис. 4. Дегградация коралловых сообществ на станции 1 (а), станции 5 (б) и станции 7 (в).

Очевидно, что здесь сработала комбинация обоих катализаторов, которые, как полагают, вызывают инвазии акантастера, а именно обогащение акватории биогенами и изъятие из экосистемы естественных врагов этого кораллофага на

всех этапах его жизненного цикла в результате перелова (Fabricius et al., 2010; Pratchett et al., 2014, 2017; Brodie et al., 2017). Ежегодное повышение продукции фитопланктона, которым питаются планктонные личинки акантастера, прямо корре-

Рис. 5. Хищничество кораллофагов морской звезды *Acanthaster* sp. (а–г) и гастроподы *Drupella cornus* (д) на рифообразующих кораллах: а – выедание акантастером полипов на ветвистых *Acropora*; б – на субмассивной колонии *Euphyllia ancora*; в – на гидроидных кораллах *Millepora dichotoma*; г – на мягких восьмилучевых кораллах *Sinularia* sp.; д – выедание гастроподами *Drupella cornus* полипов на пластинчатой колонии *Acropora hyacinthus*.



лирует с концентрацией хлорофилла-*a* (Chl-*a*) в воде (Hieu et al., 2021), а уровень 0.6–1 мг/л Chl-*a* является оптимальной концентрацией для развития личинок этой морской звезды (Wolfe et al., 2015; Brodie et al., 2017). Увеличение концентрации Chl-*a* до 3 мг/л способствует увеличению выживаемости личинок акантастера в 8 раз (Fabricius et al., 2010). По нашим данным (Tkachenko et al., 2020b), осенние пиковые концентрации Chl-*a* в заливе даже превышают 3 мг/л, что может способствовать развитию и выживаемости личинок кораллофага. Также увеличение концентрации фитопланктона прямо коррелирует с увеличением содержания биогенов в воде. В заливе Нячанг, как уже обсуждалось выше, увеличение концентрации биогенов связано как с выносами рек и городскими стоками, так и с плавучими фермами марикультуры. Только за период данного исследования с 2013 по 2018 год концентрация растворенного азота и растворенного фосфора в среднем по заливу увеличилась соответственно на 90 и 60% (Tkachenko et al., 2020b). Все это неизбежно способствовало развитию личинок акантастера.

Вторым катализатором вспышки численности акантастера стал неконтролируемый промысел всех рыб и беспозвоночных, имеющих хоть какую-то пищевую ценность на местных рынках. Среди рифовых рыб 56 видов в той или иной степени используют разные стадии развития акантастера в качестве пищевого источника, из них наиболее известными потребителями являются звездчатый иглобрюх *Arothron stellatus*, титановый спинорог *Balistodes viridescens* и губан Наполеон *Cheilinus undulates* (Pratchett et al., 2014; Cowan et al., 2017). За весь период гидробиологических съемок в заливе Нячанг с 2013 по 2022 год было встречено только по одному экземпляру звездчатого иглобрюха и титанового спинорога размерами не более 20 см. Губан Наполеон давно исчез из состава коралловой ихтиофауны залива, и его живые экземпляры крайне редко можно увидеть только в дорогих ресторанах города, причем привезены они, возможно, даже не из вьетнамских вод. Половые гаметы и планктонные личинки акантастера не привлекают рыб-планктофагов в связи с тем, что содержат сапонины, ингибирующие пищевую привлекательность (Lucas et al., 1979). Более того, акантастер известен как самая плодовитая морская звезда в мире, так как может выпускать более 200 млн половых гамет за сезон (Babcock et al., 2016). Роль гастроподы Рога Тритона (*Charonia tritonis*) в контроле численности акантастера изначально была сильно преувеличена в связи с редкостью этого моллюска и с тем, что он не является облигатным потребителем исключительно этой морской звезды (Tkachenko et al., 2020b). Экспериментально было показано, что эта гастропода потребляет всего 0.7 аканта-

стера за неделю (Pearson, Endean, 1969), а учитывая, что в период вспышек численность акантастера достигает более 100 000 экз. на гектар рифа, потенциальное воздействие Рога Тритона никак не сопоставимо с такими масштабами размножения морской звезды. Раковины Рога Тритона крайне востребованы на рынке морских сувениров (несмотря на то, что этот вид внесен в перечень редких видов, попадающих под действие Конвенции СИТЕС), а учитывая его природную редкость, можно предполагать, что популяция этой гастроподы в заливе Нячанг уже давно исчезла. За период наших съемок (2013–2022 гг.) только один небольшой экземпляр был найден в районе станции 4 в 2014 г.

С усилением деградации рифов в заливе в результате вспышки численности акантастера и уменьшением пищевых ресурсов активировался и другой хищник-кораллофаг – гастропода *Drupella cornus* (рис. 5d). Если на первом этапе съемок в 2013–2016 гг. эта гастропода не образовывала значительных скоплений и была распространена относительно равномерно на рифах с высоким коралловым покрытием, то к 2019 г. на еще оставшихся колониях кораллов, как массивных поритид, так и особенно акропорид, были отмечены значительные скопления этого моллюска. К примеру, на одной такой колонии *Acropora hyacinthus*, представленной на фото (рис. 5d), находилось более 800 экз. друпеллы как с верхней, так и с нижней стороны пластинчатой колонии коралла. Показано, что вспышки численности гастроподы *D. cornus* возникают на рифах, ослабленных стрессовыми факторами, такими как механическое разрушение, заиление, тепловые аномалии и перелов естественных врагов этой гастроподы, т.е. на рифах, где пищевой ресурс для друпеллы значительно снижен (Turner, 1994). Именно это и произошло с рифами залива Нячанг.

В завершение этого раздела следует добавить, что еще в ходе первого этапа оценки как на станциях с высоким, так и с низким коралловым покрытием, таких как станции 3, 6, 12, 13, 16 и 17, было обнаружено достаточно высокое количество морских ежей *Diadema setosum* с максимальной численностью на станции 13, достигшей 473 экз./100 м<sup>2</sup>, и средней численностью по заливу 94.5 экз./100 м<sup>2</sup> (Tkachenko et al., 2016). Такая высокая численность также является негативным индикатором, который свидетельствует, во-первых, об усилении биоэрозии известкового каркаса рифа, а во-вторых, о перелове хищников-бентофагов, в рацион которых входят морские ежи на разных стадиях жизненного цикла, особенно это относится к спинороговым рыбам (Vo, Hodgson, 1997). На коралловых рифах Кении с нерегулируемым рыболовством снижение численности рыб-бентофагов и увеличение обилия морских

ежей *D. setosum* привело к значительному снижению кораллового покрытия (McClanahan, Mutere, 1994), более того, известно, что в рацион этих ежей кроме известковых водорослей могут входить и ювенильные коралловые колонии (Nogröm et al., 2009).

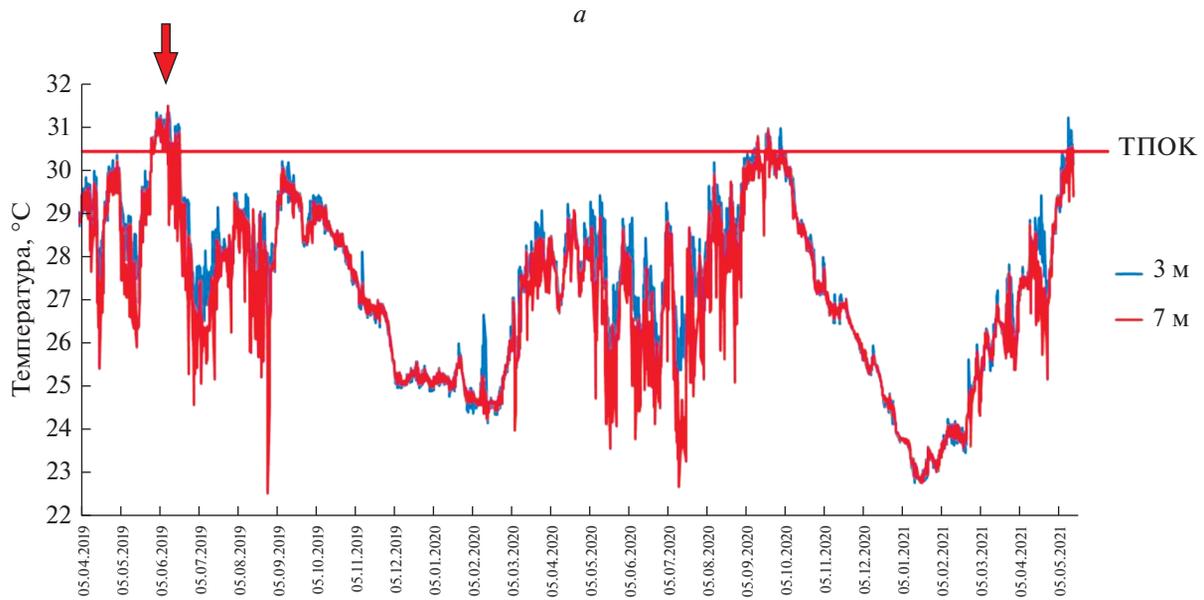
#### *Воздействие температурной аномалии 2019 г.*

Финальным ударом, добивающим выжившие к 2019 г. после нашествия акантастера колонии рифообразующих кораллов, стала температурная аномалия в июне этого же года, продлившаяся восемь недель и вызвавшая обесцвечивание и высокую смертность оставшихся коралловых колоний (рис. 6а). До наступления этой аномалии сравнительная оценка уже была проведена (в апреле 2019 г.), таким образом, на количественные показатели снижения кораллового покрытия в результате вспышки численности акантастера тепловая аномалия не влияла. По принятой иерархии термочувствительности и подверженности обесцвечиванию (Baird, Marshall, 2002; McClanahan, 2004; McClanahan et al., 2007) акропориды (Acroporidae) и поциллопориды (Pocilloporidae) находятся среди наиболее уязвимых для теплового стресса коралловых семейств. Именно акропориды, еще оставшиеся в живых после нашествий акантастера и друпеллы, в первую очередь и пострадали от теплового удара (рис. 6б). Шансов на их восстановление не оставляла ни продолжительность аномально теплого периода (8 недель), ни плотность скоплений кораллофагов на тот момент времени. Кроме акропорид, обесцвечиванию подверглись и другие представители рифообразующих кораллов, прежде всего массивные поритиды (но в меньшей степени) и гидроидные кораллы *Millepora* (рис. 6в). Гидроиды *Millepora* среди рифообразующих кораллов также являются одними из наиболее термочувствительных, что послужило причиной их гибели и локальной элиминации из некоторых районов Индо-Пацифики, в частности из вод Мальдивского архипелага после воздействия глобальной тепловой аномалии 1998 г. (Tkachenko, 2012, 2015). Тепловая аномалия 2019 г. была первой за более чем 20 последних лет, которая существенно повлияла на кораллы в заливе Нячанг, что показали как анализ многолетней температурной динамики в заливе, так и размер колоний пластинчатых акропор (более 200 см и возраст более 20 лет), свидетельствовавшие об отсутствии значительных стрессов в течение длительного периода времени до начала вспышки численности акантастера в 2013–2014 гг. (Tkachenko et al., 2016). Глобальные температурные аномалии, связанные с развитием Южной осцилляции (Эль-Ниньо) за последние два десятка лет, особенно в 1997–1998, 2004–2005, 2010–2011, 2016–2017 и 2019–2020 гг., вызва-

ли широкомасштабное обесцвечивание и гибель рифообразующих кораллов как в Индо-Пацифике, так и в Карибском бассейне (Wilkinson, 2008; Wilkinson, Souter, 2008; Moore et al., 2012; Hughes et al., 2017, 2018). По прогнозу ведущих климатологов и морских экологов, частота сезонных температурных аномалий в Юго-Восточной Азии достигнет ежегодной повторяемости к 2020 г. (Hoegh-Guldberg et al., 2007), т.е. уже сейчас этот регион фактически вступил в новый температурный цикл. Более того, в Южно-Китайском море отмечена тенденция к перманентному повышению температуры поверхностных слоев в среднем на 0.2°C в декаду (Zuo et al., 2014), а у берегов Юго-Восточного Вьетнама еще больше – 0.44°C в декаду (Yu et al., 2019). Безусловно, рифообразующие кораллы адаптируются различными способами к меняющимся климатическим реалиям. Среди них выявлены как врожденные, так и приобретенные особенности, повышающие термостойчивость и резистентность к обесцвечиванию, такие как: 1) преобладание теплоустойчивых генотипов зооксантелл в тканях коралловых полипов; 2) более высокая концентрация зооксантелл в тканях полипов; 3) более высокая биомасса и толщина мягких тканей полипов; 4) массивные формы роста колоний с крупными кораллитами и способность глубоко втягивать полипы внутрь кораллитов в период теплового стресса; 5) способность к альтернативному гетеротрофному питанию в период обесцвечивания; 6) способность производить флуоресцентные протеины, микоспорин-подобные аминокислоты и антиоксидантные энзимы, смягчающие воздействие температурного шока и УФ-радиации (Baker et al., 2004; Grottoli et al., 2006; Baird et al., 2009; Ladner et al., 2012; Wooldridge, 2014; Ткаченко, 2015а). Однако все эти механизмы могут помочь только в случае отсутствия или незначительного воздействия других стрессовых факторов, чего не скажешь об акватории залива Нячанг.

#### *Текущий статус коралловых рифов залива и ресурсы на восстановление*

Периодические осенние шторма, приходящие в акваторию залива Нячанг, даже достаточно сильные, такие как тайфун “Тораджи” в ноябре 2018 г., имеют определенное влияние на внутреннюю часть залива за счет усиления терригенных выносов, но в намного меньшей степени влияют на мористую часть залива (Tkachenko et al., 2020b). За более чем 20 лет процветания коралловых сообществ в мористой части залива было много тайфунов и штормов, однако они не приводили к таким катастрофическим изменениям, к которым привела комбинация антропогенных и биологических деструктивных факторов за вторую декаду XXI в., помноженных на экстремаль-



**Рис. 6.** *а* – трехлетняя температурная динамика в заливе Нячанг в районе станции 1 на глубине 3 и 7 м. Стрелкой показана температурная аномалия 2019 г., с превышением температурного порога обесцвечивания кораллов (ТПОК, красная линия) в течение восьми недель. *б* – обесцвечивание пластинчатых и ветвистых *Acropora* в результате теплового шока; *в* – обесцвечивание гидроидных кораллов *Millepora platyphylla* и *M. dichotoma*.

ную тепловую аномалию 2019 г., не свойственную для данного района в силу защитного воздействия Вьетнамского апвеллинга. А штормы всего лишь разрушают уже разрушенное и превращают поля мертвых кораллов в поля коралловых обломков между голых базальтовых валунов, как это произошло с некогда самым богатым по составу и покрытию акропорид рифом на станции 1 зимой 2021 г. Экстраполяция полученных результатов по коралловому покрытию в заливе на GIS-карту проекта UNEP-WCMC с хостинга ReefBase по распределению коралловых рифов в заливе Нячанг позволила рассчитать, насколько сократилась площадь живых коралловых структур: от 6.65 км<sup>2</sup> в 1980-х до 0.74 км<sup>2</sup> к 2019 г., т.е. менее чем за 40 лет произошло сокращение рифов более чем на 90%

(Tkachenko et al., 2020b). Вместе с покрытием в разы снизилось и видовое разнообразие кораллов, особенно акропорид, как наиболее пострадавшего семейства от комплекса негативных воздействий. Фактически на лето 2022 г. в заливе осталось только два небольших участка с сохранившимися скоплениями акропорид (A1 и A2, рис. 1), причем в довольно неожиданных местах, особенно станция A1 у природного парка “Сад камней” (Хон Чонг) в черте г. Нячанга, в районе его северного пляжа, так как эта станция находится в непосредственной близости от устья р. Кай. Это небольшой мелководный участок прибрежного окаймляющего рифа площадью ~2.6 га с максимальной глубиной 3 м и средним коралловым покрытием 57%. Акантастер каким-то чудом до сих

пор туда не добрался, хотя друпелла уже появилась. Уникальная сохранность этого участка требует особого охранного статуса и всестороннего изучения. Однако в целом наличие этих двух живых акропоридных участков никак не компенсирует общее катастрофическое снижение кораллового покрытия и разнообразия в заливе. Массовая гибель рифообразующих кораллов в результате острых и быстротечных стрессовых воздействий, таких как вспышка численности акантастера, тепловая аномалия или резкое повышение седиментации в результате насыпных или дноуглубительных работ, запускает каскадную деградацию всей экосистемы, так как вызывает разрушение местообитаний и сложной структурированности рифа, критически важных для ассоциированной с рифами фауны. Мертвые кораллы быстро разрушаются в результате биоэрозии и механического воздействия штормов, а коралловые обломки в силу их подвижности не пригодны для закрепления новых коралловых планул (Fox et al., 2003), и в основном такие участки дна демонстрируют фазовые сдвиги к доминированию альтернативных пространственных конкурентов, преимущественно макроводорослей, и реже — к доминированию кораллиморфарий, актиний и губок (Tkachenko et al., 2007; Norström et al., 2009; Chadwick, Murgow, 2011). Более 320 видов рыб из 29 семейств и более 860 видов беспозвоночных используют кораллы как местообитание, а 133 вида рыб питаются коралловыми полипами (Cole et al., 2008; Stella et al., 2011; Coker et al., 2014), поэтому разрушение коралловых колоний неизбежно влияет на это огромное число животных.

Ресурсных рифов для пополнения молодью деградированных рифов в самом заливе фактически не осталось, за исключением всего трех участков у о. Мун (станция 2 и 3), в бухте Дамбай (станция А2) и у парка “Сад камней” (станция А1), т.е. надеяться на само-восполнение залива новыми коралловыми колониями опрометчиво. Показано, что осаждение планул многих склерактиний, не имеющих планктонной фазы развития, происходит в течение первого дня с момента их выпуска, в то время как планулы большинства видов склерактиний с планктонной фазой развития осаждаются в течение трех–шести дней после вымета (Figueiredo et al., 2013). Только небольшая фракция планул, вынесенная течениями с материнского рифа, остается достаточно жизнеспособной, чтобы достичь рифа ниже по течению и осесть на нем (Graham et al., 2008; Connolly, Baird, 2010). На примере Большого Барьерного рифа показано, что рифами ниже по течению перехватывается не более 1–10% коралловых планул, выпущенных на рифах выше по течению, даже без учета смертности планул в ходе планктонной фазы и сразу после осаждения (Black, 1993). Поэтому преимущественно коралловые рифы развиваются

за счет самопополнения молодью и вегетативного размножения. Ситуация с рифами, соседствующими с заливом Нячанг, не менее драматичная, чем в самом заливе. В частности, в соседней с юга провинции Нин Тхуан в акватории национального природного парка Нуй Чуа смертность коралловых сообществ в результате той же комбинации — вспышки численности акантастера и тепловой аномалии 2019 г. — достигла более 98% (Tkachenko et al., 2022).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исходя из всех приведенных в настоящей работе фактов, перспективы восстановления рифов в заливе Нячанг весьма невелики. Акропорид в заливе почти не осталось, а живые коралловые сообщества сохранились только в трех небольших районах залива. Власти провинции и города спохватились в 2022 г., но как это часто бывает, слишком поздно, чтобы как-то кардинально повлиять на масштабы бедствия. Сейчас акваторию охраняемого о. Мун (станция 2 и 3) закрыли для посещения туристами на пять лет, также хотят вводить охранные мероприятия для участка живого рифа в черте города у “Сада камней”. Это правильные меры, но было бы лучше не только ограничивать посещаемость оставшихся живых рифов, но и объявить несколько акций сбора акантастера местными рыбаками за небольшое вознаграждение еще три года назад, что могло бы предотвратить настоящий коллапс. К сожалению, этого не было сделано. Дайвинг и снорклинг к 2022 г. в Нячанге фактически умер, теперь туристам нечего показывать и некуда возить на эти мероприятия. Да и после пандемии COVID-19 туризм в Нячанге в основном внутренний, со своей спецификой и незначительным интересом к подводному миру. Попытки властей схватится за модную ныне идею культивирования кораллов из небольших фрагментов на искусственных конструкциях выглядят как минимум наивными при сопоставлении масштабов потенциально культивированных колоний и разрушений рифов по всему заливу. Более того, они упираются в основную проблему — где взять столько донорских колоний кораллов для получения фрагментов для культивирования? Выбивать последние кораллы в оставшихся трех местах залива? Конечно, нет. Теперь образ из рекламных брошюр и видеороликов о том, что залив Нячанг раскрывает для туристов “чистые воды, белые пляжи, многообразную морскую жизнь и процветающие коралловые рифы”, весьма далек от реальности. И все, что остается — надеяться на силы природы, а также адекватные природоохранные мероприятия, которые будут способствовать хотя бы частичному восстановлению той красоты и биоразнообразия, которые

еще совсем недавно мы могли наблюдать в этих благодатных водах.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Представленная работа выполнена на базе и при финансовой поддержке Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне признателен куратору программы “Биоразнообразие и структурно-функциональная организация морских прибрежных экосистем” д.б.н. проф. Т.А. Бритаеву, а также вьетнамским коллегам из Тропцентра Vu Viet Dung, Vo Thi Ha и Nguyen Hai Thanh за всестороннюю помощь в организации и проведении полевых работ.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии какого-либо конфликта интересов в финансовой или какой-либо иной сфере.

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Латыпов Ю.Я.*, 2007. Коралловые рифы Вьетнама. М.: Наука. 213 с.
- Латыпов Ю.Я., Селин Н.И.*, 2011. Современное состояние коралловых рифов островов Сиамского залива и южного Вьетнама // Биол. Моря. Т. 37. С. 246–253.
- Павлов Д.С., Смуров А.В., Ильях Л.В., Маторин Д.Н., Клюев Н.А. и др.*, 2004. Современное состояние коралловых рифов залива Нячанг (южный Вьетнам) и возможные причины неблагополучия среды обитания склерактиний // Биол. Моря. Т. 30. С. 60–67.
- Ткаченко К.С.*, 2015а. Коралловые рифы перед экологическими угрозами XXI века // Журн. общ. биологии. Т. 76. № 5. С. 390–414.
- Ткаченко К.С.*, 2015б. Экологический статус коралловых сообществ островной акватории залива Нячанг (Вьетнам) // Экология. № 5. С. 367–373.
- Ткаченко К.С.*, 2018. Состояние коралловых сообществ в трех морских национальных парках Вьетнама // Уч. зап. РГГМУ. № 52. С. 110–119.
- Acevedo R., Morelock J.*, 1988. Effects of terrigenous sediment influx on coral reef zonation in southwestern Puerto Rico // Proc. 6th Intern. Coral Reef Symp. Australia. V. 2. P. 189–194.
- Babcock R.C., Milton D.A., Pratchett M.S.*, 2016. Relationships between size and reproductive output in the crown-of-thorns starfish // Mar. Biol. V. 163. <https://doi.org/10.1007/s00227-016-3009-5>
- Baird A.H., Marshall P.A.*, 2002. Mortality, growth and reproduction in scleractinian corals following bleaching on the Great Barrier Reef // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 237. P. 133–141.
- Baird A.H., Bhagooli R., Ralph P.J., Takahashi S.*, 2009. Coral bleaching: The role of the host // Trends Ecol. Evol. V. 24. P. 16–20.
- Bak R.P.M., Engel M.S.*, 1979. Distribution, abundance, and survival of juvenile hermatypic corals (Scleractinia) and the importance of life history strategies in parent coral community // Mar. Biol. V. 54. P. 341–352.
- Baker A.C., Starger C.J., McClanahan T.R., Glynn P.W.*, 2004. Corals' adaptive response to climate change // Nature. V. 430. <https://doi.org/10.1038/430741a>
- Birkeland C., Lucas J.S.*, 1990. *Acanthaster planci*: Major Management Problem of Coral Reefs. Boca Raton: CRC Press. 257 p.
- Black K.P.*, 1993. The relative importance of local retention and inter-reef dispersal of neutrally buoyant material on coral reefs // Coral Reefs. V. 12. P. 43–53.
- Brodie J., Delvin M., Lewis S.*, 2017. Potential enhanced survivorship of crown of thorns starfish larvae due to near-annual nutrient enrichment during secondary outbreaks on the central mid-shelf of the Great Barrier Reef, Australia // Diversity. V. 9. № 17. <https://doi.org/10.3390/d9010017>
- Bruno J.F., Selig E.R.*, 2007. Regional decline of coral cover in the Indo-Pacific: timing, extent, and subregional comparisons // PLoS One. V. 2. № 8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000711>
- Burke L., Reynter K., Spalding M., Perry A.*, 2011. Reef at Risk. Revisited. Washington, DC: World Resource Institute. 114 p.
- Caballes C.F., Pratchett M.S.*, 2014. Reproductive biology and early life history of the crown-of-thorns starfish // Echinoderms: Ecology, Habitats and Reproductive Biology / Ed. Whitmore E. N.-Y.: Nova Science Publishers. P. 101–146.
- Carpenter K.E., Abrar M., Aeby G., Aronson R.B., Banks S. et al.*, 2008. One-third of reef-building corals face elevated extinction risk from climate change and local impacts // Science. V. 321. № 5888. P. 560–563.
- Chadwick N.E., Morrow K.M.*, 2011. Competition among sessile organisms on coral reefs // Coral Reefs: an Ecosystem in Transition / Eds Dubinsky Z., Stambler N. N.-Y.: Springer. P. 324–350.
- Chak S.T.C., Dumont C.P., Adzis K.A.A., Yewdall K.*, 2018. Effectiveness of the removal of coral-eating predator *Acanthaster planci* in Pulau Tioman Marine Park, Malaysia // J. Mar. Biol. Assoc. UK. V. 98. P. 183–189.
- Coker D.J., Wilson S.K., Pratchett M.S.*, 2014. Importance of live coral habitat for reef fishes // Rev. Fish Biol. Fisheries. V. 24. P. 89–126.
- Cole A.J., Pratchett M.S., Jones G.P.*, 2008. Diversity and functional importance of coral-feeding fishes on tropical coral reefs // Fish Fisheries. V. 9. P. 286–307. <https://doi.org/10.1111/J.1467-2979.2008.00290.X>
- Connell J.H.*, 1997. Disturbance and recovery of coral assemblages // Coral Reefs. V. 16. P. S101–S113.
- Connolly S.R., Baird A.H.*, 2010. Estimating dispersal potential for marine larvae: Dynamic models applied to scleractinian corals // Ecology. V. 91. P. 3572–3583.

- Cowan Z.-L., Pratchett M., Messmer V., Ling S., 2017. Known predators of crown-of-thorns starfish (*Acanthaster* spp.) and their role in mitigating, if not preventing, population outbreaks // *Diversity*. V. 9. № 7. <https://doi.org/10.3390/d9010007>
- De'ath G., Fabricius K.E., Sweatman H., Puotinen M., 2012. The 27-year decline of coral cover on the Great Barrier Reef and its causes // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. V. 109. P. 17995–17999. <https://doi.org/10.1073/pnas.1208909109>
- Dung L.D., 2009. Nha Trang Bay marine protected area, Vietnam: Initial trends in coral structure and some preliminary linkages between these trends and human activities (2002–2005) // *Aquat. Ecosyst. Health Manag.* V. 12. P. 249–257.
- Fabricius K.E., 2005. Effects of terrestrial runoff on the ecology of corals and coral reefs: A review and synthesis // *Mar. Poll. Bull.* V. 50. P. 125–146.
- Fabricius K.E., Okaji K., De'ath G., 2010. Three lines of evidence to link outbreaks of the crown-of-thorns seastar *Acanthaster planci* to the release of larval food limitation // *Coral Reefs*. V. 29. P. 593–605.
- Fabricius K., Wild C., Wolanski E., Abele D., 2003. Effects of transparent exopolymer particles (TEP) and muddy terrigenous sediments on the survival of hard coral recruits // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* V. 57. P. 613–621.
- Figueiredo J., Baird A.N., Connolly S.R., 2013. Synthesizing larval competence dynamics and reef-scale retention reveals a high potential for self-recruitment in corals // *Ecology*. V. 94. № 3. P. 650–659.
- Fox H.E., Pet J.S., Dahuri R., Caldwell R.L., 2003. Recovery in rubble fields: Long-term impacts of blast fishing // *Mar. Poll. Bull.* V. 46. P. 1024–1031.
- Glynn P.W., 1993. Coral reef bleaching: Ecological perspectives // *Coral Reefs*. V. 12. P. 1–17.
- Goreau T.J., Hayes R.L., 1994. Coral bleaching and ocean “hot spot” // *Ambio*. V. 23. P. 176–180.
- Graham E.M., Baird A.H., Connolly S.R., 2008. Survival dynamics of scleractinian coral larvae and implication for dispersal // *Coral Reefs*. V. 27. P. 529–539.
- Grottoli A.G., Rodrigues L.J., Palardy J.E., 2006. Heterotrophic plasticity and resilience in bleached corals // *Nature*. V. 440. P. 1186–1189.
- Heng W.K., Ho M.-J., Kuo C.-Y., Huang Y.-Y., Ko C.-Y., et al., 2022. Crown-of-thorns starfish outbreak at Taiping Island (Itu Aba), Spratlys, South China Sea // *Bull. Mar. Sci.* V. 98. № 1. <https://doi.org/10.5343/bms.2021.0030>
- Hieu N.T.D., Huan N.H., Van T.T., Lien N.P., 2021. Assessing the distribution and variation characteristics of marine primary productivity in the coastal marine area of Vietnam south center // *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.* V. 964. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/964/1/012011>
- Hodgson G., Liebeler J., 2002. *The Global Coral Reef Crisis: Trends and Solutions*. Los Angeles: Reef Check Foundation. 77 p.
- Hoegh-Guldberg O., Mumby P.J., Hooten A.J., Steneck R.S., Greenfield P. et al., 2007. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification // *Science*. V. 318. P. 1737–1742.
- Huan N.H., 2010. Environmental status and material fluxes of Cai estuary (Nha Trang) // *The Collection of Marine Research Works*. V. 17. Nha Trang: Nha Trang Institute of Oceanography. P. 64–74 (in Vietnamese).
- Huan N.H., An N.T., Long B.H., 2009. The primary productivity of phytoplankton and related ecological parameters in Nha Trang – Nha Phu waters (Khanh Hoa) // *The Collection of National Scientific Conferences on Marine Biology and Sustainable Development*. Ha Noi. P. 431–442 (in Vietnamese).
- Hughes T.P., Kerry J.T., Álvarez-Noriega M., Álvarez-Romeo J.G., Anderson K.D., et al., 2017. Global warming and recurrent mass bleaching of corals // *Nature*. V. 543. P. 373–377. <https://doi.org/10.1038/nature21707>
- Hughes T.P., Kerry J.T., Baird A.H., Connolly S.R., Dietzel A. et al., 2018. Global warming transforms coral reef assemblages // *Nature*. V. 556. P. 492–496. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0041-2>
- Jokiel P.L., Coles S.L., 1990. Response of Hawaiian and other Indo-Pacific reef corals to elevated temperatures associated with global warming // *Coral Reefs*. V. 8. P. 155–162.
- Kayal M., Vercelloni J., Loma T.L., de, Bosserelle P., Chancerelle Y. et al., 2012. Predator crown-of-thorns starfish (*Acanthaster planci*) outbreak, mass mortality of corals, and cascading effects on reef fish and benthic communities // *PLoS One*. V. 7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047363>
- Kohler K.E., Gill S.M., 2006. Coral Point Count with Excel extension (CPCe): A Visual Basic program for determination of coral and substrate coverage using random point count methodology // *Comp. Geosci.* V. 32. P. 1259–1269.
- Kuguru B.L., Mgaya Y.D., Öhman M.C., Wagner G.M., 2004. The reef environment and competitive success in the Corallimorpharia // *Mar. Biol.* V. 145. P. 875–884.
- Kuo N.-J., Zheng Q., Ho C.-R., 2000. Satellite observation of upwelling along the western coast of the South China Sea // *Remote Sens. Environ.* V. 74. P. 463–470.
- Kuo C.-Y., Ho M.-J., Kuo C.-Y., Heng W.K., Huang Y.-Y. et al., 2022. What is for dessert? Crown-of-thorns starfish feeds on non-scleractinian anthozoans at Taiping Island (Itu Aba), Spratlys, South China Sea // *Mar. Biodivers.* V. 52. № 2. <https://doi.org/10.1007/s12526-021-01240-6>
- Ladner J.T., Barshis D.J., Palumbi S.R., 2012. Protein evolution in two co-occurring types of Symbiodinium: An exploration into the genetic basis of thermal tolerance in Symbiodinium clade D // *BMC Evol. Biol.* V. 12. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-217>
- Lane D.J.W., 2012. *Acanthaster planci* impact on coral communities at permanent transect sites on Bruneian reefs, with a regional overview and a critique on outbreak causes // *J. Mar. Biol. Assoc. UK*. V. 92. P. 803–809. <https://doi.org/10.1017/S0025315411000890>
- Lapointe B.E., Barile P.J., Yentsch C.S., Littler M.M., Littler D.S., Kakuk B., 2004. The relative importance of nutrient enrichment and herbivory on macroalgal communities near Norman's Pond Cay, Exumas Cays, Bahamas: A ‘natural’ enrichment experiment // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 298. P. 275–301.
- Latypov Y.Y., 2011. Scleractinian corals and reefs of Vietnam as a part of Pacific reef ecosystem // *Open J. Mar. Sci.* V. 1. P. 50–68. <https://doi.org/10.4236/ojms.2011.12006>
- Lucas J.S., Hart R.J., Howden M.E., Salathe R., 1979. Saponins in eggs and larvae of *Acanthaster planci* (L.) (Aster-

- oidea) as chemical defenses against planktivorous fish // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 40. P. 155–165.
- McClanahan T.R., 2004. The relationship between bleaching and mortality of common corals // *Mar. Biol.* V. 144. P. 1239–1245.
- McClanahan T.R., Mutere J.C., 1994. Coral and sea urchin assemblage structure and interrelationship in Kenyan reef lagoons // *Hydrobiologia.* V. 286. P. 109–124.
- McClanahan T.R., Ateweberhan M., Graham N.A.J., Wilson S.K., Ruiz Sebastian C., et al., 2007. Western Indian Ocean coral communities: Bleaching responses and susceptibility to extinction // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* V. 337. P. 1–13.
- McCook L.J., Jompa J., Diaz-Pulido G., 2001. Competition between corals and algae on coral reefs: A review of evidence and mechanisms // *Coral Reefs.* V. 19. P. 400–417.
- Mendonca V.M., Al Jabri M.M., Al Ajmi I., Al Muharrami M., Al Areimi M., Al Aghbari H. A., 2010. Persistent and expanding population outbreaks of the corallivorous starfish *Acanthaster planci* in the Northwestern Indian Ocean: Are they really a consequence of unsustainable starfish predator removal through overfishing in coral reefs, or a response to a changing environment? // *Zool. Stud.* V. 49. № 1. P. 108–123.
- Moore J.A.Y., Bellchambers L.M., Depczynski M.R., Evans R.D., Evans S.N. et al., 2012. Unprecedented mass bleaching and loss of coral across 12° of latitude in Western Australia in 2010–11 // *PLoS One.* V. 7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0051807>
- Moran P.J., 1986. The *Acanthaster* phenomenon // *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* V. 24. P. 379–480.
- Nguyen A.D., Zhao J.X., Feng Y.X., 2013. Impact of recent coastal development and human activities on Nha Trang Bay, Vietnam: Evidence from *Porites lutea* geochemical records // *Coral Reefs.* V. 32. P. 181–193.
- Nguyen D.M., Hoang T.B.M., Tran C.P., Chau V.T., Nguyen D.T., 2007. Water quality in Hon Mun marine protected area – Nha Trang Bay, Khanh Hoa province // *J. Fisher. Sci. Tech.* V. 3. P. 3–10 (in Vietnamese).
- Norström A.V., Nyström M., Lokrantz J., Folke C., 2009. Alternative states on coral reefs: Beyond coral-macroalgal phase shifts // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* V. 376. P. 295–306.
- Nugues M.M., Roberts C.M., 2003. Coral mortality and interaction with algae in relation to sedimentation // *Coral Reefs.* V. 22. P. 507–516.
- Pearson R.G., Endean R., 1969. A preliminary study of the coral predator *Acanthaster planci* (L.) (Asteroidea) on the Great Barrier Reef // *Fish. Notes. Queensland Dept. Harb. Marine.* V. 3. P. 27–55.
- Pratchett M.S., Caballes C.F., Rivera-Posada J.A., Sweatman H.P.A., 2014. Limits to understanding and managing outbreaks of crown-of-thorns starfish (*Acanthaster* spp.) // *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* V. 52. P. 133–200.
- Pratchett M.S., Caballes C.F., Wilmes J.C., Matthews S., Mellin C. et al., 2017. Thirty years of research on crown-of-thorns starfish (1986–2016): Scientific advances and emerging opportunities // *Diversity.* V. 9. <https://doi.org/10.3390/d9040041>
- Reimer J.D., Kise H., Wee H.B., Lee C.L., Soong K., 2019. Crown-of-thorns starfish outbreak at oceanic Dongsha Atoll in the northern South China Sea // *Mar. Biodivers.* V. 49. P. 2495–2497. <https://doi.org/10.1007/s12526-019-01021-2>
- Roche R.C., Pratchett M.S., Carr P., Turner J.R., Wagner D. et al., 2015. Localized outbreaks of *Acanthaster planci* at an isolated and unpopulated reef atoll in the Chagos Archipelago // *Mar. Biol.* V. 162. P. 1695–1704. <https://doi.org/10.1007/s00227-015-2708-7>
- Rogers C.S., 1990. Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* V. 62. P. 185–202.
- Sale P.F., 2008. Management of coral reefs: Where we have gone wrong and what we can do about it // *Mar. Poll. Bull.* V. 56. P. 805–809.
- Saponari L., Montano D., Seveso D., Galli P., 2014. The occurrence of an *Acanthaster planci* outbreak in Ari Atoll, Maldives // *Mar. Biodivers.* V. 45. P. 599–600. <https://doi.org/10.1007/s12526-014-0276-6>
- Scott C.M., Mehrotra R., Hein M.Y., Moerland M.S., Hoeksema B.W., 2017. Population dynamics of corallivores (*Drupella* and *Acanthaster*) on coral reefs of Koh Tao, a diving destination in the Gulf of Thailand // *Raffles Bull. Zool.* V. 65. P. 68–79.
- Son T.P.H., Khin L.V., Tien N.M., Bac P.T., Trung P.B. et al., 2007. The Status on Distribution and Biodiversity on Coral Reef in Coastal Water of Khanh Hoa Province. The Final Report of Provincial Project. Nha Trang: NTIO VAST. 127 p. (in Vietnamese).
- Stella J.S., Pratchett M.S., Hutchings P.A., Jones J.P., 2011. Coral associated invertebrates: Diversity, ecological importance and vulnerability to disturbance // *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* V. 49. P. 43–104.
- Tkachenko K.S., 2012. The northernmost coral frontier of the Maldives: The coral reefs of the Ihavandippolu Atoll under long-term environmental change // *Mar. Environ. Res.* V. 821. P. 40–48.
- Tkachenko K.S., 2015. Impact of repetitive thermal anomalies on survival and development of mass reef-building corals in the Maldives // *Mar. Ecol.* V. 36. P. 292–304. <https://doi.org/10.1111/maec.12138>
- Tkachenko K.S., Britayev T.A., 2016. Unusually high abundance of the actinarian *Anemonia manjano* Carlgren, 1900 outcompeting scleractinians in central Vietnam // *Mar. Biodivers.* V. 46. P. 545–546. <https://doi.org/10.1007/s12526-015-0420-y>
- Tkachenko K.S., Hoang D.T., 2022. Concurrent effect of crown-of-thorns starfish outbreak and thermal anomaly of 2020 on coral reef communities of the Spratly Islands (South China Sea) // *Mar. Ecol.* V. 43. № 4. <https://doi.org/10.1111/maec.12717>
- Tkachenko K.S., Soong K., 2017. Dongsha Atoll: A potential thermal refuge for reef-building corals in the South China Sea // *Mar. Environ. Res.* V. 127. P. 112–125. <https://doi.org/10.1016/j.marenres.2017.04.003>
- Tkachenko K.S., Hoang D.T., Dang H.N., 2020a. Ecological status of coral reefs in the Spratly Islands, South China Sea (East Sea) and its relation to thermal anomalies // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* V. 238. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106722>
- Tkachenko K.S., Wu B.J., Fang L.S., Fan T.Y., 2007. Dynamics of a coral reef community after the mass mortality of branching *Acropora* corals and the outbreak of anemones // *Mar. Biol.* V. 151. P. 185–194.
- Tkachenko K.S., Huan N.H., Thanh N.H., Britayev T.A., 2020b. Extensive coral reef decline in Nha Trang Bay, Vietnam: *Acanthaster planci* outbreak: The final event

- in a sequence of chronic disturbances // *Mar. Freshw. Res.* V. 72. P. 186–199.  
<https://doi.org/10.1071/MF20005>
- Tkachenko K.S., Dung V.V., Ha V.T., Huan N.H.*, 2022. Coral reef collapse in South-Central Vietnam: a consequence of multiple negative effects // *Aquat. Ecol.*  
<https://doi.org/10.1007/s10452-022-09994-2>
- Tkachenko K.S., Britayev T.A., Huan N., Pereladov M.V., Latypov Y.Y.*, 2016. Influence of anthropogenic pressure and seasonal upwelling on coral reefs in Nha Trang Bay (Central Vietnam) // *Mar. Ecol.* V. 37. P. 1131–1146.  
<https://doi.org/10.1111/maec.12382>
- Tung H.*, 2002. Improving Local Livelihoods through Sustainable Aquaculture in Hon Mun Marine Protected Area. Ha Noi: IUCN. 43 p.
- Turner S.J.*, 1994. Spatial variability in the abundance of the corallivorous gastropod *Drupella cornus* // *Coral Reefs.* V. 13. P. 41–48.
- Yates K.K., Zawada D.G., Smiley N.A., Tiling-Range G.*, 2017. Divergence of seafloor elevation and sea level rise in coral reef ecosystems // *Biogeosciences.* V. 14. № 6. P. 1739–1772.  
<https://doi.org/10.5194/bg-14-1739-2017>
- Yu Y., Zhang H.-R., Jin J., Wang Y.*, 2019. Trends of sea surface temperature and sea surface temperature fronts in the South China Sea during 2003–2017 // *Acta Oceanol. Sin.* V. 38. P. 106–115.  
<https://doi.org/10.1007/s13131-019-1416-4>
- Veron J.E.N.*, 2008. A Reef in Time: The Great Barrier Reef from Beginning to End. Cambridge: Harvard Univ. Press. 289 p.
- Vo S.T., Hodgson G.*, 1997. Coral reefs of Vietnam: Recruitment limitation and physical forcing // *Proc. 8<sup>th</sup> Intern. Coral Reef Symp.* V. 1. P. 477–482.
- Vo S.T., Vantier L., Long N.V. et al.*, 2002. Coral reefs of the Hon Mun marine protected area, Nha Trang Bay, Vietnam, 2002: Species composition, community structure, status and management recommendation // *Proc. Sci. Conf. “Bien Dong-2002”*. Nha Trang: Agricultural Publ. House. P. 650–690.
- Vo S.T., Nguyen V.L., Hoang X.B., Phan K.H., Hua T.T.*, 2008. Monitoring of Coral Reefs in Coastal Waters of Viet Nam: 1994–2007. Ho Chi Minh: Agricultural Publ. House. 108 p. (In Vietnamese with English summary).
- Wilkinson C.*, 2008. Status of Coral Reefs of the World: 2008. Townsville: Global Coral Reef Monitoring Network; Reef and Rainforest Research Centre. 298 p.
- Wilkinson C., Souter D.*, 2008. Status of Caribbean coral reefs after bleaching and hurricanes in 2005. Townsville: Global Coral Reef Monitoring Network; Reef and Rainforest Research Centre. 152 p.
- Wolfe K., Graba-Landry A., Dworjanyan S.A., Byrne M.*, 2015. Larval starvation to satiation: influence of nutrient regime on the success of *Acanthaster planci* // *PLoS One.* V. 10. № 3.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122010>
- Wooldridge S.A.*, 2014. Differential thermal bleaching susceptibilities amongst coral taxa: Re-posing the role of the host // *Coral Reefs.* V. 33. № 1. P. 15–27.
- Work T.M., Aeby G.S., Maragos J.E.*, 2008. Phase shift from a coral to a corallimorph-dominated reef associated with a shipwreck on Palmyra Atoll // *PLoS One.* V. 3.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002989>
- Zuo X., Su F., Wu W., Chen Z., Shi W.*, 2014. Spatial and temporal variability of thermal stress to China’s coral reefs in South China Sea // *Chin. Geogr. Sci.* V. 8.  
<https://doi.org/10.1007/s11769-015-0741-6>

## Coral reefs degradation under complex impact of natural and anthropogenic factors with Nha Trang Bay (Vietnam) as an example

K. S. Tkachenko\*

*Samara State University of Social Sciences and Education  
 Maxim Gorky St., 65/67, Samara, 443099 Russia*

*\*e-mail: konsttkachenko@gmail.com*

Up to recently, Nha Trang City stretched along Nha Trang Bay of the southern Vietnam was known as the “Riviera of the South China Sea” with clean and white beaches, untouched islands and rich coral reefs with high biodiversity. Nevertheless, complex and long-term anthropogenic impact stipulated by enlargement of touristic resorts on the coast of the bay and on its islands, dredging, boom of mariculture development, and overfishing have led to degradation of more than a half of coral reefs in the bay already at the beginning of 2010s. To that time, only a third of remaining reefs in the seaward part of the bay were characterized by rather high coral cover and diversity. Finally, only for three years from 2017 till 2019 more than 90% of these remained rather healthy reefs have died off as a result of an outbreak of the main coral predator: crown-of-thorns starfish *Acanthaster* sp. By April 2019 an abundance of this starfish reached 4.2 individuals per 100 m<sup>2</sup>. Such abundance is 8-fold higher than a maximum at which coral community may exist without decline. An abrupt increase of starfish abundance in the bay was determined by an increase of phytoplankton production (food source of starfish larvae) due to eutrophication of the bay and withdrawal of all natural enemies of the starfish from coral reef ecosystem because of overfishing. In June 2019, the subsequent strong sea surface temperature anomaly caused bleaching and mortality of survived coral colonies. The cascade coral reef reduction in Nha Trang Bay and significant degradation of coral reefs in the neighboring provinces of Vietnam do not allow optimistic prediction on coral reef recovery to occur in this area in the near future.