СОДЕРЖАНИЕ

Номер 1, 2020

Водная флора и фауна

Мшанки (Bryozoa) Каспийского моря

В. И. Гонтарь 3

Биология, морфология и систематика гидробионтов

Новый род и два новых для науки вида свободноживущих нематод (Nematoda, Monhysterida) из искусственных водоемов Вьетнама

В. Г. Гагарин 17

Фитопланктон, фитобентос, фитоперифитон

Состав и сезонная сукцессия фитопланктона Таганрогского залива Азовского моря и нижнего течения р. Дон в условиях изменяющегося климата

Л. Г. Корнева, Г. Ю. Глущенко 18

Пространственно-временные изменения фитопланктона в оз. Байкал в период позднего лета. I. Температура воды и численность фитопланктона

Л. С. Кращук, С. В. Шимараева, Е. А. Зилов 27

Зоопланктон, зообентос, зооперифитон

Распределение и межгодовые изменения зоопланктона Дургунского водохранилища и прилегающих водных объектов (Западная Монголия)

А. В. Крылов 38

Сообщества макрозообентоса предгорных и равнинных водотоков Нижнего Приамурья

М. В. Чертопруд, Е. С. Чертопруд, Л. В. Воробьева, Д. М. Палатов, А. Н. Цыганов, И. С. Решетов, Н. П. Ковачева 49

Трофическая структура сообществ донных макробеспозвоночных озер различного уровня минерализации

Д. М. Безматерных, О. Н. Вдовина 50

Зообентос плесовых участков порожистых водотоков: состав, обилие и трофическая структура (на примере Восточной Фенноскандии)

И. А. Барышев 57

Ихтиология

Сельдь-черноспинка *Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887) из р. Ахтубы Нижневолжского бассейна: биологические и морфологические особенности

К. В. Кузищин, М. А. Груздева, В. А. Филенко, Д. С. Павлов 67

Экологическая физиология и биохимия гидробионтов

Роль миоглобина и липидов в коррекции диффузии кислорода
в скелетных мышцах костистых рыб (обзор)

А. А. Солдатов, В. В. Севриков 76

Методы исследования

Погрешность оценки численности поколений популяций рыб
при неполной исходной информации

В. Г. Терещенко, В. А. Кузнецов, Ф. М. Шакирова, Л. И. Терещенко 87

Краткие сообщения

Первая находка метацеркарии *Ornithodiplostomum scardinii* (Schulman, 1952)
Sudarikov et Kurotschkin, 1968 (Trematoda, Diplostomidae)
в Рыбинском водохранилище

А. Е. Жохов, М. Н. Пугачева 94

Возрастные изменения уровня малонового диальдегида в тканях
двустворчатого моллюска *Anodonta cygnea* (L., 1758)

А. С. Соколова, Д. В. Микряков, В. Р. Микряков 97

Правила для авторов 102

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 1, с. 3–16

ВОДНАЯ ФЛОРА И ФАУНА

УДК 594.7

МШАНКИ (Bryozoa) КАСПИЙСКОГО МОРЯ

© 2020 г. В. И. Гонтарь*

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

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

Поступила в редакцию 24.04.2017 г.
После доработки 18.09.2018 г.
Принята к публикации 27.11.2018 г.

В Каспийском море распространены пять видов мшанок класса Gymnolaemata и единственный вид *Plumatella emarginata* класса Phylactolaemata. Гимнолематные мшанки представлены отрядами Ctenostomatida (*Amathia caspia, Paludicella articulata, Victorella pavida*) и Cheilostomatida (*Conopeum grimmi* и *Lapidosella ostroumovi*). Два вида (*Conopeum grimmi* и *Amatia caspia*) – каспийские эндемики. *Lapidosella ostroumovi* впервые отмечена в Каспийском море. Даны систематическое положение, иллюстрированное морфологическое описание и экология выявленных видов.

Ключевые слова: Каспийское море, мшанки, эндемичная фауна, первая находка

DOI: 10.31857/S0320965220010088

ВВЕДЕНИЕ

Каспийские солоновато-водные мшанки уникальны. В их фауне полностью отсутствуют виды из наиболее многочисленного и распространенного в Мировом океане инфраотр. Ascophora отр. Cheilostomatida.

Первые достоверные сведения о каспийских мшанках даны в работе Ковалевского (1870), Гримм (1874) исследовал Бакинский залив и южную часть Каспийского моря. Согласно последней сводке (Абрикосов, 1969), в которой использованы иллюстрации (Prenant, Bobin, 1966), из четырех видов мшанок, обитающих в солоноватых водах Каспия, к вселенцам голоценового времени провизорно отнесены *Bowerbankia imbricata* auct. и *B. gracilis* auct. (вероятно, принадлежат к современной *Amathia caspia*), а *V. pavida* auct. объявлена автохтоном. Род *Victorella* солоновато-водный, по мнению Абрикосова (1959б), ведущий свою историю из водоемов третичного времени. Эти сведения скорее иллюстрируют недостаточную изученность каспийских мшанок, чем интенсивность инвазии. В настоящее время отсутствуют полные описания видов мшанок Каспийского моря с иллюстрациями, которые отражали бы современные данные о его фауне.

Цель работы – инвентаризация фауны мшанок Каспийского моря с использованием современных методов исследований и современной номенклатуры.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа выполнена на основе анализа литературных данных и материалов, собранных преимущественно в Северном Каспии (>2.5 тыс. проб) в 1981–1988 гг. (Тарасов, 1998, 1999) и 533 проб Г.М. Пятаковой за 1960–1974 гг. из Среднего и Южного Каспия. Изучены коллекции по каспийским мшанкам Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург), Т.Г. Тарасова (Центр экологии ТЭК, г. Москва) и Н.Ш. Шамионовой (Институт зоологии НАНА, г. Баку).

Препараты мшанок исследовали в световом и сканирующем электронном микроскопе Зоологического института РАН. Даны оригинальные иллюстрации всех встреченных видов. Для исследования морфологии колонии и аутозооидов образец обрабатывали жавелевой водой – раствором солей калия хлорноватистой и соляной кислот (KOCl + KCl). Затем материал отмывали водой и сушили на воздухе. После предварительного напыления платиной (слой толщиной 30 нм) фрагмент колонии изучали с помощью электронного микроскопа FEI Quanta 250 (Балашов, Леонович, 1984). Типовой материал хранится в Зоологическом институте РАН (г. Санкт-Петербург).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно нашим исследованиям и литературным данным (Абрикосов, Зевина, 1968; Гонтарь и др., 2009; Kasaei et al., 2017), Каспийское море населяют солоновато-водные виды отр. Cheilostomatida (*Conopeum grimmi* Gontar et Tarasov и впер-

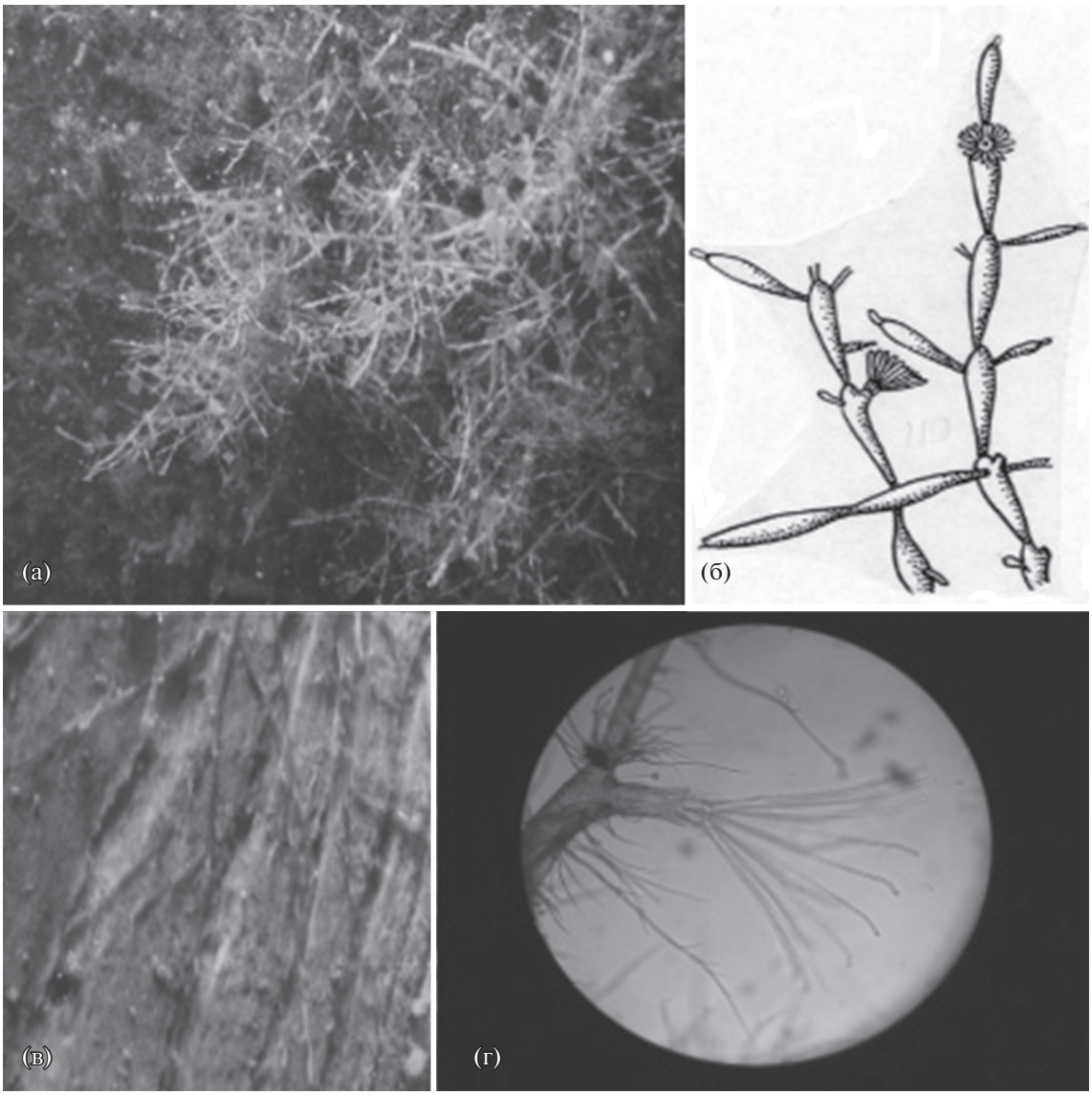

Рис. 1. *Paludicella articulata*: а, в – различная форма колоний, б – форма аутозооидов, г – щупальца и перегородка, отделяющая дочерний аутозооид от материнского.

вые обнаруженная в 2016 г. *Lapidosella ostroumovi* Gontar) и отр. Ctenostomatida (*Amatia caspia* (Abrikosov), широко распространенная *Victorella pavida* S. Kent и пресноводная *Paludicella articulata* (Ehrenberg)). В Северном Каспии встречается пресноводная мшанка *Plumatella emarginata* Allman. Далее дано систематическое положение, морфологическое описание, распространение и экология обнаруженных видов.

Класс Gymnolaemata Allman, 1856

Отряд Ctenostomatida Busk, 1952

Семейство Paludicellidae Allman, 1885.

Род *Paludicella* Gervais, 1836.

Paludicella articulata (Ehrenberg, 1810) (рис. 1)

Абрикосов, 1959б: 698.

Диагноз. Колонии коричневатые или желтовато-коричневатые, сильно ветвятся, размером до 10 см. Частично прикреплены к субстрату, частично образуют вертикальные или повисающие ветви. Аутозооиды очень тонкие, прозрачные, размером 250–450 мкм. Цистид у аутозооида веретеновидной формы, орифиций – четырехугольной формы. Трубчатые аутозооиды могут быть ползущими или прямостоячими, отделены друг от друга внутренними перегородками. Зооиды могут ответвляться друг от друга под косым или почти прямым углом (рис. 1б). Столоны отсутствуют. Кутикула аутозооидов хитинизированная. Цистид иногда несет известковые частички. Эпистом отсутствует. Щупальца расположены в виде кольца, их количество варьирует от 10

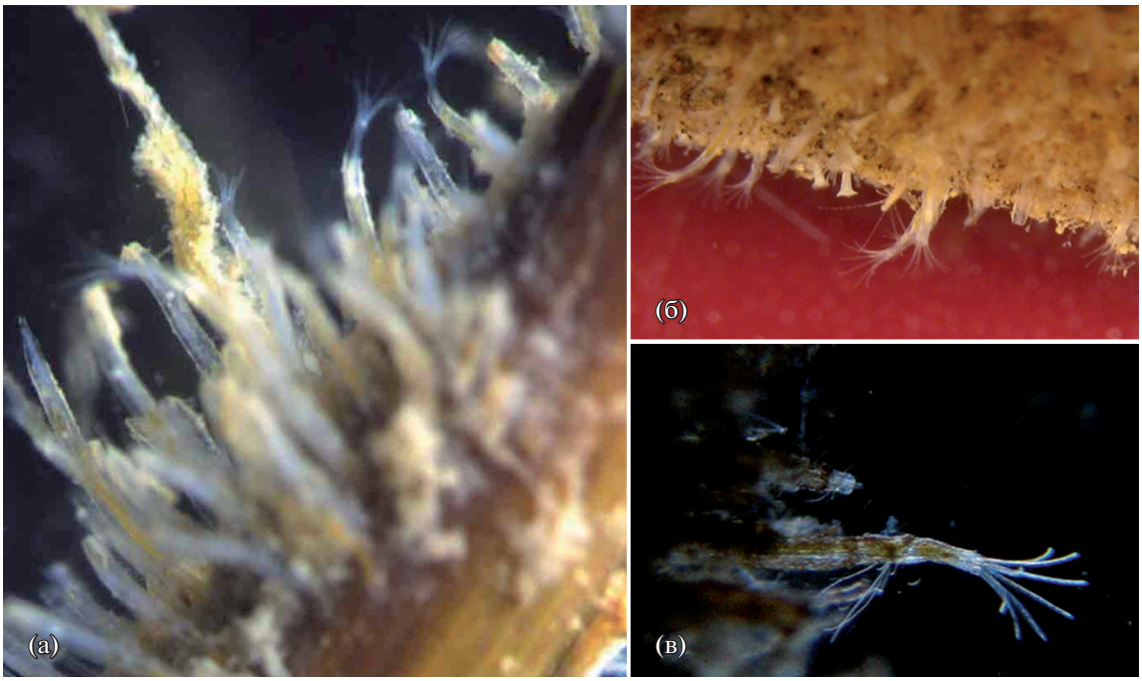

Рис. 2. *Victorella pavida*. а – колония, б – вертикальные зооиды, в – зооид с восьмью щупальцами.

до 23. Новый аутозооид развивается от материнского аутозооида почкованием и отделяется от него неполной поперечной перегородкой (рис. 1г). Каждый аутозооид может давать боковые почки на противоположных сторонах, располагающиеся почти под прямым углом к основной оси. Вид образует хитиновые hibernacula коричневатого цвета и неправильной формы, когда колония погибает, они остаются.

Распространение. В исследуемом бассейне найдена в р. Волге и Северном Каспии в обрастаниях судов (Абрикосов, 1959б).

Экология. По данным Абрикосова (1959б), в Северном Каспии *P. articulata* отмечена в чистой воде на глубинах <20 м (чаще в проточной и турбулентной), на камнях и древесных остатках. Колония растет в местах, где отсутствует ил. Пресноводные виды способны выдерживать соленость ≤5‰.

Семейство Victorellidae Hincks, 1880

Род *Victorella* S. Kent, 1870

Victorella pavida S. Kent, 1870 (рис. 2)

Farella repens Ковалевский, 1870; Prenant et Bobin, 1966; *Laguncula repens* Гримм, 1875, 1876: 118, table IV, fig. 5–5b; Державин, 1951; Абрикосов, 1959б: 695–698 (рис. 1).

Диагноз. Колонии желтоватые или белые, образуют цепочки мелких изящных аутозооидов, связанных ползущими трубочками, похожими на “столоны”. Присутствие этих “столонов”, ползущих по субстрату, – характерная черта *V. pavida*. У молодых мшанок морфология колонии очень простая, однако, по мере развития колонии аутозооиды удлиняются и почкуют новые “столоны” и аутозооиды, образуя мощную сеть. Первоначально аутозооиды удлиненной цилиндрической формы, слегка сжатые, достигают ~0.15 × 0.60 мм; у старых колоний они 2–3 мм. Лофофор кольцевой, диаметром 0.37 мм, несет 8 щупалец (рис. 2в). Зооиды размером 2–3 мм, имеют различную функцию внутри колонии. Чем взрослее колония, тем более мощной становится сеть образующих ее аутозооидов. У *V. pavida* эмбрионы развиваются перед выведением в целоме.

Сравнение и общие замечания. Вид широко представлен в Каспии. Колонии *V. pavida* напоминают мшанок из рода *Amathia*.

Распространение. Происхождение и время сбора материала из Каспия в литературе точно не указаны. Вероятно, обнаружена на западе Северного или Среднего Каспия от авандельты Волги до границы Дагестана и Азербайджана (Абрикосов, 1959б) после 1932 г. В 2016 г. найдена у берегов Ирана (Kasaei et al., 2017). Вид занесен в Красную Книгу Великобритании (www.marlin.ac.uk/species/detail/1302).

Экология. Колонии *Victorella pavida* живут на разнообразных субстратах. Встречаются на камнях, в гаванях на сваях и на других твердых поверхностях (включая раковины), а также на морских водорослях, морских травах или тростниках. Отмечена на мелководье глубиной ≤2 м, часто в эстуариях, шлюзах и других водных объектах с небольшими глубинами. Хотя считают

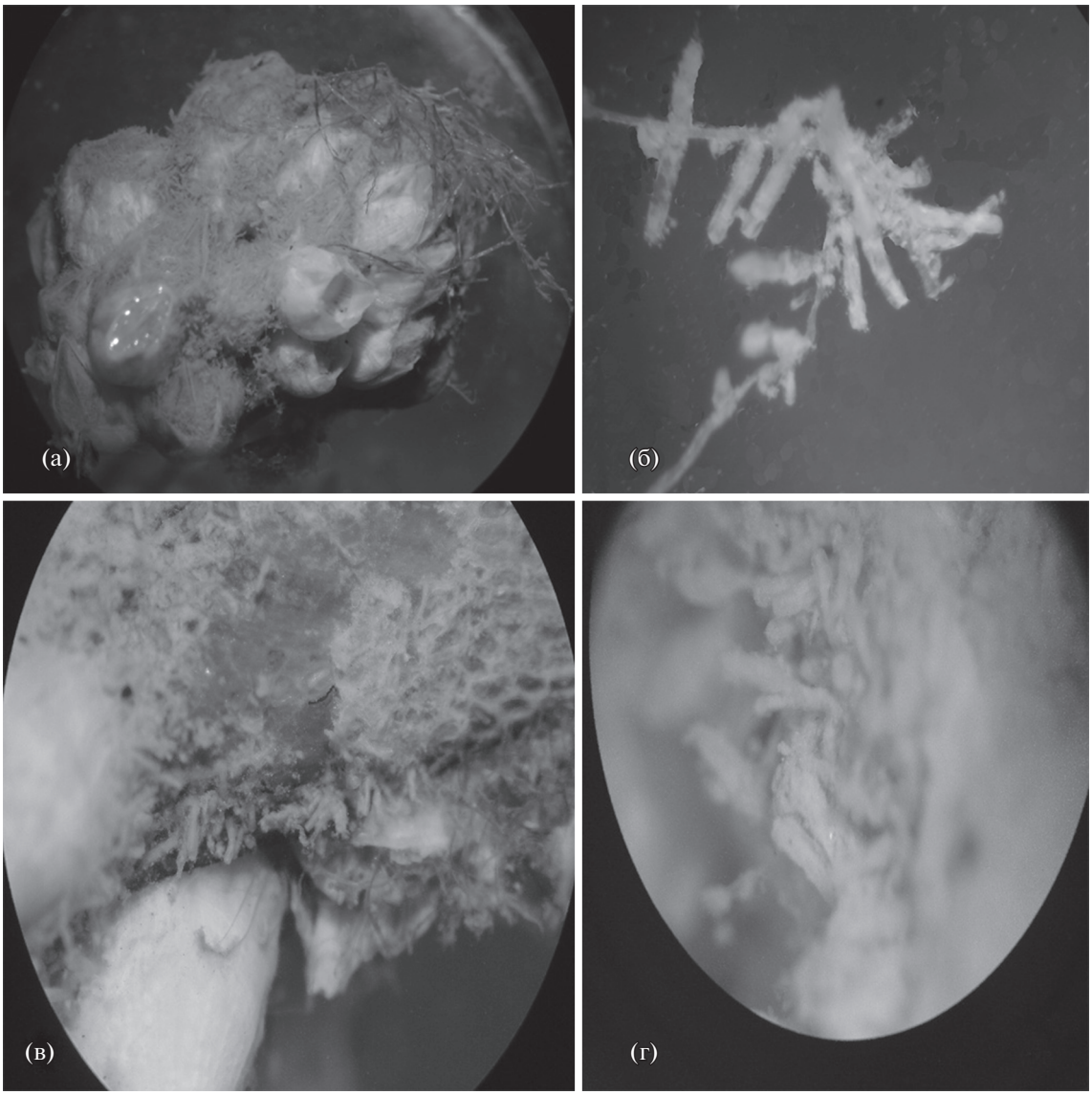

Рис. 3. *Amathia caspia*: а – колония на балянусах; б – *A. caspia* при бóльшем увеличении (×14), фото Н.Ш. Шамионовой; в – колонии *A. caspia* и *Conopeum grimmi*, г – *A. caspia* под бинокуляром (×20).

(Hayward, 1985), что это солоновато-водный вид, *V. pavida* выживает в очень широком диапазоне солености (1–27‰). Предложено (Hayward, 1985) ее использование в качестве индикатора границы между пресноводными условиями и нижней границей солоноватых вод в прибрежных зонах, где встречаются различные водные массы. Вид толерантен к загрязненным и мутным водам.

Семейство Vesiculariidae Hincks, 1880

Род *Amathia Lamouroux*, 1812

Amathia caspia (Abrikosov, 1959б) (рис. 3, 4).

Bowerbankia densa Гримм, 1876: 117b, table IV, рис. 4; table VI, fig. 17; *Bowerbankia imbricata caspia* Абрикосов, 1959б: 698; *B. imbricata* Prenant et Bobin, 1966; Абрикосов, Зевина, 1969: 392 non fig. 375; *B. caudata* Остроумов, 1905; Зевина, 1957; Зевина, 1959; *B. gracilis* Абрикосов, Зевина, 1968: 393, non fig. 376.

Диагноз. Зоарий в виде стелющихся и свободно растущих столонов, покрытых обычно на некотором расстоянии друг от друга группами аутозооидов (рис. 3а). Столон ветвистый, разделенный поперечными стенками на интернодии различной длины (рис. 3б). Зооиды отходят непосредственно от довольно толстого столона и не связаны друг с другом (рис. 3б). Зооиды прозрачные, цилиндрические, <1.00 мм, сидят обычно попарно группами перед диафрагмой, иногда одиночно (рис. 3б). Отверстие на дистальном конце аутозооида (цистида) четырехугольное (рис. 4). Жевательный желудок сплошь выстлан

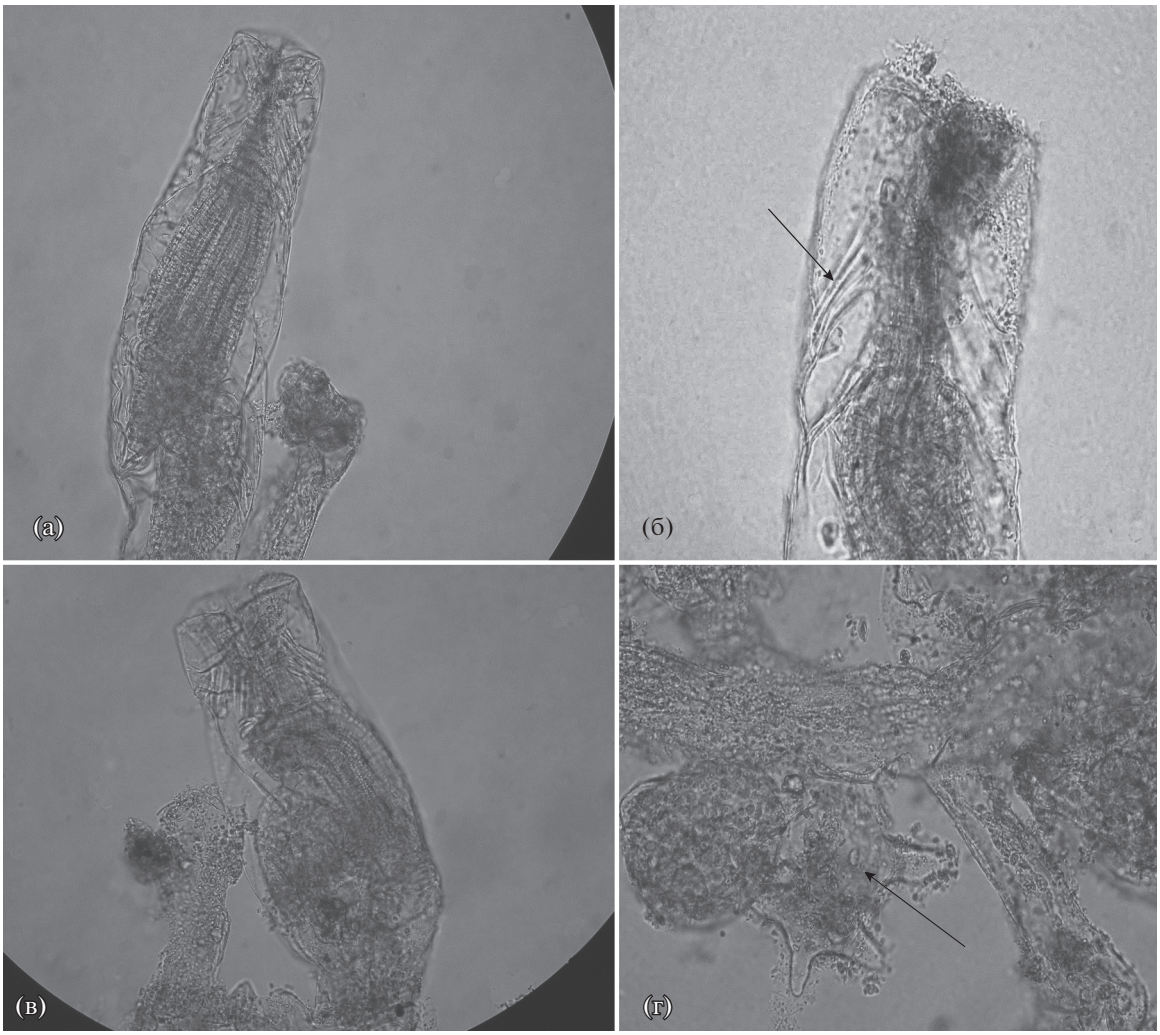

Рис. 4. *Amathia caspia* при бóльшем увеличении (×70). (фото Н.Ш. Шамионовой): а – аутозооид со втянутыми щупальцами, б – верхняя часть цистида, видны мышцы-ретракторы (показано стрелкой), в – четырехугольное отверстие цистида, г – новообразование на столоне (показано стрелкой).

высокими ороговевшими на дистальном конце клетками. Размер конусовидных “зубов” по Гримму в длину ~0.018 мм, их основание имеет неправильное четырехугольное очертание и в диаметре 0.006–0.008 мм. “Зубы” полые, их основание вдавлено внутрь куполом (Абрикосов, 1959а).

Сравнение и общие замечания. *A. caspia* отличается от *A. imbricata* меньшими размерами зооидов – ≤1.0 и 1.2–1.5 мм соответственно. Форма отдельных зооидов *A. caspia* более яйцевидная, чем у *A. imbricata*. Число щупалец 10 характерное и постоянное для вида (Абрикосов, 1959б).

Распространение и экология. Найдена в мезо- и олигогалинных водах соленостью от ~13 до ~3‰ (на глубинах до 15 м (Зевина, 1957)). В Северном Каспии зарегистрирован при солености <8‰ и на глубинах >10 м. Встречен в г. Энзели (Иран) в полупресноводном бассейне глубиной ≤3 м, наполненном пресноводными формами (Гримм, 1876), в заливе Кызыл-Агач (Юго-Западный Каспий), в Бакинском заливе (Средний Каспий) на глубинах до 1.3 м; массовые поселения отмечены в прибрежье о. Кулалы (Северный Каспий) на стеблях тростника; у о-ва Огурчинский (Южный Каспий). В Южном и Среднем Каспии встречалась в обрастаниях камыша, тростника, плавсредств и гидротехнических сооружений (Гримм, 1876; Зевина, 1957). В 2014 г. найдена у побережья Апшеронского п-ва возле пос. Мардакяны (рис. 4в), в 2015 г. – у пос. Бильгя и пос. Шувелян в единичных экземплярах (Шамионова, личное сообщение), в 2016 г. – в прибрежных водах Ирана (Kasaei et al., 2017).

Отряд Cheilostomatida Busk, 1852

Семейство Electridae d’Orbigny, 1851

Род *Conopeum* Gray, 1848.

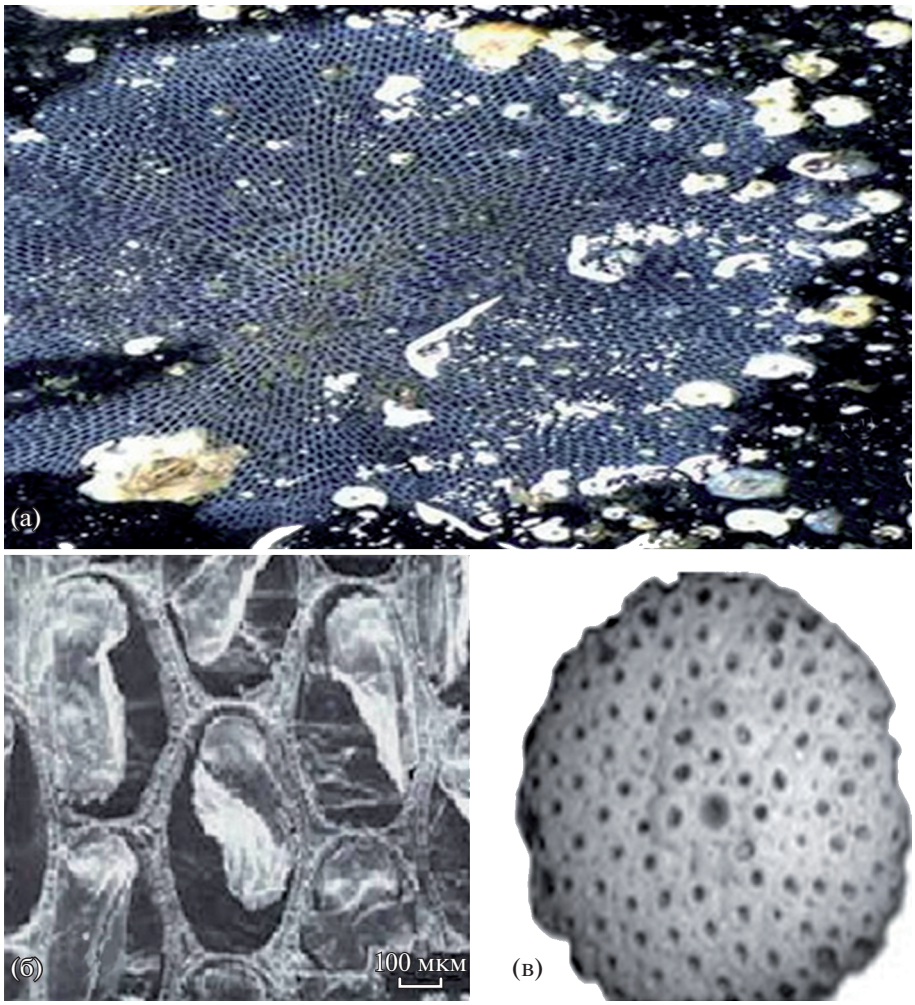

Рис. 5. *Conopeum grimmi*: а – колония *Conopeum reticulum*; б – часть колонии *Conopeum seurati*, в – *Stichoporina* sp.

В Каспийском море встречается единственный вид этого рода. Изучение колоний с использованием электронной микроскопии и сравнение с другими видами рода *Conopeum* дало основание для описания нового вида *Conopeum grimmi*.

Conopeum grimmi Gontar et Tarasov, 2009 (рис. 5–7).

Membranipora crustulenta Абрикосов, 1959а: 1754–1755; 1959б: 694–701; *Electra crustulenta* Зевина, 1959: 80; *Conopeum seurati* Зевина и Кузнецова, 1965 (*part.*) non fig. 1; Абрикосов, Зевина, 1968: 390 (part.) non fig. 374; *Stichoporina*? Гримм, 1876: 120.

Диагноз. Зоарий белого цвета. Колония состоит из многих аутозооидов, расположенных довольно часто косыми рядами, расходящимися от первой начальной цепочки аутозооидов (рис. 5а, 6а). Такое расположение аутозооидов определяется дистолатеральным почкованием аутозооидов. Колония может использовать “бегущую стратегию” (*running strategy*), вследствие чего часто наблюдается неупорядоченное расположение зооидов. Аутозооиды в начальной цепочке зооидов, от которой расходятся косые или радиальные ряды аутозооидов, и впоследствии в онтогенезе часто имеют сильно хитинизированную фронтальную мембрану. Аутозооиды прилежат друг другу неплотно (рис. 6б) и имеют лишь общую дистально-проксимальную стенку (рис. 6в). Между аутозооидами иногда наблюдаются абортивные зооиды (рис. 7а, 7б). Аутозооиды средней величины (длина 0.45–0.65 мм, ширина 0.2–0.25 мм), удлиненно овальной или неправильной удлиненной формы с закругленными дистальными углами. Латеральные стенки сильно обызвествлены. Базальная стенка видна через прозрачную фронтальную мембрану и представлена базальной мембраной. Обызвествленная гимноциста слабо выражена и слегка утолщена, окружает апертуру ровной каймой и расширяется у проксимального края аутозооида. Апертура занимает почти всю фронтальную поверхность, покрыта фронталь-

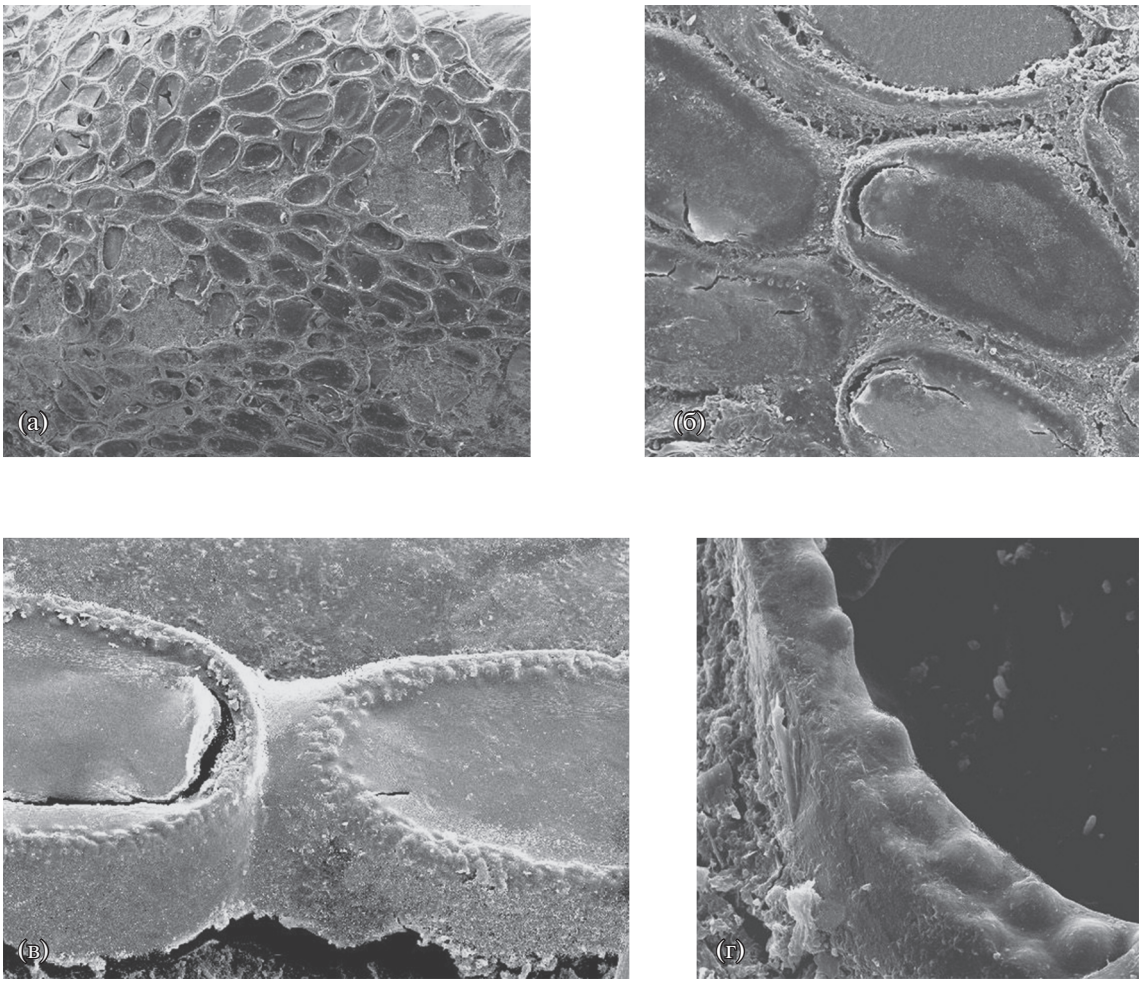

Рис. 6. *Conopeum grimmi*: а – часть колонии (×40); б – расположение аутозооидов в колонии – общие латеральные стенки отсутствуют, латеральные стенки соседних аутозооидов не соприкасаются (×283); в – соединение дистального и проксимального аутозооидов (×400); г – криптоциста (в апертуре) (×2000).

ной слегка выпуклой прозрачной мембраной, сквозь которую хорошо виден втянутый полипид. Криптоциста имеет вид очень узкой каймы, так что опезия по размерам лишь немного отличается от апертуры. Криптоциста образует невысокий валик, покрытый бугорками почти полусферической формы (рис. 6г).

Оперкулюм необызвествленный, прозрачный, с закругленным дистальным краем, натянутым на склерит и прямым проксимальным краем, шириной 80–110 мкм (рис. 6а), впоследствии у некоторых аутозооидов имеет по своему дистальному краю волокнистую хитинизированную мембрану. Отдельные аутозооиды в колониях, расположенных в складках домиков балянусов, вооружены слегка изогнутыми длинными тонкими боковыми шипами (до трех пар). В проксимальной части шипы не отмечены, в дистальной – парные, расположены почти перпендикулярно фронтальной поверхности аутозооида (рис. 5а). В отличие от других видов рода *Conopeum*, у *C. grimmi* почкование происходит от дистального и проксимального концов анцеструлы (рис. 7в). Хотя анцеструла разрушена, однако, видно, что почкование идет в двух противоположных направлениях.

Морфологические замечания. В Северном Каспии колонии нередко многослойные. На раковинах митилястра *Mytilaster lineatus* они дендровидной формы, а на листьях *Zostera* sp. – линейной. От близкого вида *C. seurati* (Canu) отличается размерами аутозооидов и анцеструлы. Анцеструла у *C. seurati* 340 мкм в длину и 300 мкм в ширину, имеет пару шипов, у *C. grimmi* 140 мкм в длину, шипы отсутствуют. Размеры аутозооидов у *C. seurati* в длину 360–650 мкм и в ширину 215–370 мкм, у *C. grimmi* длина 450–650 мкм, ширина 200–250 мкм. Также отличается формой и строением оперкулюма. Строение криптоцисты *C. grimmi* в

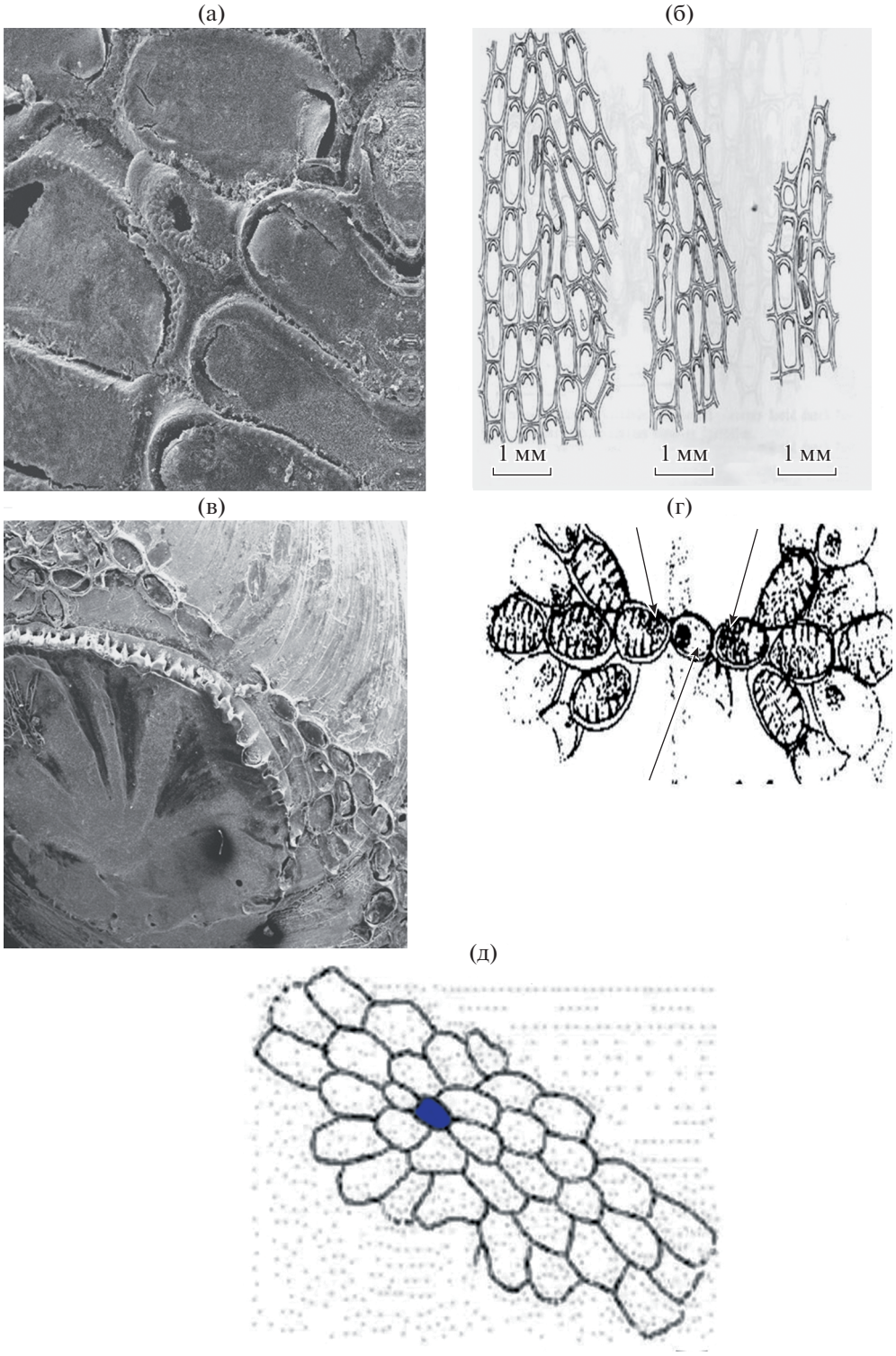

Рис. 7. *Conopeum grimmi* и начальная стадия формирования колоний у других видов рода *Conopeum*: а – абортивный зооид с криптоцистой, аутозооиды в соседних рядах расположены в противоположных направлениях (×260), б – абортивные зооиды (по Jebram, Voigt, 1977), в – *C. grimmi* (×40), г – *C. tenuissimum* (стрелками обозначены особь анцеструлы и две отпочковавшиеся особи), д – *C. seurati*.

виде округлых выростов, у *C. seurati* – в виде зазубрин, которые заходят в опезию и могут меняться от простых фестонов до очень острых шипиков, расположенных иногда в несколько рядов в некоторых плоскостях.

Гимноциста *C. seurati* может иметь разное число крупных выростов, не отмеченных у *C. grimmi*. Присутствуют различия и в характере роста зоария, который у *C. grimmi* может начинаться с почкования в проксимальной и дистальной части анцеструлы, которое затем происходит по радиусам и далее достаточно нерегулярно. У *C. grimmi* отсутствуют треугольные площадки между зооидами и дистальные выросты у зооидов, характерные для *C. reticulum*. У *C. grimmi*, если шипы имеются, то лишь немного отклоняются от вертикального положения к поверхности апертуры аутозооида; у большинства аутозооидов шипы отсутствуют, у *C. reticulum* маленькие заостренные шипы в различном количестве иногда присутствуют. Они расположены регулярно вокруг апертуры и иногда наклонены в виде арки над фронтальной мембраной.

Чтобы подтвердить самостоятельность описанного нами из Каспийского моря вида *Conopeum grimmi*, проведено исследование митохондриальной 18S ДНК, как наиболее консервативной и мало изменяющейся. Последовательность нуклеотидов в митохондриальной 18S ДНК у *C. grimmi* также значительно отличается от *C. reticulum* и *C. seurati*, с которым его неверно идентифицировали (Гонтарь и др., 2009).

Распространение и биотопическая приуроченность. В 1874 г. *C. grimmi* встречался по всей акватории Среднего и Южного Каспия преимущественно на моллюсках *Theodoxus* gr. *pallasi* и *Dreissena caspia* Eichwald, 1855 (глубины ≤80 м), реже на створках *Cerastoderma* (Гримм, 1876). Находки на гидротехнических сооружениях, навигационных буях и корпусах плавсредств в 1958–1961 гг. также были ограничены средней и южной каспийской сублиторалью (Зевина, Кузнецова, 1965). В Северном Каспии вид чаще отмечен на створках моллюска *Mytilaster lineatus* (Gmelin) *Mytilaster lineatus* (Gmelin) и листьях живой *Zostera* sp. В Южном Каспии зарегистрирован в районе Сальянского рейда на глубине 17 м, грунт – ил с ракушей. В 2014 г. найден у побережья Апшеронского п-ва возле пос. Мардакяны (Шамионова, личное сообщение).

В Северном Каспии при солености <5.5‰ не отмечен. В водах с соленостью 5.5–8.5‰ частота встречаемости была ~3%, и только при солености 8.5–13.1‰ она увеличивалась до 18–24%. На глубинах >20 м число колоний резко уменьшается. В Красноводском заливе с соленостью >13‰ встречен в обрастаниях судов (Абрикосов, 1959а). Исходя их вышеизложенного, верхний предел соленостной резистентности *C. grimmi*, вероятно, ≤15‰.

Насролахи (Kasaei et al., 2017) указывает, что вид собран в 2016 г. вдоль всего Иранского прибрежья Каспийского моря, соленость на всех станциях была ~10‰.

Стратиграфическое распространение. В некроценозах Туркменского залива части колоний *C. grimmi* отмечены на истлевших листьях *Zostera* sp. Части базальных и латеральных стенок отдельных зооидов найдены в складках верхних частей раковин *Didacna* sp. из хвалынского разреза в районе пос. Светлый Яр (Волгоградская обл.). Поскольку распространение *Didacna trigonoides* (Pallas, 1771) ограничено соленостью 5‰, можно констатировать, что до 1988 г. в Каспии обитал лишь автохтонный вид рода *Conopeum*.

Lapidosella ostroumovi Gontar, 2010 (рис. 8).

Membranipora reticulum Остроумов, 1892: 8–11, 18; Зевина, 1967: 32–34; *Lapidosella ostroumovi* Гонтарь, 2010: 274–282.

Диагноз. Зоарий белого цвета, достигающий в длину и ширину нескольких сантиметров, вначале обрастающий, затем двухслойный и свободно растущий, обызвествленный и твердый (рис. 8а, 8б). Колония может образовывать многочисленные фестоны в разных плоскостях и направлениях. Состоит из многих аутозооидов, расположенных рядами и часто в шахматном порядке (рис. 8в).

Расположение аутозооидов определяется их дистальным почкованием. Каждый аутозооид может отпочковывать дистально один или два дочерних аутозооида. Если образуются два дочерних аутозооида, то появляются дополнительные ряды аутозооидов в колонии. Одна и та же колония способна формировать второй слой аутозооидов, разрастаясь по базальной поверхности уже сформированной колонии (рис. 8в). Таким образом, формируется двухслойная веерообразная колония, часто напоминающая не полностью раскрытый веер. Затем лопасти могут сближаться друг с другом под разными углами, напоминая кружевные воланы. Край двуслойной колонии с одной стороны формируется крупными неправильной формы аутозооидами (рис. 8е), способными соединять оба слоя колонии. Поскольку базальные стенки аутозооидов почти прозрачные, сквозь них просвечивает противоположный слой аутозооидов в колонии, которые могут быть ориентированы различным образом.

На дистальном крае колонии располагается несколько рядов формирующихся новых аутозооидов (рис. 8д). Вначале появляются латеральные стенки, между которыми можно наблюдать

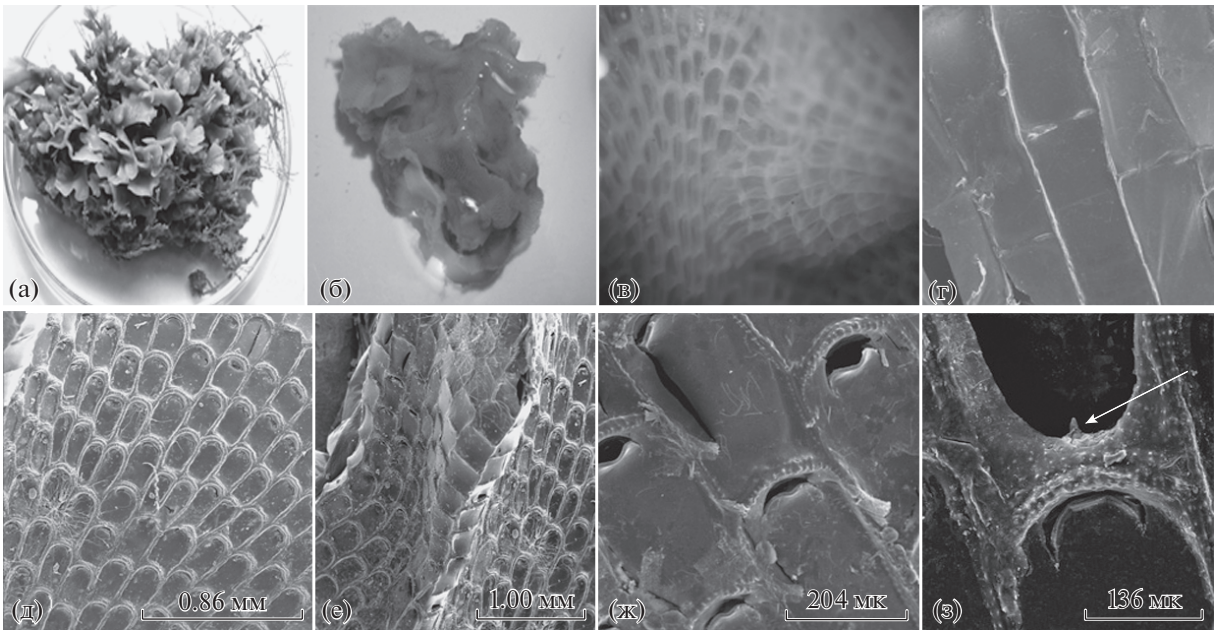

Рис. 8. *Lapidosella ostroumovi*: а – (×70), б – общий вид колоний, в – слой колонии нарастает на другой слой (×5.5), г – край колонии с формирующимися латеральными и поперечными стенками, д – часть колонии (×220), е – широкие аутозооиды на краю колонии, ж – открытые оперкулюмы (крышечки), з – шипик на внутреннем опезиальном проксимальном крае криптоцисты.

разные стадии формирования дистально-проксимальной стенки. Образование дистально-латеральной стенки начинается в виде небольших выростов с двух сторон от латеральных стенок, которые затем соединяются. Появление дополнительной латеральной стенки между двумя латеральными стенками при формировании двух дочерних аутозооидов начинается от края колонии, а не от дистально-проксимальной стенки еще не полностью сформированного материнского аутозооида. Таким образом, образуются новые два зооида. После формирования вертикальных стенок аутозооида появляются криптоцисты от проксимального края аутозооида под его фронтальной мембраной. Криптоциста зрелого аутозооида окружает опезию очень узкой полоской и заметно расширена в проксимальной части.

Аутозооиды в онтогенезе имеют прозрачную фронтальную мембрану. Аутозооиды плотно прилегают друг к другу и имеют латеральные и общую дистально-проксимальную стенки (рис. 8г).

Аутозооиды средней величины (длина 0.35–0.57 мм (средняя 0.43 мм)), ширина 0.22–0.39 мм (средняя 0.33 мм)), отношение длины к ширине 1.35–1.6, редко 2.5), удлиненно-овальной или неправильной удлиненной формы, иногда слегка расширенные в средней части, с закругленными дистальными углами и несколько вогнутым проксимальным краем (рис. 8ж). У колоний из Иранского прибрежья размеры аутозооидов 0.43–0.66 мм в длину, 0.17–0.37 мм в ширину. Латеральные стенки более обызвествленные, у молодых аутозооидов они полупрозрачные (рис. 8г). Базальная стенка слабо обызвествленная, выпуклая, видна через прозрачную фронтальную мембрану. Апертура овальная и занимает почти всю фронтальную поверхность, покрыта слегка выпуклой фронтальной прозрачной мембраной, сквозь которую хорошо виден втянутый полипид. Криптоциста в виде очень узкой каймы, так что опезия по размерам лишь немного отличается от апертуры. Криптоциста образует плоскость (полку), покрытую бугорками почти полусферической формы, и слегка расширяется у проксимального края, формируя овальную опезию. На проксимальном крае криптоциста образует на своей плоскости несколько (2–3) рядов округлых бугорков (рис. 8з). В центре на внутреннем опезиальном проксимальном крае криптоцисты находится небольшой прозрачный шипик, вдающийся в опезию (рис. 8з). Этот шипик хорошо виден у сформированных аутозооидов, но по краю колонии у вновь образующихся аутозооидов может отсутствовать. У очень широких аутозооидов на боковом крае колонии (или отпочковывающихся от них двух дочерних аутозооидов) таких шипиков может быть два или три, причем один или два располо-

жены на внутренних опезиальных латеральных краях криптоцисты. Некоторые очень широкие аутозооиды с двумя оперкулюмами. В каждой боковой стенке аутозооида находятся две округлые поровые пластинки, в дистальной стенке – одна или две (у зооида, отпочковывающего два дистальных дочерних зооида) округлые многопоровые пластинки. В проксимальной части у некоторых аутозооидов наблюдаются бурые тела.

Оперкулюм необызвествленный, прозрачный, с закругленным дистальным краем и прямым проксимальным краем, натянутый по дистальному краю на прозрачный или тонкий коричневый склерит, шириной в среднем 150 мкм. Овицеллы и авикулярии отсутствуют.

Сравнение и замечания. Колонии разного размера и формы. От *Conopeum seurati* (Canu) отличается размерами аутозооидов, флюстроподобной формой колонии, отсутствием гимноцисты. Анцеструла у *Lapidosella ostroumovi* меньше обычных аутозооидов и может быть с двумя шипами. У *L. ostroumovi* оперкулюм не хитинизирован, прозрачный, иногда с узким коричневатым краем, отличается формой и строением от оперкулюма *Conopeum seurati*, который имеет плоскость оперкулюма, окаймленную не простым краевым склеритом, а сложным, широким и гибким перепончатым образованием, которое занимает всю свою свободную окружность (Bobin, 1962). Натянутая на две тонкие арки и отмеченная многочисленными волокнами эта мембрана бесцветна в молодости у *C. seurati*, и затем коричневая, хитинизированная. Криптоциста *Lapidosella ostroumovi* в виде узкой плоскости с округлыми бугорками, у *Conopeum seurati* – в виде зазубрин. Криптоциста у *Lapidosella ostroumovi* несет один или несколько выдающихся в пространство опезии шипиков, расположенных на внутреннем опезиальном крае криптоцисты. Как правило, у большинства аутозооидов *L. ostroumovi* шипы отсутствуют. У *C. grimmi* отдельные аутозооиды в колониях, расположенные в складках домиков балянусов, вооружены слегка изогнутыми длинными тонкими боковыми шипами (до трех пар). В проксимальной части шипы не отмечены, в дистальной – парные, расположены почти перпендикулярно фронтальной поверхности аутозооида. У *C. reticulum* маленькие заостренные шипы в различном количестве иногда присутствуют, у *C. seurati* имеется пара дистальных шипов. *L. ostroumovi* отличается от всех упомянутых других видов способом почкования аутозооидов.

Распространение. Азовское море (Гонтарь, 2010). В Каспийском море впервые обнаружен в 2016 г. в прибрежных водах Ирана (Kasaei et al., 2017).

Класс Phylactolaemata Allman, 1856

Отряд Plumatellida Pennak, 1953

Семейство Plumatellidae Allman, 1856

Род *Plumatella* Lamarck, 1816

Plumatella emarginata (Allman, 1844) (рис. 9, 10)

Абрикосов, 1959б: 698.

Диагноз. Колонии очень разнообразные по форме: часто ветвящиеся (рис. 9а), иногда полностью покрывающие субстрат, компактные или шаровидные. Колонии могут быть почти целиком обрастающими, т.е. ползущими по субстрату. Размер одного аутозооида достигает 2 мм. Серый пигмент часто появляется даже на стенке тела молодых зооидов. Полипид с подковообразным лофофором, несущим два ряда щупалец. Ротовое отверстие прикрыто эпистомом. Цистид часто имеет киль и инкрустирован мелкими песчинками. Цистиды частично прикреплены, их контрастная прозрачная область окружает верхушку зооида и сужается на фронтальной поверхности на конце цистида, формируя V-образный “вырез”. Данный признак особенно выражен у этого вида, хотя может присутствовать не так явно и у других видов. V-образный вырез может отсутствовать или быть трудно различимым. Зооиды часто имеют дорзальный (фронтальный) киль (рис. 9б) – это линия сращения (на противоположной от субстрата стороне), которая начинается от кончика V-образного выреза. Киль обычно отсутствует у свободно растущих ветвей. Аутозооиды отделены внутри септами, которые перпендикулярны линии роста ветви. Щупальцевая корона в форме подковы и состоит из 30–60 щупалец.

Все эти признаки могут так или иначе отсутствовать, и тогда определение возможно только при изучении статобластов. Отношение длины флотобластов к их ширине (L/B) равно 1.65 (рис. 9г, рис. 10). Боковые края их более или менее параллельные. Плавательное кольцо серебристое, с мелкой пузыревидной структурой, сильно заходит на капсулу и значительно простирается за пределы капсулы. Статобласты часто уплощены на концах (полюсах) так, что очертания их почти квадратные. На дорзальной стороне флотобласта в центре есть небольшое круглое окно (fenestra). Вентральная fenestra гладкая, а дорзальная – бугорчатая. Капсула покрывает annulus (кольцо) больше с дорзальной стороны, чем с вентральной. Дорзальная створка почти плоская, вентральная – очень выпуклая. Вентральная створка немного больше дорзальной, ее края заходят за края дорзальной створки так, что шов виден с дорзальной стороны. Annulus имеет одинаковую ширину. Сессобласты (рис. 9в) прикрепляются к субстрату, они широкоовальные по форме, жесткие, с рудиментарным плавательным кольцом, латеральные стенки и фронтальная створка бугорчатые,

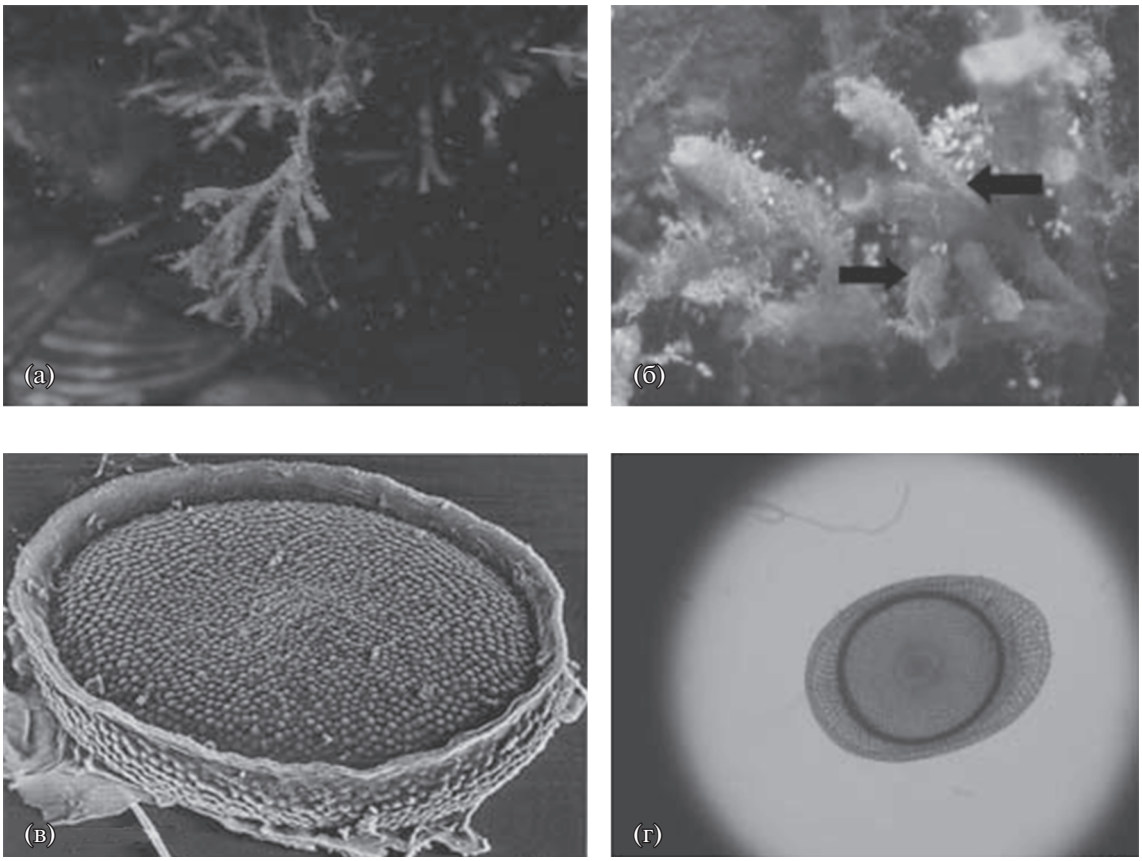

Рис. 9. *Plumatella emarginata*: а – колония, б – аутозооиды, стрелкой указан дорзальный киль (margin) (фото M. Waaij), в – сессобласт (фото Th. Wood, B. Okamura), г – флотобласт (фото Л.В. Яныгиной).

но не сетчатые. У аутозооида бывает большое число статобластов.

Распространение. По данным Абрикосова (1959а), в Каспии, особенно в его северной части, встречаются, главным образом, два пресноводных вида – *Paludicella articulata* и *Plumatella emarginata*. Наиболее широко распространенная в северной части моря *P. emarginata* проникает довольно далеко в море и часто поселяется на моллюсках (*Vivipara* и *Dreissena*). Обитает в чистых (особенно проточных) водах, избегает областей с оседающим илом.

Выводы. По мнению Абрикосова (1959а), “фауна мшанок как Каспия, так и Арала изучена еще крайне недостаточно”. Это послужило основанием для описания им нескольких новых видов и подвидов мшанок из отр. Ctenostomatida (Абрикосов, 1959б). В Каспийском море живут солоновато-водные виды: эндемики *Conopeum grimmi* (отр. Cheilostomatida) и *Amathia caspia* (отр. Ctenostomatida) и более широко распространенный вид *Victorella pavida* (отр. Ctenostomatida). Солоновато-водный род *Victorella* ведет свою историю из водоемов третичного времени. По мнению Абрикосова (1959а), он должен рассматриваться в Каспийском и Аральском морях, как типично автохтонный, исторически связанный с третичными водоемами. Вид *Victorella pavida* имеет понто-каспийский ареал. В Северном Каспии встречаются также пресноводные мшанки *Paludicella articulata* (Ehrenb.) и *Plumatella emarginata* Allm. В Южном Каспии впервые обнаружен азовский солоновато-водный вид *Lapidosella ostroumovi* Gontar. В Северном Каспии имеются пресноводная, переходная пресноводно-солоновато-водная и солоновато-водная зоны. Распространение пресноводных и солоновато-водных видов мшанок соответствуют этим зонам. Представитель рода *Amathia*, согласно утверждению Абрикосова (1959а), должен рассматриваться как морской вселенец с запада, претерпевший существенные изменения вследствие экологических условий, и этот факт увеличивает число морских вселенцев в Каспийское море.

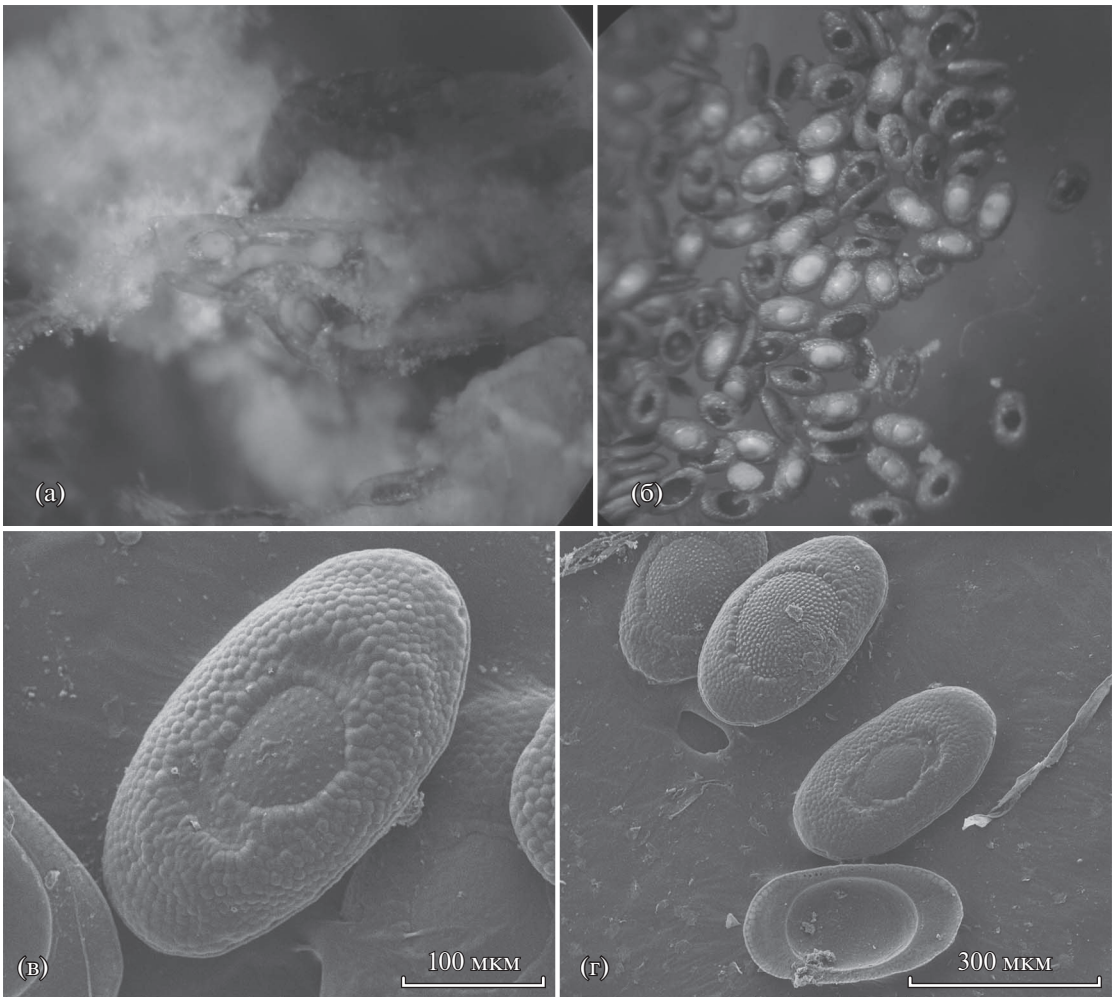

Рис. 10. Флотобласты *Plumatella emarginata* в колонии (а) и свободноплавающие (б, в, г).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках темы госзадания (№ АААА-А17-117030310206-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрикосов Г.Г. 1959а. Новый вселенец в Каспийское море // Зоол. журн. Т. 38. № 11. С. 1754.

Абрикосов Г.Г. 1959б. Мшанки Каспийского и Аральского морей // Зоол. журн. Т. 38. № 5. С. 694–701.

Абрикосов Г.Г., Зевина Г.Б. 1968. Тип Мшанки Bryozoa // Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М.: Пищ. пром-сть. С. 386–395.

Балашов Ю.С., Леонович С.А. 1984. Методы применения растровой электронной микроскопии в зоологии. Л.: Наука. 70 с.

Гримм О.А. 1874. Предварительное сообщение о результатах исследования фауны Каспийского моря, произведенного по поручению Петербургского общества естествоиспытателе // Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. СПб., Т. 5. Вып. 2. С. 113.

Гримм О.А. 1876. Каспийское море и его фауна // Труды Арало-Каспийской экспедиции. СПб. Т. 1. Вып. 2. Тетрадь 1. 186 с.

Гонтарь В.И. 2010. Азовский представитель рода *Lapidosella* gen. nov. (Cheilostomatida, Anasca) новый вид *Lapidosella ostroumovi* Gontar и его экология // Мир науки, культуры и образования. № 5(24). С. 274.

Гонтарь В.И., Тарасов А.Г., Шамионова Н.Ш. 2009. Морфологическая изменчивость, географическое распространение и экология *Conopeum grimmi* (Cheilostomatida, Anasca) Gontar et Tarasov // Мир науки, культуры и образования. № 7. С. 57.

Зевина Г.Б. 1957. К вопросу обрастания судов Каспийского моря // Тр. Всес. гидробиол. общ-ва. Т. 3. С. 305.

Зевина Г.Б. 1959. Новые организмы в Каспийском море // Природа. № 7. С. 79.

Зевина Г.Б., Кузнецова Н.А. 1965. Роль судоходства в изменении фауны Каспийского моря // Океанология. Т. 5. № 5. С. 518.

Ковалевский А.О. 1870. Заметка о поездке на Каспийское море // Зап. Киев. общ-ва естествоиспыт. Т. 1.

Audouin J.V. 1826. Explication sommaire des planches de polypes de l'Egypte et de la Syrie, publiees par Jules-Cesar Savigny. Description de l'Egypte, ou recueil des observations et des recherches qui ont été faites en Egypte pendant l'expédition de l'armée francaise ... Histoire naturelle, T. 1, 4, partie: 339. (Imprimerie Impériale, Paris).

Blainville H.M.D. 1834. Manuel d'Actinologie ou de Zoophytologie. Paris: Levrauly.

Bobin G. 1962. Les Espéces Francais du Genre CONOPEUM Gray (Briozoirés, Chilostomes) // Cahiers de Biologia Marine. T. 3. № 4. P. 275.

Busk G. 1854. Catalogue of marine Polyzoa in the collection of the British Museum, II. Cheilostomatida (part). L.: Trustees of the British Museum (Natural History). P. 55.

Cook P. 1962. The early larval development of *Membranipora seurati* (Canu) and Electra crustulenta (Pallas), Polyzoa // Cahiers de Biol. Marine. T. 3. № 1. P. 57.

Gray J.E. 1848. List of the specimens of British animals in the collections of the British Museum. Part 1. Centrionae or radiated animals L.: Trustees of the British Museum. V. 173. P. 91.

Jebram D. Voigt, 1977. Monsterzooide and Doppelpolypide bei fossilen and rezenten Cheilostomatida Anasca (Bryozoa) // Abh. Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg. № 20. P. 151.

Kasaei S.M., Nasrolahi A., Behrooz A., Taylor P.D. 2017. Bryozoa of the southern Caspian Sea, Iranian coast // Check List. № 13(4). P. 305.

Pallas P.S. 1771. Reise durch verschiedene Provinzen des Rußischen Reichs. Erster Theil. St. Petersburg (Kayserliche Academie der Wissenschaften).

Prenant M., Bobin G. 1966. Bryozoaires, deuxieme partie. Chilostomes Anasca // Faune de France. V. 68. P. 398.

Bryozoa of the Caspian Sea

V. I. Gontar*

Zoological Institute Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia

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

The Caspian bryozoa were represented by brackish water species before a beginning of transportation of mollusca and fishes from the Black Sea to Caspian Sea. The fauna is represented by five species of Gymnolaemata. The only Phylactolaemata species *Plumatella emarginata* is distributed in the northern Caspean coastal region. Five gymnolaemate species are from two orders Ctenostomatida – *Amathia caspia, Paludicella articulata, Victorella pavida* and Cheilostomatida – *Conopeum grimmi* and *Lapidosella ostroumovi* are reported. Three Caspian endemic species and two world widespread species are inhabited of marine Caspian waters. Bryozoans were found attached to various substrates. *Lapidosella ostroumovi* is a new record for the Caspian Sea.

Keywords: the Caspian Sea, Bryozoa, endemic fauna, first record

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 1, с. 17

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 595.132

НОВЫЙ РОД И ДВА НОВЫХ ДЛЯ НАУКИ ВИДА СВОБОДНОЖИВУЩИХ НЕМАТОД (Nematoda, Monhysterida) ИЗ ИСКУССТВЕННЫХ ВОДОЕМОВ ВЬЕТНАМА

© 2020 г. В. Г. Гагарин*

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, Россия
**e-mail: gagarin@ibiw.yaroslavl.ru*

Поступила в редакцию 16.06.2017 г.
После доработки 20.10.2017 г.
Принята к публикации 16.02.2018 г.

Приведено описание и рисунки нового рода и двух новых для науки видов свободноживущих нематод, обнаруженных в грунте четырех искусственных водоемов для выращивания креветок во Вьетнаме. *Paradaptonema* gen. n. морфологически близка к роду *Daptonema* Cobb, 1920, но характеризуется наличием трех желез вокруг кардия, отсутствующих у *Daptonema*, а также своеобразную структуру полового аппарата у самцов. *Paradaptonema securum* sp. n. характеризуется мелкокольчатой кутикулой, сравнительно длинными внешними губными щетинками, наличием поствульварной клетки и своеобразной формой спикул и рульков. *Thalassomonhystera longisoma* sp. n. морфологически близка к *Th. minor* Gagarin, Nguyen Thi Thu, 2008 и *Th. elegans* Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2013, но отличается от них длиной и стройностью тела, а также размерами внешних губных щетинок и спикул.

Ключевые слова: Вьетнам, искусственные водоемы для выращивания креветок, свободноживущие нематоды, *Paradaptonema* gen. n., *Paradaptonema securum* gen. n., sp. n., *Thalassomonhystera longisoma* sp. n

DOI: 10.31857/S0320965220010064

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 1, с. 18–26

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС, ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 581.526.325:581.54(262.54)

СОСТАВ И СЕЗОННАЯ СУКЦЕССИЯ ФИТОПЛАНКТОНА ТАГАНРОГСКОГО ЗАЛИВА АЗОВСКОГО МОРЯ И НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ р. ДОН В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЯЮЩЕГОСЯ КЛИМАТА

© 2020 г. Л. Г. Корнева[a], *, Г. Ю. Глущенко[b], **

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

[b] *Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону, Россия*

**e-mail: korneva@ibiw.yaroslavl.ru*

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

Поступила в редакцию 20.07.2018 г.
После доработки 21.01.2019 г.
Принята к публикации 06.02.2019 г.

В январе–ноябре 2017 г. исследован фитопланктон Таганрогского залива Азовского моря и нижнего течения р. Дон. Идентифицировано 210 видов эукариотических водорослей и цианопрокариот. Анализ таксономического и эколого-географического состава, сезонной динамики биомассы и размерной структуры фитопланктона показал, что соотношение крупных таксономических и эколого-географических групп в альгофлоре не изменилось по сравнению с предыдущими годами исследования 1980-е–начало 2000-х гг. В условиях современной аридизации климата в составе альгоценозов увеличилась пропорция миксотрофных фитофлагеллят и цианопрокариот из “планктотрихетового” комплекса и доля мелкоразмерных видов. Основной фактор, влияющий на формирование видового богатства, общей биомассы и структуры фитопланктона – соленость воды. Максимальное разнообразие и биомасса фитопланктона прослеживались в зоне хорогалиникума.

Ключевые слова: фитопланктон, сезонная сукцессия, размерная структура, факторы среды, соленость, климат, Таганрогский залив Азовского моря, Нижний Дон

DOI: 10.31857/S032096522001009X

ВВЕДЕНИЕ

Изучение закономерностей формирования структуры и разнообразия водных сообществ под влиянием климатических изменений – фундаментальная научная проблема. Для ее решения необходимо иметь представление о закономерностях трансформации и особенностях структуры фитопланктона, реагирующего на действие природных и антропогенных факторов изменением видового разнообразия, соотношения таксонов и количественных показателей, а также замещением одной размерной группы водорослей на другую. Изучение фитопланктона Таганрогского залива Азовского моря ведется с конца XIX в., однако, до сих пор полноценных современных таксономических данных с критическим анализом видового состава альгоценозов крайне мало (Ковалева, 2016). Единичные работы посвящены планктонным водорослям нижнего течения р. Дон (Лужняк, 2017) – акватории, для которой характерны явления сгонов и нагонов воды, зависящие от силы и преобладающего направления ветра. В последние годы термохалинный режим устьевого взморья Таганрогского залива и дельты р. Дон претерпевает аномальные трансформации. В связи с воздействием природного и антропогенного факторов и, следовательно, с маловодьем граница раздела пресных и морских вод в заливе находится максимально близко к устью реки. В результате сгонов воды аномального масштаба и происходящего в последние годы осолонения Азовского моря в авандельте р. Дон периодически отмечают появление солоноватых вод с соленостью 4–8‰. Это мало изученное явление возникает из-за снижения объема вод, поступающих в Азовское море из р. Дон, и замещения их морскими водами Черного моря. В результате формируются новые, ранее не наблюдавшиеся типы стратификации водных масс в дельте реки (Григоренко и др., 2016; Матишов и др., 2017). В связи с этим важно понять, как процессы, происходящие на общем фоне аридизации климата, влияют на структуру автотрофного планктона.

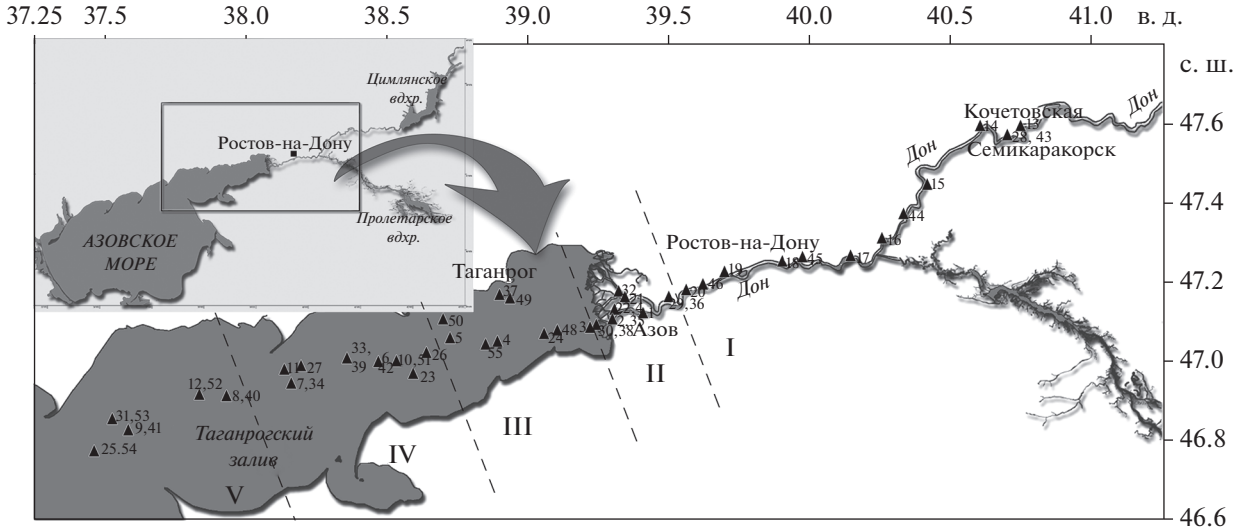

Рис. 1. Карта-схема района исследования: 1–55 – номера станций; пунктир – границы районов: I – нижнее течение р. Дон (от г. Азов до станицы Кочетовская), II – авандельта–дельта р. Дон, III – восточный, IV – центральный, V – западный районы Таганрогского залива.

Цель работы – изучить таксономический, размерный, эколого-географический состав и сезонную динамику альгофлоры планктона Таганрогского залива Азовского моря и Нижнего Дона, проанализировать влияние абиотических факторов на формирование пространственной и сезонной изменчивости фитопланктона; сравнить современные данные с полученными в предшествующие периоды наблюдений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собран на 42 станциях Таганрогского залива и нижнего течения р. Дон в январе и апреле–ноябре 2017 г. В нижнем течении р. Дон (Нижний Дон) рассматривали участок от г. Азов до станицы Кочетовская (район I) и авандельта–дельту реки (район II). В пределах Таганрогского залива, согласно схеме районирования по гидродинамическим характеристикам и солености вод, выделяли восточный район (III), находящийся под влиянием пресного стока р. Дон; центральный (IV), где смешиваются опресненные водные массы и воды залива; западный (V), на который воздействуют осолоненные азовоморские воды (Матишов и др., 2007; Студеникина и др., 2005) (рис. 1).

Пробы фитопланктона отбирали с поверхностного горизонта 0.5 м. Численность водорослей определяли для разных размерных групп: ультрапланктона, который подразделяли на пико- (размеры клеток 0.2–2 мкм) и нанопланктон (2–20 мкм), и для микропланктона с размером клеток ≥20 мкм.

Учет ультрапланктона проводили методом прямого счета с использованием эпифлуоресцентной микроскопии (Гусельникова и др., 2007; Bellinger, Sigee, 2010). Пробы объемом 10 мл фиксировали 25%-ным раствором глютарового альдегида до конечной концентрации 1% (Заика и др., 1989). В лабораторных условиях 1–2 мл пробы, окрашенной флуорохромом акридином оранжевым, профильтровывали через мембранные ядерные фильтры (диаметр пор 0.2 мкм), которые предварительно окрашивали спиртовым раствором судана черного (Гусельникова и др., 2007). В люминесцентном микроскопе Микмед-2-Вар-11 при увеличении ×1500 просматривали от 5 до 100% площади фильтра.

Для анализа микропланктона пробы воды объемом 1–1.5 л фиксировали раствором Люголя, отстаивали в течение 10–14 сут и декантировали до ~100 мл. Учет численности проводили в камере Нажотта объемом 0.01 мл с использованием световых микроскопов МББ-1А и Микмед-5 при увеличении ×400. Для ее репрезентативной оценки в камере просчитывали до 400–500 особей отдельных видов водорослей, представленных как отдельными клетками, так и ценобиями, нитями и колониями (Методика..., 1975). Биомассу оценивали счетно-массовым методом, исходя из численности и объема клеток, определенного по формулам геометрического подобия (Брянцева и др., 2005). К доминирующим относили виды, достигающие ≥10% суммарной биомассы фитопланктона. Идентификацию диатомовых водорослей проводили в постоянных препаратах с применением световой микроскопии.

Для определения таксономической принадлежности водорослей использовали определители и сводки (Вассер и др., 1989; Голлербах и др., 1953; Забелина и др., 1950; Крахмальный, 2011;

Матвиенко, 1965; Прошкина-Лавренко, 1963; Царенко, 1990; Komárek, 2013; Komárek, Anagnostidis, 1998, 2005; Tomas, 1997). Данные о приуроченности к определенному местообитанию, к категории солености и сапробности, а также эколого-географическая характеристика видов приведены согласно работе Л.Г. Корневой (2015). Таксономический список эукариотических водорослей составлен с учетом систематических преобразований Guiry M. и Guiry G. (2018), цианопрокариот – согласно работам Komarek (Komárek, 2013; Komárek, Anagnostidis, 1998, 2005).

Влияние факторов среды на численность и таксономический состав фитопланктона с учетом их сезонной и пространственной изменчивости оценивали с помощью регрессионного непараметрического анализа DistLM (distance-based linear modeling) с использованием индексов сходства Брея–Кёртиса и Theta+. Оцифровку и графическую визуализацию моделей осуществляли методом ординации dbRDA (distance-based redundancy analysis). В качестве факторов использовали соленость и температуру воды, в качестве показателя расстояния от устья – географическую долготу. Достоверным считали уровень значимости $p \leq 0.01$. Кластерный анализ проводили с учетом присутствия и отсутствия представителей различных отделов водорослей методом невзвешенного парного среднего (UPGMA), где в качестве критерия сходства использован индекс Брея–Кёртиса.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В период исследований температура воды в Таганрогском заливе Азовского моря и в дельте р. Дон варьировала от –0.6 (в январе) до +28.9°C (июле–августе), минерализация – от 0.5 до 0.9 мг/л (в нижнем течении р. Дон) и соленость от 0.6 до 14.1‰ (в Таганрогском заливе). Соленость воды постепенно увеличивалась в направлении от Нижнего Дона к западной части Таганрогского залива, ее среднее значение для района I было 0.8 ± 0.1, II – 0.9 ± 0.1, III и IV – 5.1 ± 0.4, V – 10.7 ± 0.3‰.

В составе фитопланктона выявлено 210 видов эукариотических водорослей и цианопрокариот, относящихся к 10 отделам: Bacillariophyta – 61, Chlorophyta – 52, Cyanoprokaryota – 50, Dinophyta – 18, Cryptophyta – 11, Euglenophya – 11, Chrysophyta – 4, Xanthophyta, Charophyta и Haptophyta – по одному виду. Наибольшим видовым богатством характеризовались диатомовые, зеленые водоросли и цианопрокариоты. По частоте встречаемости лидировали криптофитовые водоросли *Komma caudata* (Geitler) Hill, *Plagioselmis prolonga* Butcher et al., диатомовые *Cyclotella caspia* Grunow, *Cyclotella atomus* Hustedt, *Nitzschia acicularis* (Kützing) Smith, виды рода *Thalassiosira* Cleve, динофитовые из родов *Glenodinium* Ehrenberg, и *Gymnodinium* Stein, зеленые *Monoraphidium contortum* (Thuret) Komárková-Legnerová, *Scenedesmus quadricauda* (Turpin) Brébisson; цианопрокариоты *Planktothrix agardhii* (Gomont) Anagnostidis & Komárek, *Snowella lacustris* (Chodat) Komárek & Hindák и *Pseudanabaena limnetica* (Lemmermann) Komárek. Наибольшим видовым богатством фитопланктона характеризовался Таганрогский залив (172 вида), в нижнем течении р. Дон зафиксировано 150 видов, 96 видов были общими для исследованных районов.

Фитопланктон представлен различными экологическими группами: планктонными, бентосными, эпифитными формами, морскими, солоновато-водными, а также типичными представителями пресных вод. Среди зеленых водорослей и цианопрокариот отмечены пресноводные и солоновато-водные виды, в составе диатомовых и динофитовых – виды морского, неритического и океанического происхождения, а также солоновато-водные (эстуарные) и пресноводные. По видовому богатству преобладали индифференты по отношению к солености воды и β-мезосапробы (рис. 2). Большинство видов с известными биогеографическими характеристиками входили в группу космополитов (67%).

Кластеризация районов исследования по соотношению крупных таксономических групп (рис. 3) показала достоверную дифференциацию альгофлоры реки (районы I и II) и залива (районы III–V). Коэффициент корреляции, показывающий степень соответствия полученного теоретического распределения реальным данным, был 0.96. В “речном” кластере выделялись нижнее течение р. Дон (I) и авандельта–дельта (II), в кластере “залива” – его восточная часть (ст. 3–5 района III). Остальные станции залива объединялись в три группы: относящиеся ко всей акватории (III–V), центральному (IV) и западному (V) районам. В направлении от нижнего течения р. Дон к западной части Таганрогского залива изменение видового богатства фитопланктона приобретало форму куполообразной кривой с максимумом в районах III и IV – зоне критической солености (хорогалиникума): I – 108, II – 118, III и IV – 136, V – 75 видов.

Уровень развития, характер сезонной динамики, смена ценозообразующих видов фитопланктона в нижнем течении р. Дон и Таганрогском заливе различались (рис. 4). Ценотический состав альгоценозов залива и реки в основном формировали диатомовые водоросли, цианопрокариоты и различные группы фитофлагеллят со смешанным типом питания (миксотрофы). В нижнем течении р. Дон отмечен один весенний максимум биомассы фитопланктона в мае (3.8–4.0 мг/л), сформированный диатомовыми, эвгленовыми и динофитовыми водорослями, с последующим ее снижением

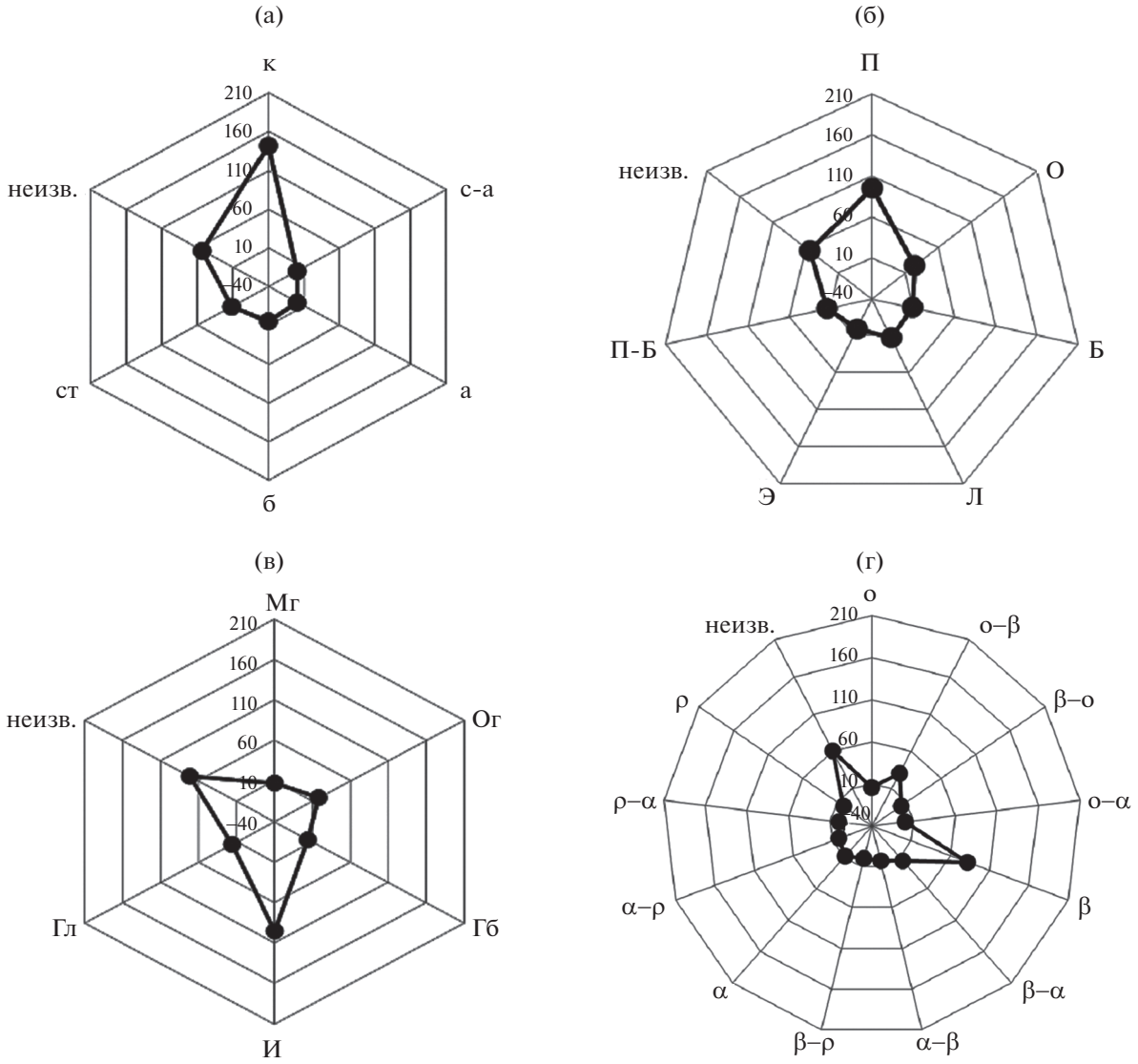

Рис. 2. Соотношение числа видов различных эколого-географических групп водорослей в планктоне Таганрогского залива и Нижнего Дона. Распространение (а): к – космополит, с–а – северо-альпийский, а – альпийский, б – бореальный, ст – субтропический. Местообитание (б): П – планктонный, О – обитатель обрастаний, Б – бентосный, Л – литоральный, Э – эпибионтный, П–Б – планкто-бентосный. Отношение к галобности (в): Мг – мезогалоб, Ог – олигогалоб, Гб – галофоб, И – индифферент, Гл – галофил. Отношение к сапробности (г): о – олигосапроб, о–β – олиго-бета-мезосапроб, β–о – бета-мезо-олигосапроб, о–α – олиго-альфа-мезосапроб, β – бета-мезосапроб, β–α – бета-альфа-мезосапроб, α–β – альфа-бета-мезосапроб, β–ρ – бета-мезо-полисапроб, α – альфа-мезосапроб, α–ρ – альфа-мезо-полисапроб, ρ–α – поли-альфа-мезосапроб, ρ – полисапроб; неизв. – вид, малоизученный в биогеографическом и экологическом отношении или с сомнительной идентификацией.

и постепенной перестройкой доминирующего комплекса: Bacillariophyta–Cryptophyta–Cyanoprokaryota. В Таганрогском заливе зафиксировано два подъема биомассы: в начале июня (6.0–14.0 мг/л) и в августе–сентябре (5.7–48.2 мг/л) за счет развития Cyanoprokaryota.

В нижнем течении р. Дон в январе доминировали диатомовые водоросли *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve, *Cyclotella atomus* и *C. caspia*, а также криптофитовые *Rhodomonas* cf. *marina* (Dangeard) Lemmermann. В мае–начале июня к диатомовым из рода *Cyclotella* (Kützing) Brébisson присоединились эвгленовые (*Euglena* cf. *variabilis* Klebs, *Euglena* sp.), нановодоросли из отд. Chlorophyta и динофитовые (*Diplopsalis acuta* (Apstein) Entz, *Gymnodinium* sp.). Последующая перестройка доминирующего комплекса в июле–августе заключалась в превалировании криптофитовых (*Komma caudata*), диатомовых (*Skeletonema subsalsum* (Cleve-Euler) Bethge, *Thalassiosira* cf. *incerta* Makarova; *Aulacoseira granulata* (Ehrenberg) Simonsen) и появлении безгетероцистных цианопрока-

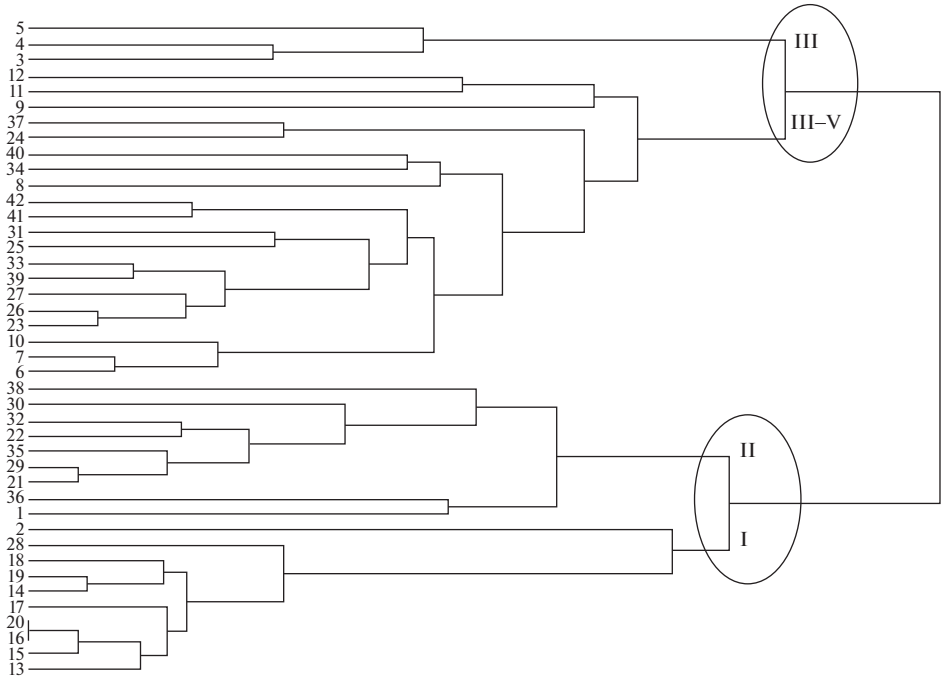

Рис. 3. Дендрограмма флористического сходства районов исследования. I–V – номера районов, 1–42 – номера станций.

риот (*Aphanocapsa delicatissima* W. & West). В начале осени (сентябрь) лидировали криптофитовые *Komma caudata* и *Cryptomonas marssonii* Skuja, диатомовые *Aulacoseira granulata*, динофитовые *Gymnodinium* sp. и цианопрокариоты *Planktothrix agardhii, Anagnostidinema amphibium* (Agardh ex Gomont) Strunecký et al., *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing, *Microcystis* sp. В ноябре ценозообразующий комплекс представляли диатомовые *Skeletonema costatum, Cyclotella meneghiniana* Kützing, *Ulnaria ulna* (Nitzsch) Compère и зеленые нановодоросли.

Сезонное чередование видов фитопланктона в разных районах Таганрогского залива различалось. В подледный период в январе на всей акватории развивались диатомовые *Skeletonema costatum*, *Cyclotella atomus, Thalassiosira* cf. *aculeata* Proshkina-Lavrenko, *T. eccentrica* (Ehrenberg) Cleve и динофитовые *Heterocapsa rotundata* (Lohmann) Hansen, *Glenodinium* sp. В апреле доминирующий комплекс состоял из диатомовых *Skeletonema costatum*, *Cyclotella atomus, Thalassiosira* cf. *subsalina* Proshkina-Lavrenko, *T. eccentrica*. В мае к ним присоединились диатомеи *Actinoptychus senarius* (Ehrenberg) Ehrenberg, *Thalassiosira* cf. *parva* Proshkina-Lavrenko, динофитовые *Prorocentrum micans* Ehrenberg, *Gonyaulax scrippsae* Kofoid и нановодоросли из отдела Chlorophyta; в восточном районе доминировали лишь диатомовые *Cyclotella atomus* и *C. caspia*. В начале июня повсеместно лидировал из цианопрокариот безгетероцистный вид *Snowella lacustris*. Параллельно с ним в разных районах залива доминировали: в западном – *Gomphosphaeria* sp. (порядок Chroococcales), в центральном – *Woronichinia elorantae* Komárek & Komárková-Legnerová (порядок Chroococcales), диазотроф *Anabaenopsis arnoldii* Aptekar (порядок Nostocales) и диатомея *Thalassiosira eccentrica*, а в восточной части – *W. elo-*

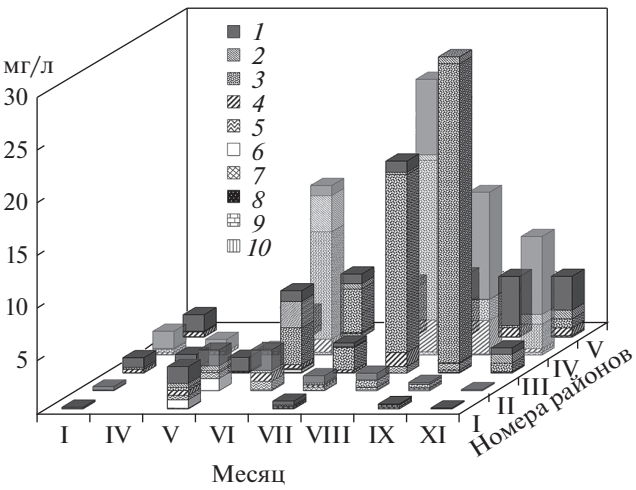

Рис. 4. Сезонная динамика биомассы водорослей Таганрогского залива и Нижнего Дона. *1* – Bacillariophyta, *2* – Chlorophyta, *3* – Cyanoprokaryota, *4* – Dinophyta, *5* – Cryptophyta, *6* – Euglenophyta, *7* – Chrysophyta, *8* – Charophyta, *9* – Xanthophyta, *10* – Haptophyta.

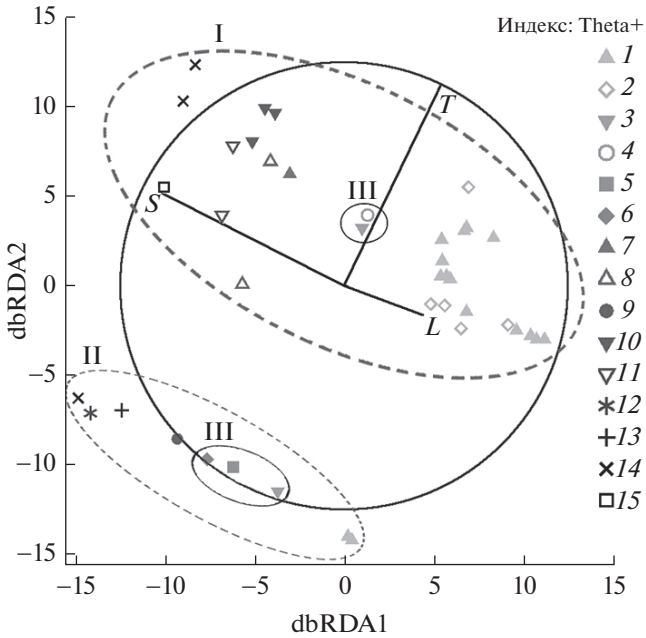

Рис. 5. Связь структуры фитопланктона Таганрогского залива и Нижнего Дона с некоторыми абиотическими факторами. Ось абсцисс (dbRDA1) объясняет 52.4% подогнанной (установленной) и 18.9% общей вариации, ось ординат (dbRDA2) – 41.3% подогнанной и 14.9% общей вариации. Векторы, указывающие направление эффекта параметра в графике ординации (*L* – долгота (° в.д.), *T* – температура (°C) и *S* – соленость воды (‰)): *1* – 0.5–0.99, *2* – 1.00–1.49, *3* – 4.00–4.49, *4* – 4.50–4.99, *5* – 6.50–6.99, *6* – 7.00–7.49, *7* – 8.00–8.49, *8* – 8.50–8.99, *9* – 9.00–9.49, *10* – 9.50–9.99, *11* – 10.00–10.49, *12* – 10.50–10.99, *13* – 11.50–11.99, *14* – 12.00–12.49, *15* – 12.50–12.99. Пунктирные линии – безледный (I) и подледный (II) комплексы, III – зона хорогалиникума.

rantae и представитель зеленых *Tetraëdron minimum* (Braun) Hansgirg. В конце июня–августе наблюдали постепенное замещение хроококковых на нитчатые осцилляториевые (*Pseudanabaena limnetica*). Однако в западном районе наряду с цианопрокариотами превалировали морские теплолюбивые диатомовые *Pseudosolenia calcar-avis* (Schultze) Sundström и динофитовые *Prorocentrum micans*. В сентябре к доминирующему комплексу присоединились диатомея *Lepthocylindrus minimus* Gran, динофлагеллята *Cochlodinium polykrikoides* Margalef и в восточном районе – *Woronichinia compacta* (Lemmermann) Komárek & Hindák из цианопрокариот. В ноябре из диатомовых преобладала *Thalassiosira* cf. *incerta*, а в восточном районе залива доминирующий комплекс сменили цианопрокариоты *Snowella lacustris* и *Planktothrix agardhii*, диатомовые *Skeletonema costatum, Cyclotella meneghiniana* и неидентифицированные зеленые нановодоросли.

В течение всего года большую часть суммарной биомассы формировали водоросли микрофракции, их максимумы развития наблюдали весной (60–86% биомассы) и летом (91–95%). В мае они встречались во всех исследованных районах, а в августе – только в Таганрогском заливе. В сентябре их доля в общей биомассе снижалась до 77%, в ноябре – до 71%. Осенью они развивались в основном в центральном и западном районах залива. Наибольший вклад нанофракции в суммарную биомассу фитопланктона в течение года отмечен в восточном районе залива. Максимального развития эта размерная группа достигала в январе (54–60%), мае (38–57%) и ноябре (32–47%). Пиководоросли преобладали в нижнем течении р. Дон и в его устьевом районе в течение всего периода исследования. Их наибольшая относительная биомасса отмечена в январе (15–20%) и ноябре (12–20%). В направлении от Нижнего Дона к западной части Таганрогского залива по мере увеличения солености воды процентное содержание пико- и нанопланктона в суммарной биомассе постепенно уменьшалось с 10 до 3% и с 39 до 27% соответственно, а доля микропланктона, наоборот, увеличивалась с 51 до 73%. Средняя для участков биомасса фитопланктона варьировала от 1.8 ± 0.5 до 11.7 ± 2.7 мг/л, достигая наибольшего значения в районах III и IV, в зоне хорогалиникума (10.5 ± 2.4 мг/л).

Результаты регрессионного анализа показали, что по количественному соотношению видов нано- и микропланктона “подледный” и “безледный” комплексы достоверно различались (пунктирные линии на рис. 5). В каждом из них четко прослеживалось формирование ценотических групп, которые распределялись в пространстве ординации факторов по направлению увеличения солености воды. Связь фитопланктона с соленостью наиболее четко выражена в Таганрогском заливе. Структура фитопланктона Нижнего Дона была более чувствительна к фактору долготы. Участки вод с соленостью 5–8‰ (зона хорогалиникума) располагались в восточной части Таганрогского залива (рис. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сравнение данных по составу альгофлоры планктона в период распреснения Азовского моря (1980-е–начало 2000-х гг.) (Лужняк, 2017; Макаревич, 2007; Макаревич, Ларионов, 2004) и наших данных показывает, что в 2017 г. в нижнем течении р. Дон количество видов не изменилось, а в заливе уменьшилось в три раза. Превалирование, как и ранее, видового богатства диатомовых, зеленых водорослей, цианопрокариот и преобладание космополитов, видов-индифферентов по отношению к солености и β-мезосапробов свидетельствовало о стабильности общей структуры альгофлоры планктона исследованных районов.

В отличие от предшествующих наблюдений (Макаревич, 2007; Макаревич, Ларионов, 2004) в сезонной динамике биомассы фитопланктона Таганрогского залива в 2017 г. выявлено два летних пика, сформированных цианопрокариотами, а не диатомовыми и зелеными водорослями, как отмечалось ранее. В нижнем течении р. Дон почти круглогодично лидировали диатомовые водоросли, в конце июля–сентябре к ним присоединялись цианопрокариоты и криптофитовые. Присутствие последних в доминирующем комплексе также не отмечали в предыдущие годы. Смещение в 2017 г. во времени массового весеннего развития диатомовых водорослей на один месяц могло быть связано с более поздним прогревом толщи воды до температуры >17°С.

Сезонная смена основных лидирующих видов фитопланктона исследованной акватории была сходной с описанной в работах (Лужняк, 2017; Макаревич, 2007; Макаревич, Ларионов, 2004). Однако появление среди ценозообразующих видов Нижнего Дона доминантов, способных к миксотрофному типу питания (динофитовых и криптофитовых водорослей), и массовое развитие цианопрокариот в конце августа сигнализировали о высоком уровне содержания органического вещества и об увеличении гетеротрофной составляющей в функционировании экосистемы (Корнева, 2015). В Таганрогском заливе в 2017 г. отмечено уменьшение доли зеленых водорослей в суммарной биомассе фитопланктона, начало интенсивного развития цианопрокариот в июне и смена основных доминантов (*Snowella lacustris, Pseudanabaena limnetica, Planktothrix agardhii* и виды рода *Woronichinia* Elenkin, заменили преобладавших ранее *Microcystis aeruginosa*, виды родов *Aphanizomenon* Morren ex Bornet & Flahault, *Anabaena* Bory ex Bornet & Flahault и *Oscillatoria* Vaucher ex Gomont). Нарастающее развитие безгетероцистных цианопрокариот и их представителей из “планктотрихетового” (осцилляториевого) комплекса, устойчивых к недостатку света и высокому содержанию биогенных веществ (Reynolds et al., 2002), характерно для заключительных стадий олиго-эвтрофной сукцессии (Корнева, 2015) и свидетельствует об увеличении трофии вод залива.

На повышение уровня трофии вод залива и реки указывает также изменение соотношения размерных групп фитопланктона. По сравнению с предыдущим периодом (Глущенко, Лужняк, 2013), в 2017 г. наблюдали уменьшение доли микроводорослей в среднем на 10% и увеличение в 1.5 раза доли мелкоклеточного нанопланктона. Повышение доли крупноразмерного фитопланктона по мере увеличения солености хорошо согласуется с результатами, полученными при росте минерализации в водохранилищах Нижней Волги (Корнева, 2015).

В 2017 г. в пространственном распределении фитопланктона сохранялись три комплекса водорослей с присущими им специфическими наборами видов (Макаревич, 2007; Макаревич, Ларионов, 2004), но границы их развития сместились в залив в результате усиления аридизации и продвижения соленых вод. Первый комплекс, характеризующийся преобладанием диатомовых и динофитовых водорослей, был сформирован в западном районе (в зоне влияния морских вод) и распространялся до центральной части залива, а иногда и до восточной. Второй комплекс с доминированием диатомовых водорослей и цианопрокариот, ранее приуроченный к опресненным водам восточной части Таганрогского залива и Нижнего Дона, сохранил свое расположение и в 2017 г. Третий – смешанный комплекс, отличающийся по видовому составу от двух первых, ранее занимал районы смешения пресных и солоноватых вод в центральной части залива, а в 2017 г. сместился ближе к его восточной части. Присутствие галофилов в этой части залива носит периодический характер, предположительно связанный с заносом азово-черноморских солоноватых вод в результате сгонно-нагонных явлений. Поэтому расширение зоны развития представителей морского планктона в центральном районе залива и их проникновение вплоть до его восточной части пока не может свидетельствовать о натурализации морских видов по всей акватории Таганрогского залива. Однако результаты статистического анализа подтверждают и иллюстрируют, что наиболее важный фактор формирования флоры и структуры автотрофного планктона в исследованных водоемах – соленость. Данные об увеличении видового богатства и биомассы фитопланктона в зоне критической солености согласуются с концепцией максимального разнообразия протистов в хорогалиникуме (Skarlato, Telesh, 2017) и служат хорошим дополнением в ее развитие.

Выводы. В январе–ноябре 2017 г. в Таганрогском заливе и нижнем течении р. Дон обнаружено 210 видов водорослей из 10 отделов. По видовому богатству превалировали диатомовые, зеленые водоросли и цианопрокариоты. Основную часть видов представляли космополиты, индифференты по отношению к солености воды и β-мезосапробы по отношению к содержанию легкоусвояемого органического вещества. Структуру планктонных альгоценозов залива и реки определяли диатомовые водоросли, цианопрокариоты и различные группы миксотрофных фитофлагеллят. В сезонной динамике биомассы фитопланктона Нижнего Дона зарегистрирован один весенний максимум, обусловленный развитием диатомей и жгутиковых водорослей. В динамике фитопланктона Таганрогского залива отмечен обширный летний максимум, образованный цианопрокариотами. Средняя биомасса фитопланктона постепенно уве-

личивалась от реки к заливу и достигала наибольших значений в его восточном и центральном районах в зоне хорогалиникума, где выявлено наибольшее видовое богатство фитопланктона. Увеличение доли биомассы мелкоклеточных видов водорослей, обилия видов "планктотрихетового" комплекса цианопрокариот и миксотрофных фитофлагеллят свидетельствуют о глубоких изменениях, происходящих в исследованных водных экосистемах вследствие возрастания уровня трофии вод при изменении климата. Увеличение солености вод в условиях аридизации отражается на формировании структуры альгопланктоценозов и периодическом расширении ареала распространения его морских представителей к дельте реки.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны О.С. Макаровой (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН) за помощь в подготовке материала для диатомового анализа, В.Л. Семину (Южный научный центр РАН) в работе с программным обеспечением Primer-6 & Permanova+ и сотрудникам лаборатории гидрологии и гидрохимии (Южный научный центр РАН) за любезно предоставленные данные по абиотическим параметрам водоемов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках научного проекта № 17-34-50135 "Оценка изменений сезонной сукцессии фитопланктона Таганрогского залива Азовского моря и Нижнего Дона в условиях изменяющегося климата".

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Брянцева Ю.В., Лях А.М., Сергеева А.В. 2005. Расчет объемов и площадей поверхности одноклеточных водорослей Черного моря. Севастополь, Препринт Институт биологии южных морей НАН Украины.

Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Масюк Н.П. и др. 1989. Водоросли: справочник. Киев: Наук. думка.

Глущенко Г.Ю., Лужняк О.Л. 2013. Роль водорослей разных размерных фракций в общей биомассе фитопланктона Таганрогского залива // Вестник Южного научного центра. Т. 9. № 1. С. 42.

Голлербах М.М., Коссинская Е.К., Полянский В.И. 1953. Определитель пресноводных водорослей СССР. М.: Сов. наука. Вып. 2.

Григоренко К.С., Московец А.Ю., Аршакян Г.Г., Мирко А.С. 2016. О взаимодействии пресных речных вод р. Дон и осолоненных вод Таганрогского залива Азовского моря // Наука юга России. Т. 12. № 1. С. 107.

Гусельникова Н.Е., Черкасова М.Н., Власова С.Н. 2007. Методика прямого учета бактерий в пробах воды с применением флуоресцентного красителя // Питьевая вода. № 1. С. 22–23.

Забелина М.М., Киселев И.А., Прошкина-Лавренко А.И., Шешукова В.С. 1950. Диатомовый анализ: Определитель ископаемых и современных диатомовых водорослей. Кн. 3. Л.: Госгеолиздат.

Заика В.Е., Шевченко В.А., Булатов К.В. 1989. Экология морского фототрофного пикопланктона. М.: Научный центр биологических исследований.

Ковалева Г.В. 2016. История изучения микроводорослей Азовского моря. Обзор // Наука Юга России. Т. 12. № 3. С. 51.

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

Крахмальный А.Ф. 2011. Динофитовые водоросли Украины (иллюстрированный определитель). Киев: Альтерпрес.

Лужняк О.Л. 2017. Современное состояние фитопланктона нижнего течения реки Дон в условиях антропогенного преобразования стока // Вода: химия и экология. № 9. С. 11.

Макаревич П.Р. 2007. Планктонные альгоценозы эстуарных экосистем. Баренцево, Карское и Азовское моря. Москва: Наука.

Макаревич П.Р., Ларионов В.В. 2004. Сезонная сукцессия фитопланктонного сообщества Таганрогского залива // Комплексный мониторинг среды и биоты Азовского бассейна. Т. 6. Апатиты: Кольск. науч. центр. С. 106.

Матвиенко О.М. 1965. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Т. III. Ч. 1. Київ: Наук. думка.

Матишов Г.Г., Григоренко К.С., Московец А.Ю. 2017. Механизмы осолонения Таганрогского залива в условиях экстремально низкого стока Дона // Наука юга России. Т. 13. № 1. С. 35.

Матишов Д.Г., Ильин Г.В., Моисеев Д.В. 2007. Сезонная термохалинная изменчивость водных масс в Таганрогском заливе Азовского моря // Вестник Южного научного центра. Т. 3. № 1. С. 28.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. Москва: Наука.

Прошкина-Лавренко А.И. 1963. Диатомовые водоросли планктона Азовского моря. Москва: Наука.

Студеникина Е.И., Мирзоян З.А., Мартынюк М.Л. и др. 2005. Методы сбора и обработки гидробиологических проб // Методы рыбохозяйственных и природоохранных исследований в Азово-Черноморском бассейне. Краснодар: АзНИИРХ, С. 50.

Царенко П.М. 1990. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. Киев: Наук. думка.

Bellinger E.G., Sigee D.C. 2010. Freshwater Algae: Identification and Use as Bioindicators. Wilts: Chippenham.

Guiry M.D., Guiry G.M. 2018. AlgaeBase. World–wide electronic publication. Galway: National University of Ireland Press. Available at: http://www.algaebase.org. (accessed 08.05.2018).

Komárek J. 2013. Süßwasserflora von Mitteleuropa: Cyanoprokaryota: Heterocytous Genera. Bd 19/3. Berlin: Springer.

Komárek J., Anagnostidis K. 1998. Süßwasserflora von Mitteleuropa: Cyanoprokaryota: Chroococcales. Bd 19/1. Heidelberg: Spektrum.

Komárek J., Anagnostidis K. 2005. Süßwasserflora von Mitteleuropa: Cyanoprokaryota: Oscillatoriales. Bd 19/2. München: Elsevier.

Reynolds C.S., Huszar V., Kruk C. 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton // J. Plankton Res. V. 24. № 5. P. 417.

Skarlato S.O., Telesh I.V. 2017. The development of the protistan species-maximum concept for the critical salinity zone // Russ. J. Mar. Biol. V. 43. № 1. P. 1.

Tomas C.R. 1997. Identifying Marine Phitoplankton. San Diego: Academic Press.

Composition and Seasonal Succession of the Phytoplankton of the Taganrog Bay of the Sea of Azov and the Lower Don under Changing Climate

L. G. Korneva[1], * and G. Yu. Glushchenko[2], **

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

[2]*Southern Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Rostov-on-Don, Russia*

**e-mail: korneva@ibiw.yaroslavl.ru*

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

The results of the study on the phytoplankton in the Taganrog Bay in the Sea of Azov and the Lower Don during January–November 2017 are presented. 210 species of eukaryotic algae and cyanoprokaryotes were identified. Analysis of the taxonomic, ecological and geographical composition of the plankton algoflora, seasonal dynamics of biomass of phytoplankton taxonomic and size structures showed that the ratio of large taxonomic and ecological-geographic groups in the algal flora did not change in comparison with previous years (1980s–early 2000s). However, in algocoenosis the proportion of myxotrophic phytophagellate, cyanoprokaryotes from "planktotrichet" complex and small-sized species increased. It is shown that the salinity of water is the main factor influencing the formation of species richness, total biomass and structure of phytoplankton. The maximum diversity and biomass of phytoplankton were recorded in the zone of horohalinicum.

Keywords: phytoplankton, seasonal succession, size structure, climate, salinity, Taganrog Bay of the Sea of Azov, Lower Don

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 1, с. 27–37

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС, ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 574.5

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА В оз. БАЙКАЛ В ПЕРИОД ПОЗДНЕГО ЛЕТА. I. ТЕМПЕРАТУРА ВОДЫ И ЧИСЛЕННОСТЬ ФИТОПЛАНКТОНА

© 2020 г. Л. С. Кращук[a], *, С. В. Шимараева[a], Е. А. Зилов[a]

[a] *Научно-исследовательский институт биологии Иркутского государственного университета, Иркутск, Россия*

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

Поступила в редакцию 17.07.2018 г.
После доработки 23.10.2018 г.
Принята к публикации 27.11.2018 г.

Приведены результаты изучения температуры воды и численности фитопланктона в разных районах оз. Байкал по данным пятнадцати экспедиций, проводившихся в период позднего лета с 1994 по 2013 гг. Проанализированы пространственное распределение и межгодовая динамика численности фитопланктона. Показано, что общая численность фитопланктона в период позднего лета высока. Ее среднее многолетнее значение для всей открытой части озера достигает 532 ± 17 тыс. кл./л. В Южном Байкале более высокой средней численностью фитопланктона выделяется западное прибрежье, в Среднем и Северном Байкале – восточное. Не выявлено значительных различий между котловинами озера по уровню развития позднелетнего фитопланктона. Средняя многолетняя численность фитопланктона в южной, средней и северной котловинах различается лишь в ≤1.2 раза, но в средней котловине она достоверно выше, чем в северной. В многолетней динамике не зарегистрировано значимого повышения численности позднелетнего фитопланктона ни в одном из районов озера. Зависимость общей численности фитопланктона от температуры воды слабая, коэффициенты корреляции между среднегодовыми значениями этих показателей ≤0.50.

Ключевые слова: температура воды, фитопланктон, многолетняя динамика численности, Байкал

DOI: 10.31857/S0320965220010106

ВВЕДЕНИЕ

Пресноводное оз. Байкал – самое глубокое и большое по объему водных масс озеро. Для разработки и реализации эффективных мер по сохранению и разумному использованию природных богатств озера необходимы разносторонние и глубокие знания о нем (Байкаловедение, 2012). Фитопланктон считается исходным компонентом трофической цепи и основным продуцентом органического вещества в глубоководных озерах (как и в Мировом Океане). Из всех компонентов водной экосистемы он наиболее чутко реагирует на происходящие в водоеме изменения условий среды, поскольку водоросли часто выступают в качестве тонкого биологического индикатора и могут фиксировать незначительные изменения в экосистеме, не обнаруживаемые другими методами исследований (Поповская, 1991). Наиболее достоверную информацию о состоянии фитопланктона дает анализ длительных рядов гидробиологических наблюдений.

Еще в 70-е годы в НИИ биологии при Иркутском госуниверситете (НИИ биологии при ИГУ) была создана гидробиологическая информационная система состояния планктонного сообщества оз. Байкал, получившая высокую оценку специалистов в области экологии. Шитиков и др. (2005) называют “классикой жанра” работы по созданию гидробиологической информационной системы оз. Байкал, осуществляемые, начиная с 70-х гг., Иркутским государственным университетом совместно с институтами СО РАН. Разработанная база данных характеризуется продуманной организацией компьютерной обработки результатов режимных наблюдений фитоценозов и нанопланктонных сообществ на протяжении длительного периода времени (динамические ряды >50 лет). Накопленный массив данных по “Точке № 1” (район пос. Большие Коты) не имеет себе равных как по долговременности наблюдения (на 20–30 лет длиннее любых других аналогичных рядов наблюдений), так и по разрешению (30–50 отборов проб в год по сравнению с обычными 5–12 отборами). Так, аналогичные долголетние исследования на оз. Мичиган начались в 1957 г. и основывались на взятии проб один раз в два месяца (сейчас ежемесячно), исследования на оз. Киннерет проводятся с 1967 г., Женевском

озере – с 1974 г. (ежемесячно) (Kalff, 2002); Schwoerbel, Brendelberger, 2005; Wetzel, 2001).

Полученные в ходе мониторинга материалы имеют значение для международного научного и экспертного сообщества. В особенности они необходимы при принятии таких решений, как формирование глобальной и региональной политики в области климатических изменений, планировании и организации мероприятий по сбалансированному природопользованию и охране окружающей среды.

Состояние планктонных сообщества оз. Байкал – не только ключевой показатель всей сложной экосистемы этого озера, но и важнейший индикатор состояния биосферы всей планеты.

В последние годы растет количество сообщений о выявлении во многих водных экосистемах явных тенденций направленных изменений, связанных с изменением климата и ростом антропогенной нагрузки. Во многих озерах отмечены изменения гидрофизического и гидрохимического характера: повышение температуры воды, увеличение объема эпилимниона, удлинение сроков прямой стратификации, сокращение времени ледового сезона, снижение концентрации кислорода и рост концентрации фосфора в гиполимнионе (Kraemer et al., 2015; Kraemer et al., 2017; O'Reilly et al., 2015; Schwoerbel, Brendelberger, 2005). По данным за 1977–2003 гг., (Izmest'eva et al., 2016) в оз. Байкал выявлены изменения физических и биологических параметров в период позднего лета. Показано, что температура поверхностного слоя воды озера возросла на 2.0°C, численность двух видов зоопланктона и содержание хлорофилла *a* – на 46%. Однако тренды повышения этих показателей достоверны только в отдельных котловинах озера. Например, тренд повышения содержания хлорофилла *a* значим только в южной котловине озера. Предполагается, что выявленные изменения в открытых водах оз. Байкал связаны с потеплением. Признаки эвтрофирования во всех трех котловинах озера не отмечены.

Изменения общей численности фитопланктона по всей акватории оз. Байкал в период позднего лета в последние два десятилетия в литературе не обсуждались.

Цель работы – проанализировать пространственное распределение и межгодовую динамику общей численности фитопланктона во всех котловинах оз. Байкал и выявить связь численности с температурой воды в период позднего лета с 1994 по 2013 гг. В последующих статьях будут подробно рассмотрены изменения видового состава и биомассы фитопланктона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сотрудники НИИ биологии ИГУ осуществляют многолетние исследования фитопланктона оз. Байкал. Регулярные круглогодичные наблюдения за планктоном на стационарной "Точке № 1" в районе пос. Большие Коты дополняют периодические съемки по всей акватории озера, начатые М.М. Кожовым в 1948 г. Разработанная им схема отбора проб в дальнейшем послужила основой для организации мониторинга на оз. Байкал. В отдельные годы в зависимости от конкретных практических задач сборы проводили по расширенной сетке станций. В 1994 г. О.М. Кожова разработала постоянный список разрезов и станций, включающих 20 стандартных разрезов и 69 станций в южной, средней и северной котловинах озера.

Материал для настоящей работы получен в пятнадцати экспедициях, проходивших в конце августа–сентябре 1994–1998, 2000–2006, 2009, 2012 и 2013 гг. Работы проводили на научно-исследовательском судне "Профессор М.М. Кожов" на стандартных разрезах, охватывающих весь Байкал. Станции располагались на середине разреза и в прибрежных районах на расстоянии 1.5–2 км от каждого берега (рис. 1). Пробы фитопланктона отбирали батометром Молчанова из поверхностного слоя воды и глубины 10 м, фиксировали раствором Утермеля и обрабатывали счетным методом по стандартной методике (Кожова, Мельник, 1978). Всего ~1900 проб. В их обработке принимали участие сотрудники Н.А. Заусаева, Т.И. Романенко, Г.С. Святенко, С.В. Александрова, Г.И. Кобанова.

Одновременно с отбором проб фитопланктона измеряли температуру воды встроенным в батометр ртутным термометром.

Впадина озера разделена на три хорошо разграниченные друг от друга части: южную, среднюю и северную. Южная часть, начинаясь от южной оконечности озера, простирается до района дельты р. Селенги. Максимальная глубина южной впадины >1400 м. Мелководная часть оз. Байкал против дельты р. Селенги известна в литературе под названием "Селенгинское мелководье". Средняя впадина озера наиболее глубокая, ограничена с юга Селенгинско-Бугудельской подводной возвышенностью, с севера – подводным Академическим хребтом. Максимальные глубины средней впадины достигают >1600 м. К северу от Академического хребта расположена северная часть впадины с глубинами ≤890 м, она простирается до северной оконечности озера. Байкальская впадина ассиметрична. Ее склоны восточного сектора относительно пологие, западного – очень крутые (Кожов, 1972).

Для каждой станции рассчитаны средние значения температуры воды и численности фито-

планктона в слое 0–10 м по двум пробам, одна из которых отобрана с поверхности воды, другая – с глубины 10 м. Во всех котловинах озера выделены по три района – середина (пелагиаль) и два прибрежных (у западного и у восточного берегов). Для каждого района рассчитаны средние значения численности фитопланктона и температуры воды по всем, входящим в них, станциям. Общая численность фитопланктона приведена без учета пикопланктона (<2 мкм^3 объема клетки).

Достоверность различий между средними значениями выборок оценивали с помощью *t*-критерия на 5%-ном уровне. Для проверки временного ряда на наличие тренда использовали знаковый критерий Кокса и Стюарта и фазо-частотный критерий Валлиса и Мура (Закс, 1976).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Температура воды. Данные получены в период летнего прогрева и последующего охлаждения воды. Средняя температура воды в слое 0–10 м колеблется от 3.9 до 18.5°С, средняя для всех исследованных районов – 11.4 ± 0.1°С с коэффициентом вариации C_v 23%.

Для пространственного распределения температуры воды характерно уменьшение степени прогрева поверхностных вод от берегов к центру озера. В период наших наблюдений во всех трех котловинах средняя многолетняя температура воды понижается от берегов к центру озера на 0.2–2.4°С. У восточного берега средняя температура воды на 0.3–0.7°С выше, чем у западного (табл. 1). В отдельные годы наблюдается иная картина, вероятно, определяемая разными погодными условиями в период отбора проб. В 2001–2004 гг. в Среднем Байкале в пелагиали температура воды во время отбора проб превышала таковую прибрежных вод у западного берега, что также может быть связано с влиянием вод р. Селенги. В Северном Байкале в 2005 г. и 2012 г. средняя температура у восточного берега была на >2°С ниже, чем в пелагиали и у западного берега.

Во всех районах озера наблюдаются межгодовые колебания температуры верхнего слоя воды (рис. 2–4). Для оценки значимости этих колебаний сравнили средние значения температуры за каждый год наблюдений со средним многолетним значением температуры воды для каждого района озера (данные по температуре в 1995 г. отсутствуют). Годы, когда температура воды в озере была значимо выше ее среднего многолетнего значения ($p \leq 0.05$), отнесены к теплым годам, когда значимо ниже ($p \leq 0.05$), – к холодным. Оказалось, что теплые или холодные годы часто не совпадали не только в разных котловинах озера, но и в разных районах одной котловины.

Рис. 1. Карта-схема расположения станций (кружки) по акватории оз. Байкал. Пунктирными линиями обозначены границы котловин.

В Южном Байкале среднегодовая температура воды в пелагиали в 10 годах из 14 достоверно не отличалась от среднего многолетнего значения температуры. К теплым годам отнесены 1994, 1997 гг., к холодным – 2003, 2013 гг.

Межгодовая изменчивость температуры воды у берегов Южного Байкала более выражена, чем в пелагиали. Температура воды у берегов на уровне ее среднего многолетнего значения отмечалась реже, чем в пелагиали – в четырех годах наблюдений у западного берега и пяти у восточного берега. Теплых лет у берегов зарегистрировано больше, чем в пелагиали – шесть у западного берега и пять у восточного берега. Таковыми были 1994, 1997, 1998 (только у западного берега), 2002, 2005, 2009 (только у восточного берега) и 2012 (только у западного берега) годы. Холодных лет у западного и восточного берегов также отмечено больше, чем в пелагиали – по четыре года. К ним отнесены 1996 г. (только у западного берега), 2000 (только у восточного берега), 2003, 2004, 2006 гг.

В Среднем Байкале среднегодовая температура воды в пелагиали достоверно не отличалась от среднего многолетнего значения температуры в по-

Таблица 1. Температура воды и численность фитопланктона в слое 0–10 м в разных районах оз. Байкал в периоды 1994–1998, 2000–2006, 2009, 2012 и 2013 гг.

Район	Температура, °C			Численность, тыс. кл./л			
	средняя	min–max	C_v, %	число проб	средняя	min–max	C_v, %
Южная котловина							
Пелагиаль	10.7 ± 0.2	5.8–16.5	20	176	490 ± 47	40–2359	90
У западного берега	12.4 ± 0.3	4.8–18.5	21	176	641 ± 63	54–3473	92
У восточного берега	13.1 ± 0.2	7.7–18.0	17	210	491 ± 32	77–1348	66
Вся котловина	12.1 ± 0.2	4.8–18.5	21	562	538 ± 27	40–3473	86
Средняя котловина							
Пелагиаль	11.4 ± 0.3	6.7–16.4	20	176	496 ± 52	39–2906	97
У западного берега	11.6 ± 0.3	6.8–15.5	18	146	477 ± 50	58–2077	89
У восточного берега	12.3 ± 0.2	6.7–16.6	18	240	697 ± 75	54–6170	118
Вся котловина	11.8 ± 0.1	6.7–16.6	19	562	577 ± 39	39–6170	112
Северная котловина							
Пелагиаль	10.3 ± 0.2	5.5–15.7	23	238	410 ± 31	56–2474	83
У западного берега	10.5 ± 0.2	3.9–16.2	22	294	456 ± 32	4–2171	84
У восточного берега	10.8 ± 0.3	4.3–16.6	29	242	629 ± 58	16–5157	101
Вся котловина	10.5 ± 0.1	3.9–16.6	25	774	496 ± 24	4–5157	96
Все озеро							
Пелагиаль	10.8 ± 0.1	5.5–16.5	22	590	459 ± 24	39–2906	91
У западного берега	11.3 ± 0.2	3.9–18.5	22	616	514 ± 27	4–3473	91
У восточного берега	12.0 ± 0.2	4.3–18.0	23	692	611 ± 35	16–6170	106
Все озеро	11.4 ± 0.1	3.9–18.5	23	1898	532 ± 17	4–6170	99

Примечание. C_v – коэффициент вариации.

ловине лет наблюдений (в семи годах из 14). К теплым годам отнесены три года (2001, 2002 и 2005), к холодным – четыре (1996, 2004, 2009 и 2013).

Межгодовая изменчивость температуры воды у восточного и западного берегов Среднего Байкала различалась. У восточного берега, как и в пелагиали, температура воды была на уровне ее среднего многолетнего значения в большинстве лет наблюдений (в восьми годах). Более прогретые воды отмечены в трех годах наблюдений (в 1997, 2001 и 2002), более холодные – также в трех годах (в 1996, 2006 и 2013 гг.). У западного берега с одинаковой частотой наблюдали холодные, теплые и средние по степени прогрева воды годы. Так, температура воды не отличалась от среднего многолетнего значения в пяти годах наблюдений, была выше средней многолетней температуры – также в пяти годах (1998, 2000, 2002, 2005, 2012), ниже – в четырех годах (1996, 2004, 2006, 2013 гг.).

В Северном Байкале среднегодовая температура воды в пелагиали достоверно не отличалась от среднего многолетнего значения в шести годах из 14. К теплым годам отнесены три года (1997, 1998, 2001), к холодным – пять лет (1994, 1996, 2006, 2009, 2013).

Межгодовая изменчивость температуры воды у западного и восточного берегов Северного Байкала различалась. У западного берега, как и в пелагиали, преобладали годы с температурой воды, близкой к средней многолетней (семь лет). Также выделены три теплых (1997, 1998, 2000) и четыре холодных года (1996, 2006, 2009, 2013). Восточный берег отличался от других районов озера преобладанием лет с холодной водой (1994, 1996, 2005, 2006, 2012, 2013). Здесь их было больше, чем с температурой воды, близкой к средней многолетней. К теплым отнесены пять лет (1997, 1998, 2001, 2003, 2004), т.е. больше, чем в пелагиали и у западного берега. Район, прилегающий к восточному берегу Северного Байкала, выделялся самой высокой вариабельностью температуры воды, о чем свидетельствует и наибольший C_v (табл. 1).

Таким образом, в период позднего лета с 1994 по 2013 гг. почти во всех районах оз. Байкал преобладали годы с температурой воды, не отличающейся от средних многолетних значений, либо почти одинаково часто отмечены годы с разным уровнем прогрева воды. Только для восточного берега Северного Байкала были характерны холодные годы.

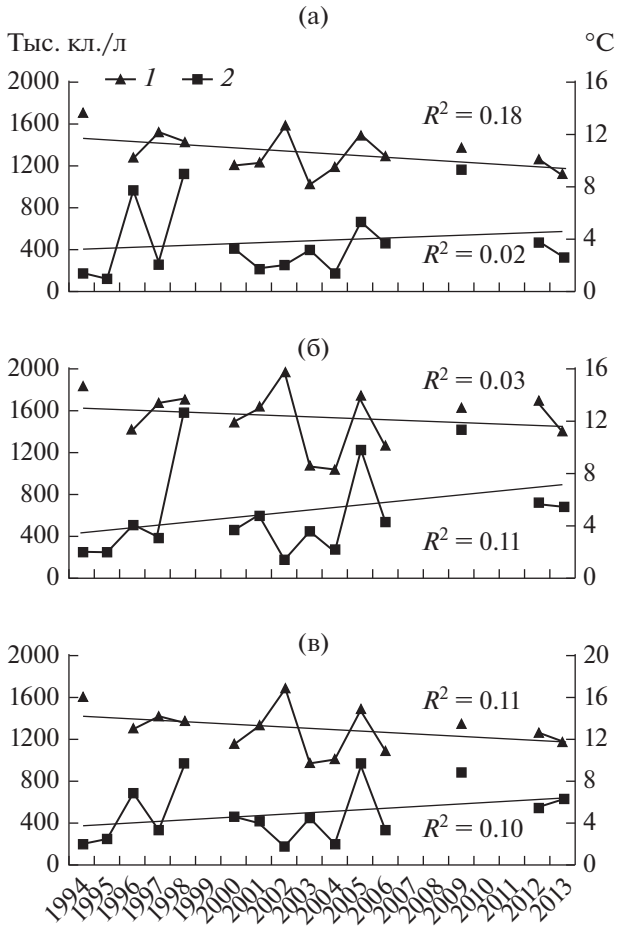

Рис. 2. Межгодовая динамика температуры воды (*1*, °C) и общей численности фитопланктона (*2*, тыс. кл./л) в слое воды 0–10 м в пелагиали (а), у западного (б) и восточного (в) берегов Южного Байкала в период позднего лета.

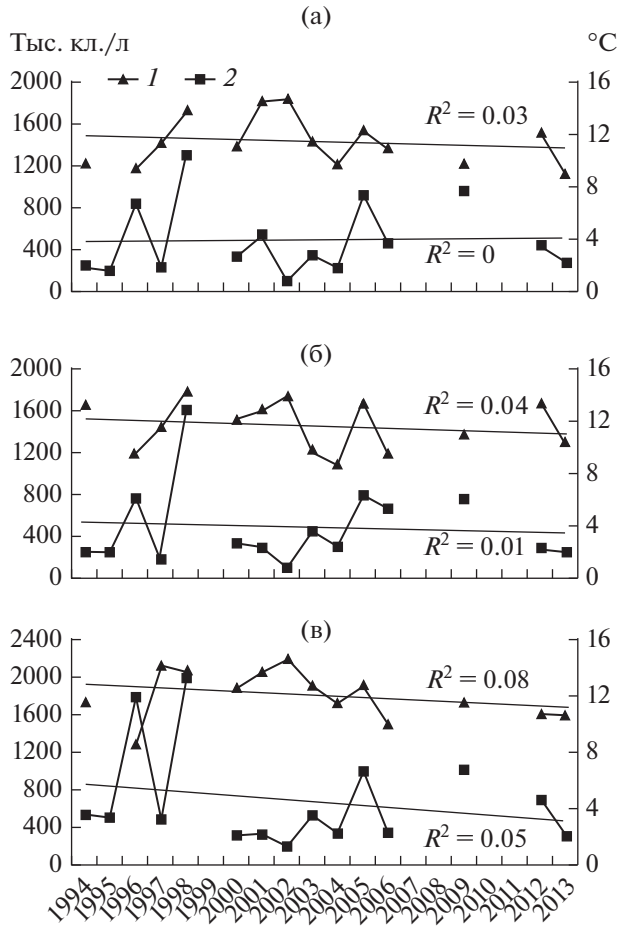

Рис. 3. Межгодовая динамика температуры воды (*1*, °C) и общей численности фитопланктона (*2*, тыс. кл./л) в слое воды 0–10 м в пелагиали (а), у западного (б) и восточного (в) берегов Среднего Байкала в период позднего лета.

В многолетней динамике с 1994 г. по 2013 г. ни в одном из районов озера не обнаружены отчетливые тренды повышения среднегодовой температуры воды. Более того, прослеживается тенденция понижения средней температуры воды, наиболее заметная в пелагиали, у восточного берега Южного Байкала и у обоих берегов Северного Байкала. Однако проверка с использованием критерия Кокса и Стюарта и критерия Валлиса и Мура (Закс, 1976) показывает, что во всех районах тренды понижения температуры статистически незначимы.

Общая численность фитопланктона. В исследованный период численность фитопланктона в слое 0–10 м колебалась в широких пределах – от 4 до 6170 тыс. кл./л. Среднее значение для всей акватории озера за пятнадцать лет было 532 ± ± 17 тыс. кл./л с коэффициентом вариации C_v 99%.

Пространственное распределение общей численности фитопланктона неравномерное. В каждой из котловин озера выделяется более богатый фитопланктоном район. По средним многолетним данным (табл. 1) в Южном Байкале численность фитопланктона у западного берега достоверно выше (в 1.3 раза), чем в пелагиали и у восточного берега, которые между собой почти не различаются.

Если рассмотреть распределение фитопланктона по акватории южной котловины в годы исследования, то наиболее часто численность водорослей уменьшается от берегов к пелагиали. При этом у западного берега численность либо выше (в семи из 15 лет), либо такая же, как у восточного берега (в трех годах). Реже наблюдается иное распределение фитопланктона, т.е. численность фитопланктона уменьшается от западного к восточному берегу (в трех годах) либо она максимальна в пелагиали и убывает к берегам (в двух годах).

В Среднем Байкале более обильным развитием фитопланктона выделяется район у восточно-

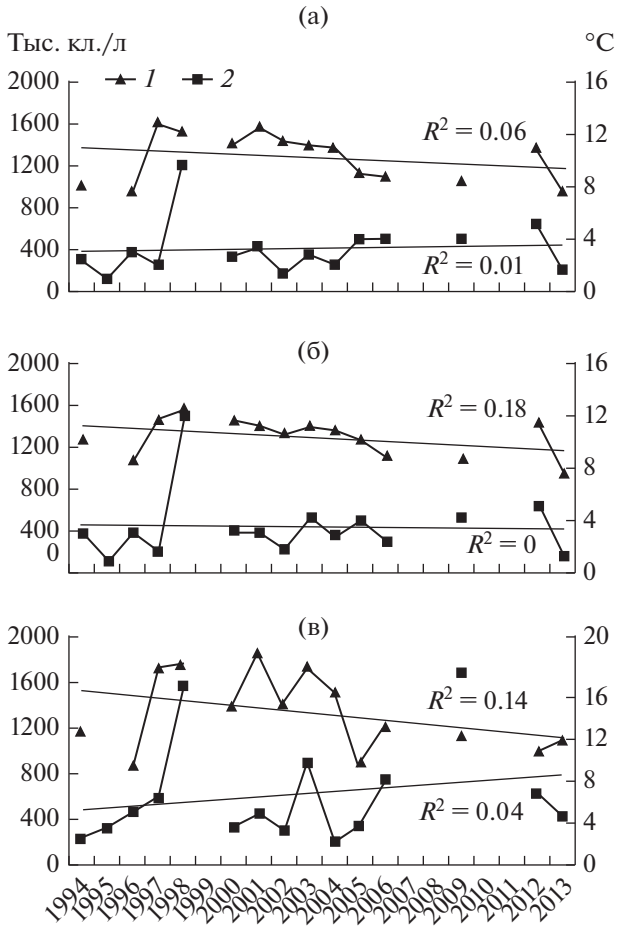

Рис. 4. Межгодовая динамика температуры воды (*1*, °C) и общей численности фитопланктона (*2*, тыс. кл./л) в слое воды 0–10 м в пелагиали (а), у западного (б) и восточного (в) берегов Северного Байкала в период позднего лета. Обозначения, как на рис. 2.

го берега, что обусловлено обширным Селенгинским мелководьем и влиянием самого крупного притока р. Селенги. Средняя многолетняя численность фитопланктона в нем достоверно выше (в 1.4–1.5 раз), чем в пелагиали и у западного берега (табл. 1). В пелагиали этот показатель немного больше, чем у западного берега, но различия статистически незначимы. Наблюдаемое пространственное распределение водорослей в средней котловине озера характерно для большинства лет наблюдений. Только в один год (2001) численность фитопланктона в пелагиали была выше, чем у берегов.

В Северном Байкале средняя многолетняя численность фитопланктона у восточного берега достоверно выше (в 1.4–1.5 раз), чем в пелагиали и у западного берега. Пелагиаль характеризуется как наименее продуктивный район, хотя различия средних значений численности в пелагиали и у западного берега недостоверны. Анализ пространственного распределения фитопланктона по акватории северной котловина озера в годы исследования показывает, что наиболее часто численность водорослей уменьшается от берегов к пелагиали (в 7 из 15 лет), при этом у восточного берега она выше, чем у западного. Реже численность фитопланктона убывает от западного к восточному берегу (в четырех годах), либо от восточного к западному берегу (в двух годах), либо распределение водорослей по акватории относительно однородно (в двух годах).

Таким образом, по количественному развитию фитопланктона в Южном Байкале выделяется западное прибрежье, в Среднем и Северном Байкале – восточное прибрежье. Средняя многолетняя численность фитопланктона в этих районах высока и составляет >600 тыс. кл./л (табл. 1).

Сравнение котловин озера в целом без районирования показывает, что за период наших исследований наиболее продуктивен Средний Байкал (табл. 1). Средняя многолетняя численность фитопланктона в этой котловине (577 тыс. кл./л) достоверно выше, чем Северном Байкале (в 1.2 раза). Южный Байкал по численности фитопланктона занимает промежуточное положение между средней и северной котловинами. Средняя многолетняя численность фитопланктона в южной котловине немного ниже (в 1.1 раза), чем в средней котловине, но выше (в 1.1 раза), чем в северной, хотя эти различия статистически незначимы.

Межгодовые колебания численности фитопланктона сходны в пределах каждой котловины только в самых общих чертах и проявляются в чередовании лет с разной продуктивностью вод озера (рис. 2–4). Водные массы отнесены к высокопродуктивным, если средняя годовая численность фитопланктона значимо выше ($p \leq 0.05$) средней многолетней для данного района, малопродуктивным – значимо ниже ($p \leq 0.05$) средней многолетней для данного района, среднепродуктивным – достоверно не отличается ($p > 0.05$) от средней многолетней для данного района. Проведен анализ соотношения лет с разным уровнем продуктивности вод в разных районах каждой котловины озера.

Районы южной котловины отнесены к высокопродуктивным в 1996, 1998 и 2009 гг. в пелагиали и в 1998, 2005 и 2009 гг. – у берегов. Максимальная для южной котловины средняя численность фитопланктона (1.6 млн кл./л) зарегистрирована у западного берега в 1998 г., в 2009 г. она была почти такой же высокой (1.4 млн кл./л). Малой продуктивностью отличались все районы в 1994, 1995, 1997, 2002, 2004 гг., а также пелагиаль в 2001, 2013 гг. и восточный берег в 2006 г. В остальные годы южная котловина была среднепродуктивной (пять лет в пелагиали, семь – у западного берега, шесть лет – у восточного).

В средней котловине высокая продуктивность вод зарегистрирована у восточного берега в 1998, 2005 и 2009 гг. Наиболее интенсивное развитие планктонных водорослей отмечено в 1998 г., когда их средняя численность достигала 2 млн кл./л. Высокая средняя численность фитопланктона была и в 1996 г., но она достоверно не отличалась от средней многолетней из-за большого разброса численности на отдельных станциях. В районе Селенгинского мелководья на станции, расположенной против протоки Усть-Харауз, также в 1996 г. зарегистрирована наибольшая за весь период наблюдений общая численность фитопланктона – >6 млн кл./л.

Другие районы этой котловины озера отнесены к высокопродуктивным в 1998 и 2005 гг. в пелагиали и в 1996 и 1998 гг. у западного берега. Низкой продуктивностью выделялся период с 2000 по 2004 гг., лишь пелагиаль в 2001 г. и район у западного берега в 2003 г. были среднепродуктивными. Также воды были малопродуктивными в 1994, 1995 и 1997 гг. в пелагиали и у западного берега и в 2013 г. во всех районах котловины. Таким образом, в средней котловине преобладали годы с низкой продуктивностью (восемь лет в пелагиали и по семь – у берегов).

В северной котловине зарегистрированы схожие межгодовые изменения численности фитопланктона в пелагиали и у западного берега. Высокопродуктивными воды в этих районах были два года (1998 и 2012 гг.), малопродуктивными – пять лет (1995, 1997, 2002, 2004, 2013 гг. в пелагиали; 1995, 1997, 2002, 2006, 2013 гг. у западного берега). Преобладали годы, когда численность фитопланктона не отличалась от средней многолетней для данных районов (по восемь лет). У восточного берега высокая продуктивность воды отмечена в 1998 г. и 2009 г., когда численность фитопланктона достигала 1.7 млн кл./л, максимальной для северной котловины величины. Малопродуктивными воды у восточного берега были шесть лет (1994, 1995, 2000, 2002, 2004, 2005 гг.), среднепродуктивными – семь.

Таким образом, в период с 1994 по 2013 гг. во всех трех котловинах оз. Байкал низкую численность фитопланктона регистрировали чаще, чем высокую. Более чем в половине лет наблюдений воды Южного Байкала характеризуются как мало-, либо среднепродуктивные, в Среднего Байкала – малопродуктивные, Северного Байкала – среднепродуктивные. Высокий или, напротив, низкий уровень развития фитопланктона одновременно во всех котловинах Байкала встречался редко. В рассматриваемый период по всей акватории высокая численность фитопланктона отмечена только в 1998 г., низкая – только в 2002 г. В эти годы средняя численность фитопланктона различалась в разных районах озера в 4–15 раз.

В многолетней динамике общей численности фитопланктона с 1994 г. по 2013 г. положительные тренды среднегодовых значений выявлены в Южном Байкале, наиболее заметные у берегов (рис. 2), но статистически незначимые. В остальных районах озера тренды повышения численности фитопланктона не обнаружены. В Среднем Байкале у восточного берега, напротив, прослеживается тенденция снижения численности фитопланктона.

Зависимость общей численности фитопланктона от температуры воды в большинстве районов озера положительная, но очень слабая. Наибольшие коэффициенты корреляции между среднегодовыми значениями этих показателей у западного берега были 0.21 в Южном Байкале, 0.16 в Среднем Байкале и 0.49 в Северном Байкале. В Среднем Байкале у восточного берега зарегистрирована отрицательная связь общей численности с температурой воды (коэффициент корреляции равен –0.23).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Фитопланктон оз. Байкал изучают >100 лет. По изменчивости качественных и количественных показателей состояния фитопланктона и температурных условий накоплен большой объем данных (Антипова, 1963, 1974; Антипова, Кожов, 1953; Кожова, Кобанова, 1974; Мейер, 1930; Поповская, 1977, 1991; Яснитский и др., 1924). Фитопланктон по всей акватории озера наряду с НИИ биологии ИГУ исследуется Лимнологическим институтом СО РАН с 1964 г., но преимущественно в весенний период (Вотинцев и др., 1975; Поповская, 1977, 1991; Поповская и др., 2015).

Ранее по результатам наблюдений с 1977 г. по 2003 г. выявлено повышение температуры у поверхности воды в позднелетний период в среднем на 2.0°С по всей акватории озера, но значимое только в двух котловинах озера – средней и северной (Izmest'eva et al., 2016). Данные наших наблюдений с 1994 г. по 2013 г. не подтверждают устойчивого повышения температуры воды в озере в период позднего лета. Ни в одном из районов озера не выявлено значимых трендов повышения среднегодовой температуры воды. Во всех районах оз. Байкал в большинстве лет температура воды не отличалась от средних многолетних значений либо почти одинаково часто отмечались годы с разным уровнем прогрева воды.

Позднелетний фитопланктон в количественном отношении довольно обилен. По нашим данным, максимальная общая численность фитопланктона на отдельных станциях достигает 3.5–6.2 млн кл./л. Средние значения численности за пятнадцать лет в разных районах озера 410–697 тыс. кл./л.

Численность фитопланктона в позднелетний период выше, чем в весенний период. Для сравнения приведем наши данные для позднелетнего периода 2009 г. и данные сотрудников Лимнологического института СО РАН, полученные в весенний период в конце мая – начале июня этого же года (Поповская и др., 2015). Хотя общая численность фитопланктона в весенний период приведена для слоя 0–25 м, но учитывая, что весной фитопланктон распределен более или менее однородно, мы сочли возможным сравнить ее с данными для слоя 0–10 м в позднелетний период. Общая численность фитопланктона (тыс. кл./л) в разных котловинах озера изменялась в 2009 г. в следующих пределах:

Байкал	Конец мая–начало июня/ конец августа–сентябрь
Южный	12–475/457–1846
Средний	121–326/269–2172
Северный	11–106/250–5157

В позднелетний период общая численность фитопланктона была в 2–48 раз выше, чем в весенний. Максимальные значения, зарегистрированные весной, были близки к минимальным значениям, зарегистрированным поздним летом.

Фитопланктон распределяется неравномерно как в разных котловинах озера, так и в пределах одной котловины. В период наших исследований по количественному развитию позднелетнего фитопланктона в Южном Байкале выделяется западное прибрежье, в Среднем и Северном Байкале – восточное. Так, в Южном Байкале средняя многолетняя численность фитопланктона у западного берега достоверно выше (в 1.3 раза), чем в пелагиали и у восточного берега, напротив, в Среднем и Северном Байкале средняя многолетняя численность фитопланктона у восточного берега достоверно выше (в 1.4–1.5 раз), чем в пелагиали и у западного берега.

В весенний период по данным, полученным в 60-е гг. XX в. Поповской (1977), восточное побережье озера по численности и биомассе водорослей богаче западного. Более обильное развитие водорослей у восточного берега озера в значительной мере обусловлено обширными здесь мелководьями, ссорами, заливами и самым крупным притоком оз. Байкал – р. Селенгой (Вотинцев и др., 1975). В позднелетний период эта закономерность выявлена только в Среднем и Северном Байкале. В Южном Байкале в большинстве лет наблюдений общая численность фитопланктона у западного берега выше, чем у восточного, несмотря на более низкую температуру воды. Это превышение стабильно, начиная с 2004 г. Можно предположить, что оно связано с более высокой рекреационной нагрузкой на западное побережье Южного Байкала.

В позднелетний период не выявлено столь значительных различий численности фитопланктона в разных котловинах озера, как в весенний период. Средняя многолетняя численность фитопланктона в южной, средней и северной котловинах различается лишь в ≤1.2 раза, но в средней котловине она все-таки достоверно выше, чем в северной. Южный Байкал по численности фитопланктона занимает промежуточное положение между этими котловинами и достоверно от них не отличается.

Анализируя многолетние данные, полученные для весеннего периода года, Поповская и соавт. (2015) установили, что уровень развития фитопланктона ниже в пелагиали Северного Байкала. Южный и Средний Байкал по численности фитопланктона в пять, а по биомассе в три раза богаче, чем Северный.

Пространственная неоднородность распределения фитопланктона в озере связана с разнообразием абиотических факторов, свойственным такому большому и сложному по морфометрии водоему. Более интенсивное развитие водорослей в весенний период в Южном и Среднем Байкале Поповская (1991) объясняла повышенным здесь поступлением биогенных элементов из р. Селенга, более продолжительным вегетационным периодом и значительно меньшей толщиной льда и снега, чем в Северном Байкале, что создает благоприятные световые условия для развития водорослей. Позднее в работе Поповской и др. (2015) по данным за 2007–2011 гг. показано, что концентрации нитратов и фосфатов в весенний период варьируют незначительно и не отмечается каких-либо закономерностей в их распределении по акватории озера. Корреляция биомассы весеннего фитопланктона с нитратами и фосфатами отсутствует, но существует таковая с кремнием. Отмечена слабая (как положительная, так и отрицательная) связь между общей численностью фитопланктона и температурой воды.

По нашим данным, также не выявлена тесная зависимость общей численности позднелетнего фитопланктона от температуры воды. В период позднего лета во время максимального прогрева вод во всех котловинах важным фактором интенсивности развития фитопланктона помимо содержания биогенных элементов может быть динамика водных масс озера.

Анализ межгодовой динамики численности фитопланктона затруднен из-за прерывистого ряда наблюдений. Возможно, именно это не позво-

лило обнаружить отчетливые тренды изменения численности фитопланктона. По нашим данным, в период с 1994 по 2013 гг. не выявлено статистически значимых трендов повышения численности водорослей ни в одном из районов озера, хотя в Южном Байкале у обоих берегов отмечена тенденция повышения среднегодовых значений численности. Это несколько противоречит сведениям, что климатические изменения (в частности, рост температуры) вызывают возрастание численности фитопланктона за счет постепенного усиления роли в нем мелкоклеточных форм по сравнению с крупноклеточными. Такие процессы выявлены в экосистемах оз. Балатон, Венгрия (Hajnal, Padisak, 2008), озер Швеции (Weyhenmeyer, 2008; Weyhenmeyer et al., 2008; Winder et al., 2008), оз. Мюггельзее, Германия (Huber et al., 2008), оз. Киннерет, Израиль (Zohary, 2004). С другой стороны, в оз. Тахо наблюдается не увеличение объема эпилимниона, а его уменьшение, связанное с уменьшением глубины термоклина (Coats et al., 2006). В глубоких озерах происходит снижение концентраций силикатов и фосфатов в период, предшествующий цветению фитопланктона (Goldman et al., 1989; Salmaso, 2005). Снижение концентрации доступного фосфора и, соответственно, продукции и биомассы фитопланктона обнаружено и в альпийских озерах (Parker et al., 2008), и в шведских (Weyhenmeyer, 2008). В озерах Австралии рост температуры отрицательно сказывается на концентрациях фосфора (общего и фосфатного) и азота (общего и нитратного) и не вызывает роста концентрации хлорофилла – индикатора развития фитопланктона (Tibby, Tiller, 2007). В оз. Танганьика (Центральная Африка) прогрев эпилимниона и соответствующее установление температурной стратификации препятствуют поступлению биогенных элементов из гиполимниона и, следовательно, сдерживают развитие водорослей (Verburg et al., 2003).

В весенний период увеличение численности и биомассы фитопланктона в оз. Байкал в последнее десятилетие также не зарегистрировано. Данные за 2007–2011 гг. укладываются в амплитуду многолетних изменений (Поповская и др., 2015).

На протяжении 15 лет наших наблюдений высокую численность фитопланктона регистрировали нечасто – в течение трех лет в Южном Байкале и у восточного берега Среднего Байкала, в течение двух лет в остальных районах Среднего Байкала и в Северном Байкале. “Урожайные” годы наблюдались как в 1990-е, так и в 2000-е годы. Более чем в половине лет наблюдений в Южном Байкале воды характеризуются как мало-, либо среднепродуктивные, в Среднем Байкале – малопродуктивные, в Северном Байкале – среднепродуктивные.

Выводы. В позднелетний период 1994–2013 гг. для всех исследованных районов оз. Байкал средняя многолетняя температура поверхностного слоя воды была 11.4 ± 0.1°C. Зарегистрировано ее понижение от берегов к центру озера на 0.2–2.4°C. Средняя температура воды у восточного берега на 0.3–0.7°C превышала таковую у западного. В многолетней динамике ни в одном из районов озера не обнаружено отчетливых трендов повышения среднегодовой температуры воды. Для большинства лет наблюдений температура воды не отличалась от средних многолетних значений либо почти одинаково часто отмечались годы с разным уровнем прогрева воды в озере. Среднее значение численности фитопланктона в слое 0–10 м высоко – 532 ± 17 тыс. кл./л. В каждой из котловин озера выделяется более богатый фитопланктоном район. По средним многолетним данным в Южном Байкале численность фитопланктона у западного берега достоверно выше (в 1.3 раза), чем в пелагиали и у восточного берега, которые между собой почти не различаются. В Среднем и Северном Байкале средняя многолетняя численность фитопланктона у восточного берега достоверно выше (в 1.4–1.5 раз), чем в пелагиали и у западного берега. Не выявлено значительных различий между котловинами озера по уровню развития фитопланктона. Средняя многолетняя численность фитопланктона в южной, средней и северной котловинах различается в ≤1.2 раза. Но в Среднем Байкале она все-таки достоверно выше, чем в Северном.

В открытых районах Байкала на протяжении двух последних десятилетий не обнаружено значимого повышения численности позднелетнего фитопланктона. Во всех исследованных районах озера среднегодовая численность фитопланктона колеблется вокруг среднемноголетнего уровня. Состояние фитопланктона в период позднего лета можно оценить как стабильное, однако отмечаются признаки повышения трофности вод у западного побережья Южного Байкала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Настоящая работа выполнена при финансовой поддержке проекта Минобрнауки РФ № 6.1387.2017/4.6 и Фонда поддержки прикладных экологических разработок и исследований “Озеро Байкал”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антипова Н.Л. 1963. Сезонные и годовые изменения фитопланктона в озере Байкал // Труды Лимноло-

гического института СО АН СССР. Т. 2(22). Ч. 2. С. 12.

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

Антипова Н.Л., Кожов М.М. 1953. Материалы по сезонным и годовым колебаниям численности руководящих форм фитопланктона оз. Байкал // Труды Иркутского государственного университета. Сер. Биол. Т. 7. Вып. 1, 2. С. 63.

Байкаловедение. 2012. Новосибирск: Наука.

Вотинцев К.К., Мещерякова А.И., Поповская Г.И. 1975. Круговорот органического вещества в озере Байкал. Новосибирск: Наука.

Закс Л. 1976. Статистическое оценивание. Москва: Статистика.

Кожов М.М. 1972. Очерки по байкаловедению. Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во.

Кожова О.М., Кобанова Г.И. 1974. Аномальные явления в структуре фитопланктона Байкала // Оценка состояния водных и наземных экологических систем. Новосибирск: Наука. С. 24.

Кожова О.М., Мельник Н.Г. 1978. Инструкция по обработке проб планктона счетным методом. Иркутск: Изд-во Иркутского университета.

Мейер К.И. 1930. Введение во флору водорослей оз. Байкала // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. Биол. Т. 39. С. 179.

Поповская Г.И. 1977. Динамика фитопланктона пелагиали (1964–1974) // Биологическая продуктивность пелагиали Байкала и ее изменчивость. Новосибирск: Наука. С. 5.

Поповская Г.И. 1991. Фитопланктон Байкала и его многолетние изменения (1958–1990 гг.): Дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск. 32 с.

Поповская Г.И., Усольцева М.В., Домышева В.М. и др. 2015. Весенний фитопланктон пелагиали озера Байкал в 2007–2011 годы // География и природные ресурсы. № 3. С. 74.

Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. 2005. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения. М.: Наука. Кн. 1.

Яснитский В.Н. 1924. Планктон озера Байкал в районе Култука и Слюдянки // Зап. Сиб. отд. Русского геогр. о-ва. Вып. 47. № 3. С. 142.

Coats R., Perez-Losada J., Schladow G., Richards R., Goldman C. 2006. The warming of lake Tahoe // Climatic Change. V. 76. P. 121.

Goldman C.R., Jassby A., Powell T. 1989. Interannual fluctuations in primary production: Meteorological forcing at two subalpine lakes // Limnol., Oceanogr. V. 34. P. 310.

Hajnal E., Padisak J. 2008. Analysis of Long-Term Ecological Status of Lake Balaton Based on the ALMOBAL Phytoplankton Database // Hydrobiologia. V. 599(1). P. 227.

Huber V., Adrian R., Gerten D. 2008. Phytoplankton response to climate warming modified by trophic state // Limnol., Oceanogr. V. 53(1). P. 1.

Izmest'eva L.R., Moore M.V., Hampton S.E. et al. 2016. Lake-wide physical and biological trends associated with warming in lake Baikal // Journal of Great Lakes Research. V. 42. P. 6.

Kalff J. 2002.Limnology: Inland Water Ecosystems. New Jersey: Prentice Hall. 2002.

Kraemer B.M., Anneville O., Chandra S., Dix M. et al. 2015. Morphometry and average temperature affect lake stratification responses to climate change // Geophysical Research Letters. V. 42. № 12. P. 4981. https://doi.org/10.1002/2015GL064097

Kraemer B.M., Chandra S., Dell A.I. et al. 2017. Global patterns in lake ecosystem responses to warming based on the temperature dependence of metabolism // Global Change Biology. V. 23. № 5. P. 1881. https://doi.org/10.1111/gcb.13459

O'Reilly C.M., Sharma S., Gray D.K. et al. 2015. Rapid and highly variable warming of lake surface waters around the globe // Geophysical Research Letters. V. 42. https://doi.org/10.1002/2015GL066235

Parker B.R., Vinebrooke R.D., Schindler D.W. 2008. Recent climate change extremesalter alpine lake ecosystems // PNAS. V. 108. P. 12927.

Salmaso N. 2005.Effects of climatic fluctuations andvertical mixing on the interannual trophic variability of Lake Garda, Italy // Limnol., Oceanogr. 2005. V. 50. P. 553.

Schwoerbel J., Brendelberger H. 2005. Einführung in die Limnologie. 9 Auflage. München: Elsevier.

Sharma S., Gray D.K., Read J.S. et al. 2015. A global database of lake surface temperatures collected by in situ and satellite methods from 1985–2009 // Scientific Data. V. 2. 150008. 19 p. https://doi.org/10.1038/sdata.2015.8

Tibby J., Tiller D. 2007. Climate-water quality relationships in three Western Victorian (Australia) lakes 1984–2000 // Hydrobiologia. V. 591. P. 219.

Verburg P., Hecky R.E., King H. 2003.Ecological consequences of a century of warming in Lake Tanganyika // Science. V. 301. P. 505.

Wetzel R.G. 2001. Limnology: Lake and River Ecosystems. Tokyo: Academic Press.

Weyhenmeyer G.A. 2008. Rates of change in physical and chemical lake variables – are they comparable between large and small lakes? // Hydrobiologia. V. 599. P. 105.

Weyhenmeyer G.A., Westöö A.-K., Willen E. 2008. Increasingly ice-free winters and their effects on water quality in Sweden's largest lakes // Hydrobiologia. V. 599(1). P. 111.

Winder M., Hunter D.A. 2008. Temporal organization of phytoplankton communities linked to physical forcing // Oecologia. V. 156(1). P. 179.

Winder M., Renter J.E., Schladow S.G. 2008. Lake warming favours small-sized planktonic diatom species // Proc. Royal Soc. BV. 276(1656). P. 427.

Zohary T. 2004.Changes to the phytoplankton assemblage of Lake Kinneret after decades of a predictable, repetitive pattern // Freshwater Biol. V. 49(10). P. 1355.

Spatio-Temporal Changes in the Phytoplankton in Lake Baikal During Late Summer. I. Temperature and Number

L. S. Krashchuk[1, *], S. V. Shimaraeva[1], and E. A. Silow[1]

[1]*Research Institute of Biology of Irkutsk State University, Irkutsk, Russia*

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

The paper presents the results of the study of the number of late summer phytoplankton in different regions of Lake Baikal according to fifteen circum-baikalian expeditions from 1993 to 2013. The spatial distribution and inter-annual dynamics of phytoplankton are analyzed. The total number of phytoplankton in late summer is shown to be high. Its average long-term value for all of the open Lake Baikal is 532 ± 17 thousand cells/l. The Middle Baikal is richer than Northern Baikal by the quantitative development of algae. The Southern Baikal takes is placed at intermediate position between the basins and is not actually different from them. Higher average number of phytoplankton is allocated along west coastal zones in the Southern Lake Baikal, and along eastern coastal zones – in the Middle and Northern Lake Baikal. Southern Lake Baikal had more low or middle productive years, Middle Baikal – low productive, Northern Baikal – middle productive years. Significant increase in the number of late summer phytoplankton in any part of the Lake not were not discovered. The dependence of the total number of phytoplankton from the water temperature is not significant.

Keywords: water temperature, phytoplankton, inter-annual dynamics, Lake Baikal

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 1, с. 38–48

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.583(285.2):591(517.3)

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА ДУРГУНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА И ПРИЛЕГАЮЩИХ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ (ЗАПАДНАЯ МОНГОЛИЯ)

© 2020 г. А. В. Крылов*

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

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

Поступила в редакцию 24.07.2017 г.
После доработки 21.03.2018 г.
Принята к публикации 05.04.2019 г.

Представлены количественные и структурные характеристики зоопланктона разнотипных участков водной системы, включающей озеро, протоку и водохранилище. Показано, что в литоральной зоне озера и водохранилища число видов и численность сообществ больше, а биомасса меньше, чем в центральной зоне. В прибрежье мелководного озера основой численности были Rotifera, водохранилища – Rotifera и Cladocera; в центре озера основу биомассы представляли Cladocera и Copepoda, водохранилища – Copepoda. Наибольшим видовым богатством зоопланктона среди всех изученных объектов характеризовалась приплотинная зона водохранилища. В пределах водохранилища максимальные численность и биомасса зоопланктона отмечены в верховье, где сформировалась зона седиментации. В целом для системы исследованных водных объектов максимальными количественными показателями отличалось сообщество озера. Наиболее яркие межгодовые изменения наблюдались при увеличении температуры воды: в озере снижалось число видов зоопланктона, в его литоральной зоне увеличивалась численность за счет Rotifera, в центральной зоне – биомасса за счет Cladocera; в приплотинном плесе водохранилища, напротив, увеличивалось число видов, численность и биомасса сообщества за счет Copepoda.

Ключевые слова: зоопланктон, система озеро–протока–водохранилище, распределение, температура воды

DOI: 10.31857/S0320965220010131

ВВЕДЕНИЕ

Дургунская гидроэлектростанция построена в Котловине Больших Озер (Западная Монголия) в 2008 г. (Углубленный обзор..., 2011). Высота ее плотины составляет 20 м, длина по гребню 252 м, максимальная глубина водохранилища ~17 м, наибольшая ширина в приплотинном участке ≤250 м, общая длина ~4 км. Отличительная черта созданного водоема – его расположение на протоке Чоно-Харайх, соединяющей озера Хар-Ус и Хар (рис. 1). Хар-Ус – второе по площади пресноводное озеро Монголии, находится на высоте 1157.3 м над уровнем моря, площадь 1486 км^2, средняя глубина 2.1 м, максимальная 4.5 м. В него впадает четыре реки, крупнейшая их них – р. Ховд. Созданная система сочетает черты крайне разнообразных водных объектов, которые тесно связаны между собой, но каждый имеет специфичные условия, позволяющие определить количественное распределение зоопланктона.

Цель работы – изучить распределение и межгодовые изменения зоопланктона Дургунского водохранилища и прилегающих водных объектов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в августе 2010–2015 гг. в центре и прибрежье верхнего (2012–2015 гг.) и приплотинного (2010–2015 гг.) участков водохранилища (48°19′50″ с.ш., 92°48′48″ в.д.), на протоке Чоно-Харайх выше (2012–2015 гг.) и ниже (2010–2015 гг.) водохранилища, а также в прибрежье (2010–2013 гг.) и центре (2010, 2011, 2013 гг.) оз. Хар-Ус (48°04′00″ с.ш., 92°24′00″ в.д.), из которого вытекает протока. На глубинах ≤1 м зоопланктон собирали ведром (процеживали 100 л воды через газ с размером ячеи 64 мкм), на остальных участках – сетью Джеди от поверхности до дна (диаметр входного отверстия 12 см, размер ячеи 64 мкм; 2 подъема). Пробы фиксировали 4%-ным формалином, камеральную обработку проводили по стандартной методике (Методика..., 1975). Состояние зоопланктона оценивали

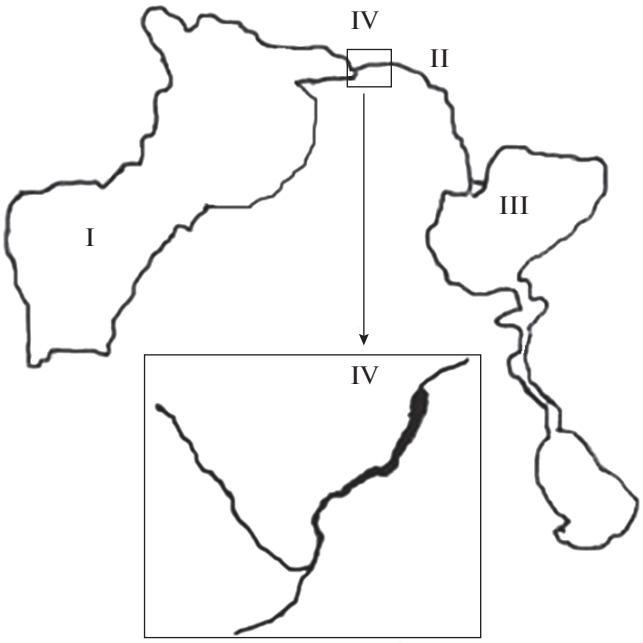

Рис. 1. Карта-схема Дургунского водохранилища и прилегающих водных объектов: I – оз. Хар-Ус, II – протока Чоно-Харайх, III – оз. Хар, IV – Дургунское водохранилище на протоке Чоно-Харайх.

по видовому богатству, численности, биомассе, обилию таксономических групп, доминирующим видам и их сходству (индекс биоценотического сходства Шорыгина (Вайнштейн, 1976).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Уровень воды водохранилища в 2010–2014 гг. изменялся незначительно: среднее межгодовое колебание в период с мая по август было ≤0.08 м, а в даты сборов ~0.25 м, причем с 2010 по 2012 гг. наблюдали ежегодное снижение уровня воды (табл. 1). Максимальными глубинами характеризовался участок водохранилища в приплотинной области (табл. 2). В 2010 г. здесь отмечена самая высокая прозрачность воды, которая впоследствии резко снизилась и почти не отличалась от величин, зарегистрированных в верховье водохранилища и протоке, хотя всегда была выше, чем в эвтрофном (Лимнология..., 2014) оз. Хар-Ус (табл. 2). Температура воды в протоке в большинстве случаев была ниже, чем в озере, а в водохранилище возрастала, достигая максимума в приплотинном плесе. Исключение наблюдали в 2011 г., когда в озере вода имела рекордно высокую температуру. Кроме того, в протоке относительно озера незначительно снижалась электропроводность воды, в пределах водохранилища она увеличивалась, но не достигала значений, зарегистрированных в оз. Хар-Ус (табл. 2). В протоке Чоно-Харайх на участке выше водохранилища скорость течения была 0.2–0.5 м/с, ниже – 0.2–1.0 м/с.

Таблица 1. Межгодовые изменения уровня воды Дургунского водохранилища

Год	Средний уровень воды за май–август, м	Уровень воды в даты сборов
2010	1159.18	1159.33
2011	1159.23	1159.15
2012	1159.15	1158.91
2013	1159.15	1159.18
2014	1159.17	1159.14

Озеро Хар-Ус. Обнаружено 47 видов беспозвоночных, в прибрежной зоне – 43 вида, в центре – 22. Основа видового состава представлена Rotifera (51.1%), число которого в прибрежье превышало таковое в центре (табл. 3). Также в литоральной зоне было выше число видов Cladocera, но меньше – Copepoda. Постоянно в планктоне встречались *Brachionus angularis* Gosse, *Eucyclops serrulatus* (Fischer), *Diaphanosoma brachyurum* Lievin и *Bosmina* (*Bosmina*) *longirostris* (O.F. Muller). В центре озера наибольшее число видов зарегистрировано в 2010 г., наименьшее – в 2011 г., в прибрежье максимальное число видов за счет Rotifera и Cladocera отмечено в 2013 г. (табл. 4).

Численность зоопланктона в озере значительно варьировала, однако, и в центре, и в прибрежье наибольшего обилия сообщества достигали в 2011 г. (табл. 5). В центре основой численности были Copepoda (табл. 5), доминировали ювенильные Cyclopoida (2010, 2011, 2013 гг.), *Brachionus angularis* (2011, 2013), *Diaphanosoma brachyurum* (2011). В прибрежье основу сообщества представляли Copepoda (2010, 2012 гг.) и Rotifera (2011, 2013 гг.), доминировали ювенильные Cyclopoida (2010, 2012, 2013), *Bipalpus hudsoni* (Imhof) (2010), *Brachionus angularis* (2011), *Euchlanis meneta* Myers (2013), *Lecane* (*Monostyla*) *bulla* Gosse (2013), *Diaphanosoma brachyurum* (2013). Биомасса зоопланктона также имела заметные межгодовые различия, в центре максимум отмечен в 2011 г., в прибрежье – в 2012 г., минимум – в 2010 г. (табл. 6). Как правило, в прибрежье биомасса зоопланктона была выше, однако в 2011 г. по биомассе преобладало сообщество центрального участка. В центре основу биомассы представляли Cladocera (2010, 2011 гг.) и Copepoda (2013) (табл. 6), доминировали *Diaphanosoma brachyurum* (2010, 2011, 2013), копеподиты и науплиусы Cyclopoida (2011, 2013). В литоральной зоне по биомассе также преобладали Cladocera (2011–2013) и Copepoda (2010), доминировали ювенильные Cyclopoida (2010), *Bipalpus hudsoni* (2010), *Euchlanis meneta* (2013), *Diaphanosoma brachyurum* (2011–2013), *Daphnia* (*D.* (*D.*) *galeata* G.O. Sars, *D.* (*D.*) *hyalina*

Таблица 2. Характеристика исследованных водных объектов

Участок водного объекта	Год	*E*, мСм/см	*T*, °C	Глубина, м	Прозрачность, м
			Озеро Хар-Ус		
Центр	2010	220	19.7	2.0	0.3
	2011	125	27.0	2.5	0.4
	2013	260	18.9	2.2	0.3
Прибрежье	2010	290	21.1	0.5	0.20
	2011	125	28.0	0.5	0.15
	2012	217	21.7	0.5	0.25
	2013	261	18.9	0.5	0.20
			Протока Чоно-Харайх		
Выше подпора	2012	185	21.8	1.0	До дна
	2013	222	18.1	0.8	То же
	2014	231	21.1	0.6	»
	2015	–	19.1	0.8	»
			Водохранилище, верховье		
Центр	2012	187	22.3	1.5	0.6
	2013	225	18.2	3.8	1.0
	2014	230	21.2	3.5	0.9
	2015	–	19.6	3.0	1.0
Прибрежье	2013	227	18.5	0.5	До дна
	2014	230	21.5	0.5	То же
	2015	–	20.0	0.5	»
			Водохранилище, приплотинный участок		
Центр	2010	200	20.6	13.0	6.5
	2011	117	23.0	12.5	2.1
	2012	195	23.5	14.0	1.2
	2013	227	19.8	13.0	1.0
	2014	234	23.2	13.0	1.1
	2015	–	21.6	13.0	1.3
Прибрежье	2010	220	21.6	0.5	До дна
	2011	117	25.0	0.5	То же
	2012	191	22.0	0.5	»
	2013	226	20.0	0.5	»
	2014	233	22.9	0.5	»
	2015	–	22.6	0.5	»
			Протока Чоно-Харайх		
Ниже плотины	2010	210	19.7	1.0	»
	2011	110	25.3	1.0	»
	2012	189	22.1	1.0	»
	2013	224	19.7	1.0	»
	2014	231	21.6	1.0	»
	2015	–	19.7	1.0	»

Примечание. *E* – электропроводность воды, *T* – температура, “–” – данные отсутствуют.

Таблица 3. Число видов зоопланктона в разнотипных водных объектах

Водный объект	Годы	Rotifera			Copepoda			Cladocera		
		Ц	П	всего	Ц	П	всего	Ц	П	всего
Озеро Хар-Ус	2010–2013	10	24	24	5	3	5	7	16	18
Протока Чоно-Харайх выше подпора	2012–2015	–	–	22	–	–	4	–	–	14
Верховье водохранилища	2012–2015	13	21	23	4	4	4	9	19	20
Приплотинный участок водохранилища	2010–2015	15	36	41	5	5	6	14	20	25
Протока Чоно-Харайх ниже плотины	2010–2015	–	–	32	–	–	3	–	–	15

Примечание. Ц – центральная зона, П – прибрежная.

Таблица 4. Межгодовые изменения числа видов зоопланктона в Дургунском водохранилище и водных объектах

Водный объект	Год	Центр				Прибрежье			
		Rot	Cop	Clad	всего	Rot	Cop	Clad	всего
Озеро Хар-Ус	2010	8	6	8	22	10	1	7	18
	2011	3	4	5	12	10	2	4	16
	2012	–	–	–	–	6	5	7	17
	2013	6	2	5	13	16	1	10	27
Протока Чоно-Харайх выше водохранилища	2012	8	2	6	16	–	–	–	–
	2013	12	4	12	28	–	–	–	–
	2014	10	0	4	14	–	–	–	–
	2015	11	0	6	17	–	–	–	–
Верховье водохранилища	2012*	5	2	6	13	–	–	–	–
	2013	6	4	8	18	12	3	13	28
	2014	8	2	5	15	7	0	4	11
	2015	7	0	4	11	10	0	1	11
Приплотинный участок водохранилища	2010	12	2	7	21	8	2	8	18
	2011	14	2	8	24	7	3	6	16
	2012	14	2	7	23	8	5	8	21
	2013	17	2	11	30	4	4	7	15
	2014	11	0	3	14	7	2	6	15
	2015	16	0	5	21	9	1	6	16
Протока Чоно-Харайх ниже плотины	2010	11	2	4	17	–	–	–	–
	2011	18	1	9	28	–	–	–	–
	2012	9	2	3	14	–	–	–	–
	2013	12	2	7	21	–	–	–	–
	2014	9	0	4	13	–	–	–	–
	2015	12	0	5	17	–	–	–	–

Здесь и в табл. 5, 6: Rot – Rotifera, Cop – Copepoda, Clad – Cladocera.
* Интегральные сборы, включающие пробы из прибрежного и центрального участков.

Таблица 5. Численность (*N*, тыс. экз./м^3) и доля таксономических групп беспозвоночных в общей численности зоопланктона (%) Дургунского водохранилища и прилегающих водных объектов

Водный объект	Год	Центр				Прибрежье			
		N	Rot	Cop	Clad	*N*	Rot	Cop	Clad
Озеро Хар-Ус	2010	2.5	10.6	65.1	24.3	18.7	34.8	59.4	5.8
	2011	143.3	37.0	45.7	17.3	170.5	91.0	3.6	5.4
	2012	–	–	–	–	72.9	23.8	55.4	20.8
	2013	43.1	28.3	68.0	3.7	62.7	62.9	14.6	22.4
Протока Чоно-Харайх выше водохранилища	2012	60.1	35.8	56.3	7.9	–	–	–	–
	2013	28.8	16.5	64.5	19.0	–	–	–	–
	2014	14.0	52.7	36.6	10.7	–	–	–	–
	2015	30.3	50.4	33.9	15.7	–	–	–	–
Верховье водохранилища	2012	98.8	29.6	65.4	4.9	–	–	–	–
	2013	29.2	7.8	69.3	22.9	30.5	38.1	15.2	46.8
	2014	42.5	34.2	55.8	10.0	23.6	21.7	42.9	35.4
	2015	16.3	69.6	10.9	19.6	17.8	93.0	5.6	1.4
Приплотинный участок водохранилища	2010	0.2	20.2	58.8	21.0	71.7	55.5	39.1	5.4
	2011	66.9	12.2	75.7	12.2	52.0	66.3	22.5	11.2
	2012	19.6	22.3	59.0	18.7	139.9	77.2	16.1	6.7
	2013	19.4	3.3	72.9	23.8	16.0	56.5	24.3	19.2
	2014	19.2	24.9	62.2	12.9	12.8	32.4	57.8	9.8
	2015	17.8	42.4	48.1	9.5	25.5	74.5	12.7	12.7
Протока Чоно-Харайх ниже плотины	2010	12.2	61.4	21.8	16.7	–	–	–	–
	2011	43.6	67.6	20.4	11.9	–	–	–	–
	2012	13.6	64.0	22.1	13.8	–	–	–	–
	2013	5.6	22.9	59.6	17.5	–	–	–	–
	2014	13.3	67.0	19.8	13.2	–	–	–	–
	2015	10.9	69.0	24.1	6.9	–	–	–	–

Leydig., *D.* (*D.*) *galeata*×*D.* (*D.*) *hyalina*) (2011), *Ceriodaphnia pulchella* Sars (2011).

Протока Чоно-Харайх выше водохранилища. За время изучения обнаружено 40 видов, среди которых Rotifera (22), Cladocera (14), Copepoda (4). Постоянно встречались *Brachionus angularis*, *Keratella cochlearis* (Gosse), *Filinia longiseta* (Ehrenberg), *Lecane luna* (Muller), *Chydorus sphaericus* (O.F. Muller), *Bosmina* (*B.*) *longirostris*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Daphnia*. Максимальное число видов зарегистрировано в 2013 г., в 2014 и 2015 гг. в составе планктона не обнаружено взрослых особей Copepoda (табл. 4). Основа видового состава представлена коловратками, однако в 2013 г. число видов коловраток и ветвистоусых ракообразных было одинаковым. Максимальные численность и биомасса отмечены в 2012 г., минимальные – в 2014 г. Основу численности составляли Copepoda (2012, 2013 гг.) и Rotifera (2014, 2015), биомассы – Cladocera (табл. 5, 6). По численности доминировали *Polyarthra vulgaris* Carlin (2012, 2014 гг.), *Brachionus angularis* (2014, 2015), *Filinia longiseta* (2015), ювенильные Cyclopoida (2012–2015), *Cyclops strenuus* (Fischer) (2012), по биомассе – науплиусы и копеподиты Cyclopoida (2012–2015), *Cyclops strenuus* (2012), *Ceriodaphnia megops* Sars (2012), *C. reticulata* (Jurine) (2013–2015), *Bosmina* (*B.*) *longirostris* (2013, 2014), *Daphnia* (2015).

Верховье водохранилища. Выявлено 47 видов зоопланктеров – Rotifera (23), Cladocera (20), Copepoda (4), в литоральной зоне их разнообразие значительно превышало таковое в центре участка

Таблица 6. Биомасса (*B*, г/м^3) и доля таксономических групп беспозвоночных в общей биомассе зоопланктона (%) Дургунского водохранилища и прилегающих водных объектов

Водный объект	Год	Центр				Прибрежье			
		B	Rot	Cop	Clad	*B*	Rot	Cop	Clad
Озеро Хар-Ус	2010	0.042	0.4	40.0	59.7	0.067	21.7	49.4	28.9
	2011	2.185	0.8	37.9	61.2	0.354	16.9	19.0	64.2
	2012	–	–	–	–	1.114	0.6	38.9	60.4
	2013	0.092	8.4	53.4	38.2	0.471	12.6	3.2	84.2
Протока Чоно-Харайх выше водохранилища	2012	0.399	3.7	43.6	52.7	–	–	–	–
	2013	0.159	1.2	45.9	52.9	–	–	–	–
	2014	0.027	15.3	25.4	59.3	–	–	–	–
	2015	0.131	9.1	19.0	71.9	–	–	–	–
Верховье водохранилища	2012	0.524	2.3	57.0	40.6	–	–	–	–
	2013	0.176	0.5	46.7	52.8	0.243	5.2	9.9	84.9
	2014	0.321	4.0	20.7	75.3	0.099	2.3	12.8	84.9
	2015	0.041	12.0	5.9	82.1	0.010	71.6	13.5	14.9
Приплотинный участок водохранилища	2010	0.001	1.6	18.8	79.6	0.180	17.3	33.7	49.0
	2011	0.646	3.5	67.4	29.2	0.099	18.8	26.5	54.7
	2012	0.229	1.1	40.4	58.5	0.464	10.1	16.7	73.2
	2013	0.200	0.5	37.5	62.0	0.071	8.4	21.5	70.1
	2014	0.123	3.5	26.4	70.1	0.025	20.9	38.0	41.1
	2015	0.067	8.8	47.0	44.2	0.062	29.8	13.9	56.3
Чоно-Харайх ниже плотины	2010	0.065	6.2	18.2	75.6	–	–	–	–
	2011	0.097	31.5	28.6	39.8	–	–	–	–
	2012	0.083	4.5	26.1	69.4	–	–	–	–
	2013	0.021	2.9	36.7	60.5	–	–	–	–
	2014	0.037	14.6	9.9	75.6	–	–	–	–
	2015	0.024	17.9	20.3	61.8	–	–	–	–

(табл. 3). Постоянно в составе планктона встречались *Filinia longiseta*, *Brachionus angularis*, *Keratella cochlearis*, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina* (*B.*) *longirostris*, *Ceriodaphnia reticulata*. В центре участка основу числа видов представляли Cladocera (2012–2013) и Rotifera (2014–2015), в прибрежье – Rotifera (табл. 4). Наибольшее удельное число видов было, как правило, в центре, однако в 2013 г., когда зоопланктон отличался максимальным числом видов, – в прибрежье.

Максимальные численность и биомасса зоопланктона в центре верховья водоема обнаружены в 2014 г., минимальные – в 2015 г., в прибрежье – в 2013 и 2015 гг. соответственно (табл. 5, 6). Основу численности зоопланктона руслового участка представляли Copepoda, лишь в 2015 г. они уступили первенство Rotifera (табл. 5), доминировали *Filinia longiseta* (2014 г.), *Polyarthra vulgaris* (2015), *Keratella cochlearis* (2015), *Trichocerca longiseta* (Schrank) (2015), ювенильные Cyclopoida (2013–2015), *Ceriodaphnia reticulata* (2013). В прибрежной зоне по численности преобладали разные группы: в 2013 г. – Cladocera, в 2014 г. – Copepoda, в 2015 г. – Rotifera, среди доминирующих организмов отмечены *Lecane (Monostyla) quadridentata* (Ehrenberg) (2013), *Brachionus angularis* (2014, 2015), *Polyarthra vulgaris* (2015), *Trichocerca longiseta* (2015), ювенильные Cyclopoida (2013–2014), *Bosmina* (*B.*) *lon-*

girostris (2013, 2014). Основа биомассы и в центре участка, и в прибрежье приходилась на Cladocera, однако, в литоральной зоне их доля была выше (табл. 6). Среди организмов, доминирующих по биомассе, в центре были ювенильные Cyclopoida (2013 г.), *Ceriodaphnia reticulata* (2013, 2015), *Daphnia* (2014), *Bosmina* (*B.*) *longirostris* (2015), в прибрежье – *B.* (*B.*) *longirostris* (2013, 2014), *Campocercus uncinatus* Smirnov (2013), *Pleuroxus truncatus* (Müller) (2013), *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müller) (2013), *Daphnia* (2014), *Eurycercus (Eurycercus) lammelatus* (O.F. Müller) (2014), науплиусы Cyclopoida (2015), *Alonella nana* (Baird) (2015), *Brachionus angularis* (2015), *Polyarthra vulgaris* (2015).

Приплотинный участок водохранилища. За время изучения обнаружено 72 вида беспозвоночных – Rotifera (41), Cladocera (25), Copepoda (6), в литоральной зоне число видов значительно превышало таковое в центре (табл. 3). Наибольшим разнообразием отличались Rotifera (56.9%), особенно в прибрежной зоне (59%). В центре участка их доля была меньше (44.1%) за счет увеличения таковых Cladocera (с 32.8 до 41.2%) и Copepoda (с 8.2 до 14.7%) (табл. 3). В отдельные годы варьирование числа видов определялось в большей степени разнообразием Copepoda, максимальное число зарегистрировано в 2012 г., наименьшее – в 2015 г. (табл. 4). Постоянно встречались *Asplanchna priodonta* Gosse, *Brachionus angularis*, *Polyarthra vulgaris*, *Filinia longiseta*, *Eudiaptomus graciloides* Lilljeborg, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina* (*B.*) *longirostris*, *Diaphanosoma brachyurum*. По числу видов каждый год преобладал зоопланктон центральной зоны (табл. 4).

Минимальная численность зоопланктона в центре приплотинного участка зарегистрирована в начале изучения в 2010 г., максимальная – при самой высокой температуре воды в 2011 г. (табл. 5). В прибрежье, где ежегодно фиксировали наибольшие плотности организмов, межгодовые колебания были выражены ярче, максимальная величина зарегистрирована в 2012 г., после чего наблюдался резкий спад. Основу численности в центре представляли Copepoda (табл. 5), доминировали *Brachionus angularis* (2012, 2014 гг.), ювенильные Cyclopoida (2010–2015), *Diaphanosoma brachyurum* (2010), *Ceriodaphnia reticulata* (2010, 2013), *Filinia longiseta* (2015), *Trichocerca longiseta* (2015). В прибрежье по численности преобладали Rotifera, лишь в 2014 г. – Copepoda (табл. 5), среди доминантов отмечены *Trichocerca capucina* (Wierzejski et Zacharias) (2010, 2011), *T. pusilla* (Lauterborn) (2013), *Brachionus angularis* (2012), *Keratella cochlearis* (2014), *Testudinella patina* (Herm.) (2015), *Ploesoma truncatum* (Levander) (2015), ювенильные Cyclopoida (2010–2014), *Bosmina* (*B.*) *longirostris* (2013).

Минимальная биомасса зоопланктона в центре зарегистрирована в 2010 г., однако в 2011 г. наблюдалось ее резкое увеличение, а в последующие годы – постепенный спад (табл. 6). В литоральной зоне биомасса зоопланктона лишь в 2010 и 2012 гг. превышала таковую в центре, наибольшее значение зарегистрировано в 2012 г., наименьшее – в 2014 г. (табл. 6). Основой биомассы в центре были Cladocera, только в 2011 и 2015 гг. – Copepoda, доминировали ювенильные Cyclopoida (2010–2015 гг.), *Eudiaptomus graciloides* (2011, 2012, 2014, 2015), *Diaphanosoma brachyurum* (2010–2012, 2014), *Ceriodaphnia reticulata* (2010–2013, 2015), *Bosmina* (*B.*) *longirostris* (2012, 2013), *Daphnia* (2013, 2014), *Campocercus uncinatus* (2015). В прибрежье по биомассе также преобладали Cladocera, однако доля Rotifera была значительно выше, чем в центральной зоне (табл. 6), доминировали *Lecane (Monostyla) crenata* (Harring) (2015 г.), ювенильные Cyclopoida (2010, 2011, 2014), *Diaphanosoma brachyurum* (2010), *Campocercus uncinatus* (2013), *Ceriodaphnia reticulata* (2010–2014), *Bosmina* (*B.*) *longirostris* (2012–2014), *Chydorus sphaericus* (2011), *Acroperus harpae* (Baird) (2013).

Протока Чоно-Харайх ниже плотины. Обнаружено 49 видов планктонных беспозвоночных – Rotifera (32), Copepoda (2) и Cladocera (15). Наибольшее число видов за счет увеличения разнообразия Cladocera отмечено в 2011 г., наименьшее – в 2012 и 2014 гг. при сокращении числа таксонов ракообразных (табл. 4). Постоянно в составе планктона встречались почти те же виды, что и в приплотинном участке: *Brachionus angularis*, *Polyarthra vulgaris*, *Filinia longiseta*, *Eudiaptomus graciloides*, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina* (*B.*) *longirostris* и *Ceriodaphnia reticulata*.

Максимальные численность и биомасса зоопланктона отмечены в 2011 г., минимальные – в 2013 г. (табл. 5, 6). Основой численности были Rotifera, лишь при минимальной плотности зоопланктона в 2013 г. преобладали Copepoda (табл. 5). По численности доминировали *Trichocerca capucina* (2010), *T. longiseta* (2015 г.), *T. rattus* (Ehrb.) (2011), *Filinia longiseta* (2010, 2012, 2015), *Brachionus angularis* (2011, 2012, 2014, 2015), ювенильные Cyclopoida (2010–2015). Основа биомассы приходилась на Cladocera, минимальная доля которых была при наибольшей количественной представленности зоопланктона в 2011 г. и значительно возросшей доле коловраток. По биомассе доминировали *Asplanchna priodonta* (2011 г.), ювенильные Cyclopoida (2010, 2011, 2013–2015), *Chydorus sphaericus* (2010), *Ceriodaphnia reticulata* (2010, 2012, 2014, 2015), *Bosmina* (*B.*) *longirostris* (2011–2013), *Diaphanosoma brachyurum* (2013), *Daphnia* (2015).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные данные показали, что в разных зонах исследованных разнотипных участков системы зоопланктон распределялся неравномерно. Наибольшим видовым богатством отличались сообщества прибрежья со значительно более высоким разнообразием Rotifera и Cladocera (табл. 3). В оз. Хар-Ус сообщества литоральной зоны также доминировали по численности за счет коловраток, но по биомассе – в центре, что связано с уровнем развития ракообразных: биомасса веслоногих в центре была выше в среднем в 7.8 раза, ветвистоусых – в 2.2 раза. В прибрежье водохранилища по численности преобладали Rotifera: в верховье их плотность превышала таковую в центре водоема в среднем в 1.2 раза, в приплотинном участке – в 8.4 раза. Кроме того, в литоральной зоне незначительно больше была численность Cladocera: в верховье в среднем в 1.6 раза, в приплотинном плесе – в 1.3 раза, но ниже численность Copepoda – в 2.9 и 1.3 раза соответственно. Биомасса зоопланктона в прибрежье водохранилища оказалась ниже, чем в центре в среднем в 1.5 раза в верховье водоема и в 1.4 раза – в приплотинной области, что определялось биомассой Copepoda, которая была меньше в 4 и 3.4 раза соответственно. При этом в литоральной зоне зарегистрирована более высокая биомасса Rotifera: в верховье – в среднем в 1.2 раза, в приплотинной части – в 3.5. Уровень сходства доминантов в прибрежье и центре исследованных участков был невысоким: по численности в озере в среднем 25.3, в верховье водохранилища – 22.6, в приплотинном плесе – 25, по биомассе – 34.2, 10.6 и 16.9 соответственно. Минимальный уровень сходства доминантов в верховье водохранилища обусловлен, по-видимому, специфичным гидрологическим режимом в центре этой области, зависимым от расходов воды в протоке и колебаний уровня водохранилища, а также более стабильными условиями в прибрежье, которое характеризовалось наличием полосы зарослей макрофитов.

По продольному профилю всей системы зоопланктон также распределялся неравномерно. Видовое богатство закономерно снижалось в условиях проточности в протоке Чоно-Харайх, причем, в наибольшей степени за счет Cladocera (табл. 3). В условиях зарегулирования видовое богатство увеличивалось: в верховье – до величин, зарегистрированных в озере, где незначительно выше было число видов Rotifera и Copepoda; в приплотинном плесе – до максимальных по сравнению с остальными исследованными участками величин, что выявлено даже при анализе данных за 2010–2013 гг. (табл. 3), когда одновременно обследовали озеро и приплотинный плес.

На прибрежных участках максимальное среднее число видов (19, из них Rotifera – 10, Copepoda – 2 и Cladocera – 7) отмечено в оз. Хар-Ус, в водохранилище оно незначительно снижалось (17), причем, в верховье Rotifera в среднем было 10 видов, на приплотинном участке – 7, Copepoda – 1 и 3, Cladocera – 6 и 7 соответственно (см. табл. 4). По средней за период изучения численности (81 тыс. экз./м^3) также лидировал зоопланктон оз. Хар-Ус, в верховье водохранилища его плотность была ниже в среднем в 3.4 раза, а в приплотинном плесе возрастала в 2.1 раза, но оставалась ниже, чем в озере. По всему профилю основу численности представляли коловратки, однако в верховье водохранилища отмечена максимальная доля Cladocera (в среднем 27.9%), в то время как в озере – 13.6%, в низовье водохранилища – 10.8%. Максимальная средняя биомасса зоопланктона также зарегистрирована в оз. Хар-Ус, в верховье она была меньше в 4.3 раза, а в приплотинном плесе возрастала в 1.3 раза. Основой биомассы были Cladocera, однако в верховье водохранилища наибольшей доли достигали Rotifera (в среднем 26.4%), в озере – 13.0, в низовье водохранилища – 17.5% и наименьшей – Copepoda (в среднем 12.1%), в озере – 27.6, в низовье водохранилища – 25.0%.

В центральных зонах исследованных участков водной системы по среднему (за 2012–2013 гг.) числу видов лидировал зоопланктон приплотинного плеса водохранилища (27, из них Rotifera – 16, Copepoda – 2 и Cladocera – 9). В оз. Хар-Ус в среднем отмечено 16 видов планктонных беспозвоночных (Rotifera – 6, Copepoda – 4 и Cladocera – 6), в протоке оно возрастало до 22 (Rotifera – 10, Copepoda – 3 и Cladocera – 9), но в верховье водохранилища снижалось до 16 (Rotifera – 6, Copepoda – 3 и Cladocera – 7). Благодаря богатству зоопланктона в низовье водохранилища, в протоке Чоно-Харайх ниже плотины число видов было выше, чем в озере и в верховье водохранилища (18, из них Rotifera – 11, Copepoda – 2 и Cladocera –5).

В протоке Чоно-Харайх после выхода из озера средняя численность зоопланктона (44.4 тыс. экз./м^3) по сравнению с оз. Хар-Ус снижалась в 1.3 раза, а в верховье водохранилища достигала максимальной величины (64 тыс. экз./м^3), сокращаясь в приплотинном плесе в 3.3, а ниже плотины – в 11.5 раза. В водохранилище в общей численности зоопланктона уменьшалась доля Rotifera (с 26.1% в озере до 18.7% в верховье и 12.8% в приплотинном участке) и возрастала доля Cladocera (с 12.2% в озере до 13.9 и 21.2% в верховье и приплотинном плесе водохранилища соответственно). Наибольшее сходство комплекса доминирующих по численности организмов обнаружено между зоопланктоном верхнего и приплотинного участков водохранилища, наименьшее – между сообществом озера и протоки ниже плотины (табл. 7). Максимальной средней биомассой отличался зоопланктон оз. Хар-Ус. В про-

токе она снижалась в 2.2 раза, в верховье водохранилища возрастала в 1.3 раза, в приплотинном плесе сокращалась в 1.6 раза, ниже плотины – в 10.3 раза. По продольному профилю системы доля Rotifera в общей биомассе зоопланктона уменьшалась (с 4.5% в озере до 0.8% в приплотинной зоне), а доля Cladocera увеличивалась (с 49.3% в озере до 60.3% в приплотинном плесе). Максимальное сходство состава доминирующих по биомассе организмов обнаружено между зоопланктоном озера и приплотинного участка водохранилища, наиболее специфическим комплексом доминантов характеризовалось сообщество верховья водохранилища (табл. 7).

Развитие и распределение зоопланктона созданных водохранилищ во многом определяется типом их формирования. Выделено два типа формирования зоопланктона водохранилищ – речной и озерный (Луферова, 1966). Тип формирования Дургунского водохранилища – озерный, когда наполнение идет за счет озерных вод. Среди водохранилищ подобного типа распространены водоемы, сформированные на озерах (Сегозерское, Выгозерское и др. (Луферова, 1966). Дургунскому водохранилищу наиболее типологически близко Шекснинское (Череповецкое) водохранилище (59°41′ с.ш., 38°32′ в.д.), в результате его наполнения в оз. Белое, из которого вытекает р. Шексна, уровень воды поднялся всего на 2 м, а ниже озера сформировались речной и приплотинный участки, различающиеся по скорости течения. В этом водохранилище уже в первый и второй год существования (Луферова, 1966) и в дальнейшем (Думнич, Крылов, 2002) отмечено преобладание зоопланктона литоральной зоны над сообществами русловых участков за счет ракообразных. Изначально это было связано с затопленными почвами, лесами, кустарниками и лугами, в дальнейшем – с формированием зарослей высших водных растений. Однако в прибрежье Дургунского водохранилища, воды которого затопили скальные породы, а литоральная зона занимала узкую полосу, зоопланктон лидировал только по числу видов и по численности за счет коловраток. Отсутствие почв и растительности на залитых Дургунским водохранилищем пространствах, а также большие объемы водной массы, очевидно, определили то, что в отличие от зоопланктона Шекснинского водохранилища (Думнич, Крылов, 2002; Луферова, 1966), в приплотинном плесе численность и биомасса зоопланктона были ниже, чем в озере, протоке Чоно-Харайх выше водохранилища и в верховье водохранилища. Следует отметить, что в водохранилище наибольшими количественными характеристиками, превышающими показатели в протоке и в приплотинном плесе, отличался зоопланктон верховья, где, по-видимому, формировалась зона седиментации, которая наблюдается и в равнинных водохранилищах в местах слияния вод речных и озерных плесов (Ривьер, 1988).

Таблица 7. Уровень сходства доминирующих видов зоопланктона центральных зон Дургунского водохранилища и прилегающих водных объектов

Водный объект	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*
	По численности				
2	31.3	–	–	–	–
3	38.6	33.6	–	–	–
4	31.8	39	47.6	–	–
5	9.5	38.7	24.1	30.1	–
Среднее	27.8	35.7	36.0	37.1	25.6
	По биомассе				
2	27.8	–	–	–	–
3	12.3	17.3	–	–	–
4	30.4	29.4	6.3	–	–
5	24.4	27.3	6.3	16.8	–
Среднее	23.7	25.5	10.6	20.7	18.7

Примечание. *1* – оз. Хар-Ус, *2* – протока Чоно-Харайх выше водохранилища, *3* – верховье водохранилища, *4* – приплотинный участок водохранилища, *5* – протока Чоно-Харайх ниже плотины.

Среди всех изученных факторов среды наиболее значительные межгодовые изменения наблюдали лишь по температуре воды, достигшей в 2011 г. максимальных величин (табл. 2). При изучении водоемов-охладителей электростанций (Безносов и др., 2002; Веригин, 1977; Сиренко, 1981) показано, что повышенная температура воды вызывает термическое эвтрофирование. Аналогичное явление отмечено и в аномально жаркие периоды (Копылов и др., 2010; Ривьер, 1993). Не стала исключением реакция зоопланктона оз. Хар-Ус и приплотинного плеса Дургунского водохранилища, где при повышении температуры воды происходили изменения сообществ, свидетельствующие об эвтрофировании. Так, в прибрежье и центре оз. Хар-Ус в 2011 г. зарегистрировано минимальное за период изучения число видов зоопланктона (табл. 4) и максимальная численность беспозвоночных за счет наибольшей доли коловраток (табл. 5), в центре водоема отмечена максимальная биомасса зоопланктона (табл. 6). Изменился и состав доминирующих видов, среди них возросло обилие индикатора эвтрофных вод *Brachionus angularis*. В 2011 г. его вклад в общую численность зоопланктона литоральной зоны достигал 83.4%, центральной зоны – 22.2%, в другие годы вид либо отсутствовал (2010, 2012 гг.), либо

его доля не превышала 12% (2013). В приплотинном плесе водохранилища с бóльшей глубиной и узкой полосой литоральной зоны (в среднем ≤1 м от уреза), температура воды была выше в прибрежье (на 0.3–1.1°С), в поверхностном слое (до 1.5 м) в центре на 0.9°С, чем в аналогичных зонах озера (табл. 2), что можно связать с защищенностью от ветрового перемешивания. Однако, возможно, определенную роль в формировании температуры воды в водохранилище играет и выход грунтовых вод, благодаря чему при высоком прогревании воды в озере в 2011 г., в водохранилище она была ниже на 3°С в литоральной зоне и на 4°С в центральной. При этом в центре отмечено увеличение числа видов, численности и биомассы зоопланктона, но, в отличие от озера, наибольшей доли в общей численности и биомассе достигали веслоногие ракообразные. В прибрежье приплотинного участка увеличение температуры воды в 2011 г. не вызывало каких-либо существенных изменений видового состава, количественных характеристик и структурной организации зоопланктона. Значительное увеличение численности (за счет Rotifera) и биомассы (за счет Cladocera), а также увеличение в составе доминантов доли индикаторов высокотрофных вод (в частности, *B. angularis* до 57.2% общей численности) отмечено на следующий год, что могло быть вызвано поступлением высокотрофных озерных вод весной.

Выводы. Зоопланктон литоральной и центральной зон в оз. Хар-Ус и Дургунском водохранилище имел черты сходства: в литоральной зоне число видов и численность сообществ были выше, а биомасса – ниже, чем в центральной. В прибрежье озера основу численности зоопланктона представляли коловратки, в прибрежье водохранилища – коловратки и ветвистоусые ракообразные, в центре озера основа биомассы приходилась на Cladocera и Copepoda, в центре водохранилища – на Copepoda. В пределах водохранилища максимальные численность и биомасса зарегистрированы в верховье, где происходит аккумуляция органических и биогенных веществ, в целом для системы водных объектов – в питающем водохранилище озере. Наибольшим видовым богатством зоопланктона отличался приплотинный участок водохранилища. При увеличении температуры воды в зоопланктоне водоемов наблюдались изменения, свидетельствующие об эвтрофировании, однако последствия зависели от морфометрии водного объекта. Наиболее яркие изменения отмечены в мелководном оз. Хар-Ус, где в зоопланктоне снижалось число видов, в литоральной зоне увеличивалась численность за счет Rotifera, в центральной зоне – биомасса за счет Cladocera. В глубоководном приплотинном плесе водохранилища отмечено увеличение числа видов, численности и биомассы за счет Copepoda.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Сбор материала выполнен в рамках работ Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ, обработка и анализ – в рамках государственного задания (№ АААА-А18-118012690106-7).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Безносов В.Н., Кучкина М.А., Суздалева А.Л. 2002. Исследование процесса термического эвтрофирования в водоемах-охладителях АЭС // Водн. ресур. Т. 29. № 5. С. 610.

Вайнштейн Б.А. 1976. Об оценке сходства между биоценозами // Тр. Инст. биол. внутр. вод, акад. наук СССР. Вып. 31(34). Ленинград: Наука. С. 156.

Веригин Б.В. 1977. О явлении термического евтрофирования водоемов // Гидробиол. ж. Т. 13. № 5. С. 98.

Думнич Н.В., Крылов А.В. 2002. Зоопланктон // Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. тех. ун-та. С. 120.

Копылов А.И., Лазарева В.И., Минеева Н.М. и др. 2010. Влияние аномально высокой температуры воды на развитие планктонного сообщества водохранилищ Средней Волги летом 2010 г. // Докл. акад. наук. Т. 442. № 1. С. 133.

Лимнология и палеолимнология Монголии. 2014. Биологические ресурсы и природные условия Монголии: Труды Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ. Москва: Издательский дом “Типография Россельхозакадемии”. Т. 60. С. 144.

Луферова Л.А. 1966. Формирование зоопланктона Череповецкого водохранилища // Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 12(15). Ленинград: Наука. С. 68.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. Москва: Наука. 240 с.

Ривьер И.К. 1988. Особенности функционирования зоопланктонных сообществ водоемов разных типов // Тр. Инст. биол. внутр. вод, акад. наук СССР. Вып. 55(58). Ленинград: Наука. С. 80.

Ривьер И.К. 1993. Современное состояние зоопланктона Рыбинского водохранилища // Тр. Инст. биол. внутр. вод, акад. наук СССР. Вып. 67(70). Санкт-Петербург: Гидрометеоиздат. С. 205.

Сиренко Л.А. 1981. Эвтрофирование континентальных водоемов и некоторые задачи по его контролю // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Ленинград: Гидрометеоиздат. С. 137.

Углубленный обзор политики и программ в области энергоэффективности: Монголия. Секретариат Энергетической Хартии. 2011. Boulevard de la Woluwe, 56. B-1200. Belgium: Brussels.

Distribution and Interannual Changes of the Zooplankton of the Durgun Water Basin and Adjoining Water Objects (the Western Mongolia)

A. V. Krylov*

Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia
**e-mail: krylov@ibiw.ru*

Quantitative and structural characteristics of a zooplankton of polytypic sites of the water system including lake, canal and water reservoir are described. It is shown that in the littoral zone of lakes and water reservoirs the number of species and the number of communities is higher and biomass – lower. However, in the coastal zone of shallow lake zooplankton in number, took priority due to Rotifera, in the deep part of the water body – Rotifera and Cladocera; in the center of the lake zooplankton dominated by biomass due to Cladocera and Copepoda, in the water reservoir – due to the Copepoda. The dam area of the water reservoir had the highest species richness of zooplankton among all studied sites. The greatest number and biomass of zooplankton within a water body are noted in head water, where the zone of sedimentation was formed, and as a whole for system of the investigated water objects the maximal quantity indices are typical for the lake communities. It is revealed that the brightest interannual changes of a zooplankton were observed in shallow lake the number of kinds decreased, in литоральной to a zone number at the expense of Rotifera, in the centre – a biomass at the expense of Cladocera increased; in deep-water of water reservoir dam reach, on the contrary, the number of species, and also number and a biomass of community raise due to Copepoda.

Keywords: zooplankton, lake–channel–water reservoir, distribution, water temperature

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 1, с. 49

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.587(1-925.17)

СООБЩЕСТВА МАКРОЗООБЕНТОСА ПРЕДГОРНЫХ И РАВНИННЫХ ВОДОТОКОВ НИЖНЕГО ПРИАМУРЬЯ

© 2020 г. М. В. Чертопруд[a, *], Е. С. Чертопруд[a, b], Л. В. Воробьева[c], Д. М. Палатов[a, b], А. Н. Цыганов[a, d], И. С. Решетов[a], Н. П. Ковачева[c]

[a] *Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия*

[b] *Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия*

[c] *Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Москва, Россия*

[d] *Пензенский государственный университет, Пенза, Россия*

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

Поступила в редакцию 27.11.2018 г.
После доработки 06.02.2019 г.
Принята к публикации 14.03.2019 г.

На материале 120 количественных проб из 35 водотоков описаны реофильные сообщества макрозообентоса двух сопредельных районов Нижнего Приамурья (Хабаровский край): бассейнов рек Анюй в предгорьях хребта Сихотэ-Алинь и Симми в Среднеамурской низменности. Найдено ~250 таксонов бентосных макробеспозвоночных, описано 16 типов сообществ. Выявлены принципиальные различия донной фауны и сообществ макробентоса в бассейнах рек Анюй (преобладает холодноводная реофильная фауна, сообщества ритрали и кренали) и Симми (преобладает тепловодная лимнофильная фауна и сообщества фитали). Обсуждаются причины этих различий, особенности фауны и сообществ региона в целом и биогеографическое положение изучаемого региона.

Ключевые слова: макрозообентос, сообщества, Приамурье

DOI: 10.31857/S0320965220010040

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 1, с. 50–56

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.587:57.044

ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ДОННЫХ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ ОЗЕР РАЗЛИЧНОГО УРОВНЯ МИНЕРАЛИЗАЦИИ

© 2020 г. Д. М. Безматерных[a], *, О. Н. Вдовина[a]

[a] *Институт водных и экологических проблем СО РАН, Барнаул, Алтайский край, Россия*

**e-mail: bezmater@iwep.ru*

Поступила в редакцию 19.10.2016 г.
После доработки 28.03.2019 г.
Принята к публикации 09.04.2019 г.

Рассмотрена трофическая структура сообществ донных макробеспозвоночных озер различного уровня минерализации юга Обь-Иртышского междуречья – от олигогалинных до гипергалинных. В 48 изученных озерах выявлено 4 трофические группы макробеспозвоночных: 1) хищники; 2) размельчители; 3) соскребатели; 4) собиратели-детритофаги и факультативные фильтраторы. Показано, что при увеличении солености озерных вод меняется доля различных трофических групп в таксономическом составе и биомассе сообществ макробеспозвоночных.

Ключевые слова: донные макробеспозвоночные, трофическая структура, соленость, озера

DOI: 10.31857/S0320965220010039

ВВЕДЕНИЕ

Пищевые цепи – один из ведущих показателей функционирования экосистем в условиях действия различных факторов. Трофическая структура сообществ донных макробеспозвоночных может служить чувствительным индикатором состояния водных экосистем. Основная часть макробеспозвоночных в озерах относится к экологической группировке макрозообентоса. В трофической классификации организмов зообентоса учитывают способ питания и преобладающий состав потребляемой пищи (Яковлев, 2005). Наиболее известной на сегодня считается разработанная для рек классификация Камминза (Cummins, 1973) актуальная и в настоящее время (Merritt et al., 2008, 2017). Более подробную классификацию для бентосных и нектобентосных организмов водных объектов северной Фенноскандии предложил Яковлев (2000), который выделил шесть трофических групп: 1) грунтозаглатыватели; 2) собиратели детритофаги и факультативные фильтраторы; 3) облигатные собиратели-фильтраторы; 4) соскребатели; 5) размельчители; 6) активные хищники. В России эта система используется и на других озерных системах (Батурина и др., 2014).

К числу наиболее важных факторов, определяющих трофическую структуру сообществ водных беспозвоночных, относится минерализация воды (Cooper, Wissel, 2012). Величина минерализации оказывает существенное влияние на состав, структуру и обилие озерных биоценозов (Hammer, 1986; Williams, 1998), в том числе и на юге Обь-Иртышского междуречья (Благовидова, 1973; Жукова, Безматерных, 2013; Опыт комплексного..., 1982; Bezmaternykh, Zhukova, 2013; Kipriyanova et al., 2007). Однако работ по выявлению трофической структуры сообществ макробеспозвоночных в озерах разной степени минерализации этого региона ранее не проводили.

Цель работы – анализ трофической структуры сообществ донных макробеспозвоночных в озерах различного уровня минерализации юга Обь-Иртышского междуречья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В 2003–2011 гг. в рамках комплексных лимнологических экспедиций исследованы сообщества макробеспозвоночных в озерах юга Обь-Иртышского междуречья. Изученные озера находятся на юге Западной Сибири, в пределах Алтайского края и Новосибирской обл. Общая минерализация вод изученных озер 0.33–140 г/дм^3 (табл. 1). По составу и структуре сообществ макробеспозвоночных изученные озера делятся на 4 группы: олигогалинные (минерализация воды <1.2 г/дм^3), субгалинные (1.2–5.0), гипогалинные (5.0–20.0), мезо- и гипергалинные (20–140) (Вдовина, Безматерных, 2015). За основу предложенной классификации взята система Хаммера (Hammer, 1986).

Таблица 1. Число отобранных проб в четырех группах озер разного уровня минерализации, выделенных по составу и структуре из 48 сообществ макробеспозвоночных на юге Обь-Иртышского междуречья (2003–2011 гг.)

Группа озер разного уровня минерализации	Проба		Всего
	количественная	качественная	
I. Олигогалинные			
Астродым, Батовое, Большое, Бол. Островное, Бол. Пустынное, Верхнее, Гусиное, Кривое (бассейн р. Карасук), Кусган, Ледорезное, Мал. Топольное, Мелкое, Мельничное, Нижнее, Прыганское, Титово, Хомутинное	146	28	174
II. Субгалинные			
Бол. Горькое, Дуненок, Кабанье, Каменное, Котлёнок, Кривое (бассейн р. Кулунда), Кротово, Лена, Мал. Горькое (бассейн р. Карасук), Мостовое, Песчаное, Студеное, Угловое, Фадиха, Хорошее, Чаган, Чернаково, Шкалово, Широкая Курья	165	33	198
III. Гипогалинные			
Абушкан, Бол. Топольное, Горькое (бассейн р. Касмала), Горькое (Причановская группа), Илюбайсор, Кривое (бассейн р. Бурла), Фатеево	28	10	38
IV. Мезо- и гипергалинные			
Кулундинское, Левое Польяново, Людкино, Пресное, Чебаклы	32	5	37
Всего	371	76	447

Всего исследовано 48 озер. Параллельно получены гидрохимические данные (Долматова, Котовщиков, 2013; Кириллов и др., 2008, 2009, 2010).

Район исследований расположен в условиях континентального климата на территории Западно-Сибирской низменности в пределах двух физико-географических зон: степной и лесостепной (Поползин, 1967; Савченко, 1997). Озера этого региона различаются размерами, типом питания, минерализацией вод. Общее свойство изученных озер – их мелководность, наличие мягких грунтов, многолетняя изменчивость водного режима. На многих озерах ведется промысел водных биоресурсов (Водоемы..., 1999). Более подробно методы и условия отбора проб, а также таксономический состав и структура сообществ макробеспозвоночных охарактеризованы в предыдущих работах (Вдовина, Безматерных, 2015; Vdovina, Bezmaternykh, 2016).

Материал для исследований отбирали и обрабатывали по стандартным гидробиологическим методикам (Руководство..., 1992): качественные сборы проводили сачком или скребком, количественные – дночерпателем Петерсена с площадью захвата 0.025 м^2 или штанговым дночерпателем ГР 91 с площадью захвата 0.007 м^2. Было отобрано и проанализировано 371 и 76 количественных и качественных проб соответственно. Отношение видов макробеспозвоночных в каждой трофической группе определяли по классификации Яковлева (2005), с уточнением Емельяновой (1994), Монакову (1998), Прокину (2008), Silina, Prokin (2008), Цихон-Луканиной (1987), Hadicke et al., (2017). Для оценки связи показателей сообществ донных беспозвоночных с экологическими факторами использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена. Сходство видового состава сообществ различных озер оценивали с помощь кластерного анализа по методу Варда (Электронный учебник..., 2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

С учетом преобладающего типа питания в исследованных озерах выделено четыре основных трофических группы гидробионтов: собиратели-детритофаги и факультативные фильтраторы (далее – собиратели-детритофаги), соскребатели, размельчители, хищники.

Таксономический состав. Наибольшим таксономическим разнообразием в сообществах макробеспозвоночных исследованных озер отличались собиратели-детритофаги, поедающие детрит на поверхности грунта. Эта группа включала 66 видов беспозвоночных; представлена брюхоногими моллюсками, личинками двукрылых семейств Chironomidae и Stratiomyidae, поденками из сем. Caenidae, а также фитодетритофагами из сем. Naididae.

В следующей по разнообразию (45 видов) группе хищников преобладали пиявки, личинки стрекоз, клопы семейств Corixidae, Gerridae, Nepidae и Notonectidae, жуки сем. Dytiscidae, личинки двукрылых семейств Chaoboridae и Ceratopogonidae. Отмечены хищные личинки ручей-

ников сем. Polycentropodidae, хирономид подсем. Tanypodinae и рода *Cryptochironomus*, жуки сем. Hydrophilidae. Хищников разделяли на активно охотящихся за жертвой (пиявки, водные жуки, хирономиды, хаобориды), сидящих в засаде (стрекозы, клопы), а также использующих сети и ловушки наряду с активным захватом жертвы (личинки ручейников сем. Polycentropodidae).

В группу размельчителей (18 видов) вошли брюхоногие моллюски рода *Lymnaea*, ручейники из семейств Limnephilidae и Phryganeidae, хирономиды рода *Cricotopus*, двукрылые сем. Tipulidae, фитофильные жуки семейств Chrysomelidae и Haliplidae.

Видовой состав соскребателей включал два вида семейств Molannidae и Dryopidae.

Часть выявленных видов можно отнести как к соскребателям, так и к размельчителям – это личинки ручейников сем. Leptoceridae и *Gammarus lacustris* Sars. Подобная ситуация характерна для представителей отр. Lepidoptera, которые принадлежат к собирателям – облигатным фильтраторам и соскребателям. Не вошли в анализ личинки семейств Dolichopodidae и Scathophagidae, которые не удалось идентифицировать до вида и всеядные личинки сем. Tabanidae.

Более детальное рассмотрение полученных данных позволило выявить характер изменчивости трофической структуры видового состава в зависимости от уровня минерализации вод. В олиго- и субгалинных озерах отмечены все выделенные трофические группы. Наиболее многочисленны собиратели-детритофаги (46 и 44% соответственно), далее по числу видов следовали хищники (40 и 39%), размельчители (13 и 12%) и соскребатели (1 и 5%). С увеличением минерализации воды (в гипогалинных озерах) снижалась доля собирателей-детритофагов (35%), увеличивалась доля хищников (49%) и размельчителей (16%), исчезла группа соскребателей. В мезо- и гипергалинных снизилась доля хищников (30%) и увеличилась доля размельчителей (30%). Доля собирателей-детритофагов достигала 40%.

Трофический спектр видового состава макробеспозвоночных в пределах групп различного уровня минерализации изменялся в зависимости от типа грунта (рис. 1). На илистых грунтах в олигогалинных озерах доминировали собиратели-детритофаги (45%), субдоминировали хищники (40%), далее по количеству видов следовали размельчители (15%). На песчаных грунтах донных беспозвоночных в основном представляли собиратели-детритофаги (64%), далее шли хищники (22%), размельчители (7%) и соскребатели (7%). В субгалинных озерах собиратели-детритофаги доминировали на обоих типах грунта. При переходе от илистых к песчаным грунтам доля размельчителей увеличивалась, хищников – уменьшалась. В более минерализованных гипогалинных озерах, как и в предыдущей группе озер, наблюдалось снижение доли хищников и повышение – размельчителей.

Илистые грунты представлены в озерах всех уровней минерализации. Очень близки по соотношению основных трофических групп зообентоса были олиго- и субгалинные озера (рис. 1а). В этих группах озер преобладали собиратели-детритофаги (45 и 46% соответственно), далее по числу видов следовали хищники (40 и 42% соответственно), незначительно различались доли размельчителей (15 и 12%). В гипогалинных озерах отмечена меньшая доля видов собирателей-детритофагов (37.5%) и большая – хищников (54%). В озерах с более высокой минерализацией вод (мезо- и гипергалинные озера) отсутствовали размельчители, доминировали хищники (66%), субдоминировали собиратели-детритофаги (34%). Следовательно, на илистых грунтах при повышении минерализации вод постепенно снижалась доля собирателей-детритофагов и увеличивалась доля хищников.

Несколько иначе представлен трофический спектр видового состава донных беспозвоночных на песчаных грунтах (рис. 1в). Здесь также при увеличении минерализации снижалась доля собирателей-детритофагов (с 64 до 33%), возрастало количество хищников (с 22 до 45%). С увеличением минерализации увеличивалась роль размельчителей. В мезо- и гипергалинных озерах данный тип грунта отсутствовал.

Общая биомасса. На илистых грунтах по биомассе доминировали собиратели-детритофаги, их доля в различных по минерализации озерах изменялась от 39 до 77% общей биомассы макробеспозвоночных (рис. 1б). В олигогалинных озерах богатая по видовому составу группа собирателей-детритофагов в количественном отношении находилась почти на одном уровне с размельчителями и хищниками. С увеличением минерализации (суб- и гипогалинные озера) по биомассе преобладали собиратели-детритофаги (по 67%), количество хищников и размельчителей снижалось. В озерах с более высокой минерализацией вод (мезо- и гипергалинные озера) доминировали собиратели-детритофаги (77%), на долю хищников приходилось 23%, размельчители отсутствовали.

На песках также отмечена тенденция увеличения доли хищников при повышении солености вод, биомасса собирателей-детритофагов в различных по минерализации озерах изменялась незначительно (35–48% общей биомассы). В олигогалинных озерах преобладали собиратели-детритофаги (48%), субдоминировали размельчители (25%) (рис. 1г). В суб- и гипогалинных озерах соотношение собирателей-детритофагов и хищников было фактически одинаковым. Биомасса раз-

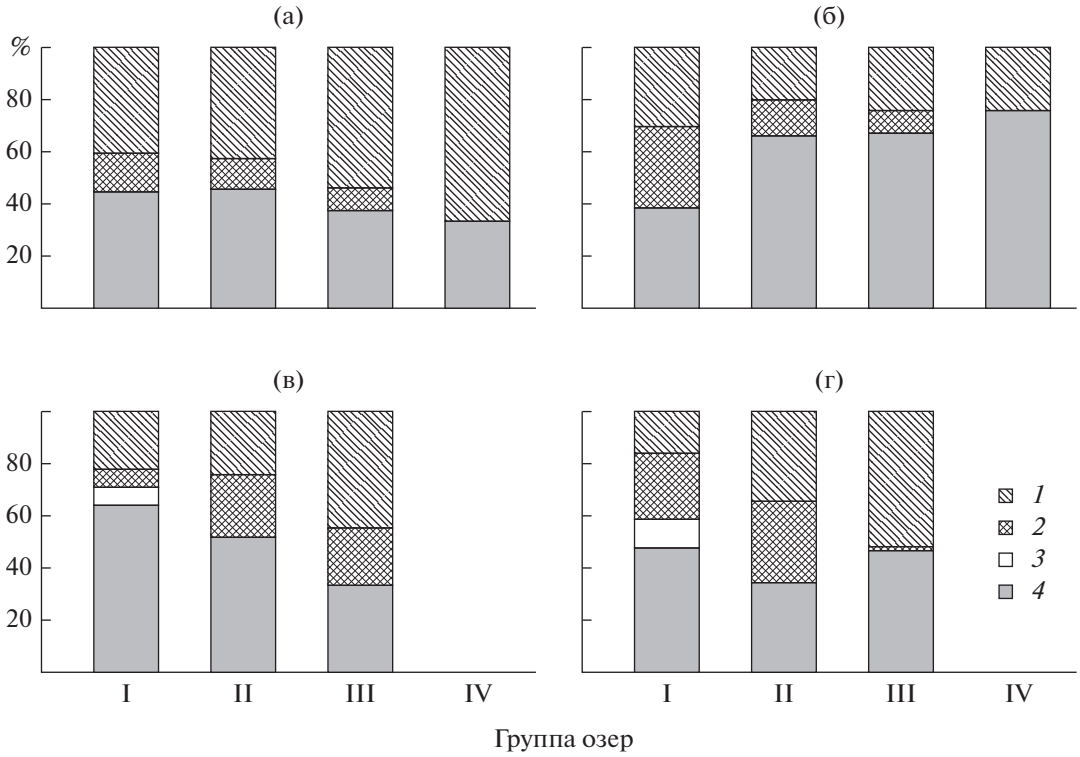

Рис. 1. Доли трофических групп в видовом составе (а, в) и общей биомассе (б, г) сообществ макробеспозвоночных исследованных озер с разным уровнем минерализации на илистых (а, б) и песчаных грунтах (в, г). I–IV см. табл. 1; *1* – хищники, *2* – размельчители, *3* – соскребатели, *4* – собиратели-детритофаги.

мельчителей незначительно колебалась в олиго- и субгалинных озерах (25–30%), с увеличением минерализации их доля снижалась до 2% общей биомассы зообентоса. Соскребатели присутствовали только в олигогалинных озерах.

Индивидуальная масса организмов. С трофической структурой сообществ тесно связаны средние размерные характеристики, входящих в них организмов. Известно, что минерализация вод оказывает существенное влияние не только на разнообразие, но и на рост и развитие гидробионтов (Хлебович, 1974). Анализ влияния фактора минерализации вод на размерные характеристики макрозообентоса озер (общей выборки по всем озерам, а также группированной по типам грунтов) не позволил установить статистически значимых зависимостей (низкая достоверность аппроксимации полученных функций R^2 <0.3 и коэффициент корреляции Спирмена r <0.5 при уровне достоверности p >0.5). При этом средняя индивидуальная масса бентосных организмов на различных типах грунта достоверно различалась: на илах она была значительно больше, чем на песках (рис. 2). Таким образом, размерные характеристики макробеспозвоночных бентоса в основном определяются типом грунта, а не минерализацией вод.

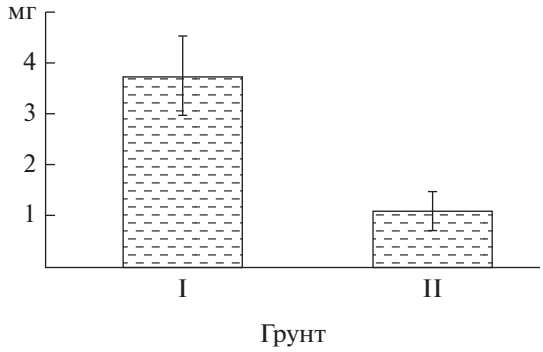

Рис. 2. Средняя индивидуальная масса макробеспозвоночных на илистых (I) и песчаных (II) грунтах исследованных озер.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В исследованных озерах, в соответствии с классификацией Яковлева (2005), представлены все трофические группы, за исключением группы грунтозаглатывателей, в которую в основном входят представители различных семейств класса Oligochaeta. Характерная черта озер юга Обь-Иртышского междуречья – низкое разнообразие олигохет (Bezmaternykh, Zhukova, 2013). По-види-

мому, это связано с негативным воздействием на олигохет повышенной минерализации вод, отмеченным для других озер и озерных систем (Экология..., 1986; Wolfram et al., 1999). Для трофической структуры донных макробеспозвоночных изученных озер характерно доминирование по видовому составу группы собирателей-детритофагов и субдоминирование хищников. Преобладание группы собирателей-детритофагов в зообентосе выявлено рядом исследователей для озер (Батурина и др., 2014; Курашов, 1994; Яковлев, 2000, 2005) и рек (Зинченко и др., 2010). Максимальный вклад в общую биомассу на илистых грунтах вносят собиратели-детритофаги, на песчаных – собиратели-детритофаги и хищники, что характерно для небольших озер ≤0.5 км^2 (Яковлев, 2005).

Проведенный кластерный анализ показал, что наибольшее сходство трофической структуры сообществ макробеспозвоночных отмечено между пресноводными олиго- и субгалинными озерами, ниже – с гипогалинными озерами, а наименьшее – с наиболее солеными мезо- и гипергалинными озерами (рис. 3). Ранее отмечено значительное сходство фаун озер различного уровня минерализации, связанное с тем, что большинство обитающих в них видов относится к экологически пластичным эврибионтам (Specziar, Biro, 1998).

В изученных пресных и солоноватых озерах большая часть видов приходилась на долю собирателей-детритофагов, в основном представленных комарами-звонцами. Основную массу хищников составили пиявки, стрекозы и клопы, большая часть размельчителей относилась к моллюскам и ручейникам, группу соскребателей, в основном, образовывали ручейники и жуки. С увеличением минерализации вод снижалось количество таксонов и менялся состав трофических групп. Среди соскребателей-детритофагов преобладали хирономиды, хищников представляли стрекозы и клопы, большая часть размельчителей приходилась на брюхоногих моллюсков, группа соскребателей отсутствовала. При минерализации >25 г/л все трофические группы представляли только беспозвоночные из отряда двукрылых. Ранее отмечено отсутствие в макрозообентосе мезо- и гипергалинных озер Обь-Иртышского междуречья каких-либо таксонов, кроме двукрылых (Жукова, Безматерных, 2013). Хотя имеются сведения (Rawson, Moore, 1944) об отдельных представителях семейств жесткокрылых и клопов, имеющих широкий диапазон обитания при солености ≤118 г/л. Большинство видов семейств жесткокрылых Hydraenidae, Dytiscidae и Hydrophilidae обитают в диапазоне солености до ≤100 г/л; Corixidae: типичные представители солоноватых и соленых вод, отмечены при солености 3.5–134 г/л (Barahona et al., 2005).

Рис. 3. Результаты кластерного анализа трофического спектра видового состава макробеспозвоночных озер разного уровня минерализации (по всем типам грунтов). Обозначения, см. в табл. 1.

Показано (Беляков, Скворцов, 1994; Вдовина, Безматерных, 2015), что количественное развитие и состав донных беспозвоночных в конкретных биотопах озер зависят в первую очередь от локальных условий, главным образом от грунта. В исследованных озерах независимо от минерализации вод и на илистых, и на песчаных грунтах максимальный вклад в биомассу вносили собиратели-детритофаги. Никитенко (2014) также отмечено доминирование этой группы на биотопах ила и песка. Остальные трофические группы при увеличении минерализации вод на различных грунтах представлены по-разному. На илах доля видов размельчителей и биомасса снижались, на песках количество видов возрастало. Группа соскребателей присутствовала только в олигогалинных озерах. Видовое разнообразие хищников увеличивалось при повышении солености воды на илистых и на песчаных грунтах по сравнению с другими группами, их доля в биомассе сообществ была меньше на песчаных грунтах, чем на илистых. Сходная тенденция отмечена Яковлевым (2005) в пресноводных озерах северной Фенноскандии. Увеличение роли хищников при возрастании минерализации вод связано с гидрологическими и гидрохимическими характеристиками исследованных озер. Большинство исследованных озер с высоким уровнем минерализации бессточные. Возрастание доли хищников в таких озерах связано со скудностью высшей водной растительности в результате высыхания литорали, а также с уменьшением нагрузки со стороны бентосоядных рыб (Яковлев, 2005).

В озерах Обь-Иртышского междуречья, в отличие от эстуариев (Удалов и др., 2004), с понижением солености воды не наблюдается уменьшения среднего размера (средней индивидуальной массы) макробеспозвоночных. Это, по-видимому, обусловлено присутствием эвригалинных видов и отсутствием в изученных озерах истинных галофилов – видов, которые могут реагировать на опреснение уменьшением индивидуальной массы особей, поскольку для них это неблагоприятные условия, негативно влияющие на водно-солевой обмен (Хлебович, 1974).

Выводы. В исследованных озерах различного уровня минерализации выявлены четыре основные трофические группы донных макробеспозвоночных, по видовому составу доминировала группа собирателей-детритофагов, субдоминировала группа хищников. Олиго- и субгалинные озера наиболее близки по трофическому спектру макробеспозвоночных относительно других озер, а мезо- и гипергалинные озера – наиболее отличаются от прочих. На илистых грунтах при повышении минерализации вод постепенно снижалась доля собирателей-детритофагов и увеличивалась доля хищников. На песчаных грунтах доля хищников в видовом составе была ниже, чем на илистых. По биомассе на илистых грунтах озер всех уровней минерализации доминировали собиратели-детритофаги, доля хищников в биомассе сообществ донных макробеспозвоночных последовательно уменьшалась от олигогалинных до мезо-гипергалинных озер. На песчаных грунтах максимальная доля хищников в биомассе отмечена в субгалинных и гипогалинных озерах, где они доминировали наравне с собирателями-детритофагами. Средняя индивидуальная биомасса макробеспозвоночных в изученных озерах в основном определялась не минерализацией вод, а типом грунта.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем искреннюю благодарность сотрудникам лаборатории водной экологии и Центра водно-экспедиционных исследований Института водных и экологических проблем СО РАН за помощь в сборе и анализе материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках темы госзадания (регистрационный номер АААА-А17-117041210244-5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батурина М.А., Лоскутова О.А., Щанов В.М. 2014. Структура и распределение зообентоса озер Харбейской системы // J. Sib. Fed. Univ., Biol. V. 7. P. 332.

Беляков В.П., Скворцов В.В. 1994. Макро- и мейобентос, их продукция // Особенности структуры экосистем озер Крайнего Севера (на примере озер Большеземельской тундры). Санкт-Петербург: Наука.

Благовидова Л.А. 1973. Влияние факторов среды на зообентос озер юга Западной Сибири // Гидробиол. ж. Т. 9. № 1. С. 55.

Вдовина О.Н., Безматерных Д.М. 2015. Фауна водных макробеспозвоночных озер юга Обь-Иртышского междуречья // Известия Алтайского отделения Русского географического общества. № 3. С. 46.

Водоемы Алтайского края. 1999. Новосибирск: Наука.

Гусаков В.А. 2007. Мейобентос Рыбинского водохранилища. Москва: Товарищество научных изданий КМК.

Долматова Л.А., Котовщиков А.В. 2013. Оценка экологического состояния озер Новосибирской области по химическому составу воды и пигментным характеристикам фитопланктона // Вода: химия и экология. № 7. С. 28.

Емельянова Л.В. 1994. Гаммариды литорали днепровских водохранилищ. Киев: Наукова думка.

Жукова О.Н., Безматерных Д.М. 2013. Минерализация как фактор формирования зообентоса озер юга Обь-Иртышского междуречья // Тр. Зоол. ин-та РАН. Прил. № 3. С. 120.

Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Выхристюк Л.А., Шитиков В.К. 2010. Разнообразие и структура сообществ макрозообентоса высокоминерализованной р. Хара (Приэльтонье) // Поволжский экологический журнал. № 1. С. 14.

Кириллов В.В., Безматерных Д.М., Зарубина Е.Ю. и др. 2008. Состав и структура экосистем степных озер Алтайского края в 2008 г. // Наука – Алтайскому краю. Барнаул: Изд-во Азбука. Вып. 2. С. 237.

Кириллов В.В., Зарубина Е.Ю., Безматерных Д.М. и др. 2009. Сравнительный анализ экосистем разнотипных озер Касмалинской и Кулундинской долин древнего стока // Наука – Алтайскому краю. Барнаул: Изд-во Азбука. Вып. 3. С. 311.

Кириллов В.В., Зарубина Е.Ю., Котовщиков А.В. и др. 2010. Состав и структура водных экосистем бассейна реки Бурлы в 2010 году // Наука – Алтайскому краю. Барнаул: Изд-во Алтайский дом печати. Вып. 4. С. 239.

Курашов Е.А. 1994. Мейобентос как компонент озерной системы. Санкт-Петербург: Алга-фонд.

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

Никитенко Е.В. 2014. Макрозообентос водоемов долины Восточного Маныча: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок.

Опыт комплексного изучения и использования Карасукских озер. 1982. Новосибирск: Наука.

Поползин А.Г. 1967. Озера Обь-Иртышского бассейна (Зональная комплексная характеристика). Новосибирск: Зап.-Сиб. кн. изд-во.

Прокин А.А. 2008. Водные жесткокрылые (Coleoptera) малых рек Европейской части России: разнообразие, биоценотическая и индикационная роль // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана: Лекции и матер. докл. Всерос. шк.-конф. Борок, 18–21 ноября. Ярославль. С. 38.

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. 1992. Санкт-Петербург: Гидрометеоиздат.

Савченко Н.В. 1997. Озера южных равнин Западной Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН.

Удалов А.А., Бурковский И.В., Мокиевский В.О. и др. 2004. Изменение основных характеристик микро-, мейо- и макробентоса по градиенту солености в эстуарии Белого моря // Океанология. Т. 44. № 4. С. 549.

Хлебович В.В. 1974. Критическая соленость биологических процессов. Ленинград: Наука.

Цихон-Луканина Е.А. 1987. Трофология водных моллюсков. Москва: Наука.

Экология озера Чаны. 1986. Новосибирск: Наука.

Электронный учебник по статистике. 2012. http://www.statsoft.ru/home/textbook/default.htm

Яковлев В.А. 2000. Трофическая структура зообентоса – показатель состояния водных экосистем и качества воды // Водные ресурсы. Т. 27. № 2. С. 237.

Яковлев В.А. 2005. Пресноводный зообентос северной Фенноскандии (разнообразие, структура и антропогенная динамика). Апатиты: Изд-во Кольск. науч. центра РАН. Ч. 2.

Barahona J., Millon A., Velasco J. 2005. Population dynamics, growth and production of *Sigara selecta* (Fieber, 1848) (Hemiptera, Corixidae) in a Mediterranean hypersaline stream // Freshwater Biol. V. 50. P. 2101.

Bezmaternykh D.M., Zhukova O.N. 2013. Composition, structure and factors of formation of communities of benthic invertebrates in lakes of the South of the Ob-Irtysh interfluve // Russ. J. Ecol. V. 44. № 2. P. 170. https://doi.org/10.1134/S1067413613020057

Cooper R.N., Wissel B. 2012. Interactive effects of chemical and biological controls on food-web composition in saline prairie lakes // Aquat. Biosyst. V. 8. № 29. P. 1. https://doi.org/10.1186/2046-9063-8-29

Cummins K.W. 1973. Trophic relation in aquatic insects // Ann. Rev. Entomol. V. 8. P. 183.

Hädicke C., Rebet D., Kment P. 2017. The diversity of feeding habits recorded for water boatmen (Heteroptera: Corixoidea) world-wide with implications for evaluating information on the diet of aquatic insects // Eur. J. Entomol. V. 114. P. 147. https://doi.org/10.14411/eje.2017.020

Hammer U.T. 1986. Saline Lake Ecosystems of the World. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers.

Kipriyanova L.M., Yermolaeva N.I., Bezmaternykh D.M. et al. 2007. Changes in the biota of Chany Lake along a salinity gradient // Hydrobiologia. V. 576. № 1. P. 83. https://doi.org/10.1007/s10750-006-0295-9

Merritt R.W., Cummins K.W., Berg M.B. 2008. An introduction to the aquatic insects of North America. Dubuque: Kendall Hunt Publishing.

Merritt R.W., Cummins K.W., Berg M.B. 2017. Trophic Relationships of Macroinvertebrates // Methods in Stream Ecology. V. 1. Ecosystem Structure. Cambridge: Academic Press. P. 413.

Rawson D.S., Moore J.E. 1944. The saline lakes of Saskatchewan // Can. J. Res. D. V. 22. P. 141.

Silina A.E., Prokin A.A. 2008. The trophic structure of macrozoobentos in march waterbodies of the forest-steppe zone in the Middle Russian Hills // Inland Water Biology. V. 1. № 3. P. 231. https://doi.org/10.1134/S199508290803006

Specziar A., Biro P. 1998. Spatial distribution and short-term changes of benthic macrofauna in Lake Balaton (Hungary) // Hydrobiologia. V. 389. P. 203.

Timm H., Mols T. 2005. Macrozoobenthos of Lake Verevi // Hydrobiologia. V. 547. P. 185. https://doi.org/10.1007/s10750-005-4159-5

Vdovina O.N., Bezmaternykh D.M. 2016. Peculiarities of Macrozoobenthos in Lakes of Different Mineralization of the Southern Section of the Ob-Irtysh Interfluve // Hydrobiological J. V. 52. №. 3. P. 65. https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v52.i3.60

Williams W.D. 1998. Salinity as a determinant of the structure of biological communities in salt lakes // Hydrobiologia. V. 381. P. 191.

Wolfram G., Donabaum K., Schagerl M., Kowarc V. 1999. The zoobenthic community of shallow salt pans in Austria – preliminary results on phenology and the impact of salinity on benthic invertebrates // Hydrobiologia. V. 408/409. P. 193.

Trophic Structure of Benthic Macroinvertebrate Communities from Lakes with Different Salinity in the Southern Ob-Irtysh Interfluve

D. M. Bezmaternykh[1, *] and O. N. Vdovina[1]

[1] *Institute for Water and Environmental Problems Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Barnaul, Altai Krai, Russia*

**e-mail: bezmater@iwep.ru*

The trophic structure of benthic macroinvertebrate communities from lakes with different salinity (from oligohaline to hyperhaline ones) in the southern Ob-Irtysh interfluve was investigated. In 48 studied lakes, four trophic groups of macroinvertebrates were identified: 1) predators; 2) grinders; 3) scrapers; 4) collectors-detritus consumers and facultative filter feeders. It was found that the proportion of different trophic groups in taxonomic composition and biomass of macroinvertebrate communities changes with increasing water salinity in lakes.

Keywords: bottom macroinvertebrates, trophic structure, salinity, lakes

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 1, с. 57–66

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.587/282.3(1-924.14/.16)

ЗООБЕНТОС ПЛЕСОВЫХ УЧАСТКОВ ПОРОЖИСТЫХ ВОДОТОКОВ: СОСТАВ, ОБИЛИЕ И ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА (НА ПРИМЕРЕ ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ)

© 2020 г. И. А. Барышев*

Институт биологии Карельского научного центра РАН,
Петрозаводск, Республика Карелия, Россия
**e-mail: baryshev@bio.krc.karelia.ru*

Поступила в редакцию 07.05.2018 г.
После доработки 15.11.2018 г.
Принята к публикации 06.02.2019 г.

Исследованы состав и обилие зообентоса, выявлена структура сообществ донных беспозвоночных в условиях влияния биотопических, гидрологических и климатического факторов. Материал (106 количественных проб из 15 речных бассейнов, 61.6°–67.1° с.ш.) собирали с 2003 по 2017 гг. на плесах порожистых рек Восточной Фенноскандии. Основа фауны сформирована 151 видом, из них Diptera – 36 видов, Trichoptera – 23, Bivalvia – 21 и Ephemeroptera – 19. Наибольшая встречаемость в пробах отмечена для представителей Chironomidae (89%), Oligochaeta (72%), Sphaeriidae (58%), Ephemeroptera (40%), Trichoptera (28%). Разнообразие сообществ плесов было низким по сравнению с порогами. Обилие зообентоса многократно варьирует по участкам (0.06–42.6 тыс. экз./м^2 и 0.06–100.8 г/м^2). Средние значения (3106 ± 642 экз./м^2 и 6.6 ± 1.27 г/м^2) сопоставимы с обилием зообентоса порогов. Основу биомассы формировали Bivalvia (*Euglesa* spp.), Gastropoda (*Radix intermedia, Gyraulus borealis*), Diptera (Chironominae spp., *Dicranota bimaculata*) и Trichoptera (*Brachycentrus subnubilus, Hydropsyche contubernalis borealis*). Наименьшая биомасса зообентоса выявлена в плесах ручьев (1.4 ± 0.37 г/м^2), а наибольшая – в медиали рек (9.5 ± 2.52 г/м^2). Обнаружены локальные скопления (4% проб, преимущественно в медиали) крупных моллюсков (*Anodonta cygnea*, *Unio pictorum*, *U. tumidus*) с многократно увеличенной биомассой (0.5–3.6 кг/м^2 при плотности 80–120 экз./м^2). Из функциональных групп в составе зообентоса преобладали коллекторы-собиратели (32–60% биомассы), доли групп менялись в зависимости от особенностей биотопа, в частности характера грунта. Отмечено увеличение биомассы зообентоса в южной части региона – с 2.7±0.48 г/м^2 севернее 65° с.ш. до 8.6 ± 1.82 г/м^2 южнее 63° с.ш. Сравнение структуры зообентоса плесов порожистых рек Фенноскандии с таковой в равнинных реках других территорий не выявило принципиальных различий, что указывает на важность локальных гидрологических и других факторов в формировании состава и обилия сообществ донных беспозвоночных.

Ключевые слова: донные беспозвоночные, фауна, сообщества, биомасса, Республика Карелия, Кольский п-ов

DOI: 10.31857/S0320965220010027

ВВЕДЕНИЕ

Фенноскандия – природная страна, расположенная на территории Балтийского кристаллического щита. Слой четвертичных отложений относительно мал (Бискэ, 1959). В условиях молодого ландшафта (освобождение от ледника произошло 8–14 тыс. лет назад) с многочисленными выходами кристаллических горных пород формируются разветвленные озерно-речные системы, отличающиеся большим количеством порогов, чередующихся с плесами и проточными озерами. Водотоки этой территории выделены в отдельный “Кольский” гидробиологический тип (Жадин, 1950). Северное расположение (60°–70° с.ш.) обусловливает суровый климат. Ранее выявлена зависимость характеристик донного населения рек от особенностей гидрографической сети, связанных с четвертичной историей бассейнов (Зверева, 1969). Так, реки, протекающие по стабильным платформенным образованиям в течение длительного периода и отличающиеся выработанным продольным профилем, имеют вид равнинных, в русле большую роль играют наносные грунты (Богатов, Федоровский, 2017). Примером служат многие реки европейского северо-востока России – Средняя и Нижняя Печора, Ижма, Вычегда, где плесы и перекаты с “мягкими” грунтами – преобладающий тип биотопа (Зверева,

1969). На территории Фенноскандии плесы формируются на участках между порогами. Можно предположить, что транзит организмов и органического вещества между порогами и плесами оказывает существенное влияние на зообентос обоих биотопов.

Зообентос рек Восточной Фенноскандии изучали неоднократно, однако основное внимание уделяли порогам (Барышев, 2016). Плесовые участки специально не исследовали, данные о структуре зообентоса отрывочны (Беляков, 2006; Рябинкин, 2003, 2008; Яковлев, 2004, 2005). Вместе с тем, эти участки могут занимать существенную часть реки, здесь формируются особые сообщества донных беспозвоночных, имеющие большое значение в поддержании биологического разнообразия водотоков.

Цель работы – выявить основные структурные характеристики бентоса на плесовых участках водотоков Карелии и Мурманской обл., определить и проанализировать трофическую структуру зообентоса различных биотопов и субстратов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал исследования представлен 106 количественными пробами, собранными на плесовых участках водотоков российской части Фенноскандии в Республике Карелия и Мурманской обл. с 2003 по 2017 гг. Станции располагались на территории 15 речных бассейнов (от 61.6° с.ш. до 67.1° с.ш.), пять из которых относятся к водосбору Белого моря (Поной, Поньгома, Ковда, Кемь, Летняя) и десять – к водосбору Онежского озера (Чебинка, Кумса, Уница, Лижма, Суна, Шуя, Лососинка, Орзега, Большая Уя, Окунья тоня). Обследованы ручьи на участках с замедленным течением (12 проб), медиаль (50 проб) и рипаль (44 пробы) плесовых участков рек. Для ручьев характерны песчаные и песчано-галечные грунты; для медиали – каменистые, глинистые и песчано-галечные; для рипали – отложения детрита на илистых, песчаных или глинистых субстратах. Скорость течения составляла 0.02–0.3 м/с.

Пробы отбирали во второй половине лета при помощи дночерпателя ДАК-250 (площадь захвата 0.025 м^2, по два подъема на пробу), на малых водотоках – скребком с ячеей газа сачка уловителя 0.06 мм (с площади 0.05 м^2). Для фиксации использовали 70%-ный этанол. В лаборатории организмы сортировали по таксономическим группам с помощью бинокулярного микроскопа, а затем взвешивали с точностью 0.1 мг. Идентификацию видов проводили по современным пособиям (Определитель зоопланктона и зообентоса..., 2016; Определитель пресноводных беспозвоночных..., 1997, 1999, 2001). Виды сем. Sphaeriidae (Bivalvia) определены А.А. Фроловым (Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра РАН), класса Gastropoda – М.В. Винарским (Санкт-Петербургский государственный университет). Крупных представителей Bivalvia (сем. Unionidae) учитывали отдельно от прочего зообентоса. Названия видов (кроме Mollusca) приведены на основе базы данных Fauna Europea (De Jong, et al., 2014). Названия видов Gastropoda и Bivalvia даны в соответствии с работой (Vinarski, Kantor, 2016). Для оценки сапробности выбран метод Пантле–Букк в модификации, учитывающей “индикаторный вес” видов (Sladecek, 1973). Индексы биологического разнообразия рассчитаны по стандартным формулам (Magurran, 1998).

Для оценки различий между выборками численности и биомассы использовали *U*-критерий Манна–Уитни ($p \leq 0.05$), позволяющий работать с данными, имеющими логнормальное распределение, а для индексов разнообразия и сапробности, распределение которых обычно близко к нормальному, – критерий Стъюдента ($p \leq 0.05$) (Шитиков и др., 2003). Трофическую структуру сообществ оценивали по способу потребления пищи донными беспозвоночными, руководствуясь литературными данными (Cummins, Klugg, 1979; Sladecek, 1973). В работе приведены средние значения с указанием стандартной ошибки.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В плесовых участках водотоков зарегистрирован 151 таксон видового и надвидового ранга зообентоса. Список видов с указанием биотопа обитания представлен в табл. 1. Выявленные виды относятся к 5 типам, 10 классам, 25 отрядам, 57 семействам и 117 родам. Наибольшей встречаемостью по пробам отличаются таксоны Chironomidae (89%), Oligochaeta (72%), Sphaeriidae (58%), Ephemeroptera (40%), Trichoptera (28%). Представителей трех первых групп не всегда можно было определить до вида, поэтому выявить встречаемость для отдельных видов не удалось. В отр. Ephemeroptera наибольшая встречаемость отмечена для *Baetis fuscatus* (11%) и *Serratella ignita* (11%), *Ecdyonurus joernensis* (8%), *Ephemera vulgata* (7%); в отр. Trichoptera – *Brachycentrus subnubilus* (6%) и *Neureclipsis bimaculata* (6%). Также часто зарегистрированы отдельные представители Plecoptera (*Leuctra fusca*, 14%) и Coleoptera (*Elmis* spp., 9%; *Oulimnius tuberculatus*, 8%). Средние значения индексов разнообразия по Шеннону были 1.03 ± 0.057, по Симпсону – 0.50 ± 0.026, различия между биотопами по этим характеристикам статистически не достоверны (критерий Стьюдента).

Обилие зообентоса существенно варьировало по участкам (от 0.06 до 42.6 тыс. экз./м^2 и от 0.06 до 100.8 г/м^2), средние значения достигали 3106 ± ± 642 экз./м^2 и 6.6 ± 1.27 г/м^2. Численность и био-

Таблица 1. Таксономический состав зообентоса плесовых участков водотоков Восточной Фенноскандии

Таксон	Ручьи	Реки	
		медиаль	рипаль
Тип Porifera			
Spongilla lacustris (Linnaeus, 1758)	–	+	+
Тип Nematoda	+	+	+
Тип Annelida, класс Oligochaeta			
Eiseniella tetraedra (Savigny 1826)	–	+	+
Enchytraeidae sp.	–	+	–
Lamprodrilus isoporus Michaelsen, 1901	–	–	+
Limnodrilus hoffmeisteri Claparède, 1862	–	–	+
Lumbricus variegatus Müller, 1774	+	+	–
Spirosperma ferox Eisen, 1879	+	+	+
Tubifex tubifex (Müller, 1774)	+	–	–
Uncinais uncinata (Ørsted, 1842)	–	+	–
Подкласс Hirudinea			
Erpobdella octoculata (Linnaeus, 1758)	–	+	–
Glossiphonia complanata (Linnaeus, 1758)	–	+	+
Helobdella stagnalis (Linnaeus, 1758)	+	+	+
Theromyzon tessulatum (O.F. Müller, 1774)	–	+	–
Тип Mollusca, класс Bivalvia			
Anodonta cygnea (Linnaeus, 1758)	–	+	+
Euglesa (*Cingulipisidium*) *nitida* (Jenyns, 1832)	–	+	+
E. (*Cyclocalyx*) *lapponica* (Clessin in Westerlund, 1873)	–	+	–
E. (*Cyclocalyx*) *scholtzii* (Clessin, 1873)	+	–	–
E. (*Euglesa*) *curta* (Clessin, 1874)	–	+	+
E. (*E.*) *ponderosa* (Stelfox, 1918)	–	+	+
E. (*Henslowiana*) *henslowana* (Sheppard, 1825)	–	+	+
E. (*H.*) *lilljeborgii* Clessin in Esmarket Hoyer, 1886	–	+	+
E. (*H.*) *polonica* Anistratenko et Starobogatov, 1990	–	+	–
E. (*Hiberneuglesa*) *normalis* (Stelfox, 1929)	–	+	+
E. (*H.*) *parvula* (Clessin in Westerlund, 1873)	–	–	+
E. (*Pseudeupera*) *subtruncata* (Malm, 1855)	–	+	+
E. (*P.*) *turgida* (Clessin in Westerlund, 1873)	–	–	+
E. (*Pulchelleuglesa*) *acuticostata* Starobog. et Korn., 1989	–	+	+
E. (*Roseana*) *globularis* (Clessin in Westerlund, 1873)	+	–	–
E. (*Tetragonocyclas*) *baudoniana* (de Cessac, 1855)	–	–	+
E. (*T.*) *milium* (Held, 1836)	–	+	–
Pisidium amnicum (Müller, 1774)	–	+	–
Sphaerium westerlundi Westerlund, 1873	–	+	+
Unio pictorum (Linnaeus, 1758)	–	+	+
U. tumidus Retzius, 1788	–	–	+
Класс Gastropoda			
Bathyomphalus crassus (Da Costa, 1778)	–	–	+
Gyraulus (*Gyraulus*) *borealis* (Lovén in Westerlund, 1875)	+	+	+
G. (*G.*) *stelmachoetius* (Bourguignat, 1860)	+	+	
Lymnaea (*Lymnaea*) *stagnalis* (Linnaeus, 1758)	–	–	+
Planorbis (*Planorbis*) *planorbis* (Linnaeus, 1758)	–	+	+
Radix (*Peregriana*) *intermedia* (Lamarck, 1822)	+	+	+
Valvata (*Cincinna*) *piscinalis* O.F. Müller, 1774	+	–	–
V. (*Sibirovalvata*) *confusa* Westerlund, 1897	–	–	+
Тип Arthropoda, класс Grustacea			
Asellus aquaticus (Linnaeus, 1758)	–	+	+
Eurycercus lamellatus (O.F. Müller, 1776)	–	+	–
Gammarus lacustris G.O. Sars, 1863	–	+	+
Класс Ostracoda	+	+	–
Класс Arachnida, Hydracarina group	+	+	+
Класс Insecta			
Отряд Hemiptera *Aphelocheirus aestivalis* (Fabricius, 1794)	–	+	–
Отряд Coleoptera *Agabus* sp.	+	–	–

Таблица 1. Продолжение

Таксон	Ручьи	Реки	
		медиаль	рипаль
Donacia sp.	–	+	+
Elmis aenea (Müller, 1806)	+	+	–
E. maugetii Latreille, 1802	+	+	–
Halipus sp.	–	+	+
Hydrophilus sp.	–	+	–
Limnius volckmari (Panzer, 1793)	–	+	+
Oulimnius tuberculatus (Müller, 1806)	+	+	+
Отряд Megaloptera			
Sialis sordida Klingstedt, 1933	–	+	+
S. fuliginosa Pictet, 1836	+	+	+
S. lutaria (Linnaeus, 1758)	–	+	+
Отряд Neuroptera			
Sisyra fuscata (Fabricius, 1793)	–	+	–
Отряд Ephemeroptera			
Baetis fuscatus (Linnaeus, 1761)	+	+	–
B. rhodani (Pictet, 1843)	+	–	+
B. vernus Curtis, 1834	+	+	–
Caenis horaria (Linnaeus, 1758)	–	+	–
Centroptilum luteolum Müller, 1776	+	–	–
Cloeon (Procloeon) bifidum Bengtsson, 1912	–	+	–
C. sp.	–	+	+
Ecdyonurus joernensis Bengtsson, 1909	–	+	–
Ephemera danica Müller, 1764	–	+	–
E. vulgata Linnaeus, 1758	–	+	+
Ephemerella aurivillii (Bengtsson, 1909)	–	+	–
E. mucronata (Bengtsson, 1909)	–	+	–
Habrophlebia lauta McLachlan, 1884	+	+	+
Heptagenia dalecarlica Bengtsson, 1912	–	+	–
H. sulphurea (Müller, 1776)	–	+	–
Metretopus borealis (Eaton, 1871)	+	+	–
Nigrobaetis digitatus (Bengtsson, 1912)	–	+	–
Paraleptophlebia submarginata (Stephens, 1835)	–	+	–
Serratella ignita (Poda, 1761)	+	+	+
Отряд Plecoptera			
Amphinemura borealis (Morton, 1894)	–	+	–
Arcynopteryx compacta (McLachlan, 1872)	–	+	–
Diura nanseni (Kempny, 1900)	+	+	–
Isoperla difformis (Klapalek, 1909)	–	+	–
Leuctra digitata Kempny, 1899	–	+	+
L. fusca (Linnaeus, 1758)	+	+	+
Nemoura cinerea Stephens, 1836	–	+	+
Taeniopteryx nebulosa (Linnaeus, 1758)	–	+	–
Отряд Trichoptera			
Agraylea multipunctata Curtis, 1834	–	+	–
Arctopsyche ladogensis (Kolenati, 1859)	–	+	–
Athripsodes aterrimus (Stephens, 1836)	–	+	–
A. cinereus (Curtis, 1834)	–	+	–
Brachycentrus subnubilus Curtis, 1834	–	+	–
Ceraclea sp.	–	+	+
Ceratopsyche newae (Kolenati, 1858)	–	+	–
Cyrnus trimaculatus (Curtis, 1834)	–	–	+
Halesus sp.	–	–	+
Hydropsyche borealis Martynov, 1926	–	+	–
H. pellucidula (Curtis, 1834)	–	+	–
Hydroptila sp.	–	+	–
Lepidostoma hirtum (Fabricius, 1775)	–	+	–
Limnephilus sp.	–	+	–
Neureclipsis bimaculata (Linnaeus, 1758)	–	+	+

Таблица 1. Окончание

Таксон	Ручьи	Реки	
		медиаль	рипаль
Oecetis sp.	–	+	–
Oligostomus reticulata (Linnaeus, 1761)	+	–	–
Oxyethira sp.	+	+	–
Plectrocnemia conspersa (Curtis, 1834)	+	–	–
Polycentropus flavomaculatus (Pictet, 1834)	+	+	–
Potamophylax sp.	–	–	+
Rhyacophila nubila Zetterstedt, 1840	+	+	+
Stenophylax sp.	+	+	+
Отряд Odonata			
Aeshna cyanea Müller, 1764	–	–	+
Cordulegaster boltonii Donovan, 1807	–	+	+
Gomphus vulgatissimus Linnaeus, 1758	–	+	+
Onychogomphus forcipatus Linnaeus, 1758	–	+	–
Отряд Diptera			
Сем. Athericidae			
Atherix ibis (Fabricus, 1798)	–	+	–
Сем. Ceratopogonidae	+	+	+
Сем. Pediciidae			
Dicranota bimaculata (Schummel, 1829)	+	–	+
Tricyphona immaculata (Meigen, 1804)	–	+	–
Сем. Limoniidae			
Hexatoma sp.	–	+	+
Phylidorea sp.	+	–	+
Сем. Tabanidae	–	–	+
Chrysops sp.	–	+	–
Сем. Tipulidae	–	–	+
Eleophila sp.	–	–	+
Сем. Simuliidae			
Cnetha sp.	+	–	–
Odagmia sp.	–	+	–
Simulium morsitans Edwards, 1915	–	+	–
S. sp.	+	+	–
Сем. Chironomidae			
Подсем. Tanypodinae			
Clinotanypus sp.	–	+	–
Procladius (Holotanypus) sp.	+	+	+
Tanypodinae spp.	+	+	+
Tanypus punctipennis Meigen, 1818	–	–	+
Подсем. Ortocladiinae			
Corynoneura carriana group sp.	–	+	–
Ortocladeinae spp.	+	+	+
Psectrocladius simulans (Johannsen, 1937)	+	+	–
Подсем. Chironominae			
Chironomus sp.	–	+	+
Cladopelma goetghebueri Spies & Saether, 2004	–	–	+
Cladotanitarsus mancus group sp.	–	–	+
Fleuria lacustris Kieffer, 1924	–	–	+
Harnischia curtilamellata (Malloch, 1915)	–	–	+
Heterotrissocladius marcidus (Walker, 1856)	–	+	–
H. subpilosus group sp.	–	+	–
Microchironomus tener (Kieffer, 1918)	–	–	+
Microtendipes pedellus group sp.	–	+	+
Polypedilum convictum group sp.	–	+	+
P. nubeculosum (Meigen, 1804)	–	–	+
P. scalaenum (Schrank, 1803)	–	–	+
Stictochironomus crassiforceps (Kieffer, 1922)	–	+	+
Tanytarsus sp.	–	+	–
Tribelos intextus (Walker, 1856)	–	+	–
Всего	42	115	79

Таблица 2. Численность (*N*) и биомасса (*B*) основных таксонов зообентоса плесовых участков водотоков Восточной Фенноскандии

Таксон	*N*, экз./м^2			*B*, г/м^2		
	Ручьи	Реки		Ручьи	Реки	
		медиаль	рипаль		медиаль	рипаль
Nematoda	25	12	1	0.018	0.008	0.000
Oligochaeta	107	245	515	0.135	0.619	0.468
Hirudinea	2	14	4	0.014	0.221	0.053
Bivalvia	169	185	138	0.374	2.602	0.493
Gastropoda	17	32	15	0.277	0.305	0.149
Crustacea	40	50	32	0.013	0.056	0.021
Hydracarina	8	7	1	0.005	0.009	0.001
Ephemeroptera	23	208	26	0.031	0.328	0.168
Plecoptera	73	118	6	0.036	0.129	0.007
Trichoptera	21	1261	11	0.030	2.528	0.108
Coleoptera	44	93	6	0.037	0.062	0.007
Heteroptera	0	27	0	0.000	0.497	0.000
Odonata	0	8	5	0.000	0.703	0.924
Megaloptera	0	7	18	0.000	0.101	0.211
Chironomidae	191	1187	2294	0.073	1.053	1.860
Diptera прочие	196	173	43	0.369	0.284	0.193
Всего	916 ± 185	3627 ± 1069	3113 ± 952	1.4 ± 0.37	9.5 ± 2.52	4.7 ± 0.89

масса основных таксонов по выделенным биотопам (без учета представителей Unionidae) приведены в табл. 2.

Зообентос плесовых участков ручьев отличался низким обилием по сравнению с медиалью и рипалью рек (критерий Манна–Уитни). Наибольшие биомасса и численность зообентоса выявлены в зоне медиали. В ручьях по биомассе преобладали представители Bivalvia (*Euglesa* spp.), Gastropoda (*Radix intermedia, Gyraulus borealis, G. stelmachoetius*) и личинки двукрылых (*Dicranota bimaculata*). В медиали многочисленны личинки ручейников (*Brachycentrus subnubilus, Hydropsyche contubernalis borealis*), двустворчатые моллюски (*Euglesa* spp.) и личинки хирономид подсем. Chironominae. В зообентосе рипали доминировали личинки хирономид (подсем. Chironominae).

Крупные двустворчатые моллюски – представители сем. Unionidae (*Anodonta cygnea*, *Unio pictorum*, *U. tumidus*) распространены локально и встречены в 11.3% проб. Вместе с тем, на отдельных участках (4% проб, преимущественно в медиали) эти виды могли формировать большую биомассу – 0.5–3.6 кг/м^2 при плотности 80–120 экз./м^2.

В южной части региона обилие зообентоса существенно возрастает. Так, севернее 65° с.ш. средние значения были 1.0 ± 0.22 тыс. экз./м^2 и 2.7 ± 0.48 г/м^2, от 63° с.ш. до 65° с.ш. – 0.8 ± ± 0.13 тыс. экз./м^2 и 1.9 ± 0.59 г/м^2, южнее 63° с.ш. – 4.1 ± 0.92 тыс. экз./м^2 и 8.6 ± 1.82 г/м^2. Отличие обилия зообентоса рек южнее 63° с.ш. (73 пробы) от расположенных севернее этой параллели (34 пробы) статистически значимо как по численности, так и по биомассе (критерий Манна–Уитни).

Трофическая структура зообентоса плесов представлена измельчителями, коллекторами (коллекторами-фильтраторами и коллекторами-собирателями), соскребателями и хищниками. Наибольшая доля по биомассе приходится на коллекторов (50–75%), т.е. обследованные участки могут быть классифицированы как ритраль.

Выявлены различия в соотношении функциональных трофических групп в зависимости от биотопа (ручьи, медиаль, рипаль) и типа грунта (илистый, песчаный, каменистый). Так, в рипали и медиали относительно крупных рек наибольшая доля приходится на коллекторов-собирателей (40–60% биомассы зообентоса). Трофическая структура зообентоса плесовых участков ручьев существенно отличается от таковой в более крупных водотоках, в первую очередь большой долей соскребателей. Доли хищников, измельчителей и коллекторов-фильтраторов сопоставимы, а доля коллекторов-собирателей в 2 раза меньше, чем в зообентосе рипали. Участие измельчителей в тро-

фической структуре зообентоса плесов относительно невелико и редко превышает 10% биомассы (табл. 3).

Тип грунта влиял на трофическую структуру зообентоса. Так, доля соскребателей повышалась с 2% на илистых грунтах до 30% на каменистых (табл. 4). Доля измельчителей также возрастала с увеличением фракции грунта (с 3 до 11%). Вместе с тем, на илистом грунте была велика доля хищников (24%). Крупные двустворчатые моллюски (сем. Unionidae), относящиеся к коллекторам-фильтраторам, преимущественно отмечены на илистых грунтах, но способные формировать скопления и на камнях, в частности, на значительном течении в начале плеса.

Таблица 3. Доля трофических групп зообентоса (% общей биомассы) на различных биотопах плесовых участков водотоков Восточной Фенноскандии

Трофическая группа	Ручьи	Реки	
		медиаль	рипаль
Измельчители	2 ± 0.9	9 ± 2.3	3 ± 1.4
Коллекторы-фильтраторы	27 ± 8.9	25 ± 4.3	14 ± 2.9
Коллекторы-собиратели	32 ± 9.3	40 ± 4.7	60 ± 4.9
Соскребатели	24 ± 11.0	11 ± 3.3	3 ± 1.5
Хищники	14 ± 4.7	15 ± 3.7	20 ± 3.8

Таблица 4. Доля трофических групп зообентоса (% общей биомассы) на различных грунтах плесовых участков водотоков Восточной Фенноскандии

Трофическая группа	Грунт		
	илистый	песчаный	каменистый
Измельчители	3 ± 1.7	5 ± 1.9	11 ± 3.7
Коллекторы-фильтраторы	20 ± 4.5	25 ± 3.8	10 ± 3.9
Коллекторы-собиратели	50 ± 6.0	48 ± 4.4	40 ± 8.4
Соскребатели	2 ± 1.5	8 ± 2.8	29 ± 8.6
Хищники	24 ± 5.1	13 ± 2.5	10 ± 5.6

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Плесы рек по гидрологическим характеристикам, характеру грунтов и проточности занимают промежуточное положение между порогами и русловыми озерами. По этой причине в составе зообентоса плесов можно ожидать присутствие как типично речных видов, так и видов, характерных для озер. Вместе с тем значительная часть специализированных реофильных и лимнофильных видов на плесовых участках рек может отсутствовать. Для северной части территории (Мурманская обл.) полный список видов пресноводного зообентоса (как реофильного, так и лимнофильного) составляет ~600 видов (Яковлев, 2005). К югу видовое разнообразие возрастает. Так, лимнофильная бентофауна водоемов Республики Карелия может насчитывать ~1100 видов без учета придонных планктонных ракообразных (Попченко, Александров, 1983). Для проточных озер бассейна р. Кемь известно ~500 видов (Рябинкин, 2003). Для сравнения, фауна вод территории Республики Коми насчитывает ~700 видов (Зверева, 1969). Для бентоса рек Урала и Тимана известно ~850 видов (Шубина, 2006). Однако основу фауны донных сообществ составляют лишь 25–30% таксонов видового списка, остальные встречаются существенно реже (Попченко, Александров, 1983). Так, для пороговых участков рек Восточной Фенноскандии ранее было выявлено 137 таксономических групп без подробного определения хирономид и олигохет (Baryshev, 2017). В зообентосе притока р. Ильдь (бассейн Рыбинского водохранилища), расположенного значительно южнее и отличающегося высокой сапробностью, в результате подробного обследования зарегистрировано 222 вида (Перова, 2016). В нижнем течении р. Сылва (бассейн р. Камы) в составе зообентоса выявлено 156 видов беспозвоночных (Паньков, 1997).

В настоящей работе часть гидробионтов (в первую очередь относящихся к группам Oligochaeta, Chironomidae и Hydracarina) не удалось определить до вида, что существенно сократило фаунистический список. Кроме того, данное исследование касается только части речных биотопов (плесовых участков). В связи с этим, число выявленных таксонов – 151, представляется вполне закономерным. Число видов, зарегистрированных в выделенных биотопах (ручьях, медиали, рипали) значительно различается (табл. 1), что может объясняться неодинаковым числом проб, поскольку сравнение разнообразия при помощи индексов Шеннона и Симпсона не показало статистически значимых различий.

Комплекс видов, формирующих основу биомассы зообентоса плесов, существенно отличается от выявленного ранее в сообществах пороговых участков (Барышев, 2014, 2015). Обнаруженное в зообентосе плесов доминирование беспозвоночных, относящихся к Bivalvia, Gastropoda и Chironomidae в значительной степени свойственно и для зообентоса озер (Рябинкин, 2008; Яковлев, 2005).

Значения индексов Шеннона (0.94–1.17) и Симпсона (0.45–0.51) указывают на относительно низкое разнообразие сообществ донных беспозвоночных на плесовых участках. Вместе с тем на пороговых участках различных рек Восточной Фенноскандии (кроме горных) значения индекса

Шеннона варьировали в пределах 1.20–2.77 и индекса Симпсона – 0.09–0.33 (Барышев, 2014, 2015; Барышев, Хренников, 2016; Комулайнен и др., 2013). Сравнительно высокое видовое разнообразие литореофильных сообществ, формирующихся на пороговых участках рек, связанное с разнообразием местообитаний в пределах биоценоза, не раз отмечали ранее (Шубина, 2006).

Средние значения численности и биомассы зообентоса плесовых участков рек (3106 ± 642 экз./м^2 и 6.6 ± 1.27 г/м^2) сопоставимы с выявленными ранее значениями для порогов Восточной Фенноскандии (Барышев, 2014, 2015; Барышев, Хренников, 2016; Комулайнен и др., 2013). Отмечена чрезвычайно высокая вариабельность обилия, по-видимому, связанная с многообразием микробиотопов в пределах плесов. Подобная мозаичность зообентоса с многократными колебаниями обилия зарегистрирована на р. Печоре (Зверева, 1969).

Высокая доля коллекторов-собирателей в трофической структуре сообществ донных беспозвоночных рек обычна не только в реках Фенноскандии, но и других регионов (Кочарина, 2005; Baryshev, 2017; Tiuniva, 2006). Различия в трофической структуре зообентоса между выделенными биотопами могут быть связаны со спецификой условий в каждом из них. Так, илистые грунты формируются на участках с умеренным течением и преимущественно характерны для рипали. Отсутствие твердого субстрата обусловливает минимальную долю соскребателей, развитие получают коллекторы-собиратели. Песчаные грунты присутствуют в ручьях и рипали рек. Трофическая структура бентоса на этих биотопах близка к таковой на илистых грунтах, однако доля коллекторов-фильтраторов и соскребателей возрастает. Крупный каменистый грунт, характерный для участков со значительным течением, создает благоприятные условия для соскребателей (табл. 4).

Регион исследования вытянут с севера на юг на тысячу километров, климат Кольского п-ва и южной части Карелии существенно различается. В связи с этим, увеличение обилия зообентоса рек в сторону юга выглядит вполне закономерным. Ранее была отмечена аналогичная динамика для пороговых участков рек Фенноскандии (Барышев, 2014).

Состав зообентоса плесов озерно-речных систем Фенноскандии в общих чертах близок к таковому в равнинных реках. В составе зообентоса водотоков европейского северо-востока России (Средняя Печора, Вычегда) также преобладают личинки хирономид, олигохеты, моллюски, нематоды, местами личинки ручейников (Зверева, 1969). Значительное видовое разнообразие Chironomidae, Mollusca и Oligochaeta отмечено в более южных регионах – в устье р. Ильдь (бассейн Рыбинского водохранилища) и в нижнем течении р. Сылвы, бассейне р. Камы (Паньков, 1997; Перова, 2016). В зообентосе плесов рек Фенноскандии, где пороги периодически встречаются на всем протяжении русла, были встречены и типично реофильные виды, проникающие с быстрин. Однако и в реках, где нижнее течение лишено порогов, такие виды способны проникать с верхнего течения (Зверева, 1969). Значительное варьирование обилия зообентоса, выявленное для плесов озерно-речных систем, отмечено и в равнинных реках с малой озерностью и отсутствием пороговых участков. Так, водотоки европейского северо-востока России в среднем и нижнем течении (Средняя Печора, Вычегда) отличаются относительно невысокой биомассой зообентоса – ~1–4 г/м^2, однако встречаются участки, где биомасса достигает 40 г/м^2 (Зверева, 1969). В устьевой зоне “равнинной” р. Ильдь (бассейн Рыбинского водохранилища) биомасса зообентоса составляет 2–70 г/м^2 (Перова, 2016). Близкие значения получены для зообентоса нижнего течения р. Сылвы – 11–44 г/м^2 (Паньков, 1997).

Выводы. В составе зообентоса плесовых участков рек Восточной Фенноскандии выявлен 151 таксон беспозвоночных. Наиболее многочисленны представители групп Chironomidae, Oligochaeta, Sphaeriidae, Ephemeroptera и Trichoptera. Видовое разнообразие сообществ беспозвоночных плесовых участков оказалось низким, по сравнению с пороговыми, однако, обилие, сформированное в первую очередь представителями Bivalvia, Gastropoda, Diptera и Trichoptera, вполне сопоставимо. Среди обследованных биотопов наименьшая биомасса зообентоса выявлена в ручьях, а наибольшая – в медиали рек. По направлению к югу обилие зообентоса существенно возрастает. В трофической структуре зообентоса преобладают коллекторы-собиратели, соотношение трофических групп меняется в зависимости от типа биотопа и характера грунта. Сравнение структуры зообентоса плесов порожистых рек Фенноскандии с таковой равнинных рек не показало принципиальных различий, что указывает на важность локальных гидрологических и других факторов в формировании состава и обилия сообществ донных беспозвоночных.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен М.В. Винарскому (Санкт-Петербургский государственный университет), А.А. Фролову (Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра РАН), С.В. Айбулатову (Зоологический институт РАН), В.Г. Дядичко (Украинский научный центр экологии моря) за консультации по определению видов, А.В. Ткаченко (Полярный научно-исследо-

вательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии) за сбор проб из р. Поной.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания Карельского научного центра РАН (0221-2017-0045).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барышев И.А. 2014. Факторы формирования сообществ макрозообентоса каменистых порогов и перекатов водотоков Восточной Фенноскандии // Журн. общ. биол. Т. 75. № 2. С. 124.

Барышев И.А. 2015. Особенности формирования структуры макрозообентоса пороговых участков рек Карельского берега Белого моря // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. № 1. С. 29.

Барышев И.А. 2016. История изучения макрозообентоса рек Карелии и Мурманской области // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. Серия “Экологические исследования”. № 4. С. 3. https://doi.org/10.17076/eco98

Барышев И.А., Хренников В.В. 2016. Количественная характеристика макрозообентоса порогов рек Кандалакшского побережья Белого моря как основы кормовой базы для молоди лососевых рыб // Поволж. экол. журн. № 3. С. 255. https://doi.org/10.18500/1684-7318-2016-3-255

Беляков В.П. 2006. Состав и структура зообентоса притоков Ладожского озера // Оценка экологического состояния рек бассейна Ладожского озера по гидрохимическим показателям и структуре гидробиоценозов. Санкт-Петербург: Лема. С. 108.

Бискэ Г.С. 1959. Четвертичная геология и геоморфология Карелии. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР.

Богатов В.В., Федоровский А.С. 2017. Основы речной гидрологии и гидробиологии. Владивосток: Дальнаука.

Жадин В.И. 1950. Жизнь в реках. Бентос // Жизнь пресных вод СССР. Москва: Изд-во АН СССР. Т. 3. С. 149.

Зверева О.С. 1969. Особенности биологии главных рек Коми АССР в связи с историей их формирования. Ленинград: Наука.

Комулайнен С.Ф., Круглова А.Н., Барышев И.А. 2013. Структура сообществ водных организмов притоков Выгозерского водохранилища // Поволж. экол. журнал. № 3. С. 261.

Кочарина С.Л. 2005. Трофическая структура беспозвоночных некоторых водотоков бассейна реки Правая Соколовка (Верхнеуссурийский стационар, Приморский край) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 3. Владивосток: Дальнаука. С. 49.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2016. Т. 2: Зообентос. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 1997. Т. 3: Паукообразные и низшие насекомые. Санкт-Петербург: Наука.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 1999. Т. 4: Высшие насекомые. Двукрылые. Санкт-Петербург: Наука.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 2001. Т. 5: Высшие насекомые (ручейники, чешуекрылые, жесткокрылые, сетчатокрылые, большекрылые, перепончатокрылые). Санкт-Петербург: Наука.

Паньков Н.Н. 1997. Структурные и функциональные характеристики сообществ зообентоса реки Сылвы (бассейн Камы): Дис. ... канд. биол. наук. Пермь: Пермский государственный университет.

Перова С.Н. 2016. Структура макрозообентоса устьевой области притока Рыбинского водохранилища // Тр. Инст. биол. внутр. вод. РАН. Вып. 74 (77). С. 113.

Попченко В.И., Александров В.М. 1983. Донная фауна Онежского озера и ее биоценоза // Пресноводные гидробионты и их биология. Ленинград: Наука. С. 102.

Рябинкин А.В. 2003. Макрозообентос водоемов бассейна реки Кеми (Карелия) и его динамика в условиях антропогенного влияния: Дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: Петрозаводский государственный университет.

Рябинкин А.В. 2008. Фауна донных беспозвоночных бассейна р. Кеми // Труды Карельского научного центра. Биогеография. Вып. 12. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. С. 134.

Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. 2003. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: Институт экологии Волжского бассейна РАН.

Шубина В.Н. 2006. Бентос лососевых рек Урала и Тимана. Санкт-Петербург: Наука.

Яковлев В.А. 2004. Фаунистический обзор пресноводного зообентоса северо-восточной части Фенноскандии // Биол. внутр. вод. № 3. С. 16.

Яковлев В.А. 2005. Пресноводный зообентос Северной Фенноскандии (разнообразие, структура и антропогенная динамика). Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН.

Baryshev I.A. 2017. Taxonomic Composition and Trophic Structure of Benthic Fauna in Rocky Rapids and Riffles in Rivers of the Republic of Karelia and Murmansk Oblast // Inland Water Biology. V. 10. № 4. P. 405. https://doi.org/10.1134/S1995082917040034

Cummins K.W., Klugg M.J. 1979. Feeding ecology of stream invertebrates // Annu. Rev. Ecol. Syst. V. 10. P. 147.

De Jong Y., Verbeek M., Michelsen V., et al. 2014. Fauna Europaea – all European animal species on the web. Biodiversity Data Journal V. 2. https://doi.org/10.3897/BDJ.2.e4034

Magurran A.E. 1998. Ecological Diversity and Its Measurement. Princeton: Princeton Univ. Press. https://doi.org/10.1007/978-94-015-7358-0

Sladecek V. 1973. System of water quality from the biological point of view // Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol. V. 7. P. 1.

Tiunova T.M. 2006. Trophic structure of invertebrate communities in ecosystems of salmon rivers in the Southern Far East // Rus. J. Ecol. V. 37. № 6. P. 419. https://doi.org/10.1134/S1067413606060099

Vinarski M.V., Kantor Y.I. 2016. Analytical catalogue of fresh and brackish water mollusks of Russia and adjacent countries. Moscow: A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS.

Zoobenthos of the Pools of Steep Rivers: Composition, Abundance and Trophic Structure (on the Example of Eastern Fennoscandia)

I. A. Baryshev*

Institute of Biology Karelian Research Centre, Russian Academy of Science, Petrozavodsk, Russia

**e-mail: baryshev@bio.krc.karelia.ru*

The study of the species composition and abundance of zoobenthos was carried out to reveal the structure of the communities of benthic invertebrates under the effect of biotopical, hydrological and climatic factors. 106 quantitative samples from 15 river basins, N 61.6°–67.1° were collected from 2003 to 2017 in pools of steep rivers. The basic part of the fauna is formed by 151 species, including Diptera – 36 species, Trichoptera – 23, Bivalvia – 21 and Ephemeroptera – 19. The highest occurrence in the samples was noted for species from the taxons Chironomidae (89%), Oligochaeta (72%), Sphaeriidae (58%), Ephemeroptera (40%), Trichoptera (28%). The diversity of benthic communities of pools was low compared with the riffles. The abundance of zoobenthos varies greatly from site to site (from 0.06 to 42.6 thous. spec./m^2 and from 0.06 to 100.8 g/m^2). Average values were 3106 ± 642 spec./m^2 and 6.6 ± 1.27 g/m^2, which is comparable with the abundance of zoobenthos in riffles. Basis biomass is formed by invertebrate of taxa Bivalvia (*Euglesa* spp.), Gastropoda (*Radix intermedia*, *Gyraulus borealis*), Diptera (Chironominae spp., *Dicranota bimaculata*) and Trichoptera (*Brachycentrus subnubilus*, *Hydropsyche borealis*). The lowest zoobenthos biomass was detected in brooks (1.4±0.37 g/m^2), and the largest – in the medial zone of rivers (9.5 ± 2.52 g/m^2). Local aggregation (4% of the samples, mainly in the medial zone) of large mollusks (*Anodonta cygnea*, *Unio pictorum*, *U. tumidus*) with a multiply increased biomass – 0.5–3.6 kg/m^2 and density – 80–120 spec./m^2 were found. In the trophic structure, collectors are predominant (32–60% for biomass), the proportion of groups may vary depending on the characteristics of the biotope, in particular the features of the bottom substrate. An increase in zoobenthos biomass in the southern part of the region was found – from 2.7 ± 0.48 g/m^2 to the north of N 65° to 8.6 ± 1.82 g/m^2 to the south of N 63°. A comparison of the structure of the zoobenthos of pools in the steep rivers of Fennoscandia with that in the gentle rivers of other territories did not reveal any fundamental differences, which indicates the importance of local hydrological and other factors in the formation of the composition and abundance of communities of benthic invertebrates.

Keywords: bottom invertebrates, fauna, communities, biomass, the Republic of Karelia, the Kola Peninsula

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 1, с. 67–75

ИХТИОЛОГИЯ

УДК 57.022;57.033:574.32:575.21:597.541

СЕЛЬДЬ-ЧЕРНОСПИНКА *Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887) ИЗ р. АХТУБЫ НИЖНЕВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА: БИОЛОГИЧЕСКИЕ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

© 2020 г. К. В. Кузищин[a, b, *], М. А. Груздева[a], В. А. Филенко[a], Д. С. Павлов[a, b]

[a] *Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия*

[b] *Институт проблем экологии и эволюции РАН им. А.Н. Северцова, Москва, Россия*

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

Поступила в редакцию 19.07.2019 г.
После доработки 18.08.2019 г.
Принята к публикации 28.08.2019 г.

Приведены данные по динамике анадромной миграции, возрастному составу, длине, массе тела и морфометрической характеристике сельди-черноспинки из р. Ахтубы. Установлено, что в настоящее время сельдь-черноспинка из бассейна р. Ахтубы мономорфна, какие-либо темпоральные группировки не выявлены. Она представлена некрупными младшевозрастными раносозревающими (в 2–3 г.) рыбами не старше 5 лет. По важнейшим диагностическим признакам, прежде всего по числу жаберных тычинок, и некоторым пластическим признакам сельдь-черноспинка из р. Ахтубы, в целом, соответствует типичным для формы рядам изменчивости.

Ключевые слова: сельдь-черноспинка, река Ахтуба, Нижневолжский бассейн, анадромная миграция, морфология

DOI: 10.31857/S0320965220010143

ВВЕДЕНИЕ

Проходные волго-каспийские сельди рода *Alosa* в прошлом имели высокую численность, широко использовали Волжский бассейн для размножения, поднимаясь на нерест вверх до рек Камы и Оки, играя весьма важную роль в промысле (Берг, 1948; Казанчеев, 1981; Световидов, 1952). Однако, начиная с 1958 г., когда была введена в строй Волгоградская ГЭС, произошли масштабные изменения экосистемы всего Волжского бассейна. Проходные сельди потеряли бóльшую часть районов своего воспроизводства, претерпели катастрофическое падение численности, сократилось разнообразие их внутривидовых форм. В конце XX–начале XXI в. отмечен некоторый рост численности только одной из форм проходных сельдей – сельди-черноспинка *Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887), и она даже стала объектом небольшого промысла в дельтовых участках р. Волги (Водовская, 1998, 2001; Ким, 2012; Пятикопова, 2019). В то же время степень изученности черноспинки на современном этапе недостаточна, данные по особенностям биологии и морфологии требуют уточнения.

Имеющаяся литература по сельди-черноспинке Нижневолжского бассейна посвящена преимущественно группировке вида из дельты и русла р. Волги, где в настоящее время осуществляется ее промысел и мониторинг (Васильева и др., 2012; Водовская, 1998, 2001; Войнова, 2012, 2016; Пятикопова, 2019; Фомичев, Тарадина, 2006). Однако в работах XX–XXI вв. отсутствуют данные по сельди-черноспинке из р. Ахтуба, хотя она относится к важным составным элементам сложной по строению Волго-Ахтубинской системы и имеет рыбохозяйственное значение (Зволинский и др., 2015; Николаев, 1962).

Цель работы – изучить особенности анадромной миграции производителей, размерный, возрастной и половой состав и морфологические признаки сельди-черноспинки р. Ахтубы на современном этапе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собирали в мае–июле 2014–2018 гг. в реках Ахтуба и Волга на территории Харабалинского р-на Астраханской обл. Место сбора удалено вверх по течению от верхней границы дельты Волги на 150 км, от плотины Волгоградской ГЭС – на 300 км. На исследованном участке реки Волга и Ахтуба протекают параллельными руслами, ширина поймы между ними 2–4 км. Ширина Ахтубы (в межень) варьирует от 190 до 420 (в среднем 313) м, глубина на плесах 10–11 м, в русловых

ямах ≤22 м. Стрежень русла сильно меандрирует, на плесах с одного берега образуется высокий обрывистый “яр” с резким свалом глубины до 8–11 м, противоположный берег пологий с плавным нарастанием глубины до русловой бровки на глубине 6–8 м. Исследованные участки р. Ахтубы по своему строению не отличаются от таковых выше и ниже по течению (Николаев, 1962). В 2014–2018 гг. проводили ежегодные наблюдения за ходом производителей и поведением рыб после нереста; данные по размерному, половому, возрастному составу и морфологии получены на основе сборов 2018 г.

Для определения уровня воды использовали неподвижную шкалу-ординар, закрепленную на береговых укреплениях-габионах, температуру воды определяли 1 раз в час с помощью автоматических электронных записывающих датчиков Vemco Minilog T8K 8bit DataLogger.

Производителей черноспинки отлавливали во время их анадромной миграции (с конца апреля по конец июня), использовали удебные снасти-“самодуры” с шестью крючками и резиновым амортизатором, облавливали все горизонты от придонного (6–8 м) до приповерхностного. Интенсивность хода производителей оценивали по уловам шести операторов (шесть снастей, по одной снасти на человека, в соответствии с Правилами спортивного и любительского рыболовства по Астраханской обл.), проводивших отлов стационарно в течение всего периода работы. Снасть-“самодур” обладает низкой селективностью (с одинаковым успехом ловятся рыбы длиной тела от 12–15 до 50 см), тем самым соотношение рыб с разной длиной тела в улове адекватно отражает их соотношение среди мигрирующих стай. Значения интенсивности хода оценивали по показателю “величина улова на единицу усилия”, выраженную как кг/ч при усилии шести снастей по шесть крючков (всего 36 крючков).

Использовали несмещенные выборки, когда анализировали весь улов при наполнении контрольной емкости объемом 15 л. Всего для исследования взяты две выборки: одна собрана 18–21 мая 2018 г. (пик хода производителей), другая – 2–6 июня 2018 г. (конец хода). Выборки изучали отдельно и в дальнейшем проводили их сравнительный анализ для выявления фенетического разнообразия в течение периода хода на нерест. Объем использованного материала по разным видам анализа представлен в соответствующих таблицах и на рисунках.

У всех пойманных рыб измеряли длину и массу тела, для определения возраста брали пробу чешуи под спинным плавником, при вскрытии визуально определяли пол рыбы и стадию зрелости гонад (Правдин, 1966). Для изучения морфологических особенностей проводили классический инструментный (ручной) морфометрический анализ по 25 пластическим и 6 меристическим признакам (Берг, 1948; Правдин, 1966; Световидов, 1952). Во избежание системной ошибки (Решетников, Попова, 2015; Решетников, Терещенко, 2017) все промеры рыб выполнены в стандартных условиях одним оператором.

Возраст сельди определяли по чешуе в соответствии с методикой Чугуновой (1959) с учетом рекомендаций Yilmaz и Polat (2002) по электронным изображениям оттисков (image-capture system, микроскоп Leica DMLS с набором объективов кратностью от ×2.5 до ×10, цифровая камера Canon X500-D) на акрилацетатных пластинках.

Материал обрабатывали стандартными методами унивариантного статистического анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Анадромная миграция производителей. Ход черноспинки по р. Ахтубе в точке сбора материала начинался 9–12 мая при прогреве воды >12°С. Пик хода приходился на третью декаду мая, в последних числах мая интенсивность хода сельди резко падала до завершения 10–12 июня (рис. 1). Несмотря на порой существенные колебания среднесуточной температуры воды, вызванные сильными дождями и короткими похолоданиями, интенсивность хода сельди заметно не менялась (рис. 1).

Миграция сельди проходит на глубине 1–3 м вдоль крутых берегов реки на удалении 3–8 м от уреза воды, широкие и мелководные участки с корытообразным профилем ложа русла стаи сельди пересекают по середине реки. Даже во время массового хода стая сельди никогда не выдает себя всплесками, что отличается от данных Световидова (1952). Движение сельди в темное время суток не зарегистрировано, ночью крупные стаи ходовой сельди распадаются на мелкие скопления, приуроченные к небольшим суводям с водоворотными течениями, которые образуются на выдающихся в реку мысах у высоких подмытых берегов-яров. Формирование крупных стай сельди и их движение вверх по течению начинается с рассветом, что соответствует данным работ прежних лет (Павлов, 1979).

В начале и конце хода сельдь идет отдельными, порой малочисленными стаями, интервал между ними может достигать несколько сотен метров. Во время пика хода сельдь мигрирует сплошной массой и интервала между стаями почти нет. В подавляющем большинстве случаев, в стаях сельди отсутствуют другие виды рыб, но иногда, особенно в маловодные годы, вместе с сельдью вверх по течению мигрирует чехонь *Pelecus cultratus* (L., 1758). В 2014 и 2015 гг. отмечены случаи, когда численность двигающейся вверх чехони была со-

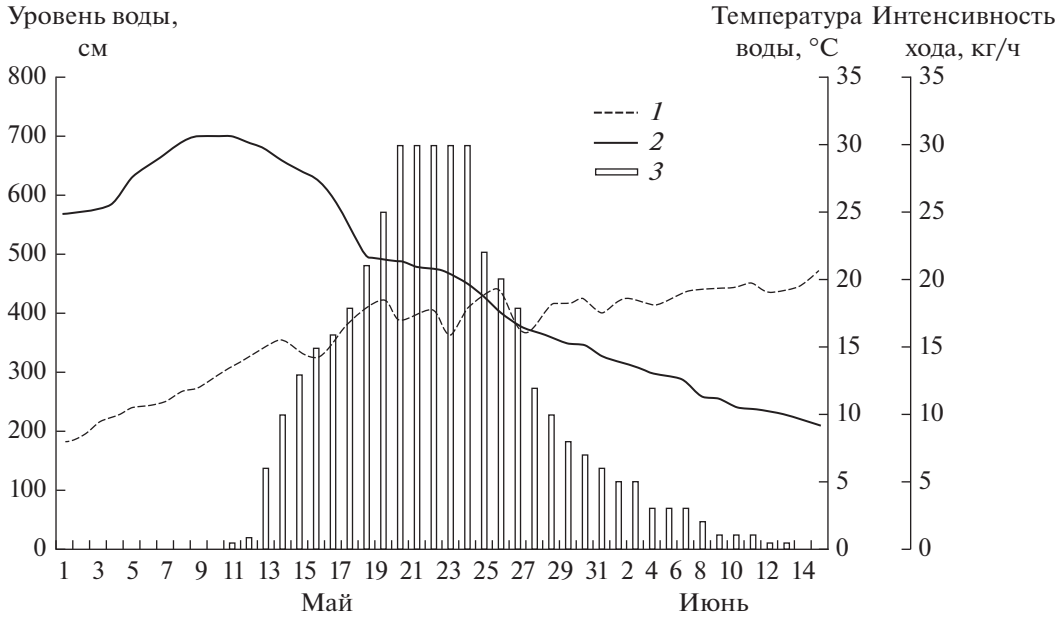

Рис. 1. Зависимость интенсивности миграции сельди по р. Ахтубе в районе работ от температуры и уровня воды в 2018 г.: *1* – среднесуточная температура воды, °С, *2* – уровень воды, *3* – интенсивность хода производителей черноспинки.

поставима с численностью сельди, но чехонь двигалась в приповерхностных слоях воды, а сельдь – на глубине ~3 м.

В обследованном районе, как в русле р. Ахтубы на участке от дер. Бугор до пос. Харабали (~40 км), так и в русле р. Волги от дер. Копановка до о. Капитанский (~50 км) нерест сельди не выявлен – ни разу не обнаружено массовых плотных скоплений у поверхности в русловых участках рек Волги и Ахтубы, в речных затонах и протоках, не зарегистрировано в вечерние часы выпрыгивающих из воды и плещущихся у поверхности производителей, что характерно для нерестящейся волжской проходной сельди (Берг, 1948; Световидов, 1952).

Скат отнерестившихся производителей. Отнерестившаяся сельдь появляется в реках Ахтуба и Волга в районе сбора материала 21–25 июня, наибольшей интенсивности скат живых и сплывание умирающих и погибших рыб наблюдается в первую неделю июля. К 12–15 июля скат заканчивается. Мертвую и умирающую сельдь заносит течением в затоны или небольшие бухты, где она может скапливаться в больших количествах. Так, например, в небольшом затоне р. Волги у о. Чуб на площади 200 × 100 м у поверхности в 2018 г. скопилось >3 тыс. погибших сельдей. Во время ската отнерестившихся рыб ими активно питаются хищники, в первую очередь, судак *Sander lucioperca* (L., 1758) и сом *Silurus glanis* (L., 1758). В последнюю неделю июня – первую неделю июля погибающая сельдь служит основой питания судака, ее частота встречаемости в желудках судака длиной тела >35 см – 100% (2014–2018 гг., n = 830). Особи судака длиной тела 50–55 см могут заглотить пять-шесть сельдей длиной тела ~30 см (n = 112). Для мелких сомов массой тела ≤20 кг в конце июня частота встречаемости сельди в желудках достигает ~100% (n = 78), для крупных особей массой тела >50 кг частота ее встречаемости не превышает 40% (n = 44). В то же время сельдь почти отсутствует в питании щуки *Esox lucius* (L., 1758) (n = 64), случаи питания ею жереха *Aspius aspius* (L., 1758) (n = 96) не зарегистрированы.

Описание. Тело удлиненное, без резкого сужения в хвостовой части тела, умеренно высокое (наибольшая высота 18–23% длины тела по Смитту (Lsm)). Тело слегка сжато с боков в передней части и вальковатое в хвостовом отделе. Голова большая, 20–26 (в среднем 22.8)% Lsm, межглазничное расстояние 19–27 (20.8)% длины головы (С); умеренно высокая – 13–19 (15.2)% Lsm или 65–75 (70.5)% С, горизонтальный диаметр глаза 17–22 (19.7)% С. Челюсти или равной длины (у 43% рыб), или нижняя челюсть выдается вперед (у 57% рыб); оба варианта встречаются как у мелких (<250 мм), так и у крупных особей. Грудные плавники короткие, 11–16 (12.9)% Lsm. Основания брюшных плавников у всех рыб расположены позади вертикали, проходящей через начало спинного плавника.

Число и форма жаберных тычинок подвержены значительной изменчивости. В объединенной выборке (n = 356) не обнаружено ни одной особи с обломанными, искривленными или зазубренными жаберными тычинками, на что указыва-

Таблица 1. Длина тела, количество жаберных тычинок у сельди-черноспинки разных групп и статистическая оценка различий между группами

Признак	Группы рыб с разной длиной и формой жаберных тычинок				Оценка различий, T_{st}/M-U		
	I $n = 19$	II $n = 68$	III $n = 160$	IV $n = 109$	I : II	I : III	I : IV
Lsm, мм	258 ± 13.3 / 198–336	266 ± 10.2 / 202–367	282 ± 8.2 / 201–370	277 ± 11.6 / 199–365	0.47 / –	1.53 / –	1.07 / –
Sp. br	70.5 ± 0.24 / 64–86	70.3 ± 0.21 / 61–84	70.1 ± 0.19 / 59–82	70.0 ± 0.20 / 57–81	0.63 / 0.8234	1.31 / 0.6352	1.60 / 0.4416

Примечание. Lsm – длина тела по Смитту, sp. br – число жаберных щетинок. Над чертой – среднее и его ошибка, под чертой – предел варьирования. T_{st} - показатель *t*-критерия Стьюдента; M-U– показатель U-критерий Манна-Уитни.

лось разными авторами как характерная особенность черноспинки (Берг, 1948; Казанчеев, 1981; Световидов, 1952). Однако по длине жаберных тычинок и форме их наружного края можно выделить четыре морфы. У морфы I (5.8% рыб) жаберные тычинки длинные, по длине превышают жаберные лепестки, их наружный край образует выпуклую дугу; у морфы II (19.3% рыб) жаберные тычинки равны по длине жаберным лепесткам, а их наружный край слегка выпуклый и волнистый; у морфы III (44.3% рыб) жаберные тычинки равны по длине жаберным лепесткам, наружный край прямой; у морфы IV (30.6% рыб) жаберные тычинки по длине меньше, чем жаберные лепестки, их наружный край прямой. Разная форма жаберных тычинок встречается как у мелких, так и крупных особей, во время пика миграции и в ее конце. Несмотря на некоторые различия пределов варьирования числа жаберных тычинок и их длины, достоверных различий между группами по числу жаберных тычинок и длине тела нет (табл. 1).

Возрастной и половой состав. Во время пика хода возрастной состав самцов и самок, в целом, сходный – в объединенной выборке ($n = 186$) доминируют рыбы в возрасте 3 года (85.2%), второе место занимают рыбы в возрасте 4 года (8.4%), в небольшом количестве встречаются особи в возрасте 2 (5.2%) и 5 (3.2%) лет. В конце хода возрастной состав сельди-черноспинки менее вариабелен – в выборке ($n = 170$) обнаружены рыбы в возрасте 3 (97.5%) и 4 (2.5%) года. В пик хода незначительно преобладают самцы – их доля 52%, но в конце хода самок становится существенно больше – доля самцов падает до 24%. Во время пика хода почти все самки имели половые железы на четвертой стадии зрелости, выявлены особи, в каудальном отделе яичников которых были текучие ооциты. Сходная картина наблюдалась и у самцов – большая часть особей имела семенники на четвертой стадии зрелости, у 15.2% самцов в каудальном отделе семенников отмечены признаки пятой стадии зрелости. Несколько более сложная картина была в конце хода. В этот период 9.5% самок имели яичники на третьей-четвертой стадии зрелости, остальные самки – на четвертой-пятой, среди самцов преобладали рыбы с семенниками на четвертой-пятой стадии зрелости.

Длина и масса тела. Длина тела черноспинки в объединенной выборке ($n = 356$) варьирует от 198 до 370 (в среднем 264.9) мм, масса тела – от 92 до 489 (в среднем 146.6) г. Средние длина и масса тела самок в одновозрастных классах существенно превышали таковые самцов (табл. 2). На протяжении всего периода анадромной миграции сельди-черноспинки самцы были мельче самок, однако достоверные различия не установлены (самцы, возраст 3 года, пик хода: конец хода, $T_{st} = 1.05$, $p < 0.95$; самки, возраст 3 года, пик хода: конец хода, $T_{st} = 1.38$, $p < 0.95$; самцы, возраст 4 года, пик хода: конец хода, $T_{st} = 1.29$, $p < 0.95$).

Морфометрическая характеристика. Анализ полового диморфизма по пластическим и меристическим признакам не выявил достоверных различий между самцами и самками ни по одному из 32 пластических и из 6 меристических признаков. Кроме того, достоверные различия не выявлены между выборками пика хода ($n = 161$) и конца хода ($n = 112$). Анализ распределений полученных значений в объединенной выборке показал, что для всех пластических и меристических признаков характерно нормальное распределение – показатели асимметрии (*As*) и эксцесса (*Ex*) ни в одном случае не достигают пороговых уровней (табл. 3). В связи с этим, приведены данные по объединенной (самцы и самки, пик и конец хода) выборке (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные нами результаты относятся к отдельному участку Нижневолжского бассейна – р. Ахтуба, – который ранее не был исследован по проходным сельдям. Значение р. Ахтубы для воспроизводства сельди-черноспинки крайне редко упоминается в опубликованных работах, имеют-

Таблица 2. Длина и масса тела сельди-черноспинки

Возраст, лет	Пик хода		Конец хода	
	Самцы $n = 100$	Самки $n = 89$	Самцы $n = 41$	Самки $n = 133$
2	206 (198–215) [8] / 96 (92–102)	218 (195–230) [5] / 112 (93–141)	–	–
3	249 (209–286) [78] / 127 (97–204)	277 (205–343) [69] / 177 (96–310)	239 (220–251) [31] / 105 (97–203)	258 (234–285) [99] / 112 (92–206)
4	284 (231–327) [10] / 205 (108–311)	319 (269–365) [11] / 303 (185–472)	279 (230–302) [10] / 181 (100–295)	302 (276–325) [34] / 167 (145–189)
5	316 (293–337) [4] / 309 (206–388)	325 (312–370) [4] / 332 (293–489)	–	–

Примечание. Над чертой – средняя длина тела, мм, под чертой – средняя масса тела, г; в круглых скобках – min–max, в квадратных – объем выборки, экз.

ся отрывочные сведения, что в 60–80-е гг. XX в. в реке воспроизводилось ~12% локального стада (Водовская, 2001). Данные по морфологическим и биологическим особенностям ахтубинской сельди-черноспинки отсутствуют.

Результаты нашего исследования позволяют прийти к заключению, что в настоящее время сельдь-черноспинка из р. Ахтубы мономорфна, какие-либо темпоральные группировки не выявлены. По важнейшим диагностическим признакам – прежде всего, по числу жаберных тычинок и некоторым пластическим признакам – сельдь-черноспинка из р. Ахтуба в целом, соответствует типичным для формы рядам изменчивости.

В то же время, представляется важным проведение сравнительного анализа полученных нами результатов по черноспинке из р. Ахтубы с историческими данными. Такое сравнение мы проводим с осторожностью, так как они почти все относятся к районам дельты р. Волги (Берг, 1948; Водовская, 1974; Водовская, 2001; Казанчеев, 1965, 1981; Пятикопова, 2019; Световидов, 1952). Выявлены временные изменения по многим параметрам сельди-черноспинки (табл. 4). Так, существенно уменьшились длина и масса тела, увеличилась доля младшевозрастных рыб в нерестовом стаде. Особенно это заметно в период с 60-х до 70-х гг. XX в., когда из уловов пропали крупные старшевозрастные (7–8 лет) особи длиной тела >50 см и массой ≤2 кг. По-видимому, это было обусловлено резким сокращением путей анадромной миграции в р. Волге. Еще Световидов (1952) указывал, что до появления плотин наиболее крупные особи черноспинки шли дальше всех вверх по реке, поднимаясь до устья р. Ока.

Тенденция к уменьшению размеров и массы тела черноспинки продолжается и по настоящее время (Пятикопова, 2019). Наши данные подтверждают наблюдаемые другими исследователями тренды – в 2018 г. были обнаружены половозрелые самцы и самки в возрасте двух лет, не отмечавшиеся ранее, и не было поймано ни одной рыбы в возрасте старше пяти лет (табл. 4).

Изменения затронули форму и число жаберных тычинок (табл. 4). До 1959 г. и в 60–70-х гг. XX в. в выборках черноспинки часто присутствовали особи с короткими, обломанными и искривленными жаберными тычинками (Водовская, 1974). В нашей выборке 2018 г. из р. Ахтуба такие особи не обнаружены. После зарегулирования стока р. Волга в 70-х годах XX в. максимальное значение числа жаберных тычинок было >90 (Водовская, 1974; Казанчеев, 1981), а нашей выборке – 86 (2018 г.). Не исключено, что изменения в количестве и строении жаберных тычинок отражают изменения в характере ее питания. По мнению Водовской (1984, 2011), Казанчеева (1981), Световидова (1952), черноспинка – хищник и в море питается мелкой рыбой и ракообразными. Возможно, что питание рыбой могло приводить к деформации и облому жаберных тычинок. По данным Казанчеева (1981) и Световидова (1952), обломанные тычинки гораздо чаще встречались у крупных рыб, которые потребляли, в основном, рыбу. Возможно, отсутствие рыб с обломанными тычинками в настоящее время – следствие изменений в питании черноспинки в море, однако этот аспект фактически не освещен в современной литературе.

Другой признак, затронутый значительными изменениями, – количество позвонков. За более чем 60-летний период закономерно увеличилось количество позвонков, причем не только расширились пределы варьирования, но и произошел

Таблица 3. Морфометрическая характеристика сельди-черноспинки р. Ахтубы, объединенная выборка (n = 273)

Признак	Показатель				
	M ± *m*	*SD*	*Lim*	*As*	*Ex*
Lsm	262.7 ± 1.1	18.2	198–338	0.34	0.10
Пластические признаки, % Lsm					
C	23.83 ± 0.09	0.63	22.3–25.3	0.02	0.26
ao	6.36 ± 0.05	0.36	5.6–7.3	0.11	0.25
o	4.69 ± 0.05	0.37	3.9–5.5	0.27	–0.58
op	12.98 ± 0.07	0.51	11.0–14.1	–0.24	0.32
io	4.96 ± 0.04	0.33	4.4–6.4	0.25	0.71
hcz	16.77 ± 0.07	0.55	15.6–17.7	–0.27	–0.75
hco	12.65 ± 0.09	0.66	11.5–14.1	0.30	–0.47
lm	11.93 ± 0.07	0.56	10.8–13.9	0.20	0.76
hmx	3.21 ± 0.04	0.27	2.5–3.7	–0.16	–0.36
lmd	14.65 ± 0.10	0.69	13.0–16.0	0.15	–0.25
H	22.13 ± 0.15	1.09	20.3–24.8	0.13	–0.13
h	6.75 ± 0.06	0.39	6.2–8.0	0.15	0.41
pl	14.25 ± 0.11	0.81	12.4–16.2	0.02	0.22
lD	12.58 ± 0.10	0.67	11.3–14.1	0.24	–0.15
hD	10.92 ± 0.14	1.01	9.6–14.0	0.24	0.79
lA	15.24 ± 0.10	0.68	13.7–16.7	0.17	–0.40
hA	6.86 ± 0.09	0.62	5.4–8.1	0.13	–0.21
lP	14.27 ± 0.09	0.64	12.2–15.8	–0.29	0.24
lV	8.85 ± 0.06	0.44	8.1–10.0	0.26	0.42
aD	44.75 ± 0.17	1.17	42.3–47.9	0.23	0.48
pD	41.34 ± 0.14	0.98	39.1–43.7	0.31	–0.22
aV	47.13 ± 0.14	0.97	44.6–49.0	–0.31	–0.17
aA	67.66 ± 0.15	1.04	65.6–70.1	0.15	0.04
P–V	24.03 ± 0.12	0.89	22.0–25.8	–0.27	–0.49
V–A	21.39 ± 0.16	1.12	19.3–23.8	0.09	–0.65
Пластические признаки, % C					
ao/C	26.62 ± 0.21	1.52	23.8–29.7	0.19	–0.66
o/C	19.69 ± 0.20	1.40	16.7–22.2	–0.09	–0.72
op/C	54.47 ± 0.24	1.67	49.3–58.1	–0.12	0.66
io/C	20.86 ± 0.22	1.51	18.8–24.3	0.19	–0.71
hcz/C	70.41 ± 0.34	2.35	64.7–74.6	–0.10	–0.45
lm/C	50.06 ± 0.25	1.74	45.9–54.7	–0.12	0.16
lmd/C	61.45 ± 0.29	1.75	55.8–65.6	–0.16	0.24
Меристические признаки					
D	14.47 ± 0.06	0.78	12–16	–0.07	0.48
A	18.54 ± 0.09	1.18	16–22	0.21	–0.08
P	14.80 ± 0.07	0.95	11–17	–0.14	0.72
V	7.76 ± 0.04	0.49	6–9	–0.20	0.53
sp. br	70.20 ± 0.44	5.62	57–86	0.24	–0.48
vert.	52.13 ± 0.10	1.01	50–54	–0.11	–0.22

Примечание. Lsm – длина тела по Смитту; C – длина головы, ao – длина рыла, o – горизонтальный диаметр глаза, op – заглазничное расстояние, io – межглазничное расстояние, hcz – высота головы на уровне затылка, hco – высота головы на уровне глазниц, lm – длина верхней челюсти, hmx – высота верхнечелюстной кости, lmd – длина нижней челюсти, H – наибольшая высота тела, h – высота хвостового стебля, pl – длина хвостового стебля, lD – длина основания спинного плавника, hD – высота спинного плавника, lA – длина основания анального плавника, hA – высота анального плавника, lP и lV – длина грудного и брюшного плавников, aD, pD, aV, aA, P–V и V–A – антедорсальное, постдорсальное, антевентральное, антеанальное, пектовентральное и вентроанальное расстояния; D, A, P и V число ветвистых лучей в спинном, анальном, грудном и брюшном плавниках, vert. – число позвонков. *As* и *Ex* – показатель асимметрии и эксцесса соответственно; *Lim* – пределы варьирования; *SD* – среднее квадратичное отклонение; *M* ± *m* – значение среднего и его ошибка. Остальные обозначения, как в табл. 1.

Таблица 4. Сравнительный анализ биологических и морфологических показателей сельди-черноспинки в разные годы

Показатель	Исторический период, локализация мест и источники данных		
	До 1959 г., дельта и низовья р. Волги (Берг, 1948; Световидов, 1952)	60–70-е гг. XX в., дельта и низовья р. Волги (Водовская, 1974, 1977, 2001; Казанчеев, 1965, 1981)	2016–2018 гг., р. Ахтуба, в ~300 км от моря (данные авторов)
Сроки анадромной миграции	Конец апреля–начало июля. В течение хода наблюдалось несколько пиков, обычно в середине мая и середине июня	10–20 апреля–начало-середина июня (по некоторым источникам – до начала июля). Один пик – во второй половине мая	Первая декада мая–первая декада июня, пик хода ~9 сут (20–28 мая)
Длина тела, см	30–52 (40–42)	24–46 (33 см)	19–37 (26)
Масса тела, г	300–2000 (500–600)	200–1000 (460)	90–490 (146)
Возраст, лет	3–7, в основном 4, 5	2–8, в основном 3, 4, 5 лет	2–5, в основном 3
Число жаберных тычинок	59–92 (72.4)	51–96 (74.6)	52–86 (72.0)
Форма жаберных тычинок	У крупных рыб толстые и грубые, часть их обломана, некоторые искривленные, с боковыми шипиками. Жаберные тычинки короче лепестков, образуют прямую линию	У крупных рыб крепкие, толстые, редко посаженные, часто обломанные, у мелких рыб они тоньше и короче	Прямые, не искривлены и не обломаны, гладкие, чаще равны по длине жаберным лепесткам. Образуют прямую линию, реже выпуклую дугу. Размерной изменчивости не выявлено
Число позвонков	47–50 (48.9)	49–54 (51.8)	50–54 (52.1)
C/Lsm	22–25.0 (23.1)	22–26 (23.2)	20–26 (22.8)
lP/Lsm	13.7–15.9 (14.9)	13–16 (14.6)	11–16 (12.9)
H/Lsm	20–28 (23.9)	20–28 (23.8)	18–23 (22.1)
io/C	18–23 (20.3)	–	19–27 (20.8)
hcz/Lsm	15–18 (16.5)	15–19 (17)	13–19 (15.2)

Примечание. Обозначения показателей в табл. 3. Даны пределы варьирования, в скобках – среднее значение.

существенный сдвиг вариационных кривых. В настоящее время пределы варьирования признака – 50–54, тогда как в первой половине XX в. они были 47–50 (Берг, 1948; Световидов, 1952). Вероятно, такой существенный сдвиг признака вызван сменой условий воспроизводства – комплекс гидрогеоморфологических параметров Средней Волги, где сельдь-черноспинка размножалась до ввода в строй плотин Волгоградской и Саратовской ГЭС, значительно отличается от такового в Нижневолжском бассейне. Кроме того, выявлены изменения и по некоторым пластическим признакам, в частности, в настоящее время высота головы и высота тела черноспинки стали более низкими, чем ранее.

Очевидно, произошедшие сдвиги в биологии и морфологии сельди-черноспинки, а также катастрофическое падение ее численности, – следствие изменений условий существования проходных волжских сельдей из-за зарегулирования стока р. Волги. В результате зарегулирования стока произошла коренная перестройка в условиях размножения сельди-черноспинки и протекания ранней пресноводной фазы ее жизненного цикла. До зарегулирования реки плотинами в Северный Каспий из р. Волги скатывались сформированные мальки (Водовская, 1990, 1994, 1996; Павлов, 1979; Пятикопова, 2019), в настоящее время преобладают личинки. Эффективность естественного воспроизводства черноспинки в новых условиях ухудшилась в 10–11 раз (Водовская, 2001) поэтому, несмотря на некоторый рост численности черноспинки, условия ее естественного воспроизводства рассматриваются как неблагоприятные (Водовская, 2001; Войнова, 2012, 2013, 2016; Пятикопова, 2019). Фактически, популяция сельди-черноспинки в настоящее время находится в стрессовом состоянии и весьма уязвима для любых неблагоприятных внешних факторов, например, для низкого объема стока р. Волги (Водовская, 1996, 2001; Пятикопова, 2019). Высокая уязвимость сельди-черноспинки подтверждается

фактом быстрого падения ее численности в начале 2000-х гг. в результате даже небольшого промысла, который срочно пришлось прекратить (Войнова, 2013; Лепилина и др., 2016).

Выводы. Параметры среды для существования сельди-черноспинки далеки от оптимальных, и процесс выработки локальных адаптаций для ее устойчивого выживания в современных измененных условиях еще продолжается. В связи с этим, есть основания рассматривать выявленные изменения по биологическим и морфологическим признакам как отражение активных микроэволюционных процессов, направленных на эффективную адаптацию формы/вида к новым изменившимся условиям экосистемы Нижневолжского бассейна. В то же время, полученные результаты предполагают дальнейшие исследования структуры и разнообразия группировки сельди-черноспинки из Нижневолжского бассейна. В частности, представляется важным расширенный дифференцированный анализ параметров структуры популяции черноспинки из рек Волги и Ахтубы, в том числе с привлечением методов молекулярно-генетического анализа.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность М.А. Арифуллину за всестороннее содействие в выполнении работы, О.Н. Лыкову, Е.О. Лыкову, В.Г. Марышеву, А.А. Шипилову, С.И. Серегину (ЗАО “Дельта Ахтубы”) за активную помощь в сборе полевого материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при технической поддержке рыболовной базы “Успех” (ЗАО “Дельта Ахтубы”) и при финансовой поддержке гранта РНФ 19-14-00015.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Москва: Изд-во АН СССР. Т. 1.

Васильева Т.В., Власенко А.Д., Дегтярева Н.Г. 2012. История и современное состояние рыбохозяйственных исследований на Каспии // Вопросы рыболовства. Т. 13. № 4(52). С. 679.

Водовская В.В. 1974. Новые данные о внутривидовых формах каспийской проходной сельди (*Alosa kessleri*) // Труды Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. Т. 1. С. 74.

Водовская В.В. 1977. О связи между численностью проходной сельди и ее распределением в Северном Каспии // Вопр. ихтиол. Т. 17. Вып. 1(102). С. 179.

Водовская В.В. 1984. Экология каспийской проходной сельди (*Alosa kessleri*) на Нижней Волге в современных условиях гидрологического режима: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва: Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии. С. 24.

Водовская В.В. 1990. Проходная сельдь – важный объект охраны ихтиофауны Каспия // Матер. Всесоюзной конференции Экологические проблемы охраны живой природы. Москва: Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии. Ч. 3. С. 12.

Водовская В.В. 1994. Воспроизводство сельди на Волге // Рыбное хозяйство. № 6. С. 28.

Водовская В.В. 1996. Влияние гидрологического режима на воспроизводство и численность проходных сельдей // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 6. Вып. 2. С. 300.

Водовская В.В. 1998. Научные основы устойчивого рыболовства и регионального распределения промысловых объектов Каспийского моря. Москва: Изд-во ВНИРО.

Водовская В.В. 2001. Экологические аспекты биологии проходной сельди Каспия. Астрахань: КаспНИРХ, 74 с.

Войнова Т.В. 2012. Современное состояние нерестовой части популяции проходной сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* // Экологический мониторинг и биоразнообразие. № 2. С. 75.

Войнова Т.В. 2013. Динамика уловов и биологические показатели сельди-черноспинки в Волго-Каспийском рыбохозяйственном подрайоне в современных условиях (река Волга и ее водотоки) // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. № 3. С. 25.

Войнова Т.В. 2016. Мониторинг современного состояния популяции сельди-черноспинки (*Alosa kesselri kessleri* Grimm) в р. Волге // Экологический мониторинг и биоразнообразие. № 1. С. 21.

Зволинский В.П., Овчинников А.С., Яковлев С.В., Рыбашлыкова Л.П. 2015. Комплексный мониторинг водных биологических ресурсов водоемов Волго-Ахтубинской поймы. Волгоград: Волгоградский ГАУ.

Казанчеев Е.Н. 1965. О распределении осетровых рыб в промысловой зоне Северного Каспия в связи с запрещением их морского лова // Труды Каспийского НИИ рыбного хозяйства. Т. 20. С. 53.

Казанчеев Е.Н. 1981. Рыбы Каспийского моря. Москва: Легк. и пищ. пром-сть.

Ким А.И. 2012. О восстановлении Урало-Каспийской популяции сельди *Alosa kessleri kessleri* // Вестник Казанского национального университета. Серия экологическая. № 1(33). С. 79.

Лепилина И.Н., Войнова Т.В., Николаенков А.А., Степанова Т.Г. 2016. Состояние запасов сельди-черноспинки, биологические, физиолого-биохимические показатели и трофологический анализ производителей, мигрирующих в реку Волгу // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. Вып. 2. С. 43.

Николаев В.А. 1962. Геологическая история, рельеф и аллювиальные отложения р. Ахтуба // Природа и сельское хозяйство Волго-Ахтубинской долины и дельты. Москва: Изд-во МГУ. С. 11.

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

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. Москва: Пищ. пром-сть.

Пятикопова О.В. 2019. Современные особенности нерестовой миграции производителей и покатной миграции личинок сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri*) в Волжско-Каспийском бассейне: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань: АГТУ.

Решетников Ю.С., Попова О.А. 2015. О методиках полевых ихтиологических исследований и точности полученных результатов // Труды Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. Т. 156. С. 114.

Решетников Ю.С., Терещенко В.Г. 2017. Количественный уровень исследования в экологии рыб и ошибки, связанные с ним // Экология. № 3. С. 178.

Световидов А.Н. 1952. Фауна СССР. Рыбы. Т. 2. Вып. 1. Сельдевые (Clupeidae) Москва: Изд-во академии наук СССР.

Фомичев О.А., Тарадина Д.Г. 2006. Оценка численности покатной молоди полупроходных и речных рыб в водоемах дельты Волги // Материалы Международной конференции Астрахань "Современное состояние и пути совершенствования научных исследований в Каспийском бассейне". Астрахань: КаспНИРХ. С. 233.

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

Yilmaz S., Polat N. 2002. Age determination of shad (*Alosa pontica* Eichwald, 1838) inhabiting the Black Sea // Turkish Journal of Zoology. V. 26. № 4. P. 393.

The Black-Back Shad, *Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887) from the Akhtuba River, Lower Volga Basin: the Basic Biological and Morphological Attributes

K. V. Kuzishchin[1, 2, *], M. A. Gruzdeva[1], V. A. Filenko[1], and D. S. Pavlov[1, 2]

[1]*Ichthyology Department, Biology Faculty, Moscow State University, Moscow, Russia*

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

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

The data for upstream migration, age composition, body length and weight and external morphology of the black-back shad from the Akhtuba River is presented. In the present time the black-back shad from the Akhtuba River is monomorphic, no temporal groupings revealed. In the population prevail small-size, early-maturing (at age 2–3 years) specimens with life longevity less than 5 years. The basic diagnostic features, first – the number of gill rakers and a body proportions of the black-back shad from the Akhtuba River are within the range of the diversity that is typical for the form.

Keywords: black-back shad, Akhtuba River, Lower Volga Region, upstream migration, external morphology

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 1, с. 76–86

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.2/.5:591.175

РОЛЬ МИОГЛОБИНА И ЛИПИДОВ В КОРРЕКЦИИ ДИФФУЗИИ КИСЛОРОДА В СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦАХ КОСТИСТЫХ РЫБ (ОБЗОР)

© 2020 г. А. А. Солдатов[a, b, *], В. В. Севриков[b]

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

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

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

Поступила в редакцию 21.02.2019 г.
После доработки 23.05.2019 г.
Принята к публикации 16.08.2019 г.

Представлена информация об особенностях диффузии кислорода в скелетных мышцах костистых рыб. Показано, что она определяется рядом переменных величин. Отмечено, что эндотелий сосудов микроциркуляторного русла не следует рассматривать как основное препятствие для диффузии кислорода в виду наличия крупных пор и перфораций. Главный диффузионный барьер – цитоплазматическая и внутриклеточные мембраны мышечных волокон. Существенный вклад в понятие “облегченной диффузии” на клеточном уровне вносят миоглобин и содержание липидов, прежде всего, триацилглицеридов. Обобщены сведения о структуре и функциональных особенностях миоглобинов скелетных мышц и сердца костистых рыб. Представлена информация по особенностям организации полипептидной цепи данного белка, ключевым заменам, полиморфизму, кинетическим характеристикам связывания кислорода. На основе межвидового сравнения показана зависимость плотности капиллярной сети мышц от содержания в них миоглобина и липидов. Отмечено, что содержание миоглобина и липидов в мышечной ткани рыб достаточно лабильно и зависит как от состояния среды, так и самого организма. Все это позволяет рассматривать данные показатели как факторы, которые могут осуществлять направленную коррекцию кислородного режима мышечной ткани рыб, повышая ее устойчивость к дефициту кислорода.

Ключевые слова: миоглобин, липиды, скелетные мышцы, сердце, капиллярная сеть, диффузия кислорода, костистые рыбы

DOI: 10.31857/S0320965220010179

Физиологические механизмы, обеспечивающие кислородный гомеостазис клеток, тканей и организма, интенсивно исследуются в течение последних 40–50 лет, и эти исследования имеют явную биомедицинскую направленность. В результате была сформулирована концепция о кислородных режимах организма (Колчинская и др., 1999). Она предполагает сбалансированное сочетание значений скорости транспорта и утилизации кислорода с величинами P_{O_2} в альвеолярном воздухе, крови и тканях. Фактически, речь идет о двух группах взаимосвязанных параметров: 1 – скорость переноса кислорода на различных этапах его транспорта (поступление в легкие и альвеолы, диффузия через различные мембранные структуры, поглощение тканями, перенос артериальной и венозной кровью); 2 – парциальное давление кислорода в альвеолярном воздухе, тканях, артериальной и венозной крови. Первая группа параметров ответственна за величины P_{O_2} в различных средах организма (в альвеолярном воздухе, артериальной и венозной крови, тканях); вторая – за скорости диффузии кислорода через мембранные структуры: альвеоло-капиллярный барьер и ГГБ.

Водная среда принципиально отличается от воздушной. Диффузия кислорода протекает сложнее (в 10000 раз менее эффективно) и зависит от многих переменных (циркуляция водных масс, температура, соленость) (Duncombe-Rae et al., 2000; Joyce, 2000; Soldatov, 2012). Как следствие, возникновение гипоксических состояний у гидробионтов становится более вероятным событием. Особенно это актуально для рыб, у которых энергетические траты на обмен существенно превалируют над конструктивными процессами (Shulman, Love, 1999; Maina, 2002).

На характер диффузии кислорода в тканях существенное влияние оказывают процессы микроциркуляции крови. Особенности геометрии

Сокращения: ГГБ – гистогематический барьер; НЭЖК – неэтерифицированные жирные кислоты; P_{O_2} – парциальное давление кислорода в альвеолярном воздухе.

сосудов капиллярного русла и плотность сосудов определяют площадь диффузионной поверхности и толщину диффузионного слоя. У высших позвоночных реакции перераспределения кровотока способны осуществлять быструю коррекцию тканевого P_{O_2}. Однако эта способность в эволюции была достигнута не сразу. Круглоротые имеют слабо развитую систему микроциркуляции (Czopek 1980). Хрящевые и костистые рыбы представляют первую группу организмов, у которых плотность капиллярной сети тканевых структур близка к таковой у наземных позвоночных (Mathieu-Costello et al., 1996; Johnston, Ball, 1997). Однако в структурно-функциональном отношении их сосудистая система имеет ряд принципиальных особенностей: различия в реактивности сосудов по отношению к вазоактивным соединениям и факторам среды (Kita, Itazawa, 1990; Gamperl et al., 1994а, 1994б; Yoshikawa et al., 1995; Soederstroem, Nilsson, 2000), неоднородность сосудов капиллярного русла (Froehlich, 1991), высокая проницаемость капиллярных единиц для органических соединений (Rasio et al., 1992), наличие вторичной системы циркуляции (Olson, 1996) и т.д. Эта информация обобщена ранее в серии обзоров (Солдатов, 2005; 2018; Soldatov, 2006). Отмечена также низкая диффузионная способность ГГБ у низших позвоночных в сравнении с млекопитающими (Soldatov, 2018). Допускается, что этот процесс ограничен мембранными структурами миоцитов.

На диффузию кислорода в тканях существенное влияние оказывает также их химический состав, прежде всего, содержание миоглобина и липидов. Это особенно актуально для скелетных мышц. Миоглобины, создавая на тканевом уровне дополнительную емкость в отношении кислорода, определяют понятие “облегченная диффузия” (Longeville et al., 2003; Wittenberg, 2007). В условиях дефицита кислорода они вступают в активное взаимодействие с митохондриями, что способствует поддержанию окислительного метаболизма тканей (Postnikova, Shekhovtsova, 2012). Участие липидов в коррекции величины тканевого P_{O_2} определяется их способностью растворять большие объемы кислорода. В сравнении с водной фазой различия достигают 4–5 раз (Londraville, Sidell, 1990).

В обзоре рассмотрены структурно-функциональные особенности организации ГГБ на уровне скелетных мышц рыб с акцентом на его химический состав: содержание миоглобина, общих липидов и фосфолипидов. ГГБ включает эндотелиальную стенку капилляров, тканевые среды, внешние мембраны миоцитов, цитоплазму клеток и мембранный комплекс митохондрий.

Капилляры скелетных мышц рыб и перикапиллярное пространство

Капилляры. Геометрические характеристики капиллярных единиц в скелетных мышцах рыб имеют тканевую специфику. Существует обратная корреляция между плотностью капиллярной сети ткани и линейными параметрами отдельных сосудов. В красных мышцах при большей плотности капилляры короче и уже (длина – от 470 до 770 мкм; диаметр – от 9 до 13 мкм), в белых – длиннее и шире (длина – от 890 до 1300 мкм; диаметр – от 50 до 73 мкм) (Kilarski et al., 1982; Шошенко и др., 1984; Egginton, Johnston, 1984). Эта закономерность подтверждена и методами витальной микроскопии (Torres et al., 1991). Важный момент в изучении сосудов микроциркуляторного русла рыб – обнаружение в прекапиллярных артериолах сфинктеров (Kita, Itazawa, 1990). Предварительная оценка величины капиллярного резерва показала, что в красных мышцах она может достигать 30% (Soldatov, 2006).

Особенностью капиллярной сети рыб является также наличие вторичной системы циркуляции, сформированной на уровне межартериальных анастомозов. От них отходят вторичные капилляры, а затем венулы (Steffensen et al., 1986; Olson, 1996). Кровь, протекающая по вторичной системе циркуляции, содержит незначительное число эритроцитов, т.е. ее участие в процессах газообмена менее выражено.

Стенки капилляров образованы эндотелиальными клетками. Их толщина достигает 0.04–0.05 мкм у костистых рыб и 0.10–0.50 мкм у круглоротых (Jasinski, 1973; Potter, Welsch et al., 1995). Цитоплазма слабо развита, клетки фактически не содержат органелл (Jasinski, 1973). Между клетками эндотелия часто обнаруживаются десмосомы, в структуру которых может входить гладкий ретикулум (Potter et al., 1995). Артериальный конец капилляра обычно более толстый, что связано с лучшим развитием эндотелия (Jasinski, Kilarski, 1971). В состав стенки капилляра могут также входить перициты и базальная мембрана (Jasinski, 1973; Couch, 1990). Для капилляров хрящевых рыб базальная мембрана не характерна (Rhodin, Silversmith, 1972). Капилляры у рыб развиваются либо из одиночных клеток с большой вакуолью, либо в результате цитоплазматического контакта одной или нескольких клеток с соединительнотканным комплексом (Munoz-Chapuli et al., 1996; Matsuyama, Iida, 2000). При этом возможно формирование капилляров двух типов: венозного и артериального, которые отличаются по структуре эндотелия и проницаемости (Froehlich, 1991).

Перикапиллярное пространство. На величину проницаемости ГГБ у рыб оказывает влияние и организация перикапиллярного пространства. У круглоротых в этой зоне отмечено значительное

содержание протеогликанов, гликопротеидов, тубулиновых микрофибрилл и коллагеновых волокон (Potter et al., 1995), что может влиять на диффузионные процессы. В эндотелии капилляров ряда рыб имеются также вакуолеподобные структуры, которые активно взаимодействуют с внеклеточными полостями (Chen et al., 1998).

Как уже отмечено выше, энтотелиальные клетки стенки капилляров рыб плотно прилегают друг к другу. Однако местами образуются значительные разрывы и отверстия диаметром ~60 нм, что может иметь решающее значение для обменных процессов на тканевом уровне (Jasinski, Kilarski, 1971; Riehl, 1983). При этом число отверстий оказывается выше в венозной, чем в артериальной части капилляра. Сравнительная оценка проницаемости капилляров млекопитающих и рыб показала, что у последних она в ~10 раз выше (Nichols, 1987). Отмечено, что капиллярная сеть рыб высоко проницаема для белков (Hargens et al., 1974), в частности для альбумина (Rasio et al., 1992) и даже для эритроцитов (Nikinmaa et al., 1981). Об этом свидетельствуют близкие концентрации белковых соединений в капиллярном и внекапиллярном пространствах. Отсюда следует, что диффузия кислорода не может ограничиваться стенкой капилляра и скорее определяется особенностями структуры клеточных мембран.

Цитоплазматические мембраны и диффузия кислорода

Интегральная оценка диффузионной способности ГГБ (D_{mO_2}) для скелетных мышц у низших и высших позвоночных показала, что у первых она в 2–21 раз ниже и составляет 0.0014–0.0055 мл O_2 мин$^{-1}$ 100 г$^{-1}$ гПа$^{-1}$ (Soldatov, 2018). Расчеты проводили по уравнению:

$$D_{mO_2} = \frac{V_{mO_2}}{P_{(c-m)O_2}},$$

где D_{mO_2} – диффузионная способность ГГБ, V_{mO_2} – количество потребленного кислорода, $P_{(c-m)O_2}$ – диффузионный градиент по напряжению кислорода для системы кровь–мышцы.

Изначально высказано предположение, что эндотелий капилляров у рыб способен значительно лимитировать диффузию кислорода (Rasio et al., 1992). Однако, как показано выше, эта точка зрения оказалась неправильной. Исследования, выполненные на икринках вьюна (Березовский, Сушко, 1984), выявили иную причину низких значений напряжения кислорода в тканях у рыб. При проколе микроэлектродом оболочки икринки зарегистрирован значительный скачок P_{O_2} – ~48 гПа. Это позволило предположить, что основной фактор, ограничивающий диффузию кислорода в мышцах рыб, – не капилляры, а низкие диффузионные характеристики мембранных структур их клеток. К подобному заключению пришли и другие исследователи (Hills et al., 1982).

Относительно путей диффузии кислорода на уровне цитоплазматических мембран нет единой точки зрения. Считается, что основным препятствием служит слой неподвижной воды, примыкающей к мембране (Huxley, Kutchai, 1981; Yamaguchi et al., 1985). Сама же мембрана не является серьезным барьером. Последнее утверждение подвергается сомнению в ряде работ (Blank, 1962; Ivanov et al., 2004). Показано, что даже мономолекулярный липидный слой резко снижает интенсивность диффузионных потоков кислорода (Blank, 1962; Ivanov et al., 2004). Обсуждается участие в этом процессе щелевых пространств в структуре фосфолипидов мембран (Иванов и др., 2007; Локтющкин и др., 2014), а также специальных трансмембранных белков, относящихся к семейству аквапоринов (Törnroth-Horsefield et al., 2007; Finn, Cerda, 2015).

Сравнительная оценка текучести цитоплазматических и митохондриальных мембран пойкилотермных организмов и млекопитающих показала, что у первых она ниже (Brand et al., 1991). Выявлена также высокая плотность мембран эритроцитов миноги в сравнении с амфибиями и млекопитающими (Забелинский и др., 2014). Все это должно осложнять диффузию кислорода в тканях низших позвоночных и рыб, в частности.

Миоглобин рыб: особенности структурно-функциональной организации

Миоглобины, создавая на тканевом уровне дополнительную кислородную емкость, определяют понятие “облегченная диффузия” (Longeville et al., 2003; Wittenberg, 2007). Это один из хорошо изученных мышечных белков. Сведения о его структуре и функциональных особенностях вошли во многие руководства по биохимии. Представление о том, что структурная организация данного белка в процессе эволюции не претерпела существенных изменений, лишено оснований. Показано, что миоглобин низших позвоночных имеет ряд особенностей, которые нашли отражение в его структуре и свойствах.

Миоглобин – один из важнейших белков в организме морских и пресноводных рыб. Его доля в общей сумме гемопротеидов у высокоподвижных видов (скумбрия) может достигать 93–96%, что соответствует концентрации 620–690 мг % (Hashimoto et al., 1979). Сравнительные исследования выявили наличие прямой зависимости между уровнем подвижности вида и содержанием миоглобина в мышечной ткани (Joseph, George, 1987; Dickson, 1996). Наиболее ярко эти различия

проявлялись в момент достижения особями половой зрелости (Poupa et al., 1981).

Миоглобин у рыб локализован в латерально расположенных мышечных группах. Активно плавающие рыбы обладают дополнительным тяжем красных мышц вдоль позвоночника (Love, 1980). Доля красной мышечной ткани равномерно нарастает в направлении от головы к хвостовому стеблю. Так, у скумбрии (*Scomber scombrus* L.) это соотношение равно 6% (у головы): 13% (середина тела): 33% (хвостовой стебель), у сардины (*Sardinops sagax neopilchardus*, Steindachner) 12 : 19 : 30% соответственно (Hashimoto et al., 1979). У малоактивных рыб содержание красных мышц в теле существенно ниже. У некоторых видов они почти не обнаруживаются (Love, 1980).

Структурные особенности миоглобинов рыб изучены менее подробно, чем у высших позвоночных. Сравнительная оценка спектральных характеристик показала совпадение спектров оксимиоглобинов у некоторых видов акул и млекопитающих. Максимумы поглощения приходились на 579, 543 и 418 нм (Suzuki et al., 1985). Вместе с тем, спектры метмиоглобинов имели существенные отличия. Это связано с заменой дистального His(E7) на Glu, что снижало устойчивость пигментов к окислению (Suzuki, 1987).

В целом миоглобины рыб отличаются низкой стойкостью к окислению и легко переходят в метформу. Константа скорости автоокисления, рассчитанная для миоглобина тунца (*Thunnus obesus* Lowe), в 10 раз выше, чем у кашалота (Yamaguchi et al., 1979; Kitahara et al., 1990). Переход гема в ферри-форму ускорялся действием нитрита натрия и гидроксиламином (Nichols, Weber, 1989). Сравнительно недавно в скелетных мышцах голубого тунца (*Thunnus thynnus thynnus* L.) обнаружена $NADH_2$-зависимая метмиоглобинредуктаза (Pong et al., 2000). Фермент был однороден в электрофоретическом поле и имел молекулярную массу близкую к 100 кДа. Он сохранял активность в широком диапазоне pH (7.0–7.3) и температуры (4–15°C). Это доказывает, что скелетные мышцы рыб в норме достаточно часто испытывают эффект окисления миоглобина и имеют весьма действенную ферментативную систему его восстановления.

Денатурирующие агенты также оказывали более выраженный эффект на миоглобины рыб. В сравнении с млекопитающими (овцой, кашалотом) α-спираль апомиоглобина тунца (*Thunnus obesus* Lowe), пеламиды (*Sarda sarda* Bloch), сериолы (*Seriola dumerili* Risso) оказалась менее стойкой к тепловому воздействию (Chanthai et al., 1996а, 1996б). Аналогичные результаты получены и для холомиоглобина сардины (*Sardinops neopilchardus* Steindachner), сайры (*Cololabis saira* Brevoort) и карпа (*Cyprinus carpio* L.) (Chanthai et al., 1996б, 1998а). Тепловая денатурация миоглобина у этих рыб проходила в 2.5–4.2 раза быстрее, чем у млекопитающих. Авторы связывают это с особой структурой глобулы. В ранних исследованиях, выполненных на желтопером тунце (*Thunnus albacores* Bonnaterre), показано, что миоглобин данного вида имел более открытую, менее спирализованную и соответственно менее стабильную структуру, чем у кашалота (Fosmire, Brown, 1960).

Молекулярная организация миоглобинов рыб имеет ряд специфических черт. Полипептидная цепь мышечных пигментов акул оказалась короче и состояла из 148 аминокислотных остатков (Suzuki et al., 1985). N-конец был ацетилирован. Аналогичные данные получены для различных видов тунцов (Amono et al., 1976). Гомология с миоглобинами китов была 40–55% (Suzuki, 1987). При этом аминокислотный состав имел явно выраженную видовую специфику. Так, у желтоперого тунца (*Thunnus albacares* Bonnaterre) в полипептидной цепи отмечали высокий уровень Ala, Ile и низкое содержание Leu и Val, тогда как у *Latimeria chalumnae* (Smith) уровень Leu, напротив, был высок (Chauvet, Acher, 1972). Для миоглобина *Coryphaena hippurus* (L.) характерно высокое содержание Asp (Bannister J., Bannister W., 1976). Дистальный His, если он присутствовал, то занимал 59-ю позицию (E7). При этом гидратное окружение молекул и геометрия глобул была близка к миоглобинам китов (Suzuki, 1987). Молекулярный вес находился в пределах 15 кДа, а изоэлектрическая точка приходилась на кислую область pH (5.8–5.9). Эти данные получены как для хрящевых, так и костистых рыб (Yamaguchi et al., 1979). При этом в миоглобине скумбрии (*Scomber scombrus* L.) и сардины (*Sardinops neopilchardus* Steindachner) обнаружена одна молекула Cys, что качественно отличало данный белок от миоглобина кашалота (Yamaguchi et al., 1979). В гемовой полости миоглобинов рыб ориентация Thr (E10) и Ile (FG5) была близкой и не зависела от специфики субстрата: карбмоноокси-форма, цианмет-форма (Yamamoto et al., 1991). По данным ^{1}H-ЯМР-спектроскопии отмечена низкая подвижность метильных групп в пропаноате гема-активных участков миоглобина рыб, что свидетельствует об их фиксированном положении (Yamamoto et al., 1990а, 1990б). В сравнении с субъединицами гемоглобина для миоглобина отмечено большее число конформационных состояний (El-Jaick et al., 1988).

Для миоглобинов рыб характерен определенный полиморфизм (Коробов, 1992). Он доказан как при помощи электрофореза на различных носителях, так и при использовании хроматографии высокого разрешения (Ferguson, 1975; Le-Coeur et al., 1995). В электрофоретическом поле образцы мышечного пигмента тунца (*Thunnus thynnus* L.)

были разделены на 3 компонента в соотношении 80 : 15 : 5% (Rossi-Fanelli et al., 1960). Аналогичные данные получены и при анализе гетерогенной структуры миоглобина сердечной и латеральной мышцы сига (*Coregonus lavaretus lavaretus* L.). Авторы полагают, что синтез этих белков находится под контролем двух ко-доминантных аллелей (AA, AA', A'A') (Ferguson, 1975). У эволюционно древних видов (*Latimeria chalumnae* Smith; *Coryphaena hippurus* L.) миоглобин был однороден и не подвергался фракционированию (Chauvet, Acher, 1972; Bannister J., Bannister W., 1976).

Значительное влияние на функциональное состояние миоглобинов рыб оказывает температура. Замораживание образцов миоглобина и проб мышечной ткани сопровождается переходом значительной доли пигмента в окисленное состояние (Chow et al., 1988; Yamazawa et al., 1993). Этот процесс обычно сопряжен с повышением концентрации супероксид-анион радикала $\left(O_2^-\right)$ и может стать причиной активизации процессов перекисного окисления в мышечной ткани. В связи с этим, по-видимому неслучайно, что мышцы многих антарктических видов рыб лишены миоглобина (Archer, Johnston, 1991; Feller et al., 1991; Zummo et al., 1995; Somero et al., 1998; Montgomery, Clements, 2000), а концентрация пигмента в сердце существенно снижена (Vayda et al., 1995; Moylan, Sidell, 1997, 2000). Исследования, проведенные на большом количестве антарктических видов рыб, показали, что данное состояние обусловлено падением уровня экспрессии соответствующих локусов генома и имеет адаптивное значение (Sidell et al., 1997; Tota et al., 1997; Vayda et al., 1997). В мышцах ледяных рыб не обнаружена миоглобиновая мРНК (Moylan, Sidell, 2000). В настоящее время исследователи придерживаются мнения, что появление белокровных рыб (сем. Channichthyidae) в антарктическом регионе – результат мутации, произошедшей миллионы лет назад, и последующей дивергенции признака в эволюционном процессе (Vayda et al., 1997; Small et al., 1998; Small, 1999). В доказательство приводятся данные по структуре миоглобинового гена и наличию изменений в инициирующем кодоне (Small et al., 1998; Small, 1999).

Миоглобин рыб обладает выраженной антиоксидазной, монооксидазной и пероксидазной активностью (Коробов, 1992). Кинетические характеристики связывания кислорода и CO фактически совпадают с таковыми у млекопитающих, несмотря на более низкие температуры тела: гиперболическая форма кривой оксигенации, высокое сродство к кислороду (P_{50} = 0.9 мм рт. ст. для тунца), отсутствие эффекта Бора (r = +0.02) и кооперативного взаимодействия (n = 1) (Jasinski, Kilarski, 1971; Cashon et al., 1997; Legate et al., 1998; Ivanov et al., 2004). Тепловой эффект реакции оксигенации для диапазона температур 5–30°C был 13.2 ккал моль$^{-1}$ (Rossi-Fanelli et al., 1960).

Миоглобин рыб и кислородный режим мышечной ткани

Уровень миоглобина накладывает отпечаток на характер капилляризации и объемную плотность митохондрий мышечной ткани у рыб. Мышцы с пониженным содержанием миоглобина обычно имеют более густую капиллярную сеть и большее число митохондрий на единицу массы, что сокращает диффузионное расстояние (Hamoir, 1988; Harrison et al., 1991; Johnston, Ball, 1997; O'Brien et al., 2000). В них повышается активность лактатдегидрогеназы, концентрация карнитина и уровень липидов (Hamoir, 1988; O'Brien, Sidell, 1997, 2000). Следствие этих изменений – совпадение уровня окислительной активности мышц у рыб с высоким и низким содержанием мышечного пигмента. Об этом свидетельствуют сходные величины активности ферментов цикла Кребса, гликолиза и дыхательной цепи митохондрий (Driedzic, Stewart, 1982; Sidell et al., 1987; Ewart et al., 1988). Однако в условиях тестовой нагрузки (гипоксии) тканевое дыхание у миоглобинсодержащих рыб протекает более эффективно (Legate et al., 1998).

Содержание миоглобина в мышечной ткани рыб влияет на ее устойчивость к гипоксии. Так, перфузия сердца атлантической волосатки (*Hemitripterus americanus* Gmelin) раствором с низким P_{O_2} не оказывала значимого влияния на его сократительную активность. Однако у океанической трески (*Macrozoarces americanus* Bloch & Schneider) она существенно подавлялась. Сравнительная оценка показала, что уровень миоглобина в сердечной мышце первого вида был намного выше (Bailey, Driedzic, 1986). Введение гидроксиламина обеспечивало перевод значительной части пигмента в мет-форму и снижало устойчивость сердца к гипоксии (Bailey, Driedzic, 1986; Nichols, Weber, 1989; Nichols, Weber, 1990). Аналогичные данные получены при сопоставлении устойчивости к гипоксии сердец с различным уровнем метмиоглобина (Bailey et al., 1990). Отмечено также, что понижение P_{O_2} во внеклеточных средах способствует росту содержания миоглобина в миокарде (Driedzic, 1988). У антарктических рыб (сем. Channichthyidae) с низким уровнем миоглобина в миокарде компенсация внешней гипоксии достигается преимущественно благодаря кардиоваскулярным реакциям (Feller, Gerday, 1997). Рост содержания миоглобина в условиях гипоксии отмечен также в печени, жабрах и головном мозге рыб (Wystub et al., 2004; Fraser et al., 2006).

Тканевой уровень липидов и диффузия кислорода

Как уже отмечалось, растворимость кислорода в липидах в 4–5 раз выше, чем в оводненной цитоплазме (Londraville, Sidell, 1990). Это означает, что данная группа соединений может оказать существенное влияние на диффузию кислорода в тканевых структурах рыб.

В тканях с высоким уровнем аэробного обмена суммарное содержание липидов почти всегда повышено (Крепс, 1977; Сидоров, 1983). Эта закономерность хорошо прослеживается при сопоставлении химического состава красных, розовых и белых скелетных мышц. У первых уровень липидов существенно выше (Шульман и др., 1978, 1990; Love, 1980; Щепкин, Минюк, 1990; Юнева, 1990). Отмечено, что при увеличении окислительной активности мышц или затруднении доставки к ним кислорода содержание липидов в ткани с течением времени повышается. Такая ситуация выявлена у ряда рыб при переходе к воздушному дыханию (Driedzic et al., 1978), повышении гидростатического давления (Saha et al., 1976), холодовой адаптации (Desaulniers, Sidell, 1992; Giardina et al., 1998) и в других случаях. Показано, что величина тканевого P_{O_2} влияет на направленность синтеза липидов. Высокий уровень P_{O_2} способствует синтезу холестерина, низкий – синтезу фосфолипидов и жирных кислот (Phleger, 1975).

Сравнительные исследования, выполненные на сердечных клапанах ряда антарктических видов рыб, убедительно показали участие липидов в коррекции тканевого P_{O_2} (O'Brien, Sidell, 2000). Виды, в клапанах которых отсутствовал миоглобин, имели повышенный уровень липидов, что облегчало диффузию кислорода от капилляров к митохондриям клеток. Отмечена также протекторная роль липидов в миокарде. Она присуща эйкозопентаноидной кислоте, которая защищает сердечную мышцу в период реоксигенации (Chen et al., 2003).

Компенсаторный рост содержания липидов в случае затруднения кислородного обеспечения организма отмечен и для других тканей рыб. Так, в жабрах *Pimephales promelas* (Rafinesque) в условиях интоксикации флуорентеном происходили структурные перестройки, приводящие к росту толщины диффузионного слоя почти в 3 раза (Weinstein et al., 1997). Однако спустя 48 ч в эпителии вторичных жаберных нитей происходило увеличение числа жировых капель, что несколько облегчало диффузию кислорода.

В тканях, испытывающих нехватку кислорода, почти всегда повышается суммарное содержание липидов (Weinstein et al., 1997; O'Brien, Sidell, 2000). Подобное явление отмечено для скелетных мышц серебряного и золотого карасей (*Carassius auratus gibilio* Bloch, *Carassius carassius* L.) (Waversveld et al., 1989). Синтез данных соединений рассматривается как продолжение реакций анаэробного гликолиза. При этом в плазме регистрируется снижение уровня свободных жирных кислот (Raaij et al., 1996). О возможности участия липидов в коррекции диффузионных свойств мышечной ткани отмечалось ранее в работах других авторов (Saha et al., 1976; Giardina et al., 1998).

Липиды скелетных мышц рыб представлены в основном двумя фракциями: триацилглицеридов и фосфолипидов (>80% состава) (Шульман и др., 1978, 1990; Щепкин, Минюк, 1990; Юнева, 1990). Первая служит основным источником НЭЖК и активно задействуется в метаболических процессах, вторая относится преимущественно к группе структурных липидов и входит в состав клеточных мембран (Крепс, 1981). Содержание триацилглицеридов в мышечной ткани наиболее динамично и зависит от состояния организма (миграций, нереста, нагула и т.д.) (Шульман и др., 1978; Щепкин, Минюк, 1990; Юнева, 1990). По-видимому, именно эта группа соединений может оказывать существенное влияние на диффузионные характеристики ткани. Уровень фосфолипидов в мышцах более стабилен, но имеет выраженную тканевую и видовую специфику (Крепс, 1981; Шульман и др., 1990).

Не следует исключать из внимания и жирнокислотный состав триацилглицеридов и фосфолипидов, особенно содержание моноеновых и полиеновых кислот. Чем выше степень ненасыщенности НЭЖК, входящих в состав жиров, тем выше их текучесть (Шульман и др., 1978; Юнева, 1990). Это должно способствовать диффузии кислорода в мышечной ткани. В этой связи имеющаяся информация позволяет констатировать факт зависимости степени ненасыщенности НЭЖК у рыб от подвижности вида, сезона, температуры воды и т.д. (Шульман и др., 1978; Юнева, 1990).

Мембраны митохондрий клеток рыб и диффузия кислорода

Мембраны митохондрий – последний барьер на пути диффузии кислорода к молекулярным комплексам данного органоида (дыхательная цепь). К сожалению, информация по этому вопросу крайне ограничена. Отмечена лишь более низкая текучесть митохондриальных мембран низших позвоночных, чем у млекопитающих, что должно осложнять диффузию кислорода (Brand et al., 1991). При этом миоглобин может вступать во взаимодействие с митохондриями, способствуя поддержанию окислительного метаболизма тканей особенно в условиях гипоксии (Postnikova, Shekhovtsova, 2012).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Информация, представленная в обзоре, позволяет сделать ряд обобщений. Диффузия кислорода в тканях рыб зависит от ряда переменных. Эндотелий сосудов микроциркуляторного русла не следует рассматривать как основное препятствие для диффузии кислорода в виду наличия крупных пор и перфораций. Главным диффузионным барьером служат цитоплазматическая и внутриклеточные мембраны. Существенный вклад в понятие "облегченной диффузии" на клеточном уровне вносят миоглобин и содержание липидов, прежде всего триацилглицеридов. Функциональное состояние миоглобина рыб, его полиморфная структура и концентрация в скелетных мышцах являются достаточно лабильными параметрами. Они зависят как от состояния среды, так и самого организма. Все это позволяет рассматривать данный белок как фактор, которой может осуществлять направленную коррекцию кислородного режима мышечной ткани рыб, повышая ее устойчивость к дефициту кислорода. Содержание липидов в тканевых структурах рыб также достаточно динамично. Направление синтеза данных соединений зависит от уровня тканевого P_{O_2} и влияет на диффузионные характеристики метаболически активных тканей.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках госзадания (№ гос. регистрации АААА-А18-118021490093-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Березовский В.А., Сушко Б.С. 1984. Профиль концентрации кислорода в клетке и некоторые спорные вопросы перемещения свободного кислорода в биологических объектах // Физиологический журнал. Т. 30. № 3. С. 345.

Забелинский С.А., Чеботарева М.А., Шуколюкова Е.П., Кривченко А.И. 2014. Жирнокислотный состав фосфолипидов эритроцитов миноги, лягушки, крысы и спектры поглощения их липидных экстрактов // Ж. эвол. биохим. физиол. Т. 50. № 4. С. 269.

Иванов И.И., Локтющкин А.В., Гуськова Р.А. и др. 2007. Кислородные каналы мембраны эритроцитов // Докл. акад. наук. Т. 414. № 5. С. 746.

Колчинская А.З., Хацуков Б.Х., Закусило М.П. 1999. Кислородная недостаточность, деструктивное и контструктивное действие. Нальчик: Кабардино-балкарский науч. центр РАН.

Коробов В.Н. 1992. Роль миоглобина в адаптивной реактивности рыб // Тез. докл. VIII науч. конф. по экол. физиол. и биох. рыб. Т. 1. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН. С. 161.

Крепс Е.М. 1977. Биохимические адаптации морских животных // Биология моря. № 5. С. 6.

Крепс Е.М. 1981. Липиды клеточных мембран. Ленинград: Наука.

Локтющкин А.В., Гуськова Р.А., Федоров Г.Е. и др. 2014. Факторы, определяющие кинетику диссоциации оксигемоглобина эритроцитов человека в присутствии хлорида ртути (II) // Естественные и технические науки. № 9–10(77). С. 37.

Сидоров В.С. 1983. Экологическая биохимия рыб. Ленинград: Наука.

Солдатов А.А. 2005. Особенности организации и функционирования системы красной крови рыб (обзор) // Журн. эволюц. биохим. физиол. Т. 41. № 3. С. 217.

Солдатов А.А. 2018. Кислородный режим скелетных мышц костистых рыб и механизмы его функциональной коррекции (краткий обзор) // Журн. общ. биол. Т. 79. № 6. С. 471.

Шошенко К.А., Баранов В.И., Брод В.И. и др. 1984. Органное кровоснабжение и особенности кислородного транспорта в мышцах // Исслед. энерг. движ. рыб. Новосибирск: Наука. С. 78.

Шульман Г.Е., Остоловский Е.М., Шершов С.В., Крячко В.И. 1990. Фосфолипидный состав черноморских рыб // Биоэнергетика гидробионтов. Киев: Наук. Думка. С. 189.

Шульман Г.Е., Щепкин В.Я., Яковлева К.К., Хоткевич Т.В. 1978. Липиды и их использование при плавании рыб // Элементы физиол. и биох. общего и активного обмена у рыб. Киев: Наук. Думка. С. 100.

Щепкин В.Я., Минюк Г.С. 1990. Уровень энергетических запасов и реакция привлечения к свету черноморского шпрота // Биоэнергетика гидробионтов. Киев: Наук. думка. С. 207–220.

Юнева Т.В. 1990. Сезонная динамика жирно-кислотного состава липидов черноморских рыб – хамсы и шпрота // Биоэнергетика гидробионтов. Киев: Наук. Думка. С. 196.

Amono H., Hashimoto K., Matsuura F. 1976. Terminal structures of tuna and skipjack myoglobins // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. V. 42. № 5. P. 577.

Archer S.D., Johnston I.A. 1991. Density of cristae and distribution of mitochondria in the slow muscle fibers of Antarctic fish // Physiol. Zool. V. 64. № 1. P. 242.

Bailey J.R., Driedzic W.R. 1986. Function of myoglobin in oxygen consumption by isolated perfused fish hearts // Am. J. Physiol. V. 251. № 6. P. 1144.

Bailey J.R., Sephton D.H., Driedzic W.R. 1990. Oxygen uptake by isolated perfused fish hearts with differing myoglobin concentration under hypoxic conditions // J. Mol. Cell. Cardiol. V. 22. № 10. P. 1125.

Bannister J.V., Bannister W.H. 1976. Isolation and general characterization of myoglobin from the dolphin fish *Coryphaena hippurus* (L.) // Comp. Biochem. Physiol. V. 53. № 1. P. 57.

Blank M. 1962. Monolayer permeability and the properties of natural membranes // J. Phys. Chem. V. 66. № 10. P. 1911.

Brand M.D., Couture P., Else P.L. 1991. Evolution of energy metabolism. Proton permeability of the inner membrane of liver mitochondria is greater in a mammal than in a reptile // Biochem. J. V. 275. P. 81.

Cashon R.E., Vayda M.E., Sidell B.D. 1997. Kinetic characterization of myoglobins from vertebrates with vastly

different body temperatures // Comp. Biochem. Physiol. V. 117B. № 4. P. 613.

Chanthai S., Ogawa M., Tamiya T., Tsuchiya T. 1996a. Studies on thermal denaturation of fish myoglobins using differential scanning calorimetry, circular dichroism and trypthophan fluorescence // Fish Sci. V. 62. № 6. P. 927.

Chanthai S., Ogawa M., Tamiya T., Tsuchiya T. 1996б. Studies on thermal denaturation of fish apomyoglobins using differential scanning calorimetry, circular dichroism and fluorescence // Fish Sci. V. 62. № 6. P. 933.

Chanthai S., Ogawa M., Tamiya T., Tsuchiya T. 1998a. Effect of heating on autoxidation rate of fish holo- reconstituted myoglobins // Fish Sci. V. 64. № 4. P. 574.

Chanthai S., Ogawa M., Tamiya T., Tsuchiya T. 1998б. Studies on thermal denaturation profiles of holo- and reconstituted myoglobins from bonito and sperm whale // Fish Sci. V. 64. № 3. P. 411.

Chauvet J.-P., Acher R. 1972. Isolation of coelacanth (*Latimeria chalumnae*) myoglobin // FEBS Lett. V. 28. № 1. P. 16.

Chen H., Li D., Roberts G.J., Saldeen T., Mehta J.L. 2003. Eicosapentanoic acid inhibits hypoxia-reoxygenation-induced injury by attenuating upregulation of MMP-1 in adult rat myocytes // Cardiovasc. Res. V. 59. № 1. P. 7.

Chen S.C., Liu K.M., Wagner R.C. 1998. Three-dimensional analysis of vacuoles and surface invaginations of capillary endothelia in the eel rete mirabile // Anat. Rec. V. 252. P. 546.

Chow Ch.-J., Ochiai Y., Watabe S., Hashimoto K. 1988. Autoxidation of bluefin tuna myoglobin at arround freezing point // Jap. Soc. Sci. Fish. V. 54. № 3. P. 473.

Couch J.A. 1990. Pericyte of a teleost fish: Ultrastructure, position, and role in neoplasia as revealed by a fish model // Anat. Rec. V. 228. P. 7.

Czopek J. 1980. Vascularization of the skeletal muscles in the river lamprey (*Lampetra fluviatilis* L.) // Zool. pol. V. 27. P. 577.

Desaulniers N.T., Sidell B.D. 1992. High lipid content enhances the rate oxygen diffusion in fish skeletal muscle // Amer. Zool. V. 32. № 5. P. 55A.

Dickson K.A. 1996. Locomotor muscle of high-performance fishes: What do comparisons of tunas with ectothermic sister taxa reveal? // Comp. Biochem. Physiol. V. 113A. № 1. P. 39.

Driedzic W.R. 1988. Matching of cardiac oxygen delivery and fuel supply to energy demand in teleosts and cephalopods // Can. J. Zool. V. 66. № 5. P. 1078.

Driedzic W.R., Stewart J.M. 1982. Myoglobin content and the activities of enzymes of energy metabolism in red and white fish hearts // J. Comp. Physiol. V. 149B. № 1. P. 67.

Driedzic W.R., Phleger C.F., Fields J.H.A., French C. 1978. Alterations in energy metabolism associated with the transition from water to air breathing in fish // Can. J. Zool. V. 56. № 4(2). P. 730.

Duncombe-Rae C.M., Bailey G.W., Neumann T. et al. 2000. Low oxygen expression and the poleward undercurrent on the Angola-Namibia shelf, July 1999 // 10th SAMSS. Wilderness. P. 1.

Egginton S., Johnston I.A. 1984. Effect of acclimation temperature on routine metabolism muscle mitochondrial volume density and capillary supply in the eel (*Anguilla anguilla*) // J. Therm. Biol. V. 9. P. 165.

El-Jaick L.J., Wainberg E., Bemski G., Linhares M.P. 1988. Comparison of models for reassociation of carbon monoxide with carp haemoglobin // J. Biol. Macromol. V. 10. № 3. P. 185.

Ewart H.S., Canty A.A., Driedzic W.R. 1988. Scaling of cardiac oxygen consumption and enzyme activity levels in sea raven (*Hemitripterus americanus*) // Physiol. Zool. V. 61. № 1. P. 50.

Feller G., Gerday C. 1997. Adaptations of the hemoglobinless Antarctic icefish (*Channichthyidae*) to hypoxia tolerance // Comp. Biochem. Physiol. V. 118A. № 4. P. 981.

Feller G., Pauly J.P., Smal A. et al. 1991. The lactate dehydrogenase of the icefish heart: Biochemical adaptations to hypoxia tolerance // Biochem. Biophys. Acta. V. 1079. № 3. P. 343.

Ferguson A. 1975. Myoglobin polymorphism in the pollan (*Osteichthyes: Coregoninae*) // Amm. Blood Group Biochem. Genet. V. 6. № 1. P. 25.

Finn R.N., Cerda J. 2015. Evolution and Functional Diversity of Aquaporins // Biological Bulletin. V. 229. № 1. P. 6.

Fosmire G.J., Brown W.D. 1960. Yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) myoglobin: characterization and comparative stability // Comp. Biochem. Physiol. V. 55. № 2. P. 293.

Fraser J., Vieira de Mello L., Ward D. et al. 2006. Hypoxia-inducible myoglobin expression in nonmuscle tissues // PNAS. V. 103. № 8. P. 2977.

Froehlich R. 1991. Capillary permeability in the eel rete mirabile: A comparison of endothelium in two different states // Diss. Abst. Int. Pt. B. Sci. Eng. V. 51. P. 212.

Gamperl A.K., Pinder A.W., Boutilier R.G. 1994a. Effect of coronary ablation and adrnergic stimulation on in vivo cardiac performance in trout (*Oncorhynchus mykiss*) // J. Exp. Biol. V. 186. P. 127.

Gamperl A.K., Pinder A.W., Grant R.R., Boutilier R.G. 1994б. Coronary blood flow in trout: Control and importance for cardiac function // High Performance Fish. Intern. Fish Physiol. Symp., Vancouver, Canada. P. 256.

*Giardina B., Mordente A., Zappacosta B. et al.*1998. The oxidative metabolism of Antarctic fish: Some peculiar aspects of cold adaptation // Fish. Antarc. Biol. P. 129.

Hamoir G. 1988. Biochemical adaptation of the muscles of the *Channichthyidae* to their lack in hemoglobin and myoglobin // Comp. Biochem. Physiol. V. 90B. № 3. P. 557.

Hargens A.R., Millard R.W., Johansen K. 1974. High capillary permeability in fishes // Comp. Biochem. Physiol. V. 48A. P. 675.

Harrison P., Zummo G., Farina F. et al. 1991. Gross anatomy, myoarchitecture, and ultrastructure of the heart ventricle in the haemoglobinless icefish *Chaenocephalus aceratus* // Can. J. Zool. V. 69. № 5. P. 1339.

Hashimoto K., Yamaguchi K., Takeda N., Ogawa K. 1979. Hemoproteid distribution in muscles of fish // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. V. 45. № 10. P. 1331.

Hills B.A., Hughes G.M., Koyama T. 1982. Oxygenation and deoxygenation kinetics of red cells in isolated lamellae of fish gills // J. Exp. Biol. V. 98. P. 269.

Huxley V.H., Kutchai H. 1981. The effect of the red cell membrane and a diffusion boundary layer on the rate of oxygen uptake by human erythrocytes // J. Physiol. V. 316. P. 75.

Ivanov I.I., Fedorov G.E., Gus'kova R.A. et al. 2004. Permeability of lipid membranes to dioxygen // Biochem. Biophys. Res. Commun. V. 322. № 3. P. 746.

Jasinski A. 1973. Fine structure of capillaries in the respiratory intestine of the pond loach, *Misqurnus fossilis* // Ann. Med. Sec. Pol. Acad. Sci. V. 18. P. 74.

Jasinski A., Kilarski W. 1971. Capillaries in the rete mirabile and in the gas gland of the swim bladder in fishes, *Perca fluviatilis* L. and *Misgurhus fossilis* L. An electron microscopic study // Acta anat. V. 78. P. 210.

Johnston I.A., Ball D. 1997. Thermal stress and muscle function in fish. Cambridge: Cambrige University Press, № 61. P. 79.

Joseph M.M., George J.C. 1987. Iron content of red and white axial muscles of the Indian anadromous migratory fish, *Hilsa ilisha*, and non-migratory *Hilsa toli*, during different phases of life cycle // Adv. Aquat. Biol. and Fish. P. 163.

Joyce S. 2000. The dead zones: oxygen-starved coastal waters // Environ. Health Perspective. V. 108. № 3. P. A120.

Kilarski W., Smialowska E., Friedhyber A. 1982. Histological analysis of fibres in myotomes of antarctic fish. II. Morphometry of muscle fibres and capillaries // Z. mikrosk.-anat. Forsch. V. 96. P. 791.

Kita J., Itazawa Y. 1990. Effects of adrenaline on the blood flow through the spleen of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // Comp. Biochem. Physiol. V. 95A. P. 591.

Kita J., Itazawa Y. 1990. Microcirculatory pathways in the spleen of the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* // Jap. J. Ichthyol. V. 37. P. 265.

Kitahara Y., Matsuoka A., Kobayashi N., Shikama K. 1990. Autoxidation of myoglobin from bigeye tuna fish (*Thunnus obesus*) // Biochem. Biophys. Acta. V. 1038. № 1. P. 23.

Le-Coeur C., Zhao Q., Garreau I. et al. 1995. Analytical peptide mapping of a complex yellowfin tuna myoglobin peptic hydrolysate by high performance liquid chromatography // J. Liq. Chromatogr. V. 18. № 12. P. 2353.

Legate N.J.N., Bailey J.R., Driedzic W.R. 1998. Oxygen consumption in myoglobin-rich and myoglobin-poor isolated fish cardiomyocytes // J. Exp. Zool. V. 280. № 4. P. 269.

Londraville R.L., Sidell B.D. 1990. Ultrastructure of aerobic muscle in antarctic fishes may contribute to maintenance of diffusive fluxes // J. Exp. Biol. V. 150. P. 205.

Longeville S., Doster W., Kali G. 2003. Myoglobin in crowded solutions: structure and diffusion // Chemical Physics. V. 292. № 2–3. P. 413.

Love R.M. 1980. The chemical biology of fish. V. 2. London: Academic Press.

Maina J.N. 2002. Fundamental structural aspects and feature in the bioengineering of the gas exchangers: comparative perspectives // Adv. Anat. Embriol. Cell Biol. V. 163. № 3–4. P. 1.

Mathieu-Costello O., Brill R.W., Hochachka P.W. 1996. Structural basis for oxygen delivery: muscle capillaries and manifolds in tuna red muscle // Comp. Biochem. Physiol. V. 113A. P. 25.

Matsuyama T., Iida T. 2000. Primary culture of tilapia endothelial cells // Fish Pathol. V. 35. P. 163.

Montgomery J., Clements K. 2000. Disaptation and recovery in the evolution of Antarctic fishes // Trends Ecol. Evol. V. 15. № 7. P. 267.

Moylan T.J., Sidell B.D. 1997. Quantification of myoglobin and myoglobin mRNA in heart ventricle of Antarctic fishes // Antarct. J. US. V. 32. № 5. P. 101.

Moylan T.J., Sidell B.D. 2000. Concentrations of myoglobin and myoglobin mRNA in heart ventricle of Antarctic fishes // J. Exp. Biol. V. 203. № 8. P. 1277.

Munoz-Chapuli R., Macias D., Ramos C. et al. 1996. Development of the subepicardial mesenchyme and early cardiac vessels in the dogfish (*Scyliorhinus canicula*) // J. Exp. Zool. V. 275. P. 95.

Nichols D.J. 1987. Fluid volumes in rainbow trout, *Salmo gairdneri*: Application of compartmental analysis // Comp. Biochem. Physiol. V. 87A. P. 703.

Nichols J.W., Weber L.J. 1989. Comparative oxygen affinity of fish and mammalian myoglobins // J. Comp.Physiol. V. 159. № 2. P. 205.

Nichols J.W., Weber L.J. 1990. Lack of myoglobin function in the isolated perfused buffalo sculpin (*Enophrys bison*) heart // Can. J. Zool. V. 68. № 5. P. 825.

Nichols J.W., Weber L.J. 1989. Oxidation of cardiac myoglobin in vivo by sodium nitrite or hydroxylamine // Arch. Toxicol. V. 63. P. 484.

Nikinmaa M., Soivio A., Railo E. 1981. Blood volume of *Salmo gairdneri*: Influence of ambient temperature // Comp. Biochem Physiol. V. 69. № 4. P. 767.

O'Brien K.M., Sidell B.D. 1997. The loss of hemoglobin and/or myoglobin affects cardiac ultrastructure in Antarctic fishes // Antarct. J. US. V. 32. № 5. P. 98.

O'Brien K.M., Sidell B.D. 2000. The interplay among cardiac ultrastructure, metabolism and the expression of oxygen-binding proteins in Antarctic fishes // J. Exp. Biol. V. 203. № 8. P. 1287.

O'Brien K.M., Xue H., Sidell B.D. 2000. Quantification of diffusion distance within the spongy myocardium of hearts from Antarctic fishes // Respir. Physiol. V. 122. P. 71.

Olson K.R. 1996. Secondary circulation in fish: Anatomical organization and physiological significance // J. Exp. Zool. V. 275. P. 172.

Phleger C.F. 1975. Lipid synthesis by *Antimora rostrata* an abyssal codling from the Kona coast // Comp. Biochem. Physiol. V. 52B. № 1. P. 97.

Pong Ch.Y., Chiou T.K., Nieh F.P., Jiang Sh.T. 2000. Purification and characterization of metmyoglobin reductase from ordinary muscle of blue-fin tuna // Fish Sci. V. 66. № 3. P. 599.

Postnikova G.B., Shekhovtsova E.A. 2012. Fluorescence studies on the interaction of myoglobin with mitochondria // Biochemistry (Moscow). V. 77. № 3. P. 280.

Potter L.C., Welsch U., Wright G.M. et al. 1995. Light and electron microscope studies of the dermal capillaries in three species of hagfishes and three species of lampreys // J. Zool. V. 235. P. 677.

Poupa O., Lindstrom L., Maresca A., Tota B. 1981. Cardiac growth, myoglobin, proteins and DNA in developing tuna (*Thunnus thynnus thynnus* L.) // Comp. Biochem. Physiol. V. 70A. № 2. P. 217.

Raaij M.T.M., Thillart G.E.E.J.M., Vianen G.J. et al. 1996. Substrate mobilization and hormonal changes in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* L.) and common carp (*Cyprinus carpio* L.) during deep hypoxia and subsequent recovery // J. Comp. Physiol. V. 166. № 7. P. 443.

Rasio E.A., Bendayan M., Goresky C.A. 1992. Effect of temperature change on the permeability of eel rete capillaries // Circ. Res. V. 70. № 2. P. 272.

Rhodin I.A.G., Silversmith C. 1972. Fine structures of elasmobranch arteries, capillaries and veins in the spiny dogfish // Comp. Biochem. Physiol. V. 42A. P. 59.

Riehl R. 1983. Ultrastructure of the capillaries in the gonopodium of the mosquitofish, *Heterandria formosa* A. // Int. J. Acad. Ichthyol. Modinagar. V. 4. P. 29.

Rossi-Fanelli A., Antonini E., Giuffre R. 1960. Oxygen equilibrium of myoglobin from *Thunnus thynnus* // Nature. V. 186. P. 896.

Saha M.P., Pandey P.K., Ojha J., Datta M.J.S. 1976. Histochemical localization of lipid in the respiratory muscles of a fresh water air-breathing siluroid fish, *Clarias batrachus* Linn. // Z. Mikrosk.-anat. Forsch. V. 90. № 2. P. 290.

Shulman G.E., Love R.M. 1999. The Biochemical Ecology and Marine Fishes // Adv. Mar. Biol. V. 36. London: Academic press.

Sidell B.D., Driedzic W.R., Stowe D.B., Johnston I.A. 1987. Biochemical correlations of power development and metabolic fuel preferenda in fish hearts // Physiol. Zool. V. 60. № 2. P. 221.

Sidell B.D., Vayda M.E., Small D.J. et al. 1997. Variable expression of myoglobin among the hemoglobinless Antarctic icefishes // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 94. № 7. P. 3420.

Small D.J., Vayda M.E., Sidell B.D. 1998. A novel vertebrate myoglobin gene containing three A+T-rich introns is conserved among Antarctic teleost species which differ in myoglobin expression // J. Mol. Evol. V. 47. № 2. P. 156.

Small D.J. 1999. Analysis of myoglobin gene from three antarctic icefish // Diss. Abst. Int. Pt. B. Sci. Eng. V. 59. № 11. P. 5719.

Soederstroem V., Nilsson G.E. 2000. Brain blood flow during hypercapnia in fish: No role of nitric oxide // Brain Res. V. 857. P. 207.

Soldatov A.A. 2006. Organ blood flow and vessels of microcirculatory bed in fish (review) // J. Evolut. Biochem. Physiol. V. 42. № 3. P.243.

Soldatov A.A. 2012. On the Issue of Classification of the Hypoxic States of the Aquatic Organisms // Hydrobiol. J. V. 48. № 4. P. 3.

Soldatov A.A. 2018. The Diffusion Capacity of the Hematoparenchymal Barrier in Mammalian and Marine Fish Skeletal Muscles // J. Evolut. Biochem. Physiol. V. 54. № 1. P.43.

Somero G.N., Fields P.A., Hofmann G.E. et al. 1998. Cold adaptation and stenothermy in Antarctic notothenioid fishes: What has been gained and what has been lost? // Fish. Antar. Biol. Overview. Milano: Springer. P. 97.

Steffensen J.F., Lomholt J.P., Vogel W.O.P. 1986. *In vivo* observations on a specialized microvasculature, the primary and secondary vessels in fishes // Acta Zool. V. 67. P. 193.

Suzuki T. 1987. Autoxidation of oxymyoglobin with the distal (E7) glutamine // Biochem. Biophys. Acta. V. 914. № 2. P. 170.

Suzuki T., Suzuki T., Yata T. 1985. Shark myoglobin. II. Isolation, characterization and amino acid sequence of myoglobin from *Galeorhinus japonicus* // Austral. J. Biol. Sci. V. 38. № 4. P. 247.

Törnroth-Horsefield S., Gourdon P., Horsefield R. et al. 2007. Crystal structure of AcrB in complex with a single transmembrane subunit reveals another twist // Structure. V. 15. № 12. P. 1663.

Torres F.I.P., Martuchelli F.V., Bouskela E. 1991. A method for studying microcirculatory and cardio-respiratory parameters in the fish (*Hypostomus punctatus*) // Comp. Biochem. Physiol. V. 99A. P. 41.

Tota B., Cerra M.C., Mazza R., Pellegrino D., Icardo J. 1997. The heart of the Antarctic icefish as paradigm of cold adaptation // J. Therm. Biol. V. 22. № 6. P. 409.

Vayda M.E., Small D.J., Sidell B.D. 1997. Expression of the myoglobin gene in Antarctic channichthyid fishes // Antarctic Communities: Species, Structure and Survival Battaglia. P. 57.

Vayda M.E., Yuan M.-L., Small D.J. et al. 1995. Structure of the myoglobin gene of a hemoglobinless Antarctic icefish // Antarct. J. U.S. V. 30. № 5. P. 175.

Vayda M.E., Small D.J., Yuan M.-L. et al. 1997. Conservation of the myoglobin gene among Antarctic notothenioid fishes // Mol. Mar. Biol. Biotechnol. V. 6. № 3. P. 207.

Waversveld J., Addink A.D.F., Thillart G. 1989. The anaerobic energy metabolism of goldfish determined by simultaneous direct and indirect calorimetry during anoxia and hypoxia // J. Comp. Physiol. V. 159B. № 3. P. 263.

Weinstein J.E., Oris J.T., Taylor D.H. 1997. An ultrastructural examination of the mode of UV-induced toxic action of fluoranthene in the fathead minnow, *Pimephales promelas* // Aquat. Toxicol. V. 39. № 1. P. 1.

Wittenberg J.B. 2007. On optima: The case of myoglobin-facilitated oxygen diffusion // Gene. V. 398. № 1–2. P. 156.

Wystub S., Ebner B., Fuchs C. et al. 2004. Interspecies comparison of neuroglobin, cytoglobin and myoglobin: sequence evolution and candidate regulatory elements // Cytogenet. Genome Res. V. 105. № 1. P. 65.

Yamaguchi K., Takeda N., Ogawa K., Hashimoto K. 1979. Myoglobin properties of scomber and sardina // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. V. 45. № 10. P. 1335.

Yamaguchi K., Nguyen-Phu D., Scheid P., Piiper J. 1985. Kinetics of O_2 uptake and release by human erythrocytes studied by a stopped-flow technique // J. Appl. Physiol. V. 58. № 4. P. 1215.

Yamamoto Y., Inoue Y., Chujo R., Suzuki T. 1990*a*. ^{1}H-NMR study of heme propanoate mobility in the active site of myoglobin from *Galeorhinuss japonicus* // Eur. J. Biochem. V. 189. № 3. P. 567.

Yamamoto Y., Iwafune K., Nanai N., Osawa A., Chujo R., Suzuki T. 1991. NMR study of *Galeorhinus japonicus* myoglobin: ^{1}H-NMR study of molecular structure of heme cavity // Eur. J. Biochem. V. 198. № 2. P. 299.

Yamamoto Y., Osawa A., Inoue Y., Chujo R., Suzuki T. 1990*b*. A ^{1}H-NMR study of electronic structure of the active site of *Galeorhinuss japonicus* metmyoglobin // Eur. J. Biochem. V. 192. № 1. P. 225.

Yamazawa M., Udagawa M., Yamashita Y. et al. 1993. Some properties of an unusual skipjack meat commonly called "ishi-gatsuo" // Bull. Nat. Res. Inst. Fish. Sci. № 5. P. 129.

Yoshikawa H., Ishida Y., Kawata K. et al. 1995. Electroencephalograms and cerebral blood flow in carp, *Cyprinus carpio*, subjected to acute hypoxia // J. Fish Biol. V. 46. P. 114.

Zummo G., Acierno R., Agnisola C., Tota B. 1995. The heart of the icefish: Bioconstruction and adaptation // Braz. J. Med. Biol. Res. V. 28. № 11–12. P. 1265.

The Role of Myoglobin and Lipids in Correction of Oxygen Diffusion in Skeletal Muscles of Bony Fish (Review)

A. A. Soldatov[1, 2, *] and V. V. Sevrikov[2]

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

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

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

The information about the peculiarities of oxygen diffusion in skeletal muscles of bony fish is presented. It is shown that it is determined by a number of variables. It is noted that the endothelium of microcirculatory vessels should not be considered as the main obstacle to oxygen diffusion due to the presence of large pores and perforations. The main diffusion barrier is the cytoplasmic and intracellular membranes of muscle fibers. A significant contribution to the concept of "facilitated diffusion" at the cellular level is made by myoglobin and lipid content, primarily triacylglycerides. The data on the structure and functional features of myoglobin of skeletal muscles and heart of bony fish are summarized. Information on the organization of the polypeptide chain of this protein, key substitutions, polymorphism, kinetic characteristics of oxygen binding is presented. On the basis of interspecies comparison, the dependence of the density of the capillary network of muscles on the content of myoglobin and lipids in them is shown. It is noted that the content of myoglobin and lipids in the muscle tissue of fish is quite labile and depends on the state of the environment and the body itself. All this allows us to consider these indicators as factors that can carry out a directed correction of the oxygen regime of fish muscle tissue, increasing its resistance to oxygen deficiency.

Keywords: myoglobin, lipids, skeletal muscles, heart, capillary network, oxygen diffusion, bony fish

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 1, с. 87–93

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

УДК 597.08.591.9

ПОГРЕШНОСТЬ ОЦЕНКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОКОЛЕНИЙ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ ПРИ НЕПОЛНОЙ ИСХОДНОЙ ИНФОРМАЦИИ

© 2020 г. В. Г. Терещенко[a], *, В. А. Кузнецов[b], Ф. М. Шакирова[c], Л. И. Терещенко[a]

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

[b] *Казанский государственный (федеральный) университет, Казань, Россия*

[c] *Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, ТатарстанНИРО, Казань, Россия*

**e-mail: tervlad@ibiw.yaroslavl.ru*

Поступила в редакцию 29.06.2018 г.
После доработки 23.10.2018 г.
Принята к публикации 27.11.2018 г.

Проведен анализ влияния объема отсутствующей информации о возрастной структуре рыб на погрешность оценки относительной численности поколений их популяций. На примере леща Куйбышевского водохранилища показано, что при потере информации за 1–8 лет погрешность оценки численности поколений в среднем 5–15%. Это позволяет применять данную модификацию метода убыли от лова для оценки численности поколений популяций. С помощью предложенного метода можно анализировать популяции не только рыб, но и других групп гидробионтов.

Ключевые слова: метод, погрешность, рыбы, популяция, численность поколений

DOI: 10.31857/S0320965220010180

ВВЕДЕНИЕ

Анализ состояния и изменений в популяциях животных основан на различных подходах, в том числе и оценке численности их поколений. Для этого в ихтиологии широко применяется метод убыли от лова (Монастырский, 1952; Никольский, 1974; Рикер, 1979). Во всех вариантах данного метода численность поколений рассчитывают на основании непрерывных многолетних данных о возрастной структуре исследуемой популяции. Изменение экономической ситуации в России в начале 90-х гг. XX в. привело к тому, что за ряд лет данные наблюдений за состоянием популяций отсутствуют. Вместе с тем, увеличение антропогенной нагрузки на пресноводные экосистемы оказало существенное влияние на популяции многих видов рыб (Стрельников, 1996). В создавшихся условиях возросла важность информации о численности поколений как массовых, так и охраняемых видов. Ранее была предложена и апробирована модификация биостатистического метода (убыли от лова), пригодная для оценки относительной численности поколений популяций рыб в условиях неполной исходной информации (Tereshchenko, Zuyanova, 2006). Она основана на двух положениях. Во-первых, для решения многих задач необходимо знать не столько абсолютную, сколько относительную численность поколения. Поэтому, мы воспользовались предложением Стрельникова (1996) подсчитывать для оценки численности сумму процентов данного поколения в уловах от момента вступления в промысел до фактического предельного их возраста в уловах. Второе положение метода предполагает использование неполной исходной информации. Поскольку при наличии пропусков в исходных данных классический метод убыли от лова не может быть использован, то для оценки численности поколения сравнивали суммарное процентное соотношение данной генерации в уловах с суммарным процентным соотношением этих же возрастных групп в равновесной возрастной структуре, т.е. характерной для постоянных условий среды, когда все поколения данного вида одинаковы по численности.

В ранее вышедшей работе (Tereshchenko, Zuyanova, 2006) не было возможности оценить погрешность метода. Его адекватность проверяли по соответствию результатов расчетов численности поколений популяций леща и судака оз. Воже реальному положению в водоеме. Так, поколения леща, родившиеся в середине 1990-х гг., все были малочисленными, что соответствует низкому уровню воды в эти годы во многих озерах Вологодской обл. Это свидетельствует в пользу адекватности предложенного метода. Сходные результаты дал и прогноз уловов леща в период вступления этих малочисленных поколений в

Таблица 1. Возрастной состав леща контрольных уловов в Куйбышевском водохранилище в 1961–1977 гг.

Год	Доля (% в уловах) возрастной группы, лет										
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1961	6.3	44.0	40.4	4.0	3.0	1.5	0.8	0	0	0	0
1962	1.0	7.7	35.4	38.4	8.0	6.5	3.0	0	0	–	–
1963	1.3	2.6	7.9	32.7	36.7	10.9	6.2	1.7	–	–	–
1964	5.8	2.8	3.1	7.0	28.0	42.4	7.8	1.9	0.8	0.4	–
1965	3.0	19.0	8.0	4.0	8.0	21.0	28.0	8.0	1.0	–	–
1966	20.3	2.8	9.9	4.4	3.8	11.8	22.2	16.8	6.3	1.7	–
1967	8.5	27.1	1.1	8.5	2.3	1.1	5.1	19.7	20.4	5.6	0.6
1968	2.3	17.0	29.9	1.8	11.3	2.0	0.9	4.8	13.2	15.0	1.8
1969	23.4	6.3	16.8	23.8	1.6	5.4	2.1	1.2	2.5	8.6	8.3
1970	0.6	8.4	3.7	19.2	35.3	3.7	13.4	1.6	1.8	2.8	9.5
1971	7.4	1.0	10.6	7.1	29.5	34.8	1.8	4.3	1.0	0.5	2.0
1972	6.7	1.9	0.5	25.3	9.6	24.0	28.1	1.9	1.4	0.3	0.3
1973	0.7	6.9	3.2	0.7	30.9	7.9	23.3	23.0	1.6	1.1	0.7
1974	2.0	1.5	7.1	3.0	1.5	28.7	7.5	22.0	23.7	2.0	1.0
1975	1.0	2.0	4.1	7.3	3.4	2.0	22.5	8.0	21.7	27.0	1.0
1976	1.6	1.8	1.3	1.6	5.7	1.3	15.6	23.7	8.5	19.5	19.4
1977	1.0	0.2	0.2	1.5	1.5	3.6	6.8	20.4	26.5	12.8	25.5

Примечание. “–” – данные отсутствуют.

промысел. Оценка относительной численности поколений судака показала, что поколение, родившееся в 1995 г., было наиболее многочисленным, что отмечает в своей работе и Коновалов (2004).

Сейчас, имея в наличии непрерывный ряд возрастной структуры леща за 17 лет, можно на примере этого вида оценить погрешность предложенной модификации метода убыли от лова, что необходимо при любом исследовании, проводимом на количественном уровне (Поддубный, 1982; Reshetnikov, Tereshchenko, 2017). Кроме того, появилась возможность решения задачи влияния объема отсутствующей информации на погрешность оценки относительной численности поколений популяции рыб.

Цель работы – анализ влияния объема отсутствующей информации на погрешность оценки относительной численности поколений популяции рыб.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для исследования послужили данные возрастной структуры леща Куйбышевского водохранилища в контрольных уловах 1961–1977 гг. (табл. 1). Рыбу отлавливали сетями с размером ячеи 36–90 мм (Анохина и др., 2013; Кузнецов, 1980). Возраст рыб определяли по чешуе, используя стандартную методику (Чугунова, 1959). Метод оценки относительной численности поколений рыб при неполной исходной информации о возрастной структуре популяции был подробно изложен ранее (Tereshchenko, Zuyanova, 2006).

Для нахождения равновесной возрастной структуры популяции строили объединенную кривую улова (Анохина и др., 2013; Tereshchenko, Zuyanova, 2006) за 1961–1977 гг., которую для упрощения моделирования изменений численности рыб разного возраста переводили в полулогарифмические координаты: по оси ординат – натуральный логарифм процента возрастной группы, по оси абсцисс – возраст.

Необходимо отметить, что на получаемую с помощью контрольных орудий лова возрастную структуру популяции действуют три фактора. Численность младших возрастных групп занижается из-за селективности орудий лова, а обилие старших возрастных групп уменьшается с возрастом из-за естественной и промысловой убыли. И, наконец, наличие высоко- и малочисленных поколений вносят дополнительные искажения в величину относительной численности рыб, поэтому далее полученную объединенную кривую возрастной структуры сглаживали, применяя стандартный регрессионный анализ.

Периоды кусочной аппроксимации обусловлены биологическими причинами. По правилам

рыболовства, минимальный размер разрешенной ячеи определяется размером впервые созревающих рыб. И хотя в популяции особей меньшего возраста по численности больше, чем старших, но из-за уменьшения эффективности их поимки в возрастной структуре уловов численность младших возрастных групп меньше, чем в водоеме. Для моделирования действия факторов, ограничивающих численность рыб младшего возраста, применяли полином второй степени. Границы аппроксимации младших возрастных групп – от минимального до времени полового созревания. Для моделирования уменьшения с возрастом обилие старших возрастных групп проводили линейную регрессию.

Точность метода обусловлена погрешностью оценки исследуемого параметра. На погрешность оценки относительной численности поколений влияют как минимум три фактора: аппроксимация данных, неполнота временного ряда и величина выборки, взятой для анализа возрастной структуры. В настоящее время анализ возрастной структуры основан, как правило, на меньшем объеме выборки, чем до начала 1990-х гг. Относительно других факторов нет оснований полагать, что что-то изменилось с прежних времен. Поэтому материалы 1960–1980-х годов могут быть хорошей основой для решения ряда методических вопросов, в том числе и влияния неполноты исходных данных на погрешность оценки численности поколений. Часто для оценки погрешности количественного показателя применяют метод Декарта, т.е. разложение сложной проблемы (оценки погрешности) на более простые составляющие, которые имеют решение (Кондрашов, Шестопалов, 1977; Рабинович, 1978; Reshetnikov, Tereshchenko, 2017).

Авторы воспользовались редкой в практике экологических исследований возможностью найти истинное значение исследуемого параметра (относительную численность поколения). В качестве истинного значения численности поколения брали ее значение при отсутствии пропусков в исходной информации о возрастной структуре популяции. По определению погрешность – это отклонение результата от его истинного значения (Кондрашов, Шестопалов, 1977; Рабинович, 1978), в данном случае – это разность результата оценки численности поколения при неполной исходной информации и его истинного значения.

$$r_N = N_{\text{Incomplate}} - N_{\text{Real}},$$

где r_N – погрешность оценки относительной численности поколения, $N_{\text{Incomplate}}$ – численность поколения по неполным данным, N_{Real} – численность поколения по полным данным.

Для моделирования пропусков 10 раз в исследовании повторяли формирование случайных подвыборок для каждого из числа исключаемых лет (от 1 до 8) в исходной информации по таблице случайных чисел.

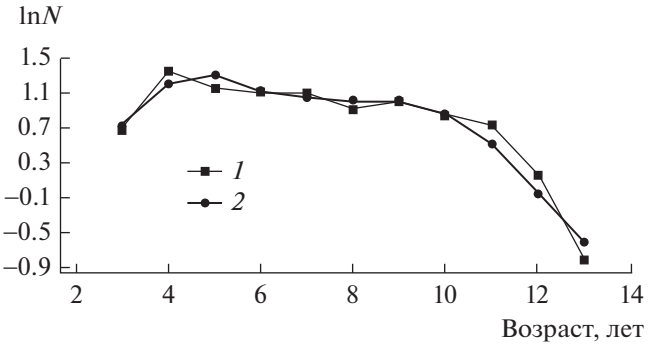

Рис. 1. Усредненная возрастная структура леща Куйбышевского водохранилища в 1961–1977 гг. *1* – исходные данные; *2* – сглаженные данные (равновесная возрастная структура). По оси ординат – натуральный логарифм процента численности возрастной группы.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Оценка численности поколений рыб на основе модифицированной методики убыли от лова предполагает построение, прежде всего, равновесной возрастной структуры популяции в период исследования. Для этого проводили усреднение данных возрастной структуры леща Куйбышевского водохранилища за 1961–1977 гг. (рис. 1).

По имеющимся данным, лещ Куйбышевского водохранилища становится половозрелым при длине тела 260–270 мм, что соответствует его возрасту 5–6 лет (Лукин, 1986; Цыплаков, 1972). Поэтому аппроксимацию относительной численности младших возрастных групп (3–6 лет) проводили полиномом второй степени:

$$\ln N = -2.96511 + 1.7967T - 0.188248T^2,$$

где $\ln N$ – натуральный логарифм процентного соотношения возрастной группы, T – возраст, лет (3–6 лет). R^2 – коэффициент детерминации (R^2 = 78.4%).

Известно, что коэффициент естественной смертности рыб может зависеть от возраста (Chen, Watanabe, 1989). На рис. 1 видно, что смертность леща Куйбышевского водохранилища (тангенс угла наклона) в возрасте 6–10 лет существенно меньше, чем у более старших особей. Поэтому для описания изменения численности более старших возрастных групп взяты следующие линейные функции:

$$\ln N = 1.43244 - 0.0543061T,$$

где T =6–10 лет (R^2 = 74.7%)

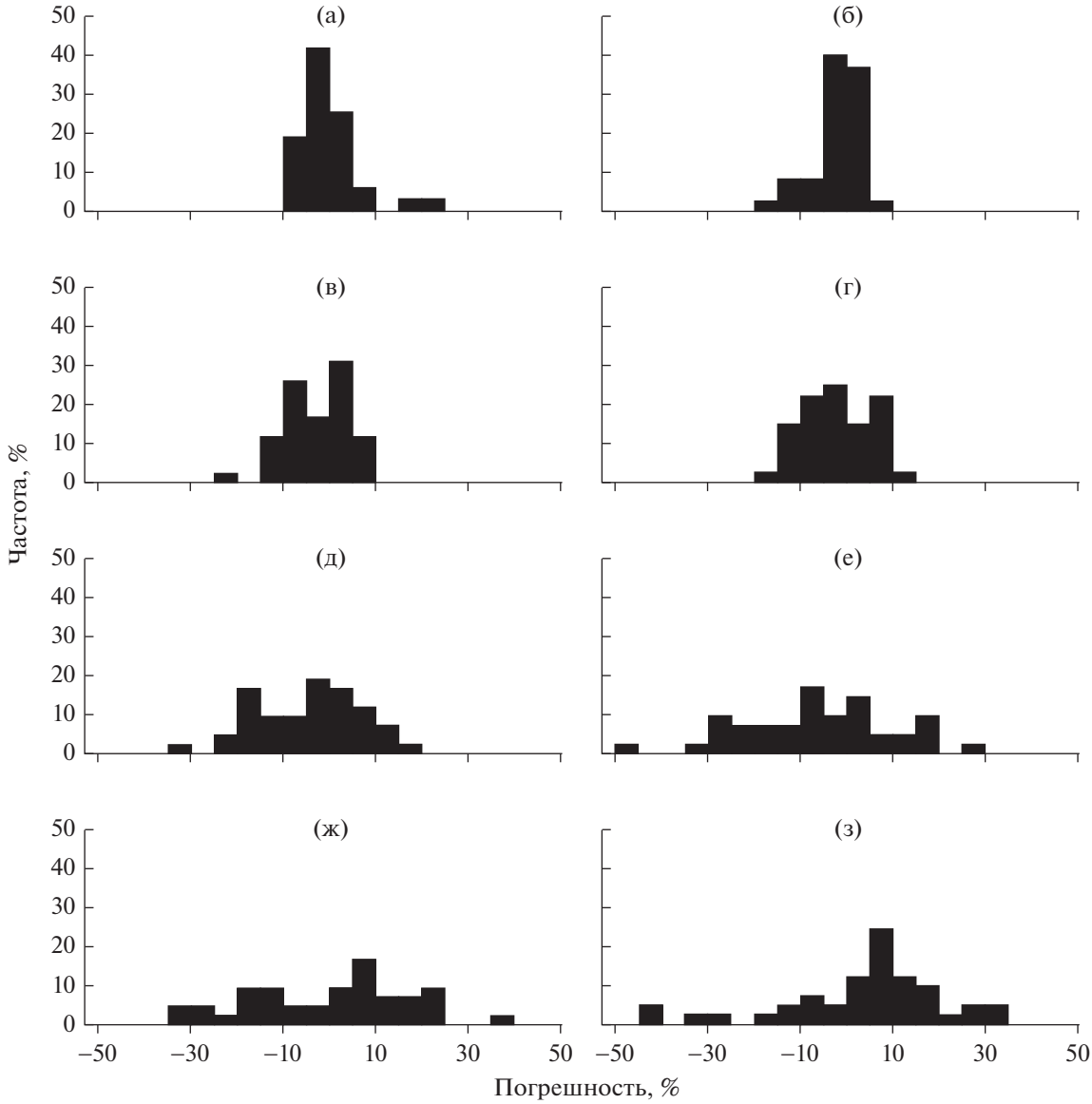

Рис. 2. Гистограммы относительной погрешности численности поколений леща при потере информации о возрастной структуре за 1 (а), 2 (б), 3 (в), 4 (г), 5 (д), 6 (е), 7 (ж) и 8 (з) лет. По оси ординат – частота случаев с положительным и отрицательным отклонением.

$$\ln N = 6.72995 - 0.565281T,$$

где T = 10–13 лет (R^2 = 90.2%)

Коэффициент детерминации (R^2) показал, что полином описывает 78.4% изменения относительной численности особей младших возрастных групп (3–6 лет), а линейные функции описывают 74.7–90.2% изменения обилия более старших особей. Это указывает на хорошую аппроксимацию полиномом и линейными функциями возрастной структуры леща Куйбышевского водохранилища.

Погрешность оценки относительной численности поколений рыб (рис. 2, табл. 2) при потере информации о возрастной структуре популяции от 1 до 8 лет в среднем составляет 5–15%, хотя максимальное значение погрешности при этом может быть 20–50%. При увеличении объема недостающей информации о возрастной структуре рыб погрешность оценки численности поколения возрастает (рис. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

На примере леща Куйбышевского водохранилища оценена погрешность численности поколений популяций рыб, возникающая из-за потери информации об ее возрастной структуре за 1–8 лет и достигающая 50% исходного ряда. С увеличением объема отсутствующей информации по-

Таблица 2. Погрешность оценки численности поколений леща Куйбышевского водохранилища при десятикратной повторности отсутствия информации о возрастной структуре для каждого из числа исключаемых лет (от 1 до 8)

Число лет с отсутствующей информацией	Относительная погрешность, %			
	средняя	ошибка средней	минимальная	максимальная
1	4.9	4.6	0.2	22.0
2	3.9	4.0	0.1	16.4
3	5.7	4.8	0.1	22.6
4	6.2	4.3	0.1	15.2
5	9.6	7.6	0.2	32.5
6	13.5	10.4	0.1	45.6
7	14.0	8.7	0.9	36.3
8	14.1	10.9	1.1	44.7

грешность численности поколения возрастает. Однако, уже наличие данных о возрастной структуре за 4 года позволяет в первом приближении получить количественную информацию о численности поколения популяции, что ранее нельзя было сделать. Погрешность такой оценки достигает в среднем 15%, т.е. данная модификация метода убыли от лова применима. Особенно это важно для мониторинга состояния популяций охраняемых видов рыб. Полученную при этом информацию по степени точности можно отнести к приближенной (Поддубный, 1982). При дополнении данных о возрастной структуре оценка численности поколения может быть переведена в класс обычных исследований, а при вылове всего поколения – оценка численности поколения переходит в разряд точных.

Необходимо учитывать, что в целом метод убыли от лова дает надежную оценку величины численности поколений популяций рыб в водоемах с мало изменчивым промысловым усилием (Никольский, 1974; Рикер, 1979). Вместе с тем, в Куйбышевском, как и в ряде других равнинных водохранилищ, поколения леща и других фитофильных видов рыб первых лет его заполнения (1956–1957 гг.) были многочисленными (Лукин, 1986; Цыплаков, 1972). По мере их созревания изменялся и промысел. Тем не менее, даже в таких условиях модификация метода показала свою работоспособность.

Метод убыли от лова разработан для рыб. И неудивительно, что ихтиологи оказались впереди в плане оценки состояния и анализа изменений в популяциях животных, поскольку потребности практики способствуют продвижению науки. Кроме рыб, среди гидробионтов возрастную структуру популяции и ее динамику исследуют также у длинноцикловых ракообразных (Gongora, 2010; Maxwell et al., 2013; Roa et al., 1995; Roa, Erns, 1996; Sharifan et al., 2017 и др.) и млекопитающих (Огнетов, Светочева, 2000; Трухин, 1996; Чакилев, Кочнев, 2017; Boyd et al., 1995; Dabin et al., 2004; Gibbens, Arnould, 2009; Kuzin, 2010; Taylor et al., 2018 и др.), поэтому данный метод оценки численности поколений может быть полезен при анализе и этих гидробионтов.

Анализ изменений в популяциях рыб требует в дальнейшем решения ряда методических вопросов, в частности, какой минимальный ряд возрастной структуры достаточен для оценки относительной численности поколения рыб и какая при этом будет погрешность, как изменится погрешность оценки численности поколения, если информация о возрастной структуре этого поколения была представлена младшими или старшими возрастными группами.

Необходимо отметить, что данная модификация метода оценки относительной численности поколения рыб применима только к случаю отсутствия за некоторые годы информации о возрастной структуре популяции. Предполагается, что имеющиеся у исследователя данные за другие годы репрезентативны по объему собранного материала и охвату проанализированных биотопов, а при определении возраста отсутствует система-

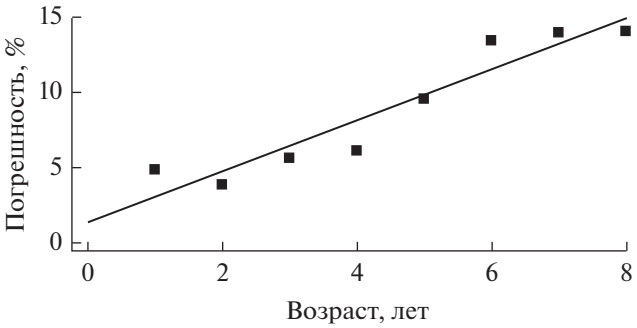

Рис. 3. Зависимость средней относительной погрешности оценки численности поколений леща (%) от количества лет с отсутствующей информацей о возрастной структуре популяции (лет).

тическая погрешность, связанная с определением возраста различными операторами. Если за некоторые годы информация о возрастной структуре популяции не достоверна, т.е. собрана с большими погрешностями, то ее необходимо исключить из расчетов.

Выводы. Оценена погрешность относительной численности поколений рыб для случая отсутствия полной исходной информации о возрастной структуре исследуемой популяции. Для длинноцикловых видов, даже при наличии информации о возрастной структуре популяции за 4 года, средняя погрешность оценки мощности поколений не превышает 15%. Оценка погрешности метода показала возможность его применения для количественной оценки численности поколения рыб.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны М.А. Гвоздаревой и С.А. Удачину (ТатарстанНИРО) за расчет численности поколений рыб при различных вариантах удаления исходных данных.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А18-118012690102-9 при частичной финансовой поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований 18-44-160023 р_а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анохина О.К., Гончаренко К.С., Говоркова Л.К. 2013. Промыслово-биологическая характеристика, состояние промысловых запасов и допустимые уловы рыб в Куйбышевском водохранилище // Гидробиологические и ихтиологические исследования водоёмов Среднего Поволжья. № 13. С. 152.

Кондрашов А.П., Шестопалов Е.В. 1977. Основы физического эксперимента и математическая обработка результатов измерения. Москва: Атомиздат.

Коновалов А.Ф. 2004. Роль судака в экосистемах крупных озер Вологодской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск.

Кузнецов В.А. 1980. Флюктуации численности промысловых рыб в условиях зарегулированного стока реки (на примере Куйбышевского водохранилища) // Вопр. ихтиол. Т. 20. Вып. 5(124). С. 805.

Лукин А.В. 1986. Основные этапы формирования ихтиофауны и состояние запасов рыб. Состояние запасов леща // Экологические особенности рыб и кормовых организмов Куйбышевского водохранилища. Казань: Изд-во КГУ. С. 5.

Монастырский Г.И. 1952. Динамика численности промысловых рыб // Тр. ВНИРО. Москва: ВНИРО. Т. 21. С. 3.

Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб. Москва: Пищевая промышленность. 447 с.

Огнетов Г.Н., Светочева О.Н. 2000. Исследование половой и возрастной структуры беломорской нерпы // Вопросы рыболовства. Т. 1. № 2–3. С. 78.

Поддубный А.Г. 1982. Значение работ по оценке точности результатов биологических исследований // Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск: Ин-т биологии внутр. вод АН СССР. С. 3.

Рабинович С.Г. 1978. Погрешности измерений. Ленинград: Энергия.

Рикер У.Е. 1979. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. Москва: Пищевая промышленность.

Стрельников А.С. 1996. Состояние популяции судака *Stizostedion lucioperca* (L.) Рыбинского водохранилища в условиях новых коммерческих отношений // Вопр. ихтиол. Т. 36. Вып. 4. С. 481.

Стрельников А.С., Орлова С.С., Терещенко В.Г. 1997. Стратегия охраны запасов и прогнозирование уловов рыбы в Рыбинском водохранилище в условиях новых коммерческих отношений // Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль: Ин-т биологии внутр. вод РАН. С. 178.

Трухин А.М. 1996. Межгодовая динамика возрастной структуры кольчатой нерпы северо-западной популяции Охотского // Известия Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра. Т. 121. С. 127.

Цыплаков Э.П. 1972. Лещ // Тр. Татар. отд. ГосНИОРХ. Вып. XII. Казань. С. 68.

Чакилев М.В., Кочнев А.А. 2017. Половозрастная структура тихоокеанского моржа *Odobenus rosmarus divergens* в районе мыса Сердце-Камень (Чукотское море) в летне-осенний период 2009–2014 гг. // Известия ТИНРО. Т. 190. С. 72. https://doi.org/10.26428/1606-9919-2017-190-72-78

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

Boyd I.L., Croxall J.P., Lunn N.J., Reid K. 1995. Population demography of Antarctic fur seals: the costs of reproduction and implications for life-histories // J. Anim. Ecol. V. 64. P. 505.

Chen S., Watanabe S. 1989. Age dependence of natural mortality coefficient in fish population dynamics // Nippon Suisan Gakkaishi. V. 55. P. 205.

Dabin W., Beauplet G., Crespo E.A., Guinet Ch. 2004. Age structure, growth, and demographic parameters in breeding-age female subantarctic fur seals, *Arctocephalus tropicalis* // Can. J. Zool. V. 82(7). P. 1043. https://doi.org/10.1139/z04-079

Gibbens J., Arnould J.P.Y. 2009. Age-specific growth, survival, and population dynamics of female Australian fur seals // Can. J. Zool. V. 87. P. 902. https://doi.org/10.1139/Z09-080

Gongora M. 2010. Assessment of Spiny Lobster (*Panulirus argus*) of Belize based on fishery dependent data. United Nations University Fisheries Training Programme, Iceland [final project]. http://www.unuftp.is/static/fellows/document/mauro09prf.pdf

Kuzin A.E. 2010. The Intrapopulation Structure of the Northern Fur Seal (*Callorhinus ursinus* L.) on Tyuleniy Island

during the Post-Depression Years (1993–2009) // Russ. J. Mar. Biol. V. 36. № 7. P. 507. https://doi.org/10.1134/S1063074010070047

Maxwell K.E., Matthews T.R., Bertelsen R.D., Derby Ch.D. 2013. Age and size structure of Caribbean spiny lobster, *Panulirus argus*, in a no-take marine reserve in the Florida Keys, USA // Fisheries Research. V. 144. P. 84.

Reshetnikov Yu.S., Tereshchenko V.G. 2017. Quantitative level of research in fish ecology and errors associated with it // Russ. J. Ecol. V. 48. № 3. P. 233. https://doi.org/10.1134/S1067413617030146

Roa R., Erns B. 1996. Age structure, annual growth, and variance of size-at-age of the shrimp *Heterocarpus reedi* // Mar. Ecol.: Prog. Ser. V. 137. P. 59.

Roa R., Gallardo V.A., Ernst B. et al. 1995. Nursery ground, age structure and abundance of juvenile squat lobster *Pleuroncodes monodon* on the continental shelf off central Chile // Mar. Ecol.: Prog. Ser. V. 116. P. 47.

Sharifian S., Kamrani E., Safaie M., Sharifian S. 2017. Population structure and growth of freshwater crab Sodhiana iranica from the south of Iran // Fundam. Appl. Limnol. V. 189/4. P. 341. https://doi.org/10.1127/fal/2017/0965

Taylor R.L., Udevitz M.S., Jay Ch.V. et al. 2018. Demography of the Pacific walrus (*Odobenus rosmarus divergens*) in a changing Arctic // Mar. Mammal Sci. V. 34(1). P. 54. https://doi.org/10.1111/mms.12434

Tereshchenko V.G., Zuyanova O.V. 2006. The method of assessment of relative abundance of commercial fish species generations under conditions of incomplete initial information // Biol. Vnutr. Vod. № 1. P. 88.

Accuracy of the Assessment of Fish Generations Abundance in Conditions the Incomplete of Initial Information

V. G. Tereshchenko[1, *], V. A. Kuznetsov[2], F. M. Shakirova[3], and L. I. Tereshchenko[1]

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

[2]*Kazan State Federal University, Kazan, Russia*

[3]*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Tatarstan Branch, Kazan, Russia*

**e-mail: tervlad@ibiw.yaroslavl.ru*

The accuracy in estimating the relative abundance of fish species generations in conditions the incomplete of initial information is analyzed. On the example of the bream of the Kuibyshev reservoir it was shown that if the information on the age structure is lost for 1 to 8 years, the error in estimating the generations abundance on average is from 5 to 15%. This allows us to apply this modification of the method of loss from fishing to estimate the abundance of fish generations in the current conditions. This method of estimating the number of generations may be useful in the analysis of not only fish, but also other aquatic organisms.

Keywords: method, accuracy, fish, population, abundance of generation

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 1, с. 94–96

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 576.895.122(282.247.413.5)

ПЕРВАЯ НАХОДКА МЕТАЦЕРКАРИИ *Ornithodiplostomum scardinii* (Schulman, 1952) Sudarikov et Kurotschkin, 1968 (Trematoda, Diplostomidae) В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

© 2020 г. А. Е. Жохов[a], *, М. Н. Пугачева[a]

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

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

Поступила в редакцию 05.12.2018 г.
После доработки 15.06.2019 г.
Принята к публикации 22.07.2019 г.

При изучении паразитов красноперки *Scardinius erythrophthalmus* – нового для Рыбинского водохранилища вида рыб – в ее головном мозге обнаружены метацеркарии трематоды *Ornithodiplostomum scardinii*. Это первая находка данного вида гельминтов в бассейне Верхней Волги. Зараженность красноперки 31.3%, интенсивность инвазии 1–12 паразитов. Приводятся данные о распространении трематоды *O. scardinii* в бассейне р. Волги.

Ключевые слова: Ornithodiplostomum scardinii, виды-вселенцы, Trematoda, Diplostomidae, метацеркария, Волга, Рыбинское водохранилище

DOI: 10.31857/S0320965220010192

Трематоды рода *Ornithodiplostomum* Dubois, 1936 имеют трехзяинный жизненный цикл. Взрослые трематоды паразитируют в кишечнике рыбоядных птиц в основном рода *Mergus*, метацеркарии – у рыб, первым промежуточным хозяином служат брюхоногие моллюски рода *Phisa*. Род *Ornithodiplostomum* представлен лишь двумя видами: *O. ptychocheilus* (Faust, 1917) Dubois, 1936 и *O. scardinii*, распространенные в Северной Америке и в Евразии, соответственно.

Трематода *O. scardinii* проявляет довольно узкую специфичность к хозяевам на всех стадиях жизненного цикла. Окончательным хозяином для нее служат крохали *Mergus albellus* (L.) и *M. merganser* (L.); вторым промежуточным хозяином – красноперка *Scardinius erythrophthalmus* (L.) и реже другие виды рыб, у которых метацеркарии локализуются в головном мозге; первым промежуточным хозяином в дельте р. Волги зарегистрирован моллюск *Physa fontinalis* (L.) (Судариков, Курочкин, 1968).

У птиц *O. scardinii* найден в Чехии (Sitko, Rząd, 2014), Польше (Kavetska et al., 2008), в России в дельте р. Волги (Иванов, 2002) и в Рыбинском водохранилище (Судариков, Курочкин, 1968). Метацеркарии *O. scardinii* отмечены у рыб в водных объектах Прибалтики, Украины, Белоруссии, Дагестана, Польши, Венгрии (Рауцкис, 1988; Судариков, Курочкин, 1968; Dzika, 2005; Kirjušina, Vismanis, 2007; Molnar, 1969). Хотя метацеркарии *O. scardinii* считаются специфичными паразитами красноперки, их изредка обнаруживали у других видов рыб, но всегда в тех водоемах, где заражена красноперка, и с более низкими, чем у нее, показателями зараженности. Кроме красноперки, метацеркарии *O. scardinii* найдены у густеры *Blicca bjorkna* (L.) (Ибрагимов, 2012; Иванов, 2002; Dzika, 2005), плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Рауцкис, 1988; Судариков, 1971; Kirjušina, Vismanis, 2007), верховки *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843) (Рауцкис, 1988), линя *Tinca tinca* (L.) (Судариков, 1971), синца *Ballerus ballerus* (L.) (Ибрагимов, 2012), леща *Abramis brama* (L.) (Kirjušina, Vismanis, 2007), воблы *Rutilus caspicus* (Jakovlev, 1870) и ерша *Gymnocephalus cernuus* (L.) (Судариков, 1971).

Для изучения паразитов красноперки, вселенца в Рыбинском водохранилище, исследовали три выборки рыб из Волжского плеса в районе устья р. Сутки (табл. 1). У рыб измеряли стандартную длину тела. Их зараженность оценивали по экстенсивности инвазии, индексу обилия и интенсивности инвазии. Метацеркарий умертвляли горячей водой с последующей фиксацией 70%-ным этанолом, далее окрашивали квасцовым кармином. Тотальные препараты № 2/43(1) и № 2/43(2) хранятся в Коллекции паразитов водных позвоночных и беспозвоночных животных Института биологии внутренних вод РАН.

Метацеркарии *Ornithodiplostomum scardinii*, локализующиеся в головном мозге рыб, заключены

Таблица 1. Зараженность *Scardinius erythrophthalmus* метацеркариями *Ornithodiplostomum scardinii* в Рыбинском водохранилище

Дата сбора	Станция	Координаты с.ш., в.д.	*N*	SL, мм (min–max)	Э.И, %	И.О., экз.	И.И., экз.
15.IX.2014 г.	Канал	58°02′45″, 38°15′10″	8	110–145	0	0	0
26.IX.2018 г.	Река Ильдь	58°00′32″, 38°14′57″	16	120–140	31.3	1.6	1–12
11.X.2018 г.	Ручей Суножка	58°02′45″, 38°14′29″	4	83–84	0	0	0

Примечание. SL – длина тела рыб, Э.И. – экстенсивность инвазии, И.О. – индекс обилия, И.И. – интенсивность инвазии (min–max), *N* – объем выборки.

в крупные прозрачные цисты с тонкой фиброзной оболочкой. Встречались синцисты, объединявшие до четырех отдельных цист. Окрашенные на препаратах метацеркарии имели следующие размеры (мкм): длина тела 468–612 (средняя 558), максимальная ширина тела 225–288 (252.3), длина переднего сегмента тела 438–570 (486), длина заднего сегмента тела 15–117 (74), ротовая присоска 26–33 × 22–35 (31.2 × 29), глотка 33–37×15–22 (35 × 18), брюшная присоска 15–26 × × 20–26 (22.5 × 23), орган Брандеса 55–73 × 88–112 (65 × 99).

Ранее в бассейне р. Волги метацеркарии *Ornithodiplostomum scardinii* найдены у красноперки в дельте, в Саратовском и Горьковском водохранилищах (Молодожникова, Жохов, 2007). Трематода *O. scardinii* – новый для Рыбинского водохранилища вид, который, вместе с красноперкой следует рассматривать как вселенцев, расширяющих свои ареалы в бассейне р. Волги. Прежде красноперка обитала в озерах и прудах Молого-Шекснинской поймы, но после ее затопления при создании Рыбинского водохранилища исчезла. В водохранилище она впервые стала встречаться с 2011 г. Считается, что в Волжский плес красноперка проникла из Иваньковского водохранилища (Герасимов и др., 2015). По-видимому, трематода *O. scardinii* ранее тоже встречалась на территории Молого-Шекснинского междуречья, поскольку взрослые трематоды найдены у малого крохаля *Mergus albellus* в Дарвинском заповеднике (Судариков, Курочкин, 1968).

Изучение жизненного цикла *Ornithodiplostomum scardinii* выявило ряд любопытных фактов, касающихся соотношения ареалов дефинитивного и промежуточных хозяев этой трематоды. Большой и малый крохали имеют почти равные гнездовые ареалы, которые занимают лесную зону от Скандинавии до Камчатки. Птицы гнездятся в дуплах деревьев, стоящих вблизи водоемов. Оба вида занесены в Международную Красную Книгу, по Рыбинскому водохранилищу проходит южная граница гнездовых ареалов обоих видов (Голубев, Русинов, 2015). На зимовку птицы откочевывают к побережьям Балтийского и Северного морей, на водоемы Центральной и Южной Европы, в прибрежные районы Черного, Азовского и Каспийского морей. Красноперка встречается повсеместно в Европе к востоку от Пиренейского п-ова, в Закавказье и в бассейне Аральского моря, но сплошного распространения как, например, плотва, не имеет, ее ареал характеризуется значительными разрывами. Этот теплолюбивый вид наиболее обилен в водоемах южной части ареала. Моллюски и рыбы заражаются трематодами в основном от крохалей, прилетающих на зимовку в водоемы южной части ареала красноперки, а не от местных гнездящихся птиц, поскольку таковых очень мало (Голубев, Русинов, 2015). В водоемах на зимовке крохали образуют довольно плотные скопления, что благоприятствует заражению моллюсков. Важно отметить, что на зимовку птицы прилетают и улетают в тот период, когда моллюски-физиды тоже зимуют и находятся в неактивном состоянии. Можно предположить, что яйца трематоды зимой не развиваются, а заражение моллюсков происходит весной. Такое предположение ранее высказывали Судариков и Курочкин (1968). Во многих водоемах, расположенных в центральной и, особенно, в северной частях ареала красноперки, рыбы не заражены *O. scardinii* из-за отсутствия, низкой численности или рассредоточенности дефинитивных хозяев (Голубев, Русинов, 2015). Такая ситуация характерна для р. Вычегда, оз. Селигер, оз. Глухое на о. Валаам, оз. Сивер в Латвии, оз. Неро в Ярославской обл., оз. Лозско-Азатского в Вологодской обл., где проводились паразитологические исследования красноперки. Обнаруженная популяция *O. scardinii* в Рыбинском водохранилище, возможно, самая северная на данный момент.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки (тема № 0122-2014-0007).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Герасимов Ю.В., Маврин А.С., Касьянов А.Н. 2015. Красноперка // Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Ярославль: Филигрань. С. 294.

Голубев С.В., Русинов А.А. 2015. Луток // Красная книга Ярославской области. Ярославль: Академия 76. С. 338.

Ибрагимов Ш.Р. 2012. Паразиты и болезни рыб Каспийского моря (эколого-географический анализ, эпизоотологическая и эпидемиологическая оценка). Баку: Изд-во "Элм".

Иванов В.М. 2002. Мониторинг, структурные изменения и экологические особенности трематодофауны позвоночных животных дельты Волги и Северного Каспия (фауна, систематика, биология, экология, патогенное значение): Дис. ... докт. биол. наук. Москва: ИНП РАН. 323 с.

Молодожникова Н.М., Жохов А.Е. 2007. Таксономическое разнообразие паразитов рыбообразных и рыб бассейна Волги. III. Аспидогастры (Aspidogastrea) и трематоды (Trematoda) // Паразитология. Т. 41. № 1. С. 28.

Рауцкис Э.Ю. 1988. Паразиты рыб водоемов Литвы. Вильнюс: Мокслас.

Семенова Н.Н., Иванов В.П., Иванов В.М. 2007. Паразитофауна и болезни рыб Каспийского моря. Астрахань: Астраханский гос. техн. ун-т.

Судариков В.Е. 1971. Отряд Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959 // Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Москва: Изд-во "Наука". Т. 24. С. 71.

Судариков В.Е., Курочкин Ю.В. 1968. Систематическое положение и развитие метацеркарий *Neodiplostomum scardinii* – паразита головного мозга рыб // Труды Астраханского заповедника. Вып. 11. С. 255.

Dzika E. 2005. Changes in the parasitic fauna of rudd *Scardinius erythrophthalmus* (L.) from Lake Warniak, Poland // Helminthologia. V. 42. № 4. P. 219.

Grabda-Kazubska B., Baturo-Warszawska B., Pojmanska T. 1987. Dynamics of parasite infestation of fish in lakes Dgal Wielki and Warniak in connection with introduction of phytophagous species // Acta Parasitologica Polonica. V. 32. № 1. P. 1.

Kavetska K.M., Rząd I., Sitko J. 2008. Taxonomic structure of Digenea in wild ducks (Anatinae) from West Pomerania // Wiadomości Parazytologiczne. V. 54. № 2. P. 131.

Kirjušina M., Vismanis K. 2007. Checklist of the parasites of fishes of Latvia. FAO Fisheries Technical Paper. № 369/3. Rome, FAO.

Molnar K. 1969. Beitrage zur kenntnis der fischparasitenfauna Ungarns IV. Trematoden. Parasit. Hung. V. 2. P. 119.

Sitko J., Rząd I. 2014. *Diplostomum* and *Ornithodiplostomum scardinii* (Diplostomidae, Digenea) species from naturally infected birds (Anatinae) in the Czech Republic and in Poland: morphological, morphometric and ecological features // Helminthologia. V. 51. № 3. P. 215. https://doi.org/10.2478/s11687-014-0232-9

The First Finding of *Ornithodiplostomum scardinii* (Schulman, 1952) Sudarikov et Kurotschkin, 1968 (Trematoda, Diplostomidae) in Rybinsk Reservoir

A. E. Zhokhov[1, *] and M. N. Pugacheva[1]

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

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

During a parasitological survey of nonnative fish species – rudd *Scardinius erythrophthalmus* – in the Rybinsk Reservoir, the metacercariae *Ornithodiplostomum scardinii* were found in its brain. This is the first find of this helminth in the Upper Volga basin. The rudd was infected with the prevalence 31.3%, at intensity of 1–12 parasites per fish. Data on current distribution of the trematode *O. scardinii* in Volga River basin are provided.

Keywords: Ornithodiplostomum scardinii, invasive species, Trematoda, Diplostomidae, metacercaria, Volga River, Rybinsk Reservoir

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 1, с. 97–101

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 594-14

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ УРОВНЯ МАЛОНОВОГО ДИАЛЬДЕГИДА В ТКАНЯХ ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА *Anodonta cygnea* (L., 1758)

© 2020 г. А. С. Соколова[a], *, Д. В. Микряков[a], **, В. Р. Микряков[a]

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

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

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

Поступила в редакцию 04.08.2017 г.
После доработки 08.12.2018 г.
Принята к публикации 24.12.2018 г.

Исследован уровень перекисного окисления липидов в гемолимфе, гепатопанкреасе, жабрах и мышцах двустворчатого моллюска *Anodonta cygnea* (L., 1758) разного возраста. Выявлена зависимость содержания малонового диальдегида в гемолимфе и исследуемых тканях от возраста моллюска и структурно-функциональной характеристики тканей. У более старых особей, по сравнению с молодыми, в гепатопанкреасе, жабрах и гемолимфе увеличивается содержание малонового диальдегида, в тканях ноги – уменьшается.

Ключевые слова: моллюск *Anodonta cygnea*, возраст, малоновый диальдегид, перекисное окисление липидов, окислительный стресс, гемолимфа, гепатопанкреас, жабры, мышцы

DOI: 10.31857/S0320965220010167

Один из конечных продуктов ПОЛ – МДА. Образование МДА происходит в результате свободно-радикального окисления полиненасыщенных жирных кислот фосфолипидов клеточных мембран АФК (Барабой и др., 1992; Владимиров и др., 1991; Зенков и др., 2001; Канунго, 1982; Меншикова и др., 2008; Тарусов, 1957; Harman, 1956). МДА – высокотоксическое соединение, вызывающее полимеризацию белков, разрушение ДНК, сульфгидрильных антиоксидантов, модификацию липидного слоя клеточных мембран. Как следствие, происходит подавление генерации высокоэнергетических соединений митохондриями, в частности, аденозинтрифосфата, необходимого для обеспечения жизнедеятельности клеток, темпов роста, развития целостного организма (Журавлев, Пантюшенко, 1989; Кольтовер, 2000; Метлицкий и др., 1984; Хэм, Кормак, 1982).

В настоящее время огромное внимание уделяется изучению изменения содержания МДА в организме и оценке влияния АФК на метаболические процессы, структурную целостность клеток, тканей и органов, появление патологий и преждевременное старение (Бельчева и др., 2014; Зенков и др., 2001; Канунго, 1982; Меньшикова и др., 2008; Скулачев, 2009; Тодоров И., Тодоров Г., 2003; Физиологические..., 1982; Abele et al., 2009; Hole et al., 1995).

В стационарных условиях во всех клетках живого организма в небольших количествах постоянно образуются свободные радикалы или АФК. Они участвуют в процессах клеточного метаболизма, и их негативное влияние на клетки нейтрализуется ферментными и неферментными антиоксидантами или антиоксидантным ферментным комплексом (Солдатов и др., 2007). При воздействии негативных стресс-факторов происходит активация процессов окислительного стресса, связанная с избыточным накоплением АФК, и, как следствие, нарушение динамического равновесия окислительно-восстановительного баланса (или редокс-потенциала), обеспечиваемое прооксидант-антиоксидантной системой (Меньшикова и др., 2008).

Исследования по изучению влияния окислительного стресса на уровень ПОЛ по данным содержания МДА в тканях моллюсков в основном проводят на морских видах, которые используются в качестве биомаркеров в экологических и экотоксикологических исследованиях для оценки качества условий среды обитания и характера реагирования на токсиканты (Бельчева и др., 2014; Тоцкий и др., 2013; Экотоксикологические..., 2016).

Сокращения: АФК – активные формы кислорода; МДА – малоновый диальдегид; ПОЛ – перекисное окисление липидов.

Для беспозвоночных характерно большее разнообразие процессов старения, чем для позвоночных. Этому способствует наличие всего спектра вариации продолжительности жизни: от полной недетерминированности до строгой детерминированности (Комфарт, 1967; Скулачев, 2009; Hole et al., 1995; Viarengo et al., 1989). На мидиях и морских гребешках показано, что с возрастом активируются процессы ПОЛ, снижается способность антиоксидантной системы инактивировать АФК и содержание антиоксидантов в тканях (Бельчева и др., 2014; Черноморские..., 2014; Hole et al., 1995; Viarengo et al., 1989). Информация о возрастных изменениях у пресноводных видов моллюсков отсутствует.

Авторы исследовали уровень содержания МДА в тканях и органах двустворчатого моллюска *Anodonta cygnea* (L., 1758) разных возрастных групп. Выбор данного вида обусловлен тем, что *A. cygnea* относится к широко распространенным обитателям пресноводных экосистем (Алимов, 1967; Соколова и др., 2015; Старобогатов, 1988) и играет важную роль в очищении водоемов от биогенных и абиогенных загрязнителей. Вид обитает в прибрежных водах и разных по загрязнению экосистемах при широком диапазоне изменчивости экологических факторов. Кроме того, установлено, что разновозрастные и разноразмерные двустворчатые моллюски различаются содержанием в тканях иммунных комплексов и МДА, интенсивностью инвазии водяными клещами из рода *Unionicola* Haldeman, 1842 (Соколова и др., 2015). Поскольку заражение водяными клещами регистрировали только у крупных особей, сделано предположение, что высокий уровень инвазии у старших возрастных *A. cygnea* обусловлен снижением адаптивного потенциала, супрессией метаболических процессов и нарушением окислительно-восстановительного потенциала. Выдвинутое нами положение послужило основой для оценки уровня содержания МДА в тканях двустворчатого моллюска разного возраста.

Материалом для исследования послужили 23 половозрелые особи *A. cygnea*, собранные в декабре 2014 г. на р. Суноге Ярославской обл. Моллюсков разделили на шесть возрастных групп от 4 до 9 лет. Возраст определяли по дугообразному рисунку на створках раковин (Власов, 1935).

У моллюсков препарировали жабры, мышцы и гепатопанкреас, из которых готовили гомогенаты на дистиллированной воде в соотношении 1 : 6 (масса к объему). Гемолимфу отбирали с помощью шприца из заднего аддуктора моллюска и центрифугировали при 600 g в течение 15 мин. Интенсивность ПОЛ в тканях оценивали по накоплению МДА. Концентрацию МДА определяли в гомогенатах тканей на основе учета количества продуктов ПОЛ, реагирующих с тиобарбитуровой кислотой и дающих с ней окрашенный комплекс. Интенсивность окрашивания оценивали спектрофотометрически по изменению максимума поглощения при 535 нм. Содержание МДА вычисляли с учетом коэффициента молярной экстинкции 1.56×10^5 (М см) и выражали в наномолях на 1 г ткани (Андреева и др., 1988).

При статистической обработке данных вычисляли средние значения и их ошибку. Корреляционную связь между возрастом моллюсков и уровнем МДА определяли по Спирмену. Достоверность различий оценивали при $p \leq 0.05$.

Результаты исследования показали, что с повышением возраста моллюсков уровень МДА увеличивается в гемолимфе, жабрах и гепатопанкреасе в 2.5, 1.7 и 2.2 раза соответственно и постепенно снижается в мышцах моллюсков от четырех до восьми лет (табл. 1). Достоверные различия МДА между особями четырех и семи–девяти лет зафиксированы в гемолимфе и гепатопанкреасе. Выявлена высокая корреляционная связь между возрастом моллюска и уровнем МДА: положительная в гемолимфе (+0.84), жабрах (+0.73) и гепатопанкреасе (+0.90) и отрицательная – в мышцах (–0.85). Самый низкий уровень МДА зафиксирован в гемолимфе, высокий – в гепатопанкреасе и жабрах.

Аналогичные данные изменения уровня ПОЛ в гемолимфе, жабрах и гепатопанкреасе получены при исследовании морских двустворчатых моллюсков: *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819), *M. edulis*, *M. trossulus* (L., 1758), *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853), *Geukenia demissa* (Dillwyn, 1817), *Perna viridis* (L., 1758), *Anadara broughtonii* (Shrenk, 1867) и *Modiolus kurilensis* (Lamarck, 1799) (Черноморские..., 2014). Авторы показали, что у более взрослых особей снижается содержание α-токоферола и активность антиоксидантных ферментов при одновременном повышении активности ПОЛ и накоплении пигмента старения (липофусцина) в тканях гепатопанкреаса. Снижение содержания антиоксидантов приводит к активации ПОЛ и накоплению МДА и, как следствие, к снижению адаптивного потенциала и ускорению темпов старения многоклеточных животных (Барабой, 1991; Зенков и др., 2001; Меньшикова и др., 2008; Fiho, 1996; Harman, 1956; Radi, Matkovics, 1988; Winston, 1991).

Обнаруженное различие содержания антиоксидантов в тканях исследуемых органов свидетельствует о разной интенсивности происходящих метаболических и биоэнергетических процессов, связанных с синтезом высокоэнергетических соединений (АТФ). Вероятно, это обусловлено их структурно-функциональными особенностями и уровнем содержания антиоксидантного ферментного комплекса.

Таблица 1. Возрастная динамика уровня МДА (нмоль/г) в гемолимфе и тканях двустворчатых моллюсков

Возраст, год	Гемолимфа	Жабры	Гепатопанкреас	Мышцы
4	0.23 ± 0.08	2.49 ± 0.37	2.35 ± 0.24	5.23 ± 1.64
5	0.49 ± 0.09[4]	3.22 ± 0.54	4.01 ± 1.51	2.89 ± 0.94
6	0.52 ± 0.11	3.4 ± 0.55[4]	4.29 ± 1.81	2.54 ± 0.57
7	0.55 ± 0.03[4]	3.42 ± 0.60	4.96 ± 0.95[4]	1.65 ± 0.60
8	0.69 ± 0.11[4]	3.59 ± 0.26	5.01 ± 0.76[4]	0.86 ± 0.19[6]
9	0.70 ± 0.10[4]	4.27 ± 1.15	5.22 ± 0.65[4]	2.91 ± 0.77[8]

Примечание. [4, 6, 8] – достоверные различия уровня МДА относительно четырех-, шести- и восьмилетней возрастных групп при $p \leq 0.05$.

Гемолимфа двустворчатых моллюсков состоит из гуморальных и клеточных компонентов и представляет собой защитно-транспортную циркуляторную систему в составе тканей внутренней среды, ответственную за поддержание гомеостаза. Форменным элементам гемолимфы – гемоцитам и амебоцитам – принадлежит ведущая роль в поддержании иммунного гомеостаза и реализации иммунного ответа, транспортировке продуктов метаболизма к тканям и органам (Анисимова, 2013; Заварзин, 1953; Присный, Кулько, 2012; Черников и др., 2013; Cheng, 1981; Wootton, Pipe, 2003).

Гепатопанкреас у моллюсков сочетает в себе свойства печени и поджелудочной железы, выполняет функции пищеварения, нейтрализации токсических соединений, поступающих в организм с пищевыми массами, биоаккумуляции и детоксикации различных химических соединений (Черноморские..., 2014). Существует мнение, что при старении в клетках печени существенно снижается энергетическая функция митохондрий в результате нейтрализации продуктами ПОЛ супероксиддисмутазы (Физиологические..., 1982).

Жабры находятся в вентилирующей мантийной полости моллюска и выполняют функции фильтрации и газообмена между гемолимфой и мантийной жидкостью. При взаимодействии с водной средой жабры испытывают значительную окислительную нагрузку по сравнению с другими тканями (Гостюхина и др., 2005; Солдатов и др., 2007; Viarengo et al., 1989). Кроме того, жабры, подобно выделительной системе у рыб и млекопитающих, участвуют в элиминации продуктов метаболизма из организма. Высокие величины содержания МДА, выявленные в жабрах *Anodonta cygnea* старших возрастных групп, связаны не только с качеством воды, но и с более интенсивной элиминацией конечных продуктов метаболизма ПОЛ, поступающих из тканей и органов.

Мускулатура ноги двустворчатых моллюсков состоит из гладких мышечных волокон. Она выполняет функцию двигательной активности, которая в осенне-зимний период снижается до минимума и отличается низкой долей содержания структур, осуществляющих генерацию АФК (Гидулянов, 2014).

Выводы. Выявлены основные закономерности изменения уровня МДА в тканях *A. cygnea* с возрастом. Показана связь уровня МДА со структурно-функциональными особенностями исследуемых тканей. Характер изменения содержания МДА у разных возрастных групп *A. cygnea* отражает общие закономерности старения вида и соответствует общей теории старения (Harman, 1956).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа была выполнена в рамках государственного задания ФАНО России (тема № АААА-А18-118012690123-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимов А.Ф. 1967. О возможной роли животных-фильтраторов в процессах самоочищения водоемов // Моллюски и их роль в биоценозах и формировании фаун. Ленинград: Наука.

Андреева Л.И., Кожемякин Н.А., Кишкун А.А. 1988. Модификация методов определения перекисей липидов в тесте с тиобарбитуровой кислотой // Лабораторное дело. № 11. С. 41.

Анисимова А.А. 2013. Морфофункциональные параметры гемоцитов в оценке физиологического состояния двустворчатых моллюсков // Биол. моря. Т. 39. № 6. С. 389.

Барабой В.А. 1991. Механизмы стресса и перекисного окисления липидов // Успехи современной биологии. Т. 3. Вып. 6. С. 923.

Барабой В.А., Брехман И.И., Голотин В.Г., Кудряшов Ю.Б. 1992. Перекисное окисление и стресс. Санкт-Петербург: Наука.

Бельчева Н.Н., Кудряшова Ю.В., Истомина А.А. 2014. Возрастное изменение реакций антиоксидантных ферментов в жабрах приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* на окислительный стресс // Вопросы рыболовства. Т. 15. № 3. С. 306.

Владимиров Ю.А., Азизова О.А., Деев А.И. и др. 1991. Свободные радикалы в живых системах // Итоги науки и техники. Сер. Биофизика. Т. 29. С. 1.

Власов Б.В. 1935. Методы определения возраста (Unionidae) по раковине и их значение в научно-промысловых исследованиях // Записки Болшевской биологической станции. Вып. 7–8. С. 133.

Гидулянов А.А. 2014. Сравнительное изучение процессов пероксидации в тканях у отдельных представителей позвоночных и беспозвоночных животных // Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. Сер. Биология, химия. Т. 27(66). № 2. С. 48.

Гостюхина О.Л., Солдатов А.А., Головина И.В., Столбов А.Я. 2005. Антиоксидантный ферментный комплекс тканей различных цветовых морф черноморского моллюска *Mytilus galloprovincialis* Lam. // Экол. моря. Вып. 68. С. 42.

Журавлев А.И., Пантюшенко В.Т. 1989. Свободнорадикальная биология. Москва: Моск. вет. акад. им. К.И. Скрябина.

Заварзин А.Л. 1953. К сравнительной гистологии крови и соединительной ткани. IV. О воспалительном новообразовании соединительной ткани у беззубки (*Anodonta anatina* L.). Избранные труды. Москва: АН СССР. Т. 2.

Зенков Н.К., Лапкин В.З., Меньшикова Е.Б. 2001. Окислительный стресс: биохимический и патофизиологический аспекты. Москва: МАИК "Наука/Интерпериодика".

Канунго М. 1982. Биохимия старения. Москва: Мир. (*Kanungo M.S.* 1982. Biochemistry of Ageing. Varanasi: Banaras Hindu University.)

Кольтовер В.К. 2000. Свободнорадикальная теория старения: исторический очерк // Успехи геронтологии № 4. С. 33.

Комфарт А. 1967. Биология старения. Москва: Мир. (*Comfort A.* 1964. The biology of senescence. New York: Holt, Rinehart and Winston).

Меньшикова Е.Б., Зенков Н.К., Лапкин В.З. и др. 2008. Окислительный стресс: патологические состояния и заболевания. Новосибирск: АРТА.

Метлицкий Л.В., Озерецковская О.Л., Кораблева Н.П. и др. 1984. Биохимия иммунитета, покоя, старения растений. Москва: Наука.

Присный А.А., Кулько С.В. 2012. Морфофункциональные особенности гемоцитов брюхоногого моллюска *Stenomphalia ravergieri* (Ferussac) // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Сер. Естественные науки. № 9(128). Вып. 19. С. 90.

Скулачев В.П. 2009. Новые сведения о биохимическом механизме запрограммированного старения организма и антиоксидантной защите митохондрий // Биохимия. Т. 74. Вып. 12. С. 1718.

Соколова А.С., Микряков В.Р., Жаворонкова О.Д., Кузьмичёва С.В. 2015. Морфо-физиологические показатели моллюска *Anodonta cygnea* (Linne, 1758) инвазированного водными клещами из рода *Unionicola* Haldeman, 1842 // Расширенные материалы IV международной конференции: Проблемы патологии, иммунологии и охраны здоровья рыб и других гидробионтов. Ярославль: Филигрань. С. 445.

Солдатов А.А., Гостюхина О.Л., Головина И.В. 2007. Антиоксидантный ферментный комплекс тканей двустворчатого моллюска *Mytilus galloprovincialis* Lam. в норме и условиях окислительного стресса (обзор) // Прикладная биохимия и микробиология. Т. 43. № 5. С. 621.

Старобогатов Я.И. 1988. Раки, моллюски. Ленинград: Лениздат.

Тарусов Б.Н. 1957. Физико-химические механизмы биологического действия ионизирующих излучений // Успехи соврем. биол. Т. 44. Вып. 2. С. 171.

Тодоров И.Н., Тодоров Г.И. 2003. Стресс, старение и их биохимическая коррекция. Москва: Наука.

Тоцкий В.Н., Ершова О.Н., Топтиков В.А. и др. 2013. Состояние антиоксидантной системы у представителей *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), обитающих в разных акваториях Одесского залива (Черное море) // Вісник Одеського національного університету. Сер. Біологія. Т. 18. Вып. 1(30). С. 7.

Хэм Ф., Кормак Д. 1982. Гистология. Москва: Мир. Т. 1. 272 с. (*Ham A.W., Cormack D.H.* 1979. Histology. Philadelphia: Lippincott.)

Физиологические механизмы старения. Ленинград: Наука. 1982.

Черников О.В., Молчанова В.И., Чикаловец И.В. и др. 2013. Лектины морских гидробионтов // Биохимия. Т. 78. Вып. 7. С. 977.

Черноморские моллюски: элементы сравнительной и экологической биохимии. 2014. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика.

Экотоксикологические исследования прибрежной черноморской ихтиофауны в районе Севастополя. 2016. Москва: ГЕОС.

Abele D., Brey T., Philipp E. 2009. Bivalve models of aging and the determination of molluscan lifespans // Exp. Gerontol. V. 44. P. 307.

Cheng T.C. 1981. Bivalves. In Invertebrate blood cells. London: Acad. Press. V. 2. P. 233.

Fiho W.D. 1996. Fish antioxidant defences – A comparative approach // Braz. J. Med. Biol. Res. V. 29. № 12. P. 1735.

Harman D. 1956. Aging: a theory based on free radical and radiation biology // J. Geronthol. V. 11. P. 298.

Hole L.M., Moore M.N., Bellamy D. 1995. Age-related cellular and physiological reactions to hypoxia and hyperthermia in marine mussels // Mar. Ecol.: Prog. Ser. V. 122. P. 173.

Radi A.R., Matkovics B. 1988. Effects of metal ions on the antioxidant enzyme activities, proteins contents and lipid peroxiidation of carp tissues // Comp. Biochem. Physiol. V. 906. № 1. P. 69.

Viarengo A., Pertica M., Canesi L. et al. 1989. Lipid peroxidation and level of antioxidant compounds (GSH, vitamin E) in the digestive glands of mussels of three different age groups exposed to anaerobic and aerobic conditions // Mar. Environ. Res. V. 28. P. 2991.

Winston G.W. 1991. Oxidants and antioxidants in aquatic animals // Comp. Biochem. Physiol. V. 100. № 1–2. P. 173.

Wootton E.C., Pipe R.K. 2003. Structural and functional characterization of the blood cells of the bivalve mollusc *Scrobularia plana* // Fish Shellfish Immunol. V. 15. P. 249.

Age Changes in the Lamber of the Palm Dialdehyde in the Tissue Collars of *Anodonta cygnea* (L., 1758)

A. S. Sokolova[1, *], D. V. Mikryakov[1, **], and V. R. Mikryakov[1]

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

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

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

The level of lipid peroxidation in hemolymph, hepatopancreas, gills and muscles of clam *Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1758) of different ages was studied. The dependence of malondialdehyde content in hemolymph and tissues studied on the age of the mollusk and structural and functional characteristics of tissues was revealed. In hepatopancreas, the content of Malon dialdehyde increases in gills and hemolymph, and decreases in the tissues of the leg in older individuals compared to younger ones.

Keywords: mollusk *Anodonta cygnea*, age, malonic dialdehyde, lipid peroxidation, oxidative stress, hemolymph, hepatopancreas, gills, muscles

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ ЖУРНАЛА “БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД”

Сайт журнала: http://ibiw.ru/index.php?p=journal&lang=ru

DOI: 10.31857/S0320965219060172

Журнал “Биология внутренних вод” принимает в печать оригинальные проблемные статьи по биологии, морфологии, систематике, экологии, экологической физиологии и биохимии гидробионтов, этологии водных организмов, их популяций и сообществ, водной токсикологии, закономерностям биологического круговорота, структуре и функционированию водных экосистем, антропогенным воздействиям на водные организмы и экосистемы, охране водных экосистем и гидробионтов, методике гидробиологических исследований. Все статьи рецензируются и рассматриваются редколлегией. Основными критериями при отборе статей для публикации служат актуальность проблемы, новизна результатов, обоснованность выводов, четкость и ясность изложения. Обзорные статьи должны содержать новый взгляд на проблему и намечать новые направления исследований.

Журнал переводится на английский язык Компанией Pleiades Publishing, Ltd. Английская версия журнала выходит в свет одновременно с изданием на русском языке под названием “Inland Water Biology”.

Редакция просит авторов журнала руководствоваться следующими правилами.

1. Статьи должны сопровождаться письмом (разрешением на опубликование) руководителя учреждения и “Договором о передаче авторского права” в 1 экз., подписанным всеми авторами, (форма договора на сайте http://sciencejournals.ru/journal/biovv/), и “Договором о передаче авторского права Компании “Pleiades Publishing, Ltd.” (http://pleiades.online/ru/authors/agreement/) для перевода на английский язык.

2. Объем статьи (вместе со списком литературы, таблицами и рисунками) не должен превышать 32 тыс. печатных знаков, включая пробелы.

3. На первой странице оформляется титул статьи: 1) индекс статьи по Универсальной десятичной классификации (УДК); 2) название статьи; 3) инициалы и фамилии авторов; 4) название учреждений, в которых выполнялась работа, с указанием страны; 5) e-mail автора, которому следует направлять корректуру статьи.

Далее следует аннотация, которая содержит краткое изложение существа работы, принципиальные результаты и должна давать общее представление о работе. Затем идут ключевые слова, текст статьи, список цитируемой литературы, аннотация на английском языке (с указанием названия статьи, инициалов и фамилий авторов, названия учреждений, в которых выполнена работа, их адрес и ключевые слова). На отдельной странице даются подписи к рисункам.

4. Текст статьи должен быть разбит на разделы (кроме разделов обзорных статей): **“Введение”**, **“Материал и методы исследования”** (следует избегать описания общеизвестных опубликованных методик, однако все существенные их модификации, использованные автором, должны быть указаны); **“Результаты исследования”** (представляются в логической последовательности в тексте, таблицах и рисунках; в тексте следует обратить внимание лишь на наиболее важные наблюдения или результаты эксперимента, не повторяя данных, содержащихся в таблицах и рисунках); **“Обсуждение результатов”** (рассматривается значение полученных результатов, их место в ряду других исследований данного вопроса, возможности и пределы использования. Подразделы, необходимые автору, в том числе, раздел **“Выводы”**, помещаются в начале соответствующего абзаца. “Краткое сообщение” не разбивается на разделы, не превышает 10 страниц (вместе с таблицами и списком литературы), включает не более 1–2 таблиц и 1 рисунка. Список литературы – 10–15 ссылок.

5. Рукопись представляют в электронном варианте, набранном в формате Word. Размер полей: верхнее, нижнее, левое – 2.5 см, правое – 1.2 см. Для текста, таблиц, сносок и пр. используется шрифт Times New Roman 12 п. через 1,5 интервала. Все листы в статье должны быть пронумерованы в правом верхнем углу страницы. Заголовки и текст печатают строчными буквами, за исключением первой буквы в начале предложений и собственных имен существительных. Видовые названия гидробионтов при первом упоминании в тексте дают на латыни с указанием автора. *Родовые и видовые* названия печатают курсивом.

6. В тексте статьи сокращения (кроме общепринятых) в случае необходимости их использования оформляются в алфавитном порядке (сначала на русском, потом на английском) в виде сноски внизу первой страницы статьи. Применяется международная система единиц измерения СИ.

Принятые в журнале обозначения единиц измерения: пары нуклеотидов – пн, тысячи пар нуклеотидов – тпн, дальтон – Да, килодальтон – кДа; минуты – мин, секунды – с, сутки – сут, месяцы – мес; микрометр – мкм, нанометр – нм, пикометр – пм; миллимоль – мМ; кратность обозначается косым крестом, как знак умножения.

7. **Формулы**, имеющие ссылки в тексте, включают в красную строку и нумеруют. Не употреблять знак корня, заменять его дробным показателем степени. Десятичный знак отделяют от целого точкой, знак умножения дают на средней линии. Следует избегать смешанного употребления русских и латинских индексов в одной статье. Индексы подлежат расшифровке.

8. **Список литературы** должен быть подготовлен в соответствии с правилами журнала. Цитируемую литературу приводят в конце статьи (на отдельной странице): вначале на русском языке, затем – на иностранных под заголовком “Список литературы” в алфавитном порядке по фамилиям авторов. Ссылки не нумеруют, курсивом указывают фамилии не более четырёх авторов. В ссылках с числом авторов более четырех указывают трех авторов, далее ставится “и др.” или “et al.”. Если у нескольких статей один и тот же первый автор, сначала приводятся статьи одного автора, без соавторов, по годам начиная с ранних работ, потом с одним соавтором и сортировка продолжается по фамилии второго автора. Далее указываются работы с тремя и др. (всего не более четырех) соавторами (в хронологическом порядке, невзирая на начальную букву второго соавтора) Если фамилии совпадают, ссылки выстраивают по годам в порядке возрастания, от ранних работ к более поздним. Работы с совпадением фамилий первого (второго и т.д.) автора одного года помечаются в алфавитном порядке литерой после года издания без пробела: 2007а, 2007б. В этом случае по тексту ссылки также содержат букву после года (Иванов и др., 2007а, 2007б).

Для книг указывают фамилии, инициалы авторов, год издания, название книги, место издания, издательство, если цитируется иностранная книга на русском языке, то за ней в круглых скобках даются выходные данные оригинала. Для статей в сборниках – фамилии, инициалы авторов, год издания, название статьи, название сборника, место издания, издательство или издателя, первую страницу статьи; для статей в журналах (бюллетенях) – фамилии, инициалы авторов, год издания, название статьи, название журнала, том, номер или выпуск, первую страницу статьи. Названия журналов, как русских, так и английских, должны сокращаться по Chemical Abstract Service Source Index (http://cassi.cas.org/search.jsp). Для других изданий в ссылках должно быть приведено полное название, без сокращений. При наличии у издания оригинальной или переводной англоязычной версии в ссылке должна быть указана именно она, а не русскоязычный вариант. Если ссылка на источник содержит только URL адрес, то она должна быть оформлена в тексте статьи в виде гиперлинка.

По тексту ссылки оформляются в круглых скобках с указанием первого автора (Иванов, 2007) или двух авторов, если работа выполнена только двумя авторами. Иностранные фамилии приводятся в латинской транскрипции (Froese, Pauly, 2012). Ссылки с числом авторов больше двух сокращаются до одной фамилии с указанием “и др.” или “et al.”: (Иванов и др., 2007; Jordan et al., 1932). Ссылки на неопубликованные работы допускаются в подстрочных примечаниях.

Следует придерживаться следующих рекомендаций:

– обязательно цитировать современную литературу, изданную за последние пять, и не только русскоязычную;

– если русскоязычная статья имеет англоязычную версию, обязательно ее привести в скобках;

– ссылки на DOI тех статей, у которых они есть приводить в формате https://doi.org/10.xxxx/xxxxx;

– по возможности не цитировать малодоступную литературу (например, депонируемые и прочие рукописи, сборники русскоязычных конференций, не зарегистрированные в elibrary, и т.п.);

– ГОСТы приводить в тексте статьи с полными номерами, в список литературы они не входят.

9. **Таблицы** печатают через два интервала на отдельных листах, они не должны дублировать текст. Все размерности величин дают в боковике и головке таблицы. Единицы измерения пишут через запятую (например: длина, м). Таблицы нумеруют арабскими цифрами по порядку упоминания их в тексте (например, Таблица 1). Номер таблицы дают перед ее названием. Каждая таблица имеет краткий заголовок. Таблицы должны быть негромоздкими, легко читаемыми и удобными для размещения в журнале. Однотипные таблицы должны быть построены одинаково. Все названия показателей в шапке таблицы дают в именительном падеже. Основная часть таблицы не должна иметь горизонтальных разделительных линий (кроме шапки таблицы). Графы оставлять незаполненными нельзя, отсутствие данных – прочерк. Цифры в таблицах размещают строго в соответствии с их классом – целые числа под целыми, десятичные под десятичными. Если цифры дают столбцом, то при их повторении кавычки не ставятся, а повторяют цифры. Следует избегать сокращений слов в таблицах.

10. **Рисунки** должны быть предоставлены с разрешением не менее 300 точек на дюйм и быть контрастными. Следует избегать помещения на

рисунке словесных объяснений, их заменяют буквами или цифрами, пояснения к которым дают в подписи к рисунку. Рисунок должен быть не менее 5 × 6 см, но не более 18 × 24 см. Под каждым рисунком указывают номер рисунка, фамилию первого автора и название статьи.

Подписи к рисункам печатают на отдельной странице. Не рекомендуется представлять в виде рисунков данные, которые могут быть выражены в таблицах. Все обозначения на рисунке (буквенные или пронумерованные) расшифровывают в подписи к рисунку. Карты на рисунках должны иметь минимальное количество названий различных пунктов, необходимых для понимания текста водные объекты дают курсивом (*р. Волга*, *оз. Глубокое*).

12. Для более полного описания исследования к статье могут прилагаться дополнительные материалы (аудио- и видеофайлы, презентации, дополнительные таблицы и рисунки и пр.) при условии, если автор является правообладателем прилагаемых материалов, и автором ранее не были переданы авторские права на их использование иным (кроме издателя) лицам, либо автор имеет письменное разрешение правообладателя на их использование в целях опубликования и распространения в журнале. Дополнительные материалы публикуются только в электронном виде на сайте англоязычной версии журнала http://link.springer.com.

Издательство высылает авторам по электронной почте корректуру в PDF-файле. Файлы можно прочитать и отредактировать с помощью программы Acrobat Reader. Замечания нужно вносить прямо в PDF-файл статьи. Редакция не рекомендует использовать другие программы для правки PDF-файлов, поскольку авторские замечания могут потеряться при автоматической обработке PDF-файлов. По этой же причине нельзя менять название PDF-файла статьи и тему e-mail сообщения. Инструкцию по внесению исправлений в PDF-файле см. на сайте http://pleiades.online/ru/authors/guidlines/electronic-proofreading/.

Редакция сохраняет за собой право сокращать статьи и подвергать их правке, если это необходимо.

В случае возвращения автору статьи для дальнейшей доработки дата поступления считается с момента получения редакцией окончательного текста, если срок доработки превышает 2 месяца.

За публикацию в русской версии журнала плата с авторов не взимается и гонорар авторам не выплачивается.

Оттиски русской и английской версий статьи высылаются в электронном виде автору, ответственному за прохождение статьи в редакции.

Рукописи, оформленные без соблюдения настоящих правил, возвращаются авторам без рассмотрения.

Для подачи рукописи и договоров просим пользоваться личным кабинетом автора в редакционной системе на сайте https://publish.sciencejournals.ru/ Редакция журнала принимает рукописи через авторский портал редакционно-издательской системы издательства Pleiades Publishing. Сведения о прохождении рукописи, рецензирование, согласование авторской правки осуществляются через личный кабинет автора после регистрации на сайте системы. Редакционная система проходит пилотную эксплуатацию, в случае ее неудовлетворительной работы, рукописи и договоры просим высылать в редакцию журнала “Биология внутренних вод”, в электронном виде на адрес isdat@ibiw.ru.

Редколлегия журнала желает авторам успехов в научной деятельности и окажет им всяческую поддержку в публикации новых интересных результатов.