
СОДЕРЖАНИЕ

Номер 6, 2020

Структура и функционирование водных экосистем

Комплексный анализ планктонного сообщества двух полигуменных болотных озер Европейской части России

М. В. Уманская, С. В. Быкова, О. В. Мухортова, Н. Г. Тарасова, Е. Н. Унковская 523

Биология, морфология и систематика гидробионтов

Расширение ареала и морфология диатомовой водоросли *Nupela giluwensis*

А. М. Глуценко, М. С. Куликовский 524

Конвергенции в архитектонике мускулатуры трематод и соотношение понятий “конвергенция” и “параллелизм”

М. В. Ястребов, Е. Н. Глаголева, И. В. Ястребова 528

Структура фенетического разнообразия и систематика красноперки *Scardinius erythrophthalmus* (Cypriniformes, Cyprinidae) водоемов и водотоков России и сопредельных стран

А. В. Кожара, А. С. Маврин, А. Н. Мироновский 538

Копепода *Cyclops bohater* (Copepoda, Cyclopoida) в Европейской России

В. И. Лазарева, С. М. Жданова 550

Фитопланктон, фитобентос, фитоперифитон

Глобальное распространение цианобактерий: причины и последствия (Обзор)

В. И. Сухаревич, Ю. М. Поляк 562

Состав, структура и распределение фитопланктона высокоминерализованного карстового озера

*Е. Л. Воденеева, А. Г. Охупкин, С. И. Генкал,
П. В. Кулизин, Е. М. Шарагина, К. О. Скамейкина* 573

Зоопланктон, зообентос, зооперифитон

Изменения в таксономической структуре сообщества турбеллярии (Plathelminthes, Turbellaria) в связи с трансформацией условий природной среды

Е. М. Коргина 583

Ихтиология

Рост и раннее половое созревание кумжи *Salmo trutta* p. Алатся (Республика Карелия)

Е. Д. Павлов, А. Г. Буш, В. В. Костин, Д. С. Павлов 584

Необычное терморегуляционное поведение анадромных и жилых форм личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae)

А. К. Смирнов, В. К. Голованов, А. О. Звездин, И. Л. Голованова, А. В. Кучерявый 592

Экологическая физиология и биохимия гидробионтов

- Структурная организация белков плазмы как фактор капиллярной фильтрации в группе Pisces (Обзор)
А. М. Андреева 600
- Биомаркеры окислительного стресса пресноводных двустворчатых моллюсков (Обзор)
Я. С. Климова, Г. М. Чуйко, Д. С. Песня, Е. С. Иванова 612
-

Водная токсикология

- Накопление радионуклидов в озерной лягушке *Pelophylax ridibundus* в зоне атомного предприятия
Д. Л. Берзин, М. Я. Чеботина, В. П. Гусева 613
- Особенности воздействия техногенных поллютантов на фотосинтетическую активность одноклеточных цианобактерий
Н. Ю. Григорьева, Т. Б. Зайцева 620
-

Краткие сообщения

- Особенности морфологии пестичных цветков *Typha pontica* Klok. fil. & A. Krasnova (*Typha* L., Typhaceae) в водоемах юга Восточной Европы
А. Н. Краснова, Т. Н. Польшина 621
-
-

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ
ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

УДК 574.5

КОМПЛЕКСНЫЙ АНАЛИЗ ПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА ДВУХ
ПОЛИГУМОЗНЫХ БОЛОТНЫХ ОЗЕР ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ¹⁾

© 2020 г. М. В. Уманская^a, С. В. Быкова^a, О. В. Мухортова^{a, b, *}, Н. Г. Тарасова^{a, b}, Е. Н. Унковская^c

^aСамарский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук, Тольятти, Россия

^bТольяттинский государственный университет, Тольятти, Россия

^cВолжско-Камский государственный природный биосферный заповедник,
пос. Садовый, Зеленодольский р-н, Республика Татарстан, Россия

*e-mail: muhortova-o@mail.ru

Поступила в редакцию 06.02.2020 г.

После доработки 26.03.2020 г.

Принята к публикации 05.06.2020 г.

Исследованы состав и вертикальное распределение планктона двух полигумозных болотных озер на территории Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника. Установлено, что стратификация и дефицит света в толще воды сформировали анаэробные условия на глубине >2 м. Отмечено, что в верхних аэробных слоях воды преобладали фито- и зоопланктон (в том числе инфузории), в анаэробной зоне – гетеротрофные и зеленые серные бактерии Chlorobiaceae, а в метазоопланктоне доминировали коловратки (>95% биомассы): роды *Asplanchna*, *Polyarthra* или *Bipalpus*. В обоих озерах 70 ± 10% биомассы планктона составляли гетеротрофные организмы. В полигумозных озерах выявлена высокая доля инфузорий (в среднем 3%, максимум до 18%) и гетеротрофных бактерий (в среднем 49 ± 25%). Впервые в республике Татарстан обнаружен инвазивный вид рафидофитовых водорослей *Gonyostomum semen*, который формировал >80% биомассы фитопланктона в оз. Гнилое и ~28% в оз. Долгое. Обнаружено, что, по крайней мере, один из видов инфузорий (*Frontonia* cf. *leucas*) способен питаться клетками *G. semen in situ*.

Ключевые слова: сфагновые болота, полигумозные озера, бактериопланктон, инфузории, коловратки, фитопланктон, инвазивные виды, *Gonyostomum semen*

DOI: 10.31857/S0320965220060194

Complex Analysis of the Plankton Community
of two Brown-Water Bog Lakes in the European Part of Russia

M. V. Umanskaya¹, S. V. Bykova¹, O. V. Mukhortova^{1, 2, *}, N. G. Tarasova^{1, 2}, E. N. Unkovskaya³

¹Samara Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Institute of Ecology
of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences, Togliatti, Russia

²Togliatti State University, Togliatti, Russia

³Volga-Kama State Natural Biosphere Reserve, Republic of Tatarstan Russia

*e-mail: muhortova-o@mail.ru

The composition and vertical distribution of plankton of two polyhumic bog lakes on the territory of the Volga-Kama State Natural Biosphere Reserve were studied. It was found that the anaerobic conditions were formed in the water column at a depth deeper than 2 m due to stratification and lack of light. Phyto- and zooplankton (including ciliates) prevailed in the upper aerobic layers of water, heterotrophic bacteria and green sulfur bacteria (Chlorobiaceae) - in the anaerobic zone. Rotifers dominated the metazooplankton in the whole water column (>95% of the biomass); prevailing genera were *Asplanchna*, *Polyarthra*, and *Bipalpus*. Heterotrophic organisms formed 70 ± 10% of the plankton biomass in both lakes. A high proportion of ciliates (on average 3%, maximum up to 18%) and heterotrophic bacteria (on average 49 ± 25%) was also revealed. The invasive species algae *Gonyostomum semen* (Raphidophyta) was first registered in the lakes of the Republic of Tatarstan. It formed 28–80% of the phytoplankton biomass in the studied lakes. It was found that at least one of the ciliate species (*Frontonia* cf. *leucas*) is able to feed on *G. semen* cells *in situ*.

Keywords: sphagnum bogs, polyhumic lakes, bacterioplankton, ciliates, rotifers, phytoplankton, invasive species, *Gonyostomum semen*

¹⁾Полный текст статьи опубликован в английской версии журнала “Inland Water Biology”.

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ
И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 582.261(597)

РАСШИРЕНИЕ АРЕАЛА И МОРФОЛОГИЯ
ДИАТОМОВОЙ ВОДОРΟΣЛИ *Nupela giluwensis*

© 2020 г. А. М. Глушенко^а, *, М. С. Куликовский^а

^аИнститут физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук, Москва, Россия

*e-mail: closterium7@gmail.com

Поступила в редакцию 13.01.2020 г.

После доработки 26.03.2020 г.

Принята к публикации 06.05.2020 г.

Nupela giluwensis Vyverman and Compère 1991 впервые обнаружена во Вьетнаме (в безымянном озере на юге страны). Изучены основные качественные (форма створки и ее концов, строение штрихов и шва) и количественные (длина, ширина, частота штрихов) признаки створок выявленного вида. Сравнение створок *N. giluwensis* из вьетнамской и из типовой популяций показывает их морфологическое и ультраструктурное сходство. Створки диатомеи из Вьетнама отличаются от таковых типового вида менее головчатыми концами, а также одним–тремя продольными рядами ареол на поверхности створок. Описание вида иллюстрировано оригинальными световыми и сканирующими микрофотографиями.

Ключевые слова: Bacillariophyceae, *Nupela giluwensis*, морфология, новая находка, распространение, Юго-Восточная Азия, Вьетнам

DOI: 10.31857/S0320965220060054

Род *Nupela* предложен Виверманом и Компером в 1991 г. (Vyverman, Compère, 1991) и описан как навикулоидный. Типовым видом стала *Nupela giluwensis* Vyverman and Compère 1991, для которой характерно наличие хорошо развитого шва на обеих створках. Позже в род включили моношовные таксоны (Lange-Bertalot, 1993; Potapova et al., 2003; Rumrich et al., 2000; Siver et al., 2007). Дистальные концы шва видов *Nupela* на внешней стороне уходят на загиб концов створок и отклонены в одну сторону, проксимальные – слабо расширены. На внутренней стороне проксимальные концы Т-образные или крючковидные, расположены на приподнятом стернуме. Створки слабо асимметричны по апикальной оси. Центральное поле может простирается почти до краев створки. Штрихи нежные, короткие, переменной длины, образуют продольные линии. Всего штрихи состоят из двух–четырёх рядов ареол, согласно первоописанию (Vyverman, Compère, 1991). Главная особенность рода – устройство порового аппарата. Ареолы не видны в световой микроскоп, имеют углубления по периметру, на которых лежит слой гимена (Куликовский и др., 2016; Kulikovskiy et al., 2009). Соответственно, ареолы на внутренней стороне имеют меньшие размеры, чем на внешней. На одной из створок шов может быть редуцирован в большей или меньшей степени, вплоть до полного его отсутствия.

В основном виды рода – мелкоклеточные (как правило ≤ 20 мкм) (Куликовский и др., 2016; Kulikovskiy et al., 2009; Vyverman, Compère, 1991). Представители рода имеют всеветное распространение, обитают исключительно в пресноводных разнотипных экосистемах, от олиготрофных до эвтрофных (Куликовский и др., 2016; Kulikovskiy et al., 2009). Отмечены аэрофильные виды (Falasco et al., 2015). Известно 82 вида (Guiry, Guiry, 2020), большая часть обнаружена в тропических регионах (Куликовский и др., 2016; Kulikovskiy et al., 2009; Monnier et al., 2003; Vyverman, Compère, 1991).

Диатомовые Юго-Восточной Азии исследованы недостаточно. Несмотря на 150-летнее изучение диатомовой флоры этого региона, количество новых для науки таксонов невелико (Глушенко и др., 2018). Для Юго-Восточной Азии (Индонезии и Папуа Новой Гвинеи) ранее приводили четыре вида *Nupela*: *N. brachysirioides* Lange-Bertalot 1993 (Lange-Bertalot, 1993), *N. giluwensis* (Lange-Bertalot, 1993; Vyverman, Compère, 1991), *N. biconfusa* (Van Landingham) Wetzel, Ector (Wetzel, Ector, 2018) и *N. brevistriata* Rybak, Noga, Solak, Kulikovskiy (Rybak et al., 2019). Для водоемов Вьетнама виды рода *Nupela* до настоящего времени не были известны.

Цель работы — изучить морфологию новой находки вида *Nupela giluwensis* из Юго-Восточной Азии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом послужила проба № 02129 объемом 15 мл из Южного Вьетнама (провинция Донгнай, национальный парк Каттиен, безымянное озеро, 11°27.554' с.ш., 107°20.678' в.д., рН 6.3, перифитон, 01.05.2015 г.).

Материал обрабатывали путем 8-часового кипячения в 30%-ном растворе перекиси водорода при температуре 150–160°C. Осадок диатомовых водорослей после шестикратного промывания и последующего 8-часового осаждения заключали в нафракс ($n = 1.73$). Препараты изучали с помощью микроскопа Zeiss Axio Scope A1 методом световой микроскопии (СМ) с использованием дифференциально-интерференционного контраста (DIC) Номарского, захват изображений выполняли с помощью фотокамеры Axio Cam ERc 5s. Дополнительно материал анализировали на сканирующем электронном микроскопе марки JEOL JSM-6510LV. Проба, микропрепараты для световой микроскопии и препарат СЭМ хранятся в коллекции М.С. Куликовского в Гербарии Института физиологии растений РАН, Москва, Россия.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В пробе из Вьетнама обнаружен типовой вид рода. Ниже приведено его морфологическое описание.

Nupela giluwensis Vyverman & Compère 1991 (рис. 1а–1ш).

Световая микроскопия (рис. 1а–1х). Створки узкоэллиптической формы, немного изогнутые. Концы от головчатых до субголовчатых. Длина 13–18 мкм, ширина 3.0–3.5 мкм. Центральное поле округлое или прямоугольное. Вдоль шва имеются две узких продольных полосы. Штрихи не видны в СМ.

Сканирующая электронная микроскопия, внутренняя поверхность (рис. 1ц–1ш). Стерnum шва слабо приподнят над поверхностью створки. Осевое поле линейно-ланцетное. Шов узкий, нитевидный. Центральные концы шва загнуты в одну сторону. Дистальные концы шва оканчиваются хорошо выраженными хеликтоглоссами. Вдоль створки с каждой из сторон шва хорошо заметны 2–3 продольных ряда ареол. Ареолы в рядах, прилежащих к шву, овальной или круглой формы; ареолы, расположенные ближе к загибу створки, особенно у концов, имеют более вытянутую форму. Загиб створки перфорирован ареолами. Штрихи слабо радиальные, 42–44 в 10 мкм.

Распространение: Папуа Новая Гвинея, Индонезия, Вьетнам.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Обнаруженные нами створки *N. giluwensis* имеют морфологическое сходство с таковыми типового вида. В целом, концы створок из вьетнамского материала менее головчатые, чем концы створок из типового материала. В нашем материале также выявлены створки с широко закругленными концами.

Виверман и Компер (Vyverman, Compère, 1991) приводят следующие морфометрические показатели створок типового вида: длина 13–16 мкм, ширина 2.0–4.5 мкм, 42 штриха в 10 мкм. Во вьетнамской популяции длина створок составила 13–18 мкм, ширина — 3.0–3.5 мкм, плотность штрихов — 42–44 мкм в 10 мкм. Небольшие различия в размерных характеристиках створок объясняются тем, что материал из Папуа Новой Гвинеи был представлен лишь одной световой фотографией, нам же удалось проиллюстрировать вид большим рядом световых фотографий и соответственно расширить его размерный диапазон. Найдены экземпляры с длиной створки 18 мкм, превышающей указанные в первоописании. Также на приведенных изображениях створок вьетнамской популяции (рис. 1) можно увидеть 2–3 ряда продольных рядов ареол, у створок типового вида отмечено 2–4 ряда (Vyverman, Compère, 1991).

Nupela giluwensis обнаружена с небольшим обилием в лишь одной пробе из >40 обследованных водоемов Вьетнама. Вид найден в озере с пониженным уровнем рН (6.3), там же отмечен ряд ацидофильных видов: 12 видов *Pinullaria* Ehrenberg, 11 видов *Eunotia* Ehrenberg, три вида *Luticola* D.G. Mann in Round et al. и один вид *Actinella* Lewis. Виверман и Компер (Vyverman, Compère, 1991) тоже указывают, что изученный ими материал отобран из очень мелких карстовых озер с торфяным дном, очень низкой электропроводимостью воды (25 мкS/см) и умеренно низким значением рН (6.0–6.5).

Распространение видов *Nupela* в Юго-Восточной Азии ограничено в основном несколькими находками видов, приведенных нами ранее. Находка *Nupela giluwensis* во Вьетнаме свидетельствует о более широком распространении вида в пресноводных экосистемах Юго-Восточной Азии.

Выводы. Находка *Nupela giluwensis* в безымянном озере национального парка Каттиен (провинция Донгнай) — первая для Вьетнама и вторая для Юго-Восточной Азии — расширяет ареал вида для этого региона. Морфология вида в основном соответствует первоописанию.

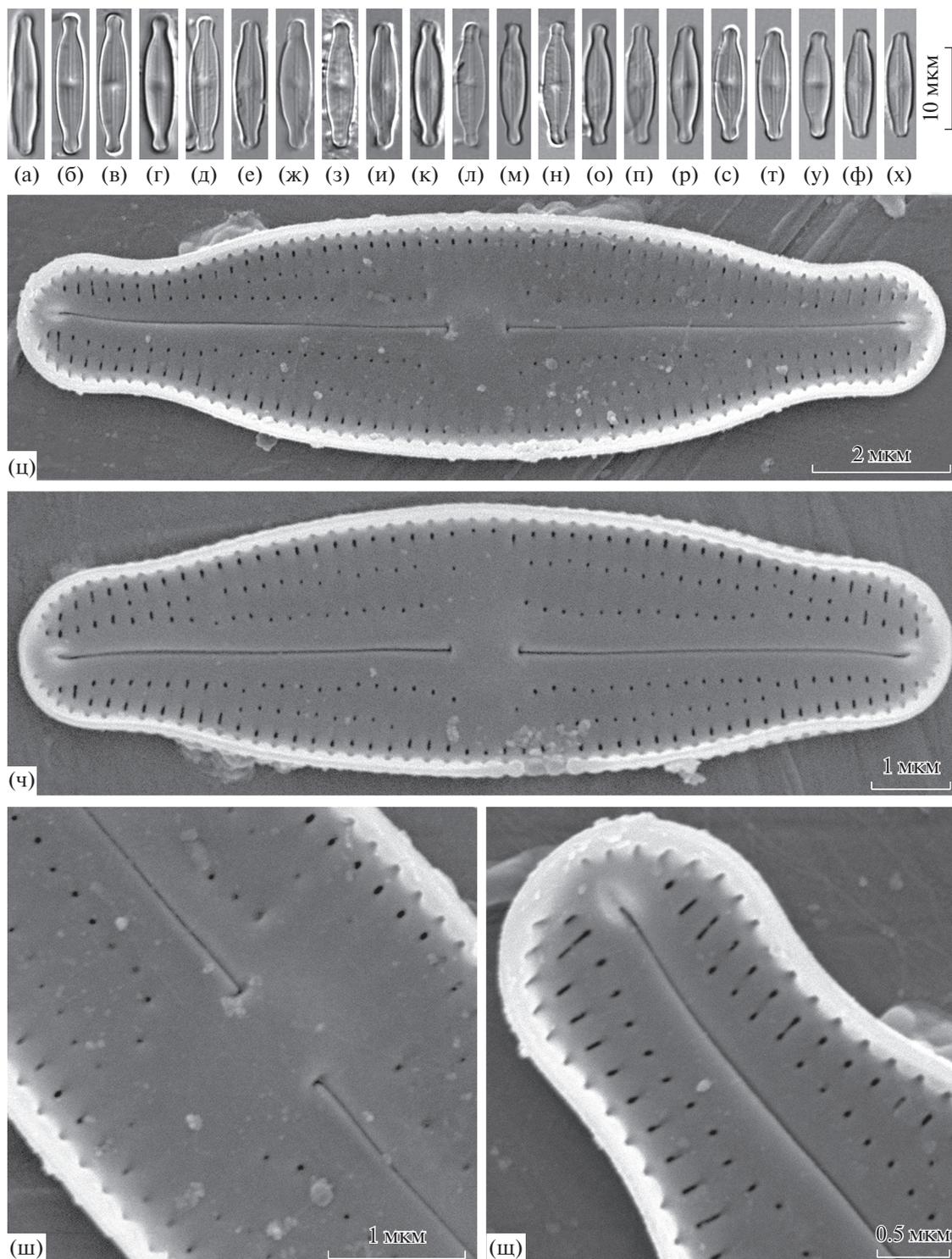


Рис. 1. Световые микрофотографии, демонстрирующие морфологическую изменчивость вида *Nupela giluwensis* Vuyverman & Compté 1991 (а–х) и сканирующие электронные фотографии внутренней поверхности створок (б, в – общий вид створок, г – центральное поле, центральные концы шва, изогнутые в одну сторону, д – конец створки, дистальный конец шва оканчивается хеликтоглоссой).

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем благодарность Центру коллективного пользования электронной микроскопией Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН за предоставление возможности работы на сканирующем электронном микроскопе и д.б.н. Д.В. Тихоненкову за переданную нам пробу, собранную им в экспедиции Объединенного российско-вьетнамского тропического центра (тема “Эколан 3.2”).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Сбор материала и сканирующая электронная микроскопия выполнены при финансовой поддержке Российского научного фонда (19-14-00320) и световая микроскопия – в рамках государственного задания (тема АААА–А19–119041190086–6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Глуценко А.М., Куликовский М.С. 2019. Первая находка видов *Sumatopleura aquastudia* Kociolek & You и *S. xinjiangiana* You & Kociolek в водных объектах Вьетнама // Биол. внутр. вод. Т. 12. № 2. (вып. 1). С. 99–102.
<https://doi.org/10.1134/S0320965219020062>
- Глуценко А.М., Куликовский М.С., Кузнецова И.В. 2018. Род *Eunotia* Ehrenberg (Bacillariophyceae) в водоемах Юго-Восточной Азии. Ярославль: Филигрань.
- Куликовский М.С., Кузнецова И.В. 2014. Биогеография пресноводных Bacillariophyta. Основные концепции и подходы // Альгология. Т. 24. № 2. С. 125.
- Куликовский М.С., Глуценко А.М., Генкал С.И., Кузнецова И.В. 2016. Определитель пресноводных водорослей России. Ярославль: Филигрань.
- Falasco E., Bona F., Isaia M. et al. 2015. *Nupela trogliphila* sp. nov., an aerophilous diatom (Bacillariophyta) from the Bossea cave (NW Italy), with notes on its ecology // Fottea. V. 15. № 1. P. 1.
<https://doi.org/10.5507/fot.2015.001>
- Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 02 February 2020.
- Kulikowskiy M.S., Lange-Bertalot H., Witkowski A. 2009. *Nupela matrioschka* sp. nov., *Nupela thurstonensis* comb. nov. and *Nupela neogracillima* comb. & nom. nov. (Bacillariophyceae): critical analysis of their morphology // Polish Bot. J. V. 54. № 1. P. 13.
- Lange-Bertalot H. 1993. 85 neue Taxa und über 100 weitere neu definierte Taxa ergänzend zur Süßwasserflora von Mitteleuropa V. 2/1–4 // Bibl. Diatomol. V. 27. P. 1.
- Monnier O., Lange-Bertalot H., Bertrand J. 2003. *Nupela exotica* species nova: une diatomée d'un aquarium tropical d'eau douce. Avec des remarques sur la biogéographie du genre // Diatom Res. V. 18. P. 273.
<https://doi.org/10.1080/0269249X.2003.9705592>
- Potapova M.G., Ponader K.C., Lowe R.L. et al. 2003. Small celled *Nupela* species from North America // Diatom Res. V. 18. P. 293.
<https://doi.org/10.1080/0269249X.2003.9705593>
- Rybak M., Solak C.N., Noga T. et al. 2019. *Nupela brevistriata* sp. nov. – a new, terrestrial diatom species from Southeast Asia // Diatom Res. V. 34. P. 251.
<https://doi.org/10.1080/0269249X.2019.1698467>
- Rumrich U., Lange-Bertalot H., Rumrich M. 2000. Diatomeen der Anden, von Venezuela bis Patagonien/Feuerland // Iconogr. Diatomol. V. 9. P. 1.
- Siver P., Hamilton P.B., Morales E.A. 2007. Notes on the genus *Nupela* (Bacillariophyceae) including the description of a new species, *Nupela scissura* sp. nov. and an expanded description of *Nupela paludigena* // Phycol. Res. V. 55. P. 125.
<https://doi.org/10.1111/j.1440-1835.2007.00455.x>
- Vyverman W., Compère P. 1991. *Nupela giluwensis* genera and sp. nov. a new genus of naviculoid diatoms // Diatom Res. V. 6. P. 175.
<https://doi.org/10.1080/0269249X.1991.9705156>
- Wetzel C.E., Ector L. 2018. *Nupela biconfusa* (VanLandingham) comb. nov. (Bacillariophyta) based on the type material of *Achnanthes tenuissima* Hustedt // Notulae algarum. V. 53. P. 1.

Expansion of Distribution and Morphology of Diatom *Nupela giluwensis*

A. M. Glushchenko^{1,*} and M. S. Kulikovskiy¹

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

*e-mail: closterium7@gmail.com

Nupela giluwensis Vyverman & Compère 1991 is found in aquatic ecosystem of Vietnam for the first time. The main qualitative (valve shape, shape of valve ends and morphology of striae) and quantitative (length, breadth and striae density) data are studied. Comparison of the valves of Vietnamese population and typical population show their morphological and ultrastructural resemblance. Our valves differ from valves from type population by less capitate ends and 1–3 longitudinal rows of areolae on the of the valve face. The species is illustrated by original LM and SEM microphotographs.

Keywords: Bacillariophyceae, *Nupela giluwensis*, morphology, new record, distribution, Southeast Asia, Vietnam

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ
И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 575.834

КОНВЕРГЕНЦИИ В АРХИТЕКТОНИКЕ МУСКУЛАТУРЫ ТРЕМАТОД
И СООТНОШЕНИЕ ПОНЯТИЙ “КОНВЕРГЕНЦИЯ” И “ПАРАЛЛЕЛИЗМ”

© 2020 г. М. В. Ястребов^{а, *}, Е. Н. Глаголева^а, И. В. Ястребова^а

^аЯрославский государственный университет им. П.Г. Демидова, Ярославль, Россия

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

Поступила в редакцию 17.01.2020 г.

После доработки 26.03.2020 г.

Принята к публикации 12.05.2020 г.

Описаны новые примеры конвергенций в архитектонике мускулатуры трематод. В их числе полная редукция диагональной мускулатуры на малоподвижных участках покровов, характер распределения дорсо-вентральных мышц в пределах вентральных впадин, наличие радиальной паренхимной мускулатуры в полых радиально-симметричных участках тела, пространственное распределение протракторов глотки, вынос периферических слоев мускулатуры ротовой присоски на поверхность данного органа, формирование в ротовой присоске хордальных мышц и другие. Обсуждена обобщенность разделения понятий “конвергенция” и “параллелизм”. Названы недостатки таких критериев разделения, как степень родства филогенетических групп, занятие адаптивных зон разного масштаба и формирование на основе эволюции аналогичных или гомологичных органов. Возведение параллелизма в ранг самостоятельного эволюционного явления оценено как нецелесообразное.

Ключевые слова: Trematoda, архитектоника мускулатуры, конвергенция, параллелизм

DOI: 10.31857/S0320965220060200

ВВЕДЕНИЕ

Конвергенции, понимаемые как независимое формирование сходных признаков в разных филогенетических группах организмов, широко распространены в живой природе. Известны десятки примеров конвергенций, многие из которых стали хрестоматийными. Примеры охватывают широкий круг объектов от одноклеточных форм до высших растений и животных. Однако среди объектов почти отсутствуют паразиты, в частности, крупные и бурно эволюционирующие классы плоских червей (Trematoda, Cestoda, Monogenea), внимание которым уделено в данном контексте всего в нескольких публикациях (Рыжиков, Ошмарин, 1981, 1985).

Одна из задач настоящей работы – представление новых примеров конвергенций в архитектонике мускулатуры трематод. Вторая задача – обсуждение вопроса о соотношении понятий “конвергенция” и “параллелизм”, который остается дискуссионным в течение десятилетий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы положены выполненные нами описания мышечной системы более тридцати видов трематод из девяти отрядов и девятнадцати семейств (Ястребов и др., 2000; Ястребова и др.,

2008; Смирнова и др., 2010; Бурдакова, Ястребова, 2011; Бурдакова и др., 2012; Ястребов, Ястребова, 2014; Burdakova et al., 2015; Glagoleva et al., 2019). Для световой микроскопии отобраны одноразмерные половозрелые черви каждого вида. Материал фиксирован 75%-ным этанолом. Тотальные препараты окрашены уксусноокислым кармином. Архитектоника мускулатуры покровов, присосок, глотки, а также пространственное распределение паренхимных мышц изучены по полным сериям сагиттальных, поперечных и фронтальных парафиновых срезов толщиной 7–10 мкм, изготовленных по стандартной методике и окрашенных методом Маллори.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Примеры конвергенций

В покровах мариит толщина отдельного слоя мускулатуры определяется не только величиной, но и формой поперечного сечения мышечных волокон. В частности, при одинаковой площади сечения овальных и поперечно-овальных волокон мышечный слой, состоящих из первых, будет толще. Изменение формы сечения волокон с типичной овальной или округлой на поперечно-овальную, по-видимому, – один из способов эво-

люционной регулировки толщины мышечных слоев в покровах трематод. Поперечно-овальная форма сечения мышц во всех или в части слоев независимо сформировалась у *Halipegus ovocaudatus* (Vulpian, 1859) (Halipegidae), *Haplometra cylindracea* (Zeder, 1800) (Plagiorchiidae), *Brandesia turgida* (Brandes, 1888) (Pleurogenidae) и *Eucotyle cohnii* Skrjabin, 1924 (Eucotylidae). Эти виды относятся к так называемым статофильным гельминтам, использующим пассивную фиксацию (Ошмарин, 1959, 1960). Их общая экологическая черта – обитание в условиях, где сохранение локализации не требует больших мышечных усилий. В этих условиях мускулатура покровов становится тонкой на фоне размеров тела. У второго и третьего видов все мышцы покровов поперечно-овальные в сечении, у двух других – только кольцевые. Для реофильных трематод, живущих под угрозой утраты локализации, обсуждаемая форма сечения мышц не характерна.

В покровах трематод кольцевой слой почти всегда представлен одним правильным рядом мышечных волокон. Изредка слой утолщается на значительной части тела за счет многоярусности. У *Clinostomum foliiforme* Braun, 1899 (Clinostomidae) она наблюдается на спинной и брюшной сторонах тела от переднего конца до середины полового отдела. В заднем сегменте тела *Cardiocephalus longicollis* (Rudolphi, 1819) (Strigeidae) кольцевые мышцы также распределены в несколько “этажей”, и толщина слоя в 4–5 раз больше, чем в переднем сегменте. В данном случае конвергентное сходство архитектоники кольцевых мышц обусловлено необходимостью приложения мощных мышечных усилий при жизни в механически агрессивной среде, каковой является пищеварительная трубка птиц. Оно позволяет эффективно суживать и вытягивать соответствующие участки тела, которые довольно массивны. Интересно, что для продольной мускулатуры покровов многоярусность не характерна. Причина, по-видимому, в том, что у многих реофильных трематод хорошо развиты продольные паренхимные мышцы – синергисты аналогичных мышц покровов.

Конвергенциями являются не только приобретения, но и утраты. К ним можно отнести редукцию на отдельных участках покровов диагональной мускулатуры, которая считается характерным атрибутом плоских червей (Maig et al., 1998; Tyler, Hooge, 2004). Например, она отсутствует в адоральном диске *Potagifer bilobus* (Rudolphi, 1819) (Echinostomatidae), в хвосте *Lecithochirium* sp. (Lecithochiridae) и в части покровов некоторых парамфистоматид (Krupenko, 2013). У ряда представителей семейства Strigeidae она не обнаружена в органе Брандеса и в лопастях стенки переднего сегмента тела. При этом в переднем сегменте тела *Pseudoapatemon tiaratus* Mamaev, 1959 ее нет совсем, а у *Ichthyocotylurus platycephalus*

(Creplin, 1825) Odening, 1969 и *Cardiocephalus longicollis* (Rudolphi, 1819) Szidat, 1928 – на значительной части покровов. Общей чертой перечисленных участков является относительная малоподвижность, в особенности отсутствие скручиваний, которые обеспечиваются как раз диагональными мышцами. При малоподвижном образе жизни такого вида, как *Collyriclum faba* (Bremser in Schmalz, 1831) (Collyriclidae), наблюдается даже полная редукция диагональной мускулатуры (Быховская-Павловская, Хотеновский, 1964).

Во многих семействах трематод (Notocotylidae, Echinostomatidae, Cephalogonimidae, Clinostomidae, Mesometridae, Gastrodiscidae и другие) для усиления фиксации на теле конвергентно формируются вентральные впадины, работающие как большие присоски (Ошмарин, 1960; Bartoli, Ukoli, 1970; 1987; Ястребов, Фрезе, 1997). В отр. Strigeidida использование всего тела (подотряд Cyathocotylata) или его переднего сегмента (подотряд Strigeata) в качестве большой присоски – общий принцип фиксации (Судариков, 1959). Некоторые авторы (Ошмарин, Жарикова, 1984; MacKinnon, 1982) отмечают в пределах вентральных впадин хорошо развитую дорсо-вентральную мускулатуру. Она является функциональным аналогом радиальных мышц присосок, и ее архитектоника в разных группах трематод обретает ряд сходных черт: общее интенсивное развитие, расположение самых тонких мышечных волокон на боковых сторонах тела и увеличение толщины мышц и размеров их терминальных конусов по мере разреживания (рис. 1).

В ряде таксонов трематод тело мариты имеет радиально-симметричный участок с полостью внутри. К таким участкам относятся циркумкудальная складка в основании хвостового придатка (представители разных семейств отр. Nemiurida), вентральная камера (Gasrtothylacidae), передний сегмент тела (многие Strigeidae) и половой атриум (разные семейства отрядов Paramphistomatida и Strigeidida). В подобных участках конвергентно формируются радиальные паренхимные мышцы, регулирующие объем полости (рис. 2).

Есть интересный пример конвергентного формирования коротких, обычно продольных мышц в различных фиксаторных структурах, имеющих форму двускатной крыши. Эти мышцы соединяют “скаты” и, сокращаясь, стягивают их, вызывая выступание соответствующей структуры (рис. 3). Они обнаружены в кольцевом мышечном валике на теле *Eucotyle cohnii* Skrjabin, 1924, в гребневидных выступах на поверхности тела *Typhlocoelium sisowi* (Diesing, 1850) (Cyclocoelidae) и в адоральных дисках *Potagifer bilobus* (Rud., 1819) и *Cortinasoma oca-diae* Oshmarin & Zharikova, 1984 (Pronocephalidae) (Ошмарин, Жарикова, 1984). В перечисленных слу-

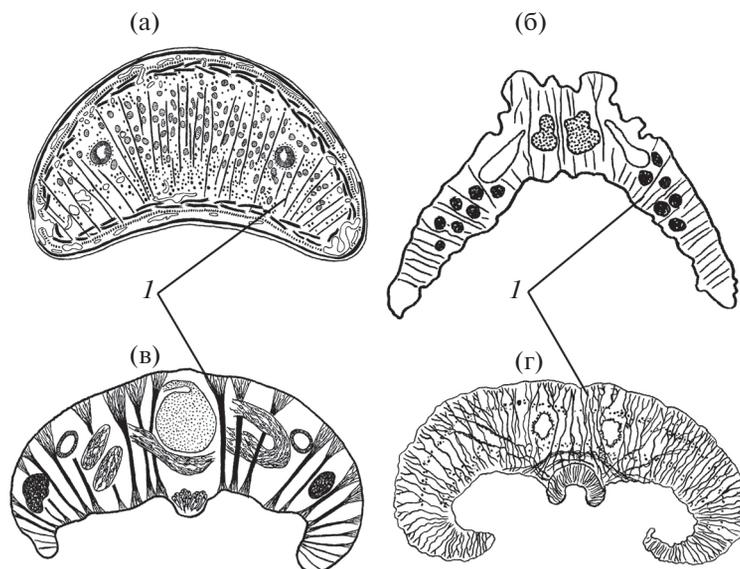


Рис. 1. Архитектоника дорсо-вентральных мышц (I) трематод в вентральных впадинах на поперечных срезах тела: (a) *Clinostomum complanatum*, (б) *Parafasciolopsis fasciolaemorpha*, (v) *Tetraserialis tscherbakovi*, (r) *Alaria alata*.

чая обеспечивается прикрепление разными способами. Кольцевой валик распирает мочевого каналца хозяина. Гребневидные выступы, идущие в разных направлениях, формируют на теле гельминта ячеистый рельеф, усиливающий сцепление с тканями хозяина. Адоральные диски в ходе фиксации меняют форму, в частности, уплощаются и расширяются. В стенке ротовой присоски *Diplodiscus mehrai* Pande, 1937 (Diplodiscidae) на границе основной части и дивертикулов обнаружены такие же продольные мышцы, каждая из них соединяет две точки покровов полости органа. Одна точка находится в задней части собственно присоски, другая – в начальном участке дивертикула. Сокращение этих мышц замыкает вход в дивертикул, выдвигая участок стенки органа в его просвет.

Трематоды *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* Ejsmont, 1932 (Fasciolidae), *Leucochloridium macrostomum* (Rudolphi, 1802) (Leucochloridiidae), *Bolbophorus confusus* (Krause, 1914) (Diplostomidae), *Haematotrepheus lanceolatus* (Wed'l, 1857) (Cyclococliidae) и некоторые другие виды имеют сходную архитектонику протракторов глотки, обусловленную одинаковой функциональной нагрузкой. Заметим, что мы называем их протракторами условно, за неимением более точного термина (Ястребов, Ястребова, 2014). Сходство наблюдается по нескольким параметрам. Во-первых, протракторы крепятся не к самой глотке, а к пищеварительной трубке впереди и позади нее. Во-вторых, места крепления расположены предельно близко к глотке. Вследствие этого, мышечные волокна лежат прямо на органе. В-третьих, число протракторов велико, и они формируют на поверхности глотки правильный слой с регулярным располо-

жением сократительных элементов. Лишь по местам крепления впереди и позади органа удается понять, что это паренхимные, а не собственно глоточные мышцы. Описанные особенности указывают, что перемещение органа вперед и назад стремится к нулю из-за близости точек крепления мышц к глотке. Протракторы производят продольное сжатие органа и являются синергистами наружных продольных мышц глотки. Это повышает эффективность накачивания пищи в кишечник.

Число мышечных групп и особенности их пространственного распределения в ротовых присосках трематод заметно меняются в эволюции. Периферическая мускулатура ротовой присоски обычно находится под оболочкой органа. При этом в разных таксонах имеются виды, у которых наружные кольцевые мышцы располагаются поверх оболочки присоски, как это наблюдается у *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* и *Patagifer bilobus* (рис. 4). Присоски обоих видов плотно заполнены мускулатурой. Поэтому возможная причина выноса мышечного слоя на поверхность органа – дефицит пространства внутри присоски для размещения мышечных элементов и площадей для их крепления. Данная особенность архитектоники встречается у трематод не только с мощными, но и с относительно слабыми ротовыми присосками, например, у *Haptometra cylindracea* (Zeder, 1800) и *Eucotyle cohni*. Слабость выражается в тонких мышечных слоях и в разреженности радиальной мускулатуры. Возможно, вынос наружного кольцевого слоя на поверхность органа произошел у предков этих видов, имевших более мощные присоски.

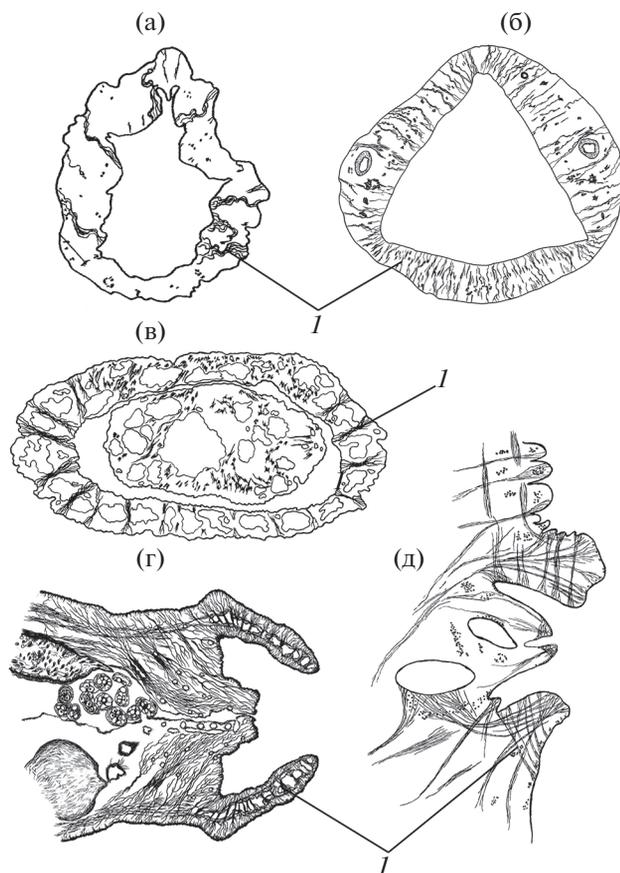


Рис. 2. Радиальные мышцы (*I*) в радиально-симметричных участках тела трематод: (а) циркумкаудальная складка *Lecithochirium* sp., (б) вентральная камера *Gastrothylax crumenifer* (Gastrothylacidae), (в) передний сегмент тела *Pseudoapatemon tiaratus*, (г) половой атриум *Ophiosoma patagiatum* (Strigeidae), (д) половой атриум *Gastrodiscoides hominis* (Gastrodiscidae); (а–в) на поперечных, (г–д) на срединных сагиттальных срезах тела.

В работах обобщающего характера среди сведений об устройстве ротовых присосок трематод (Nasmark, 1937; Гинецинская, 1968; Nachtigall, 1974; Быховская-Павловская, 1983; Smyth, Halton, 1983) не встречается упоминаний о мышцах, названных нами хордальными (Ястребов, Ястребова, 2014). Подобно хорде окружности, каждая такая мышца соединяет две точки на внутренней стороне оболочки присоски. Одна из точек чаще всего расположена в устье органа, другая – позади него. Проекция хордальных мышц на ось симметрии присоски может быть как очень небольшой, так и более половины длины органа (рис. 5). Их функциональная нагрузка состоит в укорочении присоски и в изменении размера ее устья. Эта группа мышц найдена у одиннадцати видов из семейств Azygiidae, Clinostomidae, Echinostomatidae, Lecithochiriidae, Halipegidae, Leucochloridiidae, Plagiorchiidae, Notocotylidae, Eucotylidae, Strigeidae. Перечень семейств указывает на

довольно широкое распространение хордальной мускулатуры. Однако она не является признаком класса, и есть сомнения в том, что это общий признак какого-либо отряда или семейства трематод. Например, она отсутствовала в ротовых присосках Paramphistomatida (шесть видов из пяти семейств), а среди девяти видов отр. Strigeidida из семейств Strigeidae, Diplostomidae и Alariidae была найдена лишь у *Ichtyocotylurus platycephalus*. По-видимому, хордальные мышцы конвергентно формировались у отдельных видов в разных отрядах или семействах и при дальнейшем видообразовании могли стать атрибутами видов одного рода или близких родов. Наличие хордальных мышц – показатель относительно высокого разнообразия движений ротовой присоски, связанного с обеспечением не только прикрепления, но и питания.

Можно предположить, что у различных мягкотелых животных хордальная мускулатура – не редкость. Ее наличие ожидается в стенках полых органов, при работе которых расширение и сужение полостей или отверстий сочетается с определенной степенью продольного сжатия. Например, у трематод, она имеется в присоскоподобном органе Брандеса *Alaria alata* (Goeze, 1782) (Alariidae), в половых атриумах *Tylodelphys podicipina* (Diplostomidae) и *Pseudoapatemon tiaratus* (Strigeidae) и в мышечном колпачке на переднем конце тела *Stichorchis subtriquetrus* (Rudolphi, 1814) (Cladorchidae).

Присоски трематод обычно имеют радиальную симметрию, но в некоторых случаях архитектура мускулатуры придает им признаки билатеральной симметрии, которые конвергентно возникают у представителей разных таксонов. Так, общая черта *Lecithochirium* sp., *Halipegus ovalaudatus* и *Azygia robusta* Odhner, 1911 (Azygiidae) – наличие крупной ротовой присоски с субтерминальным устьем. В ее дорсальной части кольцевая мускулатура развита гораздо лучше, чем в вентральной. Продольная мускулатура, напротив, лучше развита в вентральной части присоски. Одновременное сокращение кольцевых мышц в дорсальной части органа и продольных – в вентральной поворачивает ротовое отверстие к субстрату, способствуя прикреплению. Устья брюшных присосок *Lecithochirium* sp. и *Patagifer bilobus* также субтерминальные. Как следствие, различия в степени развития кольцевых и продольных мышц в дорсальной и вентральной половинах этих органов такие же, как в ротовых присосках. Различия между частями брюшной присоски *Lecithochirium* sp. усиливает архитектура хордальных мышц: они имеют кольцевой ход в дорсальной половине органа и продольный – в вентральной.

Глотка трематод анатомически довольно консервативна (Иоффе, Чубрик, 1988). Сфинктеры,

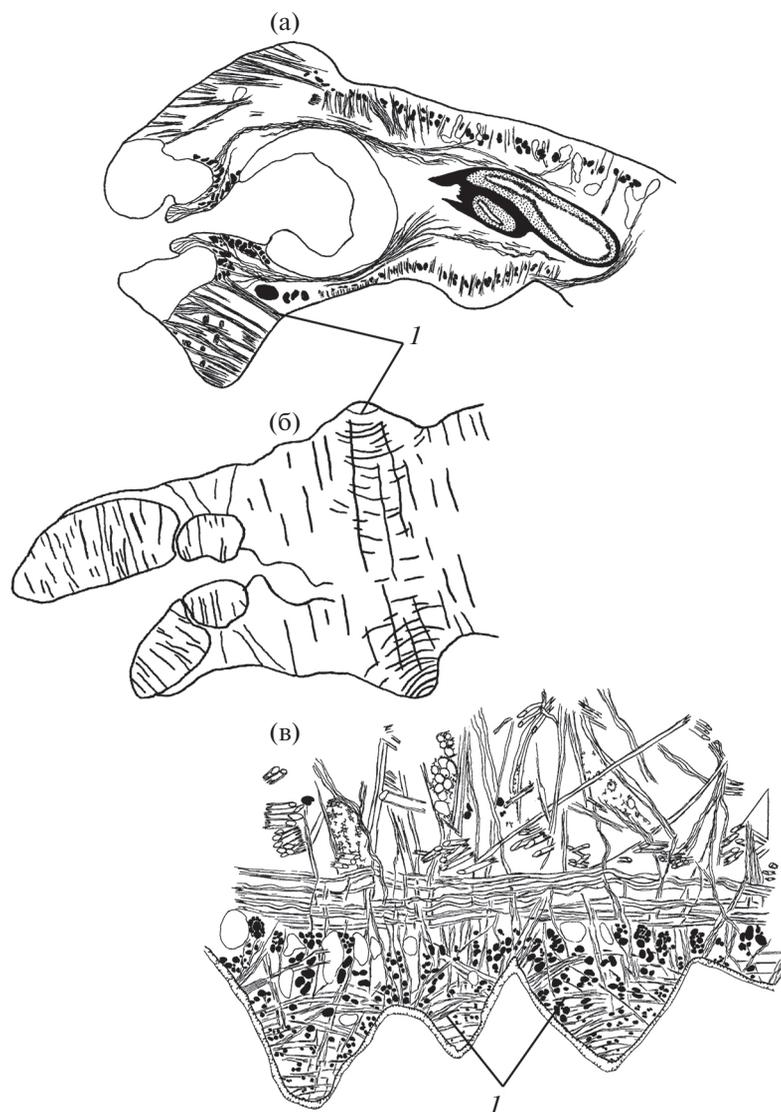


Рис. 3. Продольные мышцы (*I*) в “двускатных” фиксаторных структурах трематод на срединных сагиттальных срезах тела: (а) адоральный диск *Patagifer bilobus*, (б) кольцевой мышечный валик *Eucotyle cohnii*, (в) гребневидные выступы покровов *Typhlocoelum sisowi*.

если они имеются, обычно образованы утолщенными наружными продольными мышцами, внутренними продольными или теми и другими вместе. Известен один пример конвергентного формирования нетипично крупного переднего сфинктера в глотках *Parafasciolopsis fasciolaemorfa* Eismont, 1932 и *Bolboforus confusus* (Krause, 1914). У обоих видов мышечные волокна сфинктера с огромной суммарной площадью поперечного сечения диффузно распределены в стенке глотки не только в устье, но и позади него, заходя назад более чем на треть ее длины. У первого вида глотка сопоставима по размерам с ротовой присоской, у второго — крупнее ее. Возможно, выдающееся развитие сфинктера — результат участия не только в накачивании пищи в кишечник, но и в фик-

сации, при которой ткани хозяина втягиваются глубоко в глотку и зажимаются мощной кольцевой мускулатурой.

Замечания о понятиях “конвергенция” и “параллелизм”

Описанные выше примеры конвергенций могут быть расценены другими исследователями как примеры эволюционных параллелизмов. Это не удивительно, поскольку соотношение понятий “конвергенция” и “параллелизм” не установлено точно и, как следствие, отсутствуют их однозначные общепринятые определения.

В основе обоих обсуждаемых понятий лежит одно и то же эволюционное явление — независи-

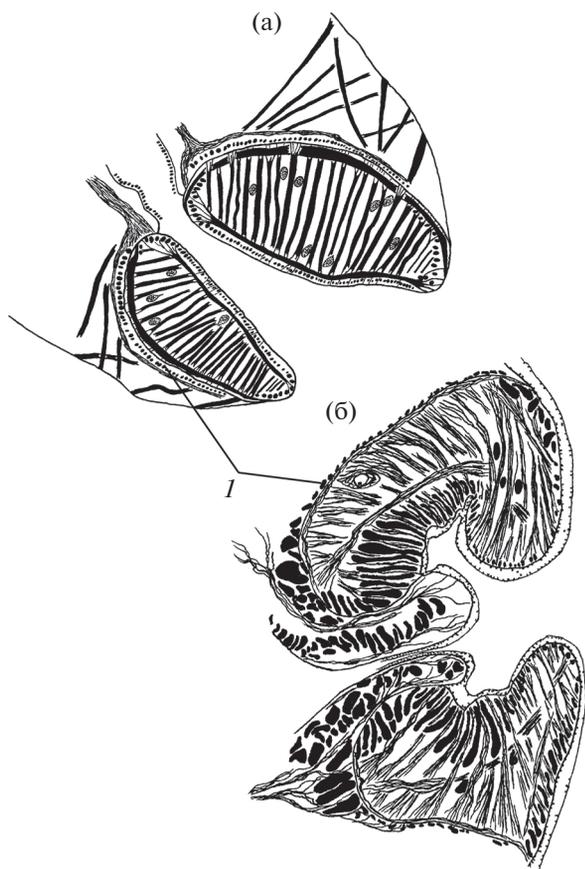


Рис. 4. Наружные кольцевые мышцы (1) ротовых присосок трематод на срединных сагиттальных срезах тела: (а) *Parafasciolopsis fasciolaemorpha*, (б) *Patagifer bilobus*.

мое формирование сходных признаков в разных филогенетических группах. Причиной сходства признаков считается существование групп в сходных условиях (Шмальгаузен, 1939; Георгиевский, 1985). Между тем существование в сходных условиях само по себе — не причина возникновения конвергенций или параллелизмов, поскольку к одинаковым условиям организмы обычно приспособляются разными способами. По всей видимости, причина конвергентного сходства — сходные способы освоения ресурсов среды (Иорданский, 2001). Однако представление о способах освоения ресурсов среды является по сути экологическим, отсылающим нас к разработке понятия “экологическая ниша” (Пианка, 1981). При этом имеется еще более привлекательный подход в терминах эволюционной теории: конвергенции и параллелизмы обусловлены реакцией организмов на сходные давления отбора (Майр, 1968). Последняя позиция считается наиболее широкой, вмещающей в себя и наличие сходных условий среды, и сходные способы ее освоения.

До этого места в определениях конвергенции и параллелизма все более или менее совпадает. Вопросы начинаются с момента их разграничения, т.е. с необходимости определить, какие именно филогенетические группы попадают в сферу действия каждого из понятий. В этой связи нередко указывают, что параллелизмы возникают в родственных филогенетических группах, а конвергенции — в неродственных (Шмальгаузен, 1969; Иорданский, 1979; Грант, 1991). В данном контексте слово “неродственные” звучит странно, ибо является завуалированной формой отрицания естественной системы живой природы, основанной на эволюционном родстве биологических видов. Кроме того, в большинстве известных примеров конвергенций факт родства сравниваемых групп очевиден. Правильнее говорить о близком или дальнем родстве (Воробьева, 1980), хотя отличить одно от другого не представляется возможным, и Берг (1977) справедливо отмечает, что представления о близости родства зависят от точки зрения.

Иной способ разграничения понятий состоит во мнении, что конвергенции осуществляются на разной организационной основе, а параллелизмы — на общей (Северцов, 1981, 1987) однако смысл “организационная основа” автором не уточнялся. Другие авторы вместо организационной основы говорят об основе наследственной, которая, подобно организационной, является общей при параллелизмах и разной при конвергенциях (Майр, 1974; Парамонов, 1978). Замена слов не снимает проблему критериев общей и разной основ, и критерии появятся не раньше, чем будут введены определения понятий “организационная основа” или “наследственная основа”, применимые к филогенетическим группам от рода до царства.

Была предпринята попытка установить различия между конвергенциями и параллелизмами через понятие “адаптивная зона”, определяемое как комплекс условий внешней среды, в которой протекает эволюция конкретного таксона. Считается, что конвергенция происходит при независимом вселении конвергирующих таксонов в адаптивную зону. Появление параллелизма связано с эволюцией в исходной для анцестрального таксона адаптивной зоне при ее дроблении на подзоны (Северцов, 1990). К сожалению, термин “адаптивная зона” воспринимается в основном интуитивно и, по ряду причин, недоступен для практического использования. Во-первых, ни для одного таксона на уровне, к примеру отряда, такая зона не охарактеризована в измеряемых показателях. Какие-то измерения еще возможны для абиотических факторов среды. Однако неясно, как оценивать биотические взаимодействия всех видов таксона с пищевыми объектами, хищниками, конкурентами, паразитами и т.д. Это особенно сложно для групп, где виды на различных стадиях жизненного цикла освоили все сре-

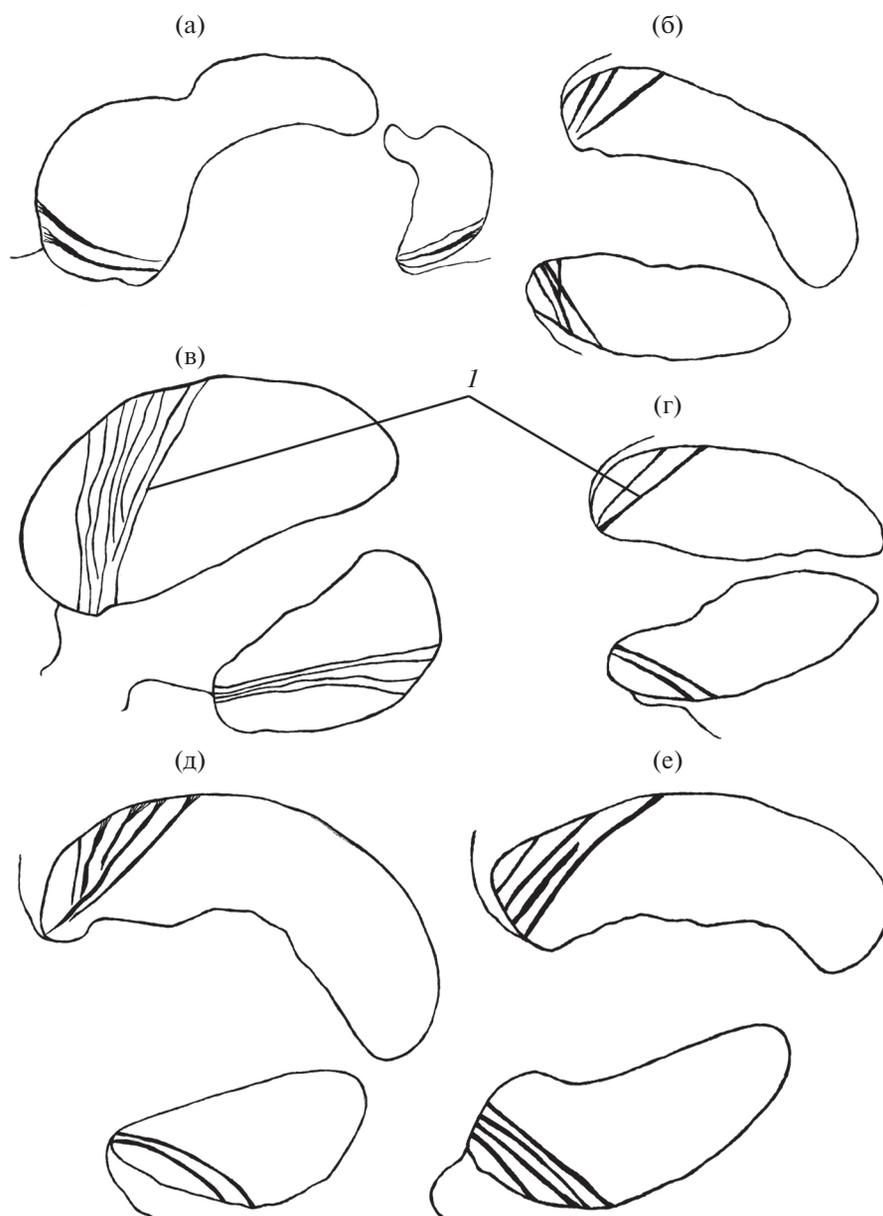


Рис. 5. Схемы расположения хордальных мышц (*l*) в ротовых присосках трематод на срединных сагиттальных срезах тела: (а) *Ichthyocotylurus platycephalus*, (б) *Leucochloridium macrostomum*, (в) *Halipegus ovocaudatus*, (г) *Tetraserialis tscherbakovi*, (д) *Azygia robusta*, (е) *Clinostomum complanatum*.

ды жизни — наземно-воздушную, водную, почвенную и организменную (Plathelminthes, класс Nematoda, отряд Diptera и др.). Добавим, что введенное в определение слово “комплекс” подразумевает не просто набор факторов среды, а их сложную констелляцию, основанную на сопряженном действии. Возможность ее качественного описания вызывает большие сомнения. Во-вторых, наблюдаемые сейчас конвергенции и параллелизмы формировались зачастую в далеком геологическом прошлом, что исключает точную оценку условий среды того времени. В-третьих,

учитывать все условия не нужно в принципе, поскольку лишь малая их часть связана с появлением конкретных конвергенций.

Некоторые авторы переводят понятие “параллелизм” в дочернее по отношению к понятию “конвергенция”. Параллелизм определяют сходным образом как “конвергентную эволюцию филогенетически родственных групп организмов” (Иорданский, 1979, с. 164), либо как форму конвергентного развития генетически близких групп (Яблоков, Юсуфов, 1989). Данный перевод оставляет нерешенным вопрос об оценке степени род-

ства и лишь подчеркивает отсутствие различий между конвергенцией и параллелизмом. Заметим также, что в обеих цитируемых работах есть методологически неверные оговорки, а именно, “конвергентная эволюция” и “конвергентное развитие”. Ранее отмечалось, что эволюция любого таксона дивергентна по определению, а конвергенция — лишь следствие независимых дивергентных изменений, приводящих к сходству таксонов (Рыжиков, Ошмарин, 1985).

Перечисленные трудности предположительно лежат в основе суждения, что “по-видимому, ввести универсальный, не формальный критерий различения конвергенции и параллелизма нельзя” (Северцов, 1990, с. 163). Между тем такой критерий давно известен. Суть его в том, что конвергенции осуществляются на основе эволюции аналогичных органов, а параллелизмы — на основе эволюции гомологичных (Шмальгаузен, 1969; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Северцов, 1981; Георгиевский, 1985; Яблоков, Юсуфов, 1989). Наличие критериев гомологии (Rемане, 1952) позволяет уйти от оценок степени родства организмов и открывает путь к новым формулировкам обсуждаемых понятий. В этом случае конвергенцию можно определить как независимое формирование в разных филогенетических группах сходных признаков на основе эволюции аналогичных структур. Для определения параллелизма требуется заменить слово “аналогичных” на “гомологичных”.

Если принять эти определения, потребуется переосмысление места и роли конвергенций и параллелизмов в эволюции органического мира. В частности, придется признать, что конвергенция — довольно редкое природное явление, поскольку формирование эволюционного сходства аналогичных структур иллюстрируется небольшим числом примеров. К ним относятся сходство крыльев насекомых и птиц, медуз и медузоподобного жгутиконосца *Medusochloris phiale* Pascher, 1917, растительных колочек листового и стеблевого происхождения, роющих конечностей крота европейского и медведки, сложно устроенных глаз Craniata и Cephalopoda и некоторые другие. Желаяший расширить набор примеров легко убедится, что тот окажется относительно кратким. Напротив, подавляющее большинство классических примеров конвергенций потребует перевести в разряд параллелизмов по причине гомологии сравниваемых органов. Так, известное сходство между акулами, ихтиозаврами и китообразными, между летающими ящерами и рукокрылыми млекопитающими, между современными Equidae и вымершими Litopterna, между многими видами сумчатых и их плацентарными эквивалентами, между стеблевыми суккулентами в разных группах цветковых растений основано на сходстве именно гомологичных структур. В

итоге список параллелизмов станет огромен по сравнению со списком конвергенций.

На этом можно было бы остановиться, если бы не одно обстоятельство. Общие закономерности эволюции филогенетических групп должны быть, по логике вещей, применимы к любой группе, взятой в отдельности, а также к любым сравниваемым группам. Для формальных определений в данной области требуются только ключевые характеристики явлений без добавления частных. В явлении конвергенции таковыми служат факт независимого формирования сходных признаков в разных группах и его причина — упомянутые сходные давления отбора. Такие показатели как степень родства групп, основа формирования в виде аналогов или гомологов, временной фактор (синхронное или асинхронное формирование), структурный уровень (макромолекулы, ткани, морфология) — это как раз частности. Они показывают разнообразие проявлений конвергенции, но не определяют его сути, и потому от них можно абстрагироваться. На основании вышеизложенного, понятие конвергенции можно трактовать как независимое формирование сходных признаков в разных филогенетических группах под действием сходных давлений отбора. Разница между понятиями “конвергенция” и “параллелизм” отсутствует, и первое из них поглощает все явления, относящиеся ко второму.

Выводы. Гермафродитное поколение трематод обладает впечатляющей эволюционной пластичностью, выражающейся, в частности, в разнообразии внешнего строения. Одним из следствий разнообразия является большое число групп мышц (особенно паренхимных), зарегистрированных у трематод, и огромное число вариантов их пространственного распределения в теле мариит. Несмотря на это, ряд сходных элементов внешнего строения появляется в эволюции разных таксонов трематод и влечет за собой конвергенции в архитектонике мускулатуры. Конвергенций, безусловно, больше, чем представлено в настоящей работе, поскольку мышечная система мариит изучена крайне слабо. При сравнении мускулатуры представителей разных классов Plathelminthes число примеров возрастет, и исследования в этом направлении имеют хорошую перспективу.

В дискуссии о соотношении понятий “конвергенция” и “параллелизм” последняя точка не поставлена. У их разделения есть много сторонников, и наши суждения, несомненно, подвергнутся критике. Если критика позволит приблизиться к истине, значит эти суждения были бесполезны.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа проведена за счет собственных средств автора.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С. 1977. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей // Труды по теории эволюции. Ленинград: Наука. С. 95.
- Бурдакова Е.Н., Ястребова И.В. 2011. Ротовые присоски некоторых представителей отряда Paramphistomatida (Plathelminthes, Trematoda) // Вестник Ярославского регионального отделения РАЕН. Т. 5. № 3. С. 50.
- Бурдакова Е.Н., Ястребова И.В., Ястребов М.В. 2012. Копулятивные аппараты некоторых представителей отряда Paramphistomatida (Plathelminthes, Trematoda) // Ярославский педагогический вестник. № 3. Т. III. С. 94.
- Быховская-Павловская И.Е. 1983. Органы прикрепления трематод и их функции // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 31. Ленинград: Наука. С. 76.
- Быховская-Павловская И.Е., Хотеновский И.А. 1964. К морфологии сосальщика *Collyriclum faba* (Bremser, 1831) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 22. Москва: Наука. С. 207.
- Воробьева Э.И. 1980. Параллелизмы и конвергенции в эволюции кистеперых рыб // Морфологические аспекты эволюции. Москва: Наука. С. 7.
- Георгиевский А.Б. 1985. Дарвинизм. Москва: Просвещение.
- Гинецинская Т.А. 1968. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Ленинград: Наука.
- Грант В. 1991. Эволюционный процесс: критический обзор эволюционной теории. Москва: Мир. (Grant V. 1985. The evolutionary process. A critical review of evolutionary theory. New York: Columbia University Press.).
- Иорданский Н.Н. 1979. Основы теории эволюции. Москва: Просвещение.
- Иорданский Н.Н. 2001. Эволюция жизни. Москва: Академия.
- Иоффе Б.И., Чубрик Г.К. 1988. Строение глотки трематод и филогенетические связи Trematoda с турбелляриями // Паразитология. Т. 22. № 4. С. 297.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. Москва: Мир. (Mayr E. 1965. Animal species and evolution. London: Oxford University Press).
- Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция. Москва: Мир. (Mayr E. 1970. Populations, species and evolution. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press).
- Ошмарин П.Г. 1959. К изучению специфичной экологии гельминтов. Владивосток: Изд-во Дальневосточного научного центра АН СССР.
- Ошмарин П.Г. 1960. К понятию “фиксация гельминтов” // Биологические ресурсы Дальнего Востока. Москва: Изд-во АН СССР. С. 182.
- Ошмарин П.Г., Жарикова Т.И. 1984. Новый вид и род трематод *Cortinasoma ocaidae* gen. et sp. nov. (Pronoserphalata, Pronoserphalidae) – паразит пресноводной черепахи из Вьетнама // Паразиты животных и растений. Владивосток: Изд-во Дальневосточного научного центра АН СССР. С. 44.
- Парамонов А.А. 1978. Дарвинизм. Москва: Просвещение.
- Пианка Э. 1981. Эволюционная экология. Москва: Мир. (Pianka E. 1978. Evolutionary ecology. New York: Harper and Row Publishers).
- Рыжиков К.М., Ошмарин П.Г. 1981. Явление конвергенции у гельминтов // Современные проблемы эволюционной морфологии животных. Москва: Наука. С. 86.
- Рыжиков К.М., Ошмарин П.Г. 1985. Конвергенция у гельминтов и вопрос о взаимоотношении понятий “конвергенция” и “параллелизм” // Морфологические исследования животных. Москва: Наука. С. 179.
- Северцов А.С. 1981. Введение в теорию эволюции. Москва: Изд-во МГУ.
- Северцов А.С. 1987. Основы теории эволюции. Москва: Изд-во МГУ.
- Северцов А.С. 1990. Направленность эволюции. Москва: Изд-во МГУ.
- Смирнова Д.А., Ястребов М.В., Ястребова И.В. 2010. Мышечная система *Clinostomum foliiforme* (Trematoda, Clinostomida) // Биоразнообразие и экология паразитов. Тр. Центра паразитологии ИПЭЭ РАН. Т. 46. Москва: Наука. С. 257.
- Судариков В.Е. 1959. Отряд Strigeidida (LaRue, 1926) Sудариков, 1959. Ч. 1. Морфологическая характеристика стригеидид и надсемейство Strigeoidea Railliet, 1919 // Трематоды животных и человека. Т. 16. Москва: Изд-во АН СССР. С. 219.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. 1977. Краткий очерк теории эволюции. Москва: Наука.
- Шмальгаузен И.И. 1939. Пути и закономерности эволюционного процесса. Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР.
- Шмальгаузен И.И. 1969. Проблемы дарвинизма. Ленинград: Наука.
- Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. 1989. Эволюционное учение. Москва: Высшая школа.
- Ястребов М.В., Фрезе В.И. 1997. Дифференцировки тела в эволюции трематод // Экологическое и таксономическое разнообразие паразитов. Труды Института паразитологии РАН. Т. 41. Москва. С. 214.
- Ястребов М.В., Ястребова И.В. 2014. Мышечная система трематод (строение и возможные пути эволюции). Москва: Товарищество научных изданий КМК.
- Ястребова И.В., Ястребов М.В., Фрезе В.И. 2000. Мускулатура стенки тела некоторых реофильных представителей класса Trematoda // Актуальные проблемы общей паразитологии. Труды Института паразитологии РАН. Т. 42. Москва: Наука. С. 348.
- Ястребов М.В., Ястребова И.В., Филимонова Л.В. 2008. Об эволюционной пластичности мышечной системы гермафродитного поколения трематод (Plathelminthes, Trematoda) // Систематика и биология паразитов. Труды Центра паразитологии ИПЭЭ РАН. Т. 45. Москва: Наука. С. 184.
- Bartoli P. 1987. Caracteres adaptatifs originaux des digenes intestinaux de *Sarpa salpa* (Teleostei, Sparidae) et leur interpretation en termes d'evolution // Ann. parasitol. hum. et comp., 1987. V. 62. № 6. P. 542.

- Burdakova E., Yastrebova I., Yastrebov M.* 2015. The Oral Sucker Muscles of Six Representatives of the Order Paramphistomatida (Plathelminthes, Trematoda) // *Biology Bulletin*. V. 42. № 2. P. 108.
- Glagoleva E., Yastrebova I., Yastrebov M.* 2019. Body Wall Musculature of Five Representatives of the Order Paramphistomatida (Plathelminthes, Trematoda) // *Biology Bulletin*. V. 46. № 2. P. 168.
- Krupenko D.* 2013. Muscle system of *Diplodiscus subclavatus* (Trematoda: Paramphistomida) cercariae, pre-ovigerous, and ovigerous adults // *Parasitol. Res.* V. 113. P. 941.
- MacKinnon B.* 1982. The histology, ultrastructure and histochemistry of the ventral surfaces of *Catropis verrucosa* (Froelich, 1789) Odhner, 1905 and *Paramonostomum alveatum* (Mehlis in Creplin, 1846) Luhe, 1909 (Digenea: Notocotylidae) // *Can. J. Zool.* V. 60. № 10. P. 2434.
- Mair G., Maule A., Shaw C., Halton D.* 1998. Muscling in on parasitic flatworms // *Parasitol. Today*. V. 14. № 2. P. 73.
- Nachtigall W.* 1974. Biological mechanisms of attachment. Berlin: Springer.
- Nasmark K.* 1937. Revision of the trematode family Paramphistomatidae // *Zoologiska Bidrag fran Uppsala*. V. 16. P. 301.
- Remane A.* 1952. Die Grundlagen des Natürlichen Systems, der Vergleichenden Anatomie und der Phelogenetik. Leipzig: Geest & Portig K.-G.
- Smyth J., Halton D.* 1983. The physiology of trematodes. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Tyler S., Hooge M.* 2004. Comparative morphology of the body wall in flatworms (Platyhelminthes) // *Can. J. Zool.* V. 82. P. 194.
- Ukoli F.* 1970. On the adhesive mechanisms of *Apharyngostrigea simplex* (Johnston, 1904) and *Clinostomum tilapiae* (Ukoli, 1966) // *Niger. J. Sci.* V. 4. № 1. P. 77.

Convergences in the Architectonics of Trematodes Musculature and the Relationship Between the Concepts “Convergence” and “Parallelism”

M. V. Yastrebov¹, *, E. N. Glagoleva¹, and I. V. Yastrebova¹

¹Demidov Yaroslavl State University, Yaroslavl, Russia

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

New examples of convergences in the architectonics of trematodes musculature are described. Among them there are total reduction of diagonal musculature in sedentary areas of the body wall, character of dorso-ventral muscles distribution within the ventral deepening of the body, the presence of radial parenchymal musculature in hollow radially symmetric parts of the body, spatial distribution of pharyngeal protractors, carry-over of the peripheral muscle layer of oral sucker to the outer surface of this organ, formation of chordal musculature in the oral sucker and some other instances. The validity of the separation of the concepts “convergence” and “parallelism” is discussed. Disadvantages of such separation criteria as the degree of phylogenetic groups affinity, occupation of adaptive zones of different scales, and the formation on the base of analogous or homologous organs evolution are named. Raising parallelism to the rank of an independent evolutionary phenomenon is estimated as unreasonable.

Keywords: Trematoda, musculature architectonics, convergence, parallelism

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ
И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.554.3-14:597.1/.5:597-115

СТРУКТУРА ФЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ И СИСТЕМАТИКА
КРАСНОПЕРКИ *Scardinius erythrophthalmus* (Cypriniformes, Cyprinidae)
ВОДОЕМОВ И ВОДОТОКОВ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН

© 2020 г. А. В. Кожара^{а, *}, А. С. Маврин^а, А. Н. Мироновский^{а, б}

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

^бИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия

*e-mail: akozhara@mail.ru

Поступила в редакцию 19.11.2019 г.

После доработки 10.12.2019 г.

Принята к публикации 26.03.2020 г.

Методами популяционной морфологии изучена структура фенетического разнообразия красноперки *Scardinius erythrophthalmus* (L.) на территории РФ и ряда сопредельных стран. Используются собственные коллекционные и литературные данные по счетным признакам внешней морфологии, осевого скелета, сейсмодатированной системы, а также формуле глоточных зубов. В пределах изученной части ареала выделены две фенетически четко обособленные популяционные системы – западная, охватывающая Верхнюю и Среднюю Волгу и водные объекты к юго-западу и западу от волжского бассейна, и юго-восточная, включающая красноперок Нижней Волги, Прикаспия и бессточных рек и озер Казахстана вплоть до рек Сырдарья и Чу. Основные признаки, вносящие вклад в межпопуляционную дифференциацию – число чешуй в боковой линии, общее число позвонков, распределение позвонков по отделам позвоночника и число жаберных тычинок. Показано, что тесная положительная корреляция первых двух признаков с географической широтой мест обитания связана, в первую очередь, не с прямым воздействием физических факторов, функционально зависящих от широты, а с процессами формообразования в речных бассейнах. Полученные результаты не согласуются с существующим представлением о красноперке как о монотипном виде и позволяют поставить вопрос о таксономической ревизии этого вида в его современном объеме.

Ключевые слова: пресноводные рыбы, Cyprinidae, Leuciscinae, *Scardinius erythrophthalmus*, красноперка, меристические признаки, внутривидовая изменчивость, структура вида, систематика, формообразование, эволюция

DOI: 10.31857/S0320965220060121

ВВЕДЕНИЕ

Обыкновенная красноперка *Scardinius erythrophthalmus* (L.) относится к широко распространенным видам семейства карповых рыб. В настоящее время в роде *Scardinius* выделяют десять ал-

лопатрических видов, из которых восемь обитают локально в южной Европе (преимущественно на Апеннинском полуострове и на Балканах) и еще один в южной Анатолии (Kottelat, Freyhof, 2007; Fricke et al., 2007). Ареал обыкновенной красноперки охватывает почти всю Европу к северу от Пиренеев и Альп – от Британских островов до Урала. На юге и юго-востоке он включает восточную и северо-восточную Грецию с прилегающей частью Турции (бассейн Эгейского моря), Малую Азию (бассейны Мраморного и Черного морей), западное и восточное Закавказье и часть Средней Азии (бассейны рек Амударья, Сырдарья и бывших притоков последней – реки Сарысу и Чу). Красноперка отсутствует в Крыму, а также на севере Европы: отмечена только в южной части Скандинавии, а ее распространение в Ледовитоморском бассейне ограничивается несколькими озерами бассейнов верхнего течения рек Онега и

Сокращения: СФР – структура фенетического разнообразия; *A* – число ветвистых лучей в анальном плавнике, *D* – число ветвистых лучей в спинном плавнике, *D. ph1* – число глоточных зубов первого ряда; *D. ph2* – число глоточных зубов второго ряда, *CPMd* – число отверстий преоперкуло-мандибулярного канала на зубной кости, *CPMp* – число отверстий преоперкуло-мандибулярного канала на предкрышечной кости, *CSOf* – число отверстий надглазничного канала на лобной кости, *CSTp* – число отверстий надвисочного канала на теменной кости, *ll* – число перфорированных чешуй в боковой линии, *sp.br* – число тычинок на первой жаберной дуге, *V_a* – число грудных позвонков, *V₁* – число переходных позвонков, *V_c* – число хвостовых позвонков, *V₁* – общее число позвонков, *L* – географическая широта.

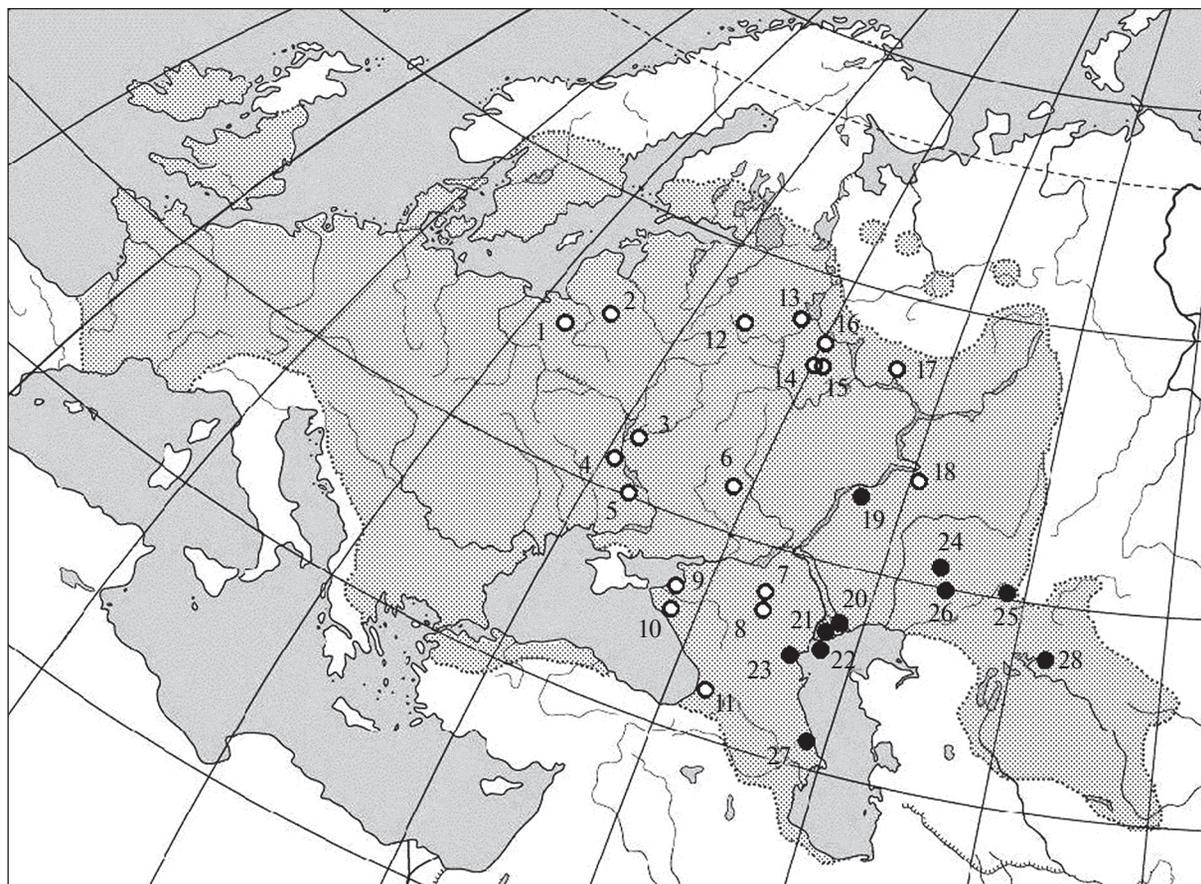


Рис. 1. Схема ареала красноперки (показан пунктирной линией с заливкой) по совокупности литературных данных и места сбора материала (1–28). Описание см. в табл. 1. ○ – западная (“типичная”) форма красноперки, ● – юго-восточная форма.

Северная Двина, где обитают изолированные реликтовые популяции (Атлас ..., 2003; Бознак, 2008; Дворянкин, 2014; Kottelat, Freyhof, 2007) (рис. 1). Эта бентопелагическая фитофильная рыба предпочитает эвтрофированные озера и медленные участки рек с богатой водной растительностью, встречается также в распресненных частях лиманов внутренних морей, достигая местами большой численности (Атлас ..., 2003; Kottelat, Freyhof, 2007).

В настоящее время вид *S. erythrophthalmus* считается мономорфным. Для него не описаны подвиды или сколь-нибудь фенотипически своеобразные формы в отдельных регионах или речных бассейнах. Красноперки, которым в свое время присваивался подвидовой статус в рамках вида *S. erythrophthalmus*, сегодня рассматриваются как самостоятельные виды. Например, статус красноперки из южной Анатолии, изначально описанной Богуцкой (1997) в качестве подвида *S. erythrophthalmus elmaliensis*, в дальнейшем был повышен до видового – *S. elmaliensis* (Fricke et al., 2007). Внутривидовая изменчивость обыкновенной красноперки изучена плохо. До сих пор не

проводилось масштабного популяционно-морфологического исследования данного вида с целью получить целостную картину внутривидовой подразделенности и выявить структуру фенетического и генетического разнообразия. Все выполненные к настоящему моменту работы носят локальный либо региональный характер, затрагивая лишь отдельные водные объекты или бассейны (Митрофанов и др., 1987; Мовчан, Смірнов, 1981; Mavrin et al., 2017; Ilhan, 2019).

Цель работы – проанализировать СФР красноперки в пределах России и сопредельных стран и выявить основные тенденции ее географической и экологической изменчивости.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для исследования послужили полевые сборы красноперки в период с 1983 по 2014 гг. из водоемов и водотоков Российской Федерации, Казахстана, Украины, Грузии, Азербайджана и Литвы (табл. 1). Взрослых особей отлавливали ставными сетями, 7-метровой мальковой волокушей, 30- или 50-метровым неводом и удочкой.

После измерений и подсчетов на свежем материале и последующей обработки рыб горячей водой кости черепа и осевые скелеты очищали от мягких тканей, тщательно промывали в теплой воде и высушивали (Яковлев и др., 1981). Анализировали следующие наружные и остеологические признаки: *D*, *A*, *ll*, *CPMd*, *CPMp*, *CSOf*, *CSTp*, *V_a*, *V_i*, *V_c*, *D. ph1* и *D. ph2*.

Два последних ветвистых луча в плавниках, опирающиеся на один птеригиофор, считали за один луч. Грудными позвонками мы называем туловищные позвонки, несущие ребра и короткие парапофизы, обычно сочлененные с телом позвонка, в отличие от переходных позвонков, расположенных в задней части туловищного отдела и несущих удлиненные парапофизы, сросшиеся с телами позвонков. Всего обработано 1083 экз. рыб из 28 локальностей, расположенных в широтном диапазоне от 41.06° до 58.06° с.ш.

Координаты мест лова для рыб, собранных до 2000 г. включительно, определяли при помощи картографического сервиса Google. Проведена статистическая обработка данных, включая расчет средних и ошибок выборочных распределений, корреляционный и регрессионный анализ. Для визуализации СФР использованы двумерные графики.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Статистические характеристики исследованных признаков красноперки представлены в табл. 1. Для признаков, традиционно используемых в биометрических исследованиях карповых рыб (*D*, *A*, *ll*), выборочные средние в целом укладываются в диапазон величин, содержащихся в работах по изменчивости данного вида, если не принимать во внимание вероятные опечатки или явные расхождения в методике подсчета. Например, в публикациях Климчик-Яниковской (Klimczyk-Janikowska, 1970; 1975) число ветвистых лучей в непарных плавниках увеличено на единицу по сравнению с работами других авторов, исследовавших красноперок из того же региона, что, вероятнее всего, указывает на учет двух последних лучей, опирающихся на один птеригиофор, как самостоятельных счетных единиц.

По нашим данным, выборочные средние *D* колеблются от 8.0 до 8.5, в подавляющем большинстве случаев не отклоняясь вовсе или лишь незначительно от ближайшего целого (8.0). Как отмечено ранее, за небольшими исключениями, это совпадает с данными других авторов по красноперке водоемов Европы. Вместе с тем для красноперки Аральского бассейна ряд авторов (Митрофанов и др., 1987) приводят значения *D*, близкие к 9.0, что требует проверки. Разброс значений *A* больше, чем *D*, и составляет от 10.25

(р. Уил, Казахстан) до 11.36 (Чебоксарское водохранилище), причем тяготения к ближайшему целому в этом случае не наблюдается — выборочные средние равномерно распределяются между целыми значениями 10.0 и 11.0. Отмеченный нами нижний предел *A* почти совпадает с литературными данными — 10.1 для р. Уил (Митрофанов и др., 1987), однако верхний предел, как и в случае с *D*, ниже — 11.66 для р. Западная Двина, Белоруссия (Жуков, 1965), 11.7 для оз. Лукнайно, Польша (Szlachciak, Strachowska, 2010), 12.4 для р. Прут, Молдавия (Попа, 1976). При этом, если никаких географических закономерностей в распределении значений *D* по нашим данным не прослеживается, то для *A* заметна тенденция к снижению с севера на юг, и особенно на юго-восток. У красноперок бассейна Верхней и Средней Волги средние значения *A* находятся в диапазоне 10.92–11.36, в бассейне Нижней Волги и в водных объектах Казахстана — 10.25–10.84.

В исследованных нами выборках значения *ll* колеблются от 39.37 (Волгоградское водохранилище) до 42.03 (оз. Чистое, Ярославская обл.). По литературным данным, этот диапазон несколько шире — от 38.7 для р. Эльба (Chitravadivelu, 1972) до 42.63 для Днепро-Бугского лимана (Гейна, 2016). Важная особенность *ll*, как и других полимерных признаков, связанных с сегментацией тела рыб, — зависимость от географической широты, обусловленная, по мнению ряда авторов, влиянием температуры (Бабкина и др., 2013; Smirnov et al., 2006; Татарко, 1968). В этой связи необходимо рассмотреть различия исследованных выборок красноперки с учетом широты мест лова (*L*). Зависимость *ll* от *L* показана на рис. 2а. Видно, что *ll* связано с *L* тесной положительной корреляцией при линейном характере связи ($r = 0.702$, $b = 0.115$, $p < 0.001$). Однако в вытянутом облаке точек отчетливо выделяются группы выборок, которые принадлежат к отдельным речным бассейнам, последовательно сменяющим друг друга с севера на юг. Наибольшее *ll* наблюдается у красноперок бассейнов Верхней и Средней Волги и Балтики, несколько ниже значения этого признака — в выборках из водохранилищ р. Днепр, еще ниже — в бассейне Азовского моря и, наконец, самые низкие значения — в выборках из низовьев р. Волги, водоемов и водотоков Прикаспия и Казахстана. Из более западных локальностей к этой группе крупночешуйных красноперок примыкают только рыбы из оз. Палеостоми и Азовского моря. Значения *ll* в выборках, взятых почти на одной широте, могут значительно различаться. Так, между красноперками дельты р. Волги и примыкающих рек Джуррак-Сал и Чекалда различия средних приближаются к одной чешуе. Наиболее резкий перепад наблюдается между выборками из Нижней Волги: на протяжении немногим >100 км значение *ll* падает с 41.67 в Саратовском водохра-

Таблица 1. Статистические характеристики изменчивости наружных и остеологических счетных признаков красноперки

№	Водеом	Год	n	D	A	ll	V _a	V _i	V _c	V _t	CPMP	CPMd	CSOf	CSTp	L, с.ш.
1	Оз. Вишг- нецкое	1986	13	8.23 ± 0.17 7-9	10.62 ± 0.18 10-12	41.31 ± 0.35 39-43	19.62 ± 0.21 19-21	2.54 ± 0.14 2-3	17.62 ± 0.14 17-18	39.77 ± 0.23 38-41	8.27 ± 0.29 6-10	4.69 ± 0.05 4-6	5.27 ± 0.08 3-8	1.93 ± 0.13 0-3	54.41
2	Оз. Дрингис, Литва	1985	27	8.19 ± 0.09 7-9	11.07 ± 0.11 10-12	41.49 ± 0.18 40-43	18.96 ± 0.14 18-20	2.78 ± 0.10 2-4	17.78 ± 0.08 17-18	39.48 ± 0.11 39-41	8.54 ± 0.18 7-10	5.26 ± 0.14 4-7	5.94 ± 0.15 5-8	2.48 ± 0.04 1-5	55.5
3	Киевское вдхр		26	8.04 ± 0.07 7-9	10.72 ± 0.12 10-12	41.16 ± 0.16 39-43	19.13 ± 0.11 17-20	2.87 ± 0.07 2-3	17.30 ± 0.15 16-19	39.30 ± 0.16 38-41	8.22 ± 0.12 6-10	4.67 ± 0.09 3-6	5.70 ± 0.13 4-8	1.63 ± 0.14 0-3	51.04
4	Каневское вдхр	1988	57	8.30 ± 0.07 8-10	10.96 ± 0.09 9-12	40.99 ± 0.15 37-43	19.18 ± 0.07 18-20	2.71 ± 0.06 2-3	17.23 ± 0.06 16-18	39.14 ± 0.07 38-40	8.58 ± 0.09 6-11	4.66 ± 0.07 3-6	5.83 ± 0.08 4-8	1.79 ± 0.06 0-4	50.0
5	Кременуг- ское вдхр	1988	39	8.15 ± 0.06 8-9	10.75 ± 0.10 10-12	40.86 ± 0.15 38-43	19.32 ± 0.09 19-20	2.74 ± 0.08 2-3	17.10 ± 0.08 16-18	39.16 ± 0.11 38-40	8.21 ± 0.11 7-11	4.52 ± 0.08 3-6	5.75 ± 0.11 4-7	1.70 ± 0.09 0-3	49.45
6	Р. Оскол	1999- 2000	16	8.19 ± 0.10 8-9	10.63 ± 0.13 10-11	40.58 ± 0.24 39-43	19.25 ± 0.16 19-20	2.75 ± 0.16 2-3	17.0 17	39.0 39	- -	- -	- -	- -	51.0
7	Р. Джурак-Сал	1990	16	8.13 ± 0.09 8-9	10.69 ± 0.12 10-11	41.00 ± 0.22 40-43	19.33 ± 0.19 18-21	2.88 ± 0.15 2-4	16.75 ± 0.11 16-17	38.93 ± 0.15 38-40	8.69 ± 0.23 7-10	4.88 ± 0.20 3-6	5.94 ± 0.30 4-9	1.78 ± 0.14 1-3	46.6
8	Р. Чекалда	1990	62	8.40 ± 0.06 8-9	10.90 ± 0.09 9-11	40.79 ± 0.14 39-44	19.49 ± 0.07 19-21	2.77 ± 0.07 2-4	16.46 ± 0.09 15-18	38.75 ± 0.08 37-40	8.48 ± 0.08 6-11	4.61 ± 0.06 3-6	5.69 ± 0.08 4-8	1.84 ± 0.05 0-3	46.35
9	Красный лиман, Азов- ское море	1985	37	8.05 ± 0.04 8-9	10.46 ± 0.09 9-11	40.17 ± 0.16 39-43	19.19 ± 0.10 18-21	2.95 ± 0.08 2-4	16.51 ± 0.09 15-17	38.65 ± 0.11 38-41	8.33 ± 0.11 6-10	4.64 ± 0.10 3-6	6.11 ± 0.16 4-9	1.82 ± 0.08 0-4	45.97
10	Оз. Абрау	1998	22	8.23 ± 0.09 8-9	10.55 ± 0.11 10-11	41.72 ± 0.20 40-43	19.17 ± 0.17 18-20	2.67 ± 0.11 2-3	17.00 ± 0.11 16-18	38.83 ± 0.12 38-40	8.78 ± 0.18 7-10	4.72 ± 0.15 4-6	5.50 ± 0.22 3-7	1.90 ± 0.16 1-4	44.69
11	Оз. Пале- остомы, Грузия	1986	10	8.00 ± 0.15 7-9	10.50 ± 0.17 10-11	39.90 ± 0.23 39-41	19.30 ± 0.15 19-20	2.70 ± 0.15 2-3	16.90 ± 0.18 16-18	38.90 ± 0.18 38-40	8.50 ± 0.15 7-9	4.67 ± 0.21 4-7	5.80 ± 0.19 5-8	2.15 ± 0.13 1-3	42.11
12	Оз. Селигер	1990	32	8.25 ± 0.08 8-9	11.25 ± 0.14 9-13	41.87 ± 0.15 40-44	19.28 ± 0.09 18-20	2.75 ± 0.09 2-4	17.69 ± 0.09 17-19	39.72 ± 0.09 39-41	7.89 ± 0.11 5-10	4.56 ± 0.08 3-6	6.00 ± 0.10 5-7	1.93 ± 0.07 1-3	57.19
13	Рыбинское вдхр	2011- 2013	107	8.00 ± 0.03 7-9	10.95 ± 0.07 8-13	41.47 ± 0.13 37-44	19.98 ± 0.05 18-21	2.30 ± 0.05 1-3	17.61 ± 0.06 16-19	39.89 ± 0.06 37-41	8.01 ± 0.09 6-10	4.44 ± 0.07 3-6	5.82 ± 0.09 3-9	1.92 ± 0.06 0-4	58.06
14	Оз. Юхор, 2005	2004- 2005	107	8.15 ± 0.07 8-9	10.92 ± 0.11 10-13	41.28 ± 0.31 39-44	19.84 ± 0.11 18-21	2.47 ± 0.11 1-4	17.21 ± 0.11 16-18	39.57 ± 0.13 38-41	8.32 ± 0.16 6-11	4.38 ± 0.14 2-6	5.93 ± 0.17 4-8	1.75 ± 0.12 0-3	56.38
15	Оз. Санхар	2004	50	8.16 ± 0.05 8-9	11.28 ± 0.09 10-13	41.41 ± 0.09 40-42	19.96 ± 0.05 19-21	2.38 ± 0.07 2-3	17.10 ± 0.07 16-18	39.44 ± 0.08 38-41	7.83 ± 0.10 6-10	4.48 ± 0.11 3-7	5.72 ± 0.10 4-7	1.91 ± 0.09 0-3	56.4
16	Оз. Чистое,	2009	36	8.33 ± 0.05 8-9	11.22 ± 0.11 9-12	42.03 ± 0.13 41-44	19.97 ± 0.06 19-21	2.22 ± 0.07 2-3	17.61 ± 0.11 16-19	39.81 ± 0.10 39-41	8.43 ± 0.14 7-11	4.38 ± 0.13 3-6	6.13 ± 0.13 4-8	2.08 ± 0.09 1-4	57.71

Таблица 1. Окончание

№	Водоем	Год	n	D	A	И	V _a	V _i	V _c	V _t	CPM _p	CPM _d	CSO _f	CS _{Tp}	L, с.п.
17	Чебоксарское вдхр	1990	22	8.00 8	11.36 ± 0.10 11-12	41.50 ± 0.18 40-43	19.73 ± 0.10 19-20	2.41 ± 0.11 2-3	17.32 ± 0.12 16-18	39.46 ± 0.13 38-40	8.66 ± 0.15 7-10	4.18 ± 0.17 3-6	6.10 ± 0.18 5-8	1.94 ± 0.13 1-3	56.33
18	Саратовское вдхр	1990	22	8.18 ± 0.08 8-9	10.84 ± 0.11 10-12	41.67 ± 0.16 40-43	19.38 ± 0.13 19-21	2.76 ± 0.10 2-3	17.29 ± 0.10 17-18	39.43 ± 0.13 39-41	8.43 ± 0.21 7-10	4.65 ± 0.18 3-6	6.10 ± 0.19 4-9	1.88 ± 0.11 1-3	52.77
19	Волгоградское вдхр	1985	62	8.10 ± 0.04 8-9	10.69 ± 0.06 10-12	39.37 ± 0.12 37-42	19.02 ± 0.06 18-20	2.76 ± 0.05 2-3	16.66 ± 0.07 15-18	38.44 ± 0.09 37-41	8.19 ± 0.12 5-10	4.19 ± 0.11 2-6	5.70 ± 0.09 4-8	1.93 ± 0.09 0-4	51.56
20	Волго-Кас- пийский р-н, Белинский банк	1983	56	8.00 ± 0.04 7-9	10.70 ± 0.08 9-12	40.07 ± 0.13 39-42	18.93 ± 0.07 18-20	2.77 ± 0.07 2-4	16.59 ± 0.08 15-18	38.29 ± 0.09 36-40	—	4.41 ± 0.10 2-6	5.76 ± 0.22 4-8	2.21 ± 0.09 1-4	46.14
21	Гандурицкий банк	1983	59	8.05 ± 0.05 7-9	10.67 ± 0.07 9-11	39.81 ± 0.13 37-42	18.86 ± 0.06 18-20	2.90 ± 0.07 2-4	16.49 ± 0.07 16-18	38.25 ± 0.07 37-39	—	4.05 ± 0.11 2-6	5.66 ± 0.11 4-8	2.09 ± 0.11 0-4	45.73
22	Волго-Кас- пийский канал	1983	52	8.19 ± 0.06 8-9	10.73 ± 0.07 10-12	40.22 ± 0.13 39-42	18.96 ± 0.07 18-20	2.98 ± 0.06 2-4	16.35 ± 0.09 15-18	38.29 ± 0.10 37-40	—	4.58 ± 0.07 3-7	5.74 ± 0.09 4-8	2.15 ± 0.02 0-4	45.3
23	Низовье р. Кума	1990	24	—	—	—	18.75 ± 0.11 18-20	2.96 ± 0.14 2-4	16.33 ± 0.10 16-17	38.08 ± 0.13 37-39	8.33 ± 0.10 7-10	4.40 ± 0.10 3-6	5.70 ± 0.11 4-7	1.90 ± 0.13 0-3	44.9
24	Р. Уил, Казах- стан	1989	8	8.00 8	10.25 ± 0.25 9-11	40.00 ± 0.62 38-42	18.50 ± 0.19 18-19	2.75 ± 0.16 2-3	16.00 ± 0.19 15-17	37.25 ± 0.25 36-38	8.47 ± 0.19 7-10	4.25 ± 0.25 3-6	5.44 ± 0.27 4-7	1.69 ± 0.12 1-2	48.91
25	Р. Эмба, Казахстан	1991	39	8.24 ± 0.08 7-9	10.54 ± 0.09 10-12	39.63 ± 0.18 38-43	18.82 ± 0.08 18-20	2.82 ± 0.06 2-3	16.44 ± 0.10 15-18	38.10 ± 0.12 36-40	8.06 ± 0.09 6-10	4.50 ± 0.07 3-6	5.77 ± 0.09 4-8	1.82 ± 0.08 0-3	49.14
26	Р. Сагиз, Казахстан	1989	48	8.02 ± 0.02 8-9	10.43 ± 0.07 10-11	39.87 ± 0.23 36-42	18.44 ± 0.08 13-15	2.48 ± 0.08 2-4	16.60 ± 0.09 15-18	37.50 ± 0.09 36-39	8.08 ± 0.09 6-10	4.64 ± 0.08 3-7	5.74 ± 0.08 4-8	1.60 ± 0.06 0-3	48.2
27	Дивичинский лиман, Азербай- джан	1991	29	8.50 ± 0.09 8-9	10.78 ± 0.10 10-12	39.45 ± 0.15 38-41	18.67 ± 0.09 18-19	2.74 ± 0.11 2-4	16.33 ± 0.11 15-17	37.74 ± 0.11 37-39	8.58 ± 0.16 6-11	4.39 ± 0.10 2-6	5.39 ± 0.09 4-7	1.96 ± 0.10 0-4	41.06
28	Оз. Камыслы- баш, Казахстан	1983	5	—	—	—	18.60 ± 0.24 18-19	2.60 ± 0.24 2-3	16.60 ± 0.40 16-18	37.80 ± 0.58 37-40	8.60 ± 0.34 7-11	4.20 ± 0.28 4-6	5.40 ± 0.22 5-6	1.88 ± 0.23 1-3	46.15

Примечание. D — число ветвистых лучей в спинном плавнике, A — число ветвистых лучей в анальном плавнике, CPM_d — число отверстий преоперкуло-мандибулярного канала на зубной кости, CPM_p — число отверстий преоперкуло-мандибулярного канала на предкрышечной кости, CSO_f — число отверстий надглазничного канала на лобной кости, CS_{Tp} — число отверстий надвисочного канала на теменной кости, И — число перфорированных чешуй в боковой линии, V_a — число грудных позвонков, V_i — число переходных позвонков, V_c — число хвостовых позвонков, V_t — общее число позвонков, V_t — географическая широта. Над чертой — среднее значение и его ошибка, под чертой — min-max, «—» — данные отсутствуют.

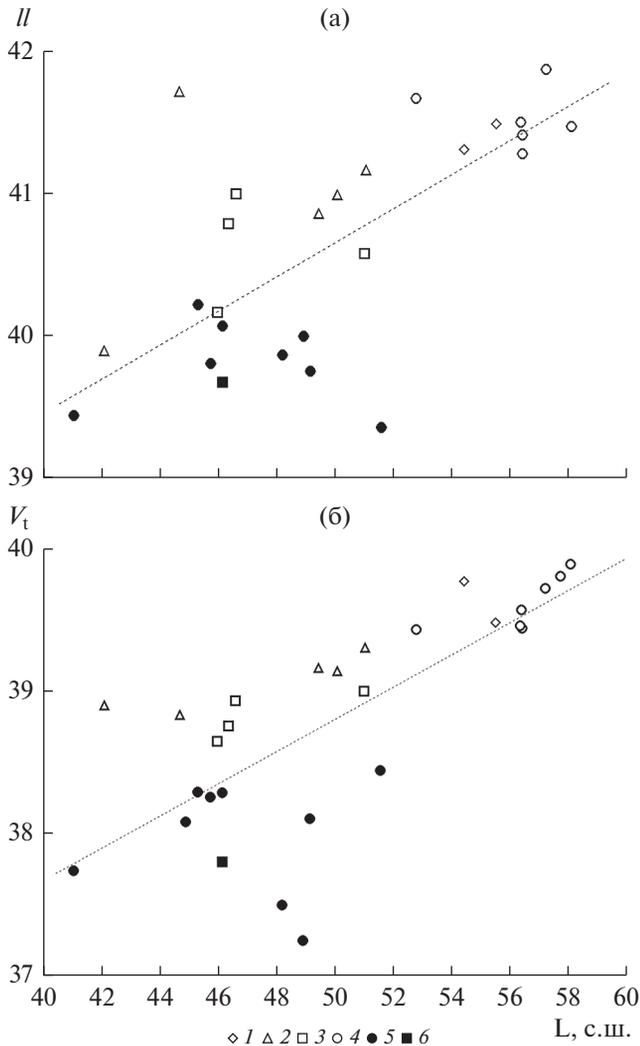


Рис. 2. I (а) и V_t (б) в выборках красноперки в зависимости от географической широты ($^{\circ}$ с.ш.). 1 – бассейн Балтийского моря, 2 – бассейн Черного моря, 3 – бассейн Азовского моря, 4 – бассейн Верхней и Средней Волги, 5 – бассейн Нижней Волги и Прикаспий, 6 – бассейн р. Сырдарья. Пунктирной линией показана прямая регрессии.

нилище до 39.36 в верхней части Волгоградского водохранилища, т.е. сразу более, чем на две чешуи.

В целом исследованный материал можно разделить по этому признаку на две региональные группы (рис. 1). В одну из них входят выборки из бассейнов Балтийского, Черного и Азовского морей, а также Верхней и Средней Волги, включая выборку из Саратовского водохранилища. Другая группа представлена остальными выборками из Нижней Волги, включая Волго-Каспийский район, Южного Каспия (Дивичинский лиман) и бессточных водоемов Казахстана. Следует отметить, что снижение I с севера на юг, столь очевидное при рассмотрении всей совокупности выборок, наблюдается только в первой из этих двух групп

(выраженное значительно слабее) и совершенно не прослеживается во второй.

Сходная картина наблюдается и при анализе V_t (рис. 2б). При наличии тесной связи V_t и L при рассмотрении всего материала ($r = 0.734$, $b = 0.110$, $p < 0.001$), у красноперки по этому признаку выделяются те же две четко географически очерченные группы выборок. Как и в случае I , внутри первой группы связь V_t с L проявляется как результат межгрупповых различий по этому признаку, а у красноперок из низовьев р. Волги, водоемов и водотоков Прикаспия и Казахстана (для краткости будем называть их юго-восточными выборками) такой связи не отмечается. Скачок среднего значения V_t при переходе от Саратовского водохранилища к Волгоградскому также резко выражен и составляет один позвонок. Весьма показательно, что точно такой же паттерн наблюдается при совместном рассмотрении красноперок по признакам I и V_t (рис. 3а): в группе юго-восточных выборок корреляция между переменными отсутствует, на остальной части региона исследований она опосредована межбассейновыми различиями популяций. При этом юго-восточная и западная группы разделяются в пространстве вышеуказанных признаков без перекрытия.

Как показал анализ распределения V_t по отделам позвоночника, хвостовой и туловищный (грудной) отделы вносят сопоставимый вклад в дифференциацию выборок красноперки (рис. 3б). В пространстве признаков $V_{a+i} - V_c$ и $V_a - V_c$ (на рисунке дан график для второй из этих пар признаков) отчетливо выделяются те же две совокупности разделяемых по географическому признаку выборок, которые выявлены при последовательном анализе связи V_t и I с L . Внутри каждой из двух совокупностей не наблюдается значимой связи между двумя признаками, однако при их объединении сильная положительная связь очевидна.

Каких-либо географических или экологических закономерностей в распределении значений числа отверстий сейсмодатчика системы на костях черепа красноперки выявить не удалось. Размах межпопуляционных различий средних по признакам $CPMp$, $CPMd$, $CSOf$ и $CSTp$ составляет около одного отверстия, что сопоставимо с изменчивостью такого полиморфного вида как плотва *Rutilus rutilus* (L.) (Касьянов, Изюмов, 1990). Во многих случаях различия между выборками красноперки (независимо от их географической близости) по признакам этой группы статистически значимы. Однако высокие и низкие значения числа отверстий чередуются в ареале хаотически и не связаны с какими-либо определенными типами водных объектов (табл. 1).

У красноперки нами выявлено большое разнообразие вариантов формулы глоточных зубов ($D. ph1 + D. ph2$), значительно выходящее за пределы, описанные в литературе: 3.55.3 (“норма”), 2.55.3, 3.55.2, 3.54.3, 2.54.2, 2.54.3, 3.45.3, 2.45.3, 2.44.2, 4.55.3, 4.54.3, 1.55.2, 3.65.3 и др. Большое число билатеральных комбинаций означает редкость большинства из них и, следовательно, невозможность сравнительного изучения частот при умеренных объемах выборок. $D. ph1$, напротив, демонстрирует весьма ограниченную внутри- и межпопуляционную изменчивость, однако в картине варьирования этого признака прослеживается система. Возможные варианты $D. ph1$ на левой глоточной кости — 4, 5 и 6, на правой — 4 и 5. При этом, как и у других видов подсемейства ельцовых, имеет место направленная асимметрия признака: в случае его асимметричного проявления значение слева, как правило, больше, чем справа. Следует отметить, что частота асимметричных вариантов неодинакова в западной и юго-восточной группах популяций красноперки. В первой из них таковые либо отсутствуют вовсе (в 9 из 18 выборок), либо попадают единично, причем преобладание левосторонних вариантов (5–4) над правосторонними (4–5) выражено слабо. Из 18 выборок западной группы оказалось всего шесть с преимущественно левосторонней асимметрией по числу глоточных зубов, тогда как в юго-восточной группе таких выборок было восемь из 10 (относительные частоты для сравнения по критерию “фи”, соответственно, $f_1 = 0.333$ и $f_2 = 0.8$, $\phi = 2.493$, $p < 0.01$). В некоторых выборках юго-востока сочетание “5–4” уже нельзя назвать редким, например, в выборке из р. Сагиз частота этого варианта достигала 17%, в р. Эмба — 11%.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные данные указывают на то, что основной вклад в географическую подразделенность вида *S. erythrophthalmus* вносят меристические признаки, связанные с сегментацией тела — V_t , распределение позвонков по отделам позвоночника, II и A . Следует отметить, что наши первоначальные представления об относительном вкладе генетического своеобразия популяций и температурного фактора (как функции географической широты) в клинальную изменчивость пресноводных рыб умеренной зоны требуют в случае красноперки существенной ревизии. До сих пор влияние температуры, при которой происходит развитие рыб, на формирование широтных клин мы считали главенствующим (Кожара и др., 1996). Предполагалось, что на базовую температурную зависимость числа позвонков могут накладываться генетически и эволюционно обусловленные особенности отдельных популяций и внутривидовых форм (статус которых в дальней-

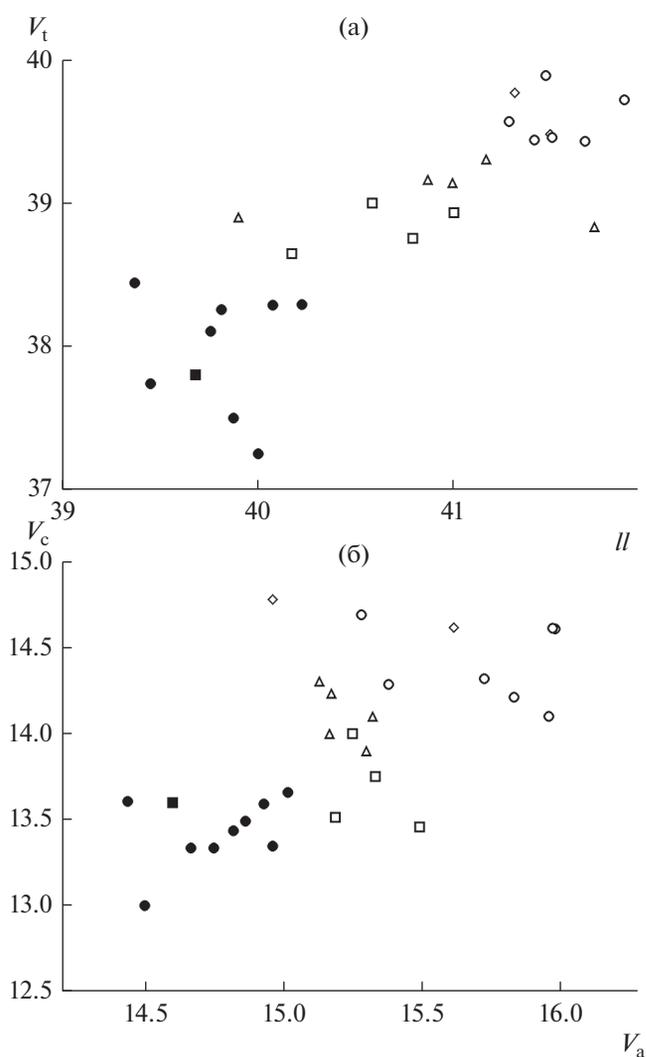


Рис. 3. Распределение выборок красноперки по сочетанию II и V_t (а), V_a и V_c (б). Обозначения как на рис. 2.

шем может быть пересмотрен). Об этой специфике мы судили по отклонениям значений признака в таких выборках от общевидовой регрессионной зависимости “признак—широта”. Ситуация с II и V_t у красноперки демонстрирует принципиальную возможность широтных клин, имеющих преимущественно ступенчатую структуру. Корреляция меристических признаков с широтой в этом случае указывает не столько на средовую детерминацию признака, сколько на значительную популяционно-генетическую гетерогенность исследуемого материала, вплоть до отнесения географически удаленных популяций к разным таксонам.

Другой существенный вывод, к которому приводят полученные результаты, — чисто географический, викариантный характер формирования у красноперок в рассматриваемой части ареала, не связанный с четко выраженными экологически-

ми факторами. В каждой из двух популяционных систем, выделенных по географическому принципу, представлены выборки из водных объектов, различных в экологическом отношении. Это озера, различающиеся по размеру, генезису, гидрологическим и гидрохимическим характеристикам, водохранилища, дельтово-эстуарные системы и бессточные водоемы аридной зоны. Тем не менее, в пространстве признаков близко соседствуют выборки из разнотипных водоемов, объединенные принадлежностью к тому или иному речному бассейну. Таковы, например, выборки из Рыбинского и Чебоксарского водохранилищ, ледникового оз. Селигер, карстовых озер Юхор и Санхар и пойменного оз. Чистое в бассейне Верхней и Средней Волги. Аналогичным образом, единый фенон образуют красноперки из Волгоградского водохранилища, дельты р. Волги, низовьев р. Кума, Дивичинского лимана Каспийского моря и бессточных осолоняющихся речек Казахстана, ранее принадлежавших бассейну Каспия.

Особенный интерес представляет отсутствие видимых закономерностей в распределении значений признаков сейсмосенсорной системы в исследованных нами выборках. Данная группа признаков подвержена существенной изменчивости у тех видов ельцовых, которые многочисленны в дельтово-эстуарных системах внутренних морей и не избегают солоноватых вод: плотвы *Rutilus rutilus* (L.), леща *Abramis brama* (L.), синца *Ballerus ballerus* (L.), густеры *Blicca bjoerkna* (L.) (Мионовский, 1988, 1991; Kozhara, 1997, 2002). Направленность изменений при таком формообразовании таксоноспецифична: у видов трибы *Abramini* в условиях повышенной минерализации происходит закономерное снижение числа отверстий сейсмосенсорной системы, тогда как у полупроходной плотвы Понто-Каспия оно, напротив, увеличено по сравнению с чисто пресноводными формами. Беспорядочный характер распределения значений этих признаков в ареале *Scardinius erythrophthalmus* указывает, что наряду с генетическими особенностями популяций их изменчивость детерминирована какими-то пока неизвестными (неконтролируемыми) факторами локального значения. Хотя этот вид в изобилии встречается в дельтах рек и лиманах Понто-Каспия, он придерживается их пресноводных участков и в солоноватой воде редок (Танасийчук, 1957). По-видимому, значение фактора минерализации для формообразования в роде *Scardinius* относительно невелико. Возможно, закономерности или тенденции такого рода могут быть выявлены при более детальном исследовании, учитывающем гидрологические и гидрохимические характеристики мест обитания красноперки.

Полученные данные о структуре фенетического разнообразия красноперки в исследованной части ареала не согласуются с представлением о

ней как о мономорфном виде. По II , V_1 , соотношению V_a и V_c , а также отчасти по A на исследованном материале выделяются два обособленных фенона, соответствующие географически четко разграниченным популяционным системам. В зависимости от используемой терминологии и критериев выделения, такие системы могут считаться географическими расами, подвидами или даже видами, причем последний выбор в настоящее время делается исследователями все чаще.

В частности, у карповых рыб в последние два десятилетия видовой ранг присвоен значительному числу ранее описанных внутривидовых форм. Так, в самостоятельные виды выделены азово-черноморская тарань *Rutilus heckelii* (Nordmann, 1840) и каспийская вобла *R. caspicus* (Yakovlev, 1870) (Kottelat, Freyhof, 2007), которые до недавнего времени рассматривались как подвида обыкновенной плотвы; видовой статус присвоен сразу нескольким подвидам быстрянки *Alburnoides bipunctatus* (Bloch, 1792) (Bogutskaya, Coad, 2009). Таких примеров довольно много, они известны и для рода *Scardinius*. Упомянутая выше анталийская красноперка *S. elmaliensis* (Bogutskaya, 1997) первоначально описана как подвид *S. erythrophthalmus elmaliensis* на основании, главным образом, более высокого числа жаберных тычинок: 15–20 против 9–12 у обыкновенной красноперки (Bogutskaya, 1997; Fricke et al., 2007). Подвид *S. erythrophthalmus scardafa* Karaman, 1928 из оз. Скадар и Охрид на Балканском полуострове, отличающийся от типичной формы меньшими A и II , недавно переописан как новый вид *S. knezevici* (Bianco, Kottelat, 2005). Аналогичные ревизии выполнены и в отношении ряда других форм рода *Scardinius* из южной Европы.

Из меристических признаков, используемых в систематике красноперок, наибольшее значение имеют *sp.br*, A и II (Kottelat, Freyhof, 2007). Так, сестринские викарирующие виды *S. erythrophthalmus* и *S. elmaliensis* в Турции различаются по II приблизительно на одну чешую и по A на один луч (Ilhan, 2019); такие же различия отмечены в другой паре сестринских видов из озер Греции, *S. acarnanicus* (Stephanidis) и *S. graecus* (Stephanidis) (Iliadou et al., 1996). Без сомнения, к таксономически важным признакам в данном случае следует отнести и число позвонков, которое в публикациях приводится значительно реже, чем наружные счетные признаки, и зачастую вызывает вопросы, связанные с методикой подсчета. Различия по V_1 у двух вышеупомянутых видов из Греции достигают почти двух позвонков (Iliadou et al., 1996). На этом фоне различия в две чешуи и более, чем в два позвонка, отмечаемые нами между красноперками западной и юго-восточной групп популяций, вполне соответствуют видовому уровню. Наконец, в свете приведенных выше данных по измен-

чивости формулы глоточных зубов у красноперок юго-восточной группы, представляет интерес указание Митрофанова и др. (1987), что у 23% особей из р. Чу отмечены наборы глоточных зубов “3.5–4.3”.

У нас имеются только литературные данные по *sp.br* у красноперок. Для наглядности мы прибегли к двумерному представлению. На рис. 4 показано распределение выборок *S. erythrophthalmus* из водоемов центральной и восточной Европы, Закавказья, Казахстана, Малой и Средней Азии по средневыборочным значениям *ll* и *sp.br*, взятых из доступных публикаций. Условные обозначения на этом рисунке отражают отнесение выборки на основе предыдущего анализа к западной или же к юго-восточной группе. Отдельно показана выборка из р. Урал, которую по имеющимся данным пока нельзя уверенно отнести к одной из совокупностей, поскольку эта река занимает пограничное положение между их ареалами и при этом не представлена в наших сборах.

В тех немногих случаях, когда средние арифметические не были приведены в публикациях, вместо них использовали полусумму пределов колебаний признака. Из массива доступных данных исключены значения *sp.br*, резко отклоняющиеся от региональной и общевидовой нормы. Такие величины указываются для трех озер Эстонии (средние 17.49–17.94) (Хаберман и др., 1974), водосбросного канала теплоэлектростанции “Поможаны” в Щецине, Польша (10–17, среднее 14.56 ± 0.14) (Krzykowski et al., 1997), оз. Шильян в Азербайджане (12–19, среднее 15) (Абдурахманов, 1962) и оз. Челкар в Казахстане (13–14) (Сервов, 1956). Столь резкие отличия от данных большинства авторов могут объясняться использованием иной методики подсчета, ошибками при записи и обработке данных, подготовке публикаций и, наконец, опечатками. Например, в случае с озерами Эстонии завышенные значения *sp.br*, по-видимому, связаны с подсчетом тычинок не на внешней, а на внутренней стороне первой жаберной дуги (Мовчан, Смирнов, 1981).

Остальные данные (рис. 4) свидетельствуют о выраженных различиях между западной и юго-восточной группами по данному признаку и о высокой гомогенности его значений в ареалах каждой из групп, где представлены разного типа и генезиса водные объекты, находящиеся в различных природных зонах – от европейской тайги до средиземноморских субтропиков. У красноперок Европы, западного Закавказья и Малой Азии пределы варьирования *sp.br* составляют менее двух единиц (10.36–12.3), в выборках из Казахстана и Средней Азии размах колебаний еще меньше (9–10.4) при очень незначительном перекрывании с предыдущей группой. При этом у многотычиновых красноперок наблюдаются и более высокие значения *ll*, что создает искусственную

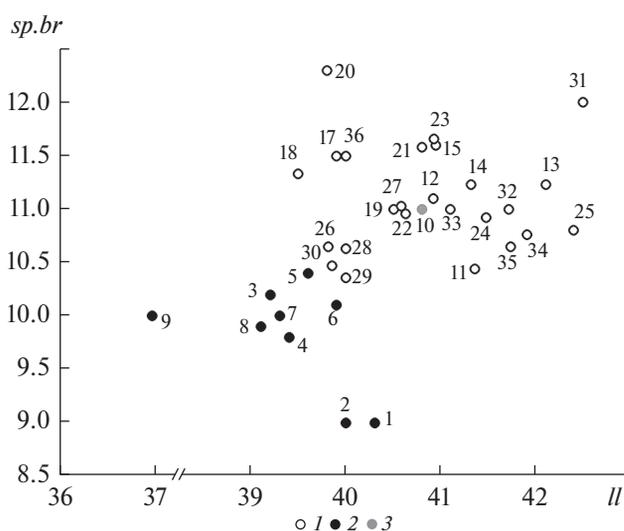


Рис. 4. Распределение выборок красноперки по сочетанию *ll* и *sp.br* согласно литературным данным: 1 – западная группа, 2 – юго-восточная группа, 3 – р. Урал. Нумерация выборок: 1 – р. Амударья (Никольский, 1940); 2 – р. Чу, 1933 г. (Дрягин, 1936); 3 – то же, 1958 г. (Митрофанов и др., 1987); 4 – то же, 1959 г. (Пивнев, 1963); 5 – то же, 1985 г. (Митрофанов и др., 1987); 6 – р. Сарьсу (Ерещенко, 1956); 7 – Фархадское водохранилище, р. Сырдарья (Максунов, 1956); 8 – р. Уил (Митрофанов и др., 1987); 9 – каспийское побережье Ирана (<http://www.briancoad.com/Species%20Accounts/Cyprinidae%20Garra%20to%20Vimba.htm#Scardinius>); 10 – р. Урал (Шапошникова, 1964); 11 – Воткинское водохранилище, 1965–1971 (Устюгова, 1978); 12 – то же, 2018 (Ложкина, 2019); 13 – Камское водохранилище (Устюгова и др., 2008); 14 – бассейн р. Вычегда (Бознак, 2008); 15 – бассейн р. Луза (Бознак, 2008); 16 – бассейн р. Вага (Соловкина, 1969); 17 – оз. Палеостоми (Эланидзе, 1983); 18 – водохранилище Бююкчекмедже, Турция (Özuluğ, 1999); 19 – водоемы СЗ Турции (Ilhan, 2019); 20 – оз. Вольви, Греция (Economidis, Wheeler, 1989); 21 – оз. Корония, Греция (Piadou et al., 1996); 22 – р. Камчия, Болгария (Манолов, Сивков, 1975); 23 – оз. Шабла, Болгария (Манолов, Сивков, 1975); 24 – р. Днестр, верхнее течение (Опалатенко, 1970); 25 – бассейн р. Прут (Попа, 1976); 26 – дельта р. Дунай (Мовчан, Смирнов, 1981); 27 – р. Днепр, верхнее течение (Жуков, 1965); 28 – р. Днепр, среднее течение (Мовчан, Смирнов, 1981); 29 – р. Южный Буг (Мовчан, Смирнов, 1981); 30 – р. Северский Донец (Мовчан, Смирнов, 1981); 31 – Онежское оз. (Покровский, 1935); 32 – р. Западная Двина (Жуков, 1965); 33 – р. Неман (Жуков, 1965); 34 – водохранилище Пшецице, бассейн верхнего течения р. Висла, Польша (Klimczyk-Janikowska, 1970); 35 – водохранилище Хехло, бассейн верхнего течения р. Висла, Польша (Klimczyk-Janikowska, 1970); 36 – бассейн р. Дунай, Венгрия (Berinke, 1960). Пояснения в тексте.

корреляцию между двумя признаками ($r = 0.418$, $p = 0.011$), хотя по отдельности ни в одной из групп такой корреляции не наблюдается.

Эти результаты подтверждают мнение Л.С. Берга (1949), что красноперки Аральского бассейна заслуживают выделения в особое племя

(natio), основанное, прежде всего, на меньшем *sp.br* и *ll* (Дрягин, 1936; Никольский, 1940). Взгляд Л.С. Берга поддержали Ф.А. Турдаков и К.В. Пискарев (1955), отметившие выраженное отличие красноперок из бассейна Арала, включая ныне бессточную р. Чу, (8–10 тычинок), от типичной формы (11–12 тычинок). В противоположность этому, В.И. Ерещенко (1956), ссылаясь (без указания источников) на некие новые литературные данные по морфометрии красноперок Аральского бассейна, счел выявленные различия недостаточными для выделения этих популяций в особую внутривидовую форму.

Действительно, накопление литературных данных по изменчивости конкретного вида неизбежно сопровождается аккумуляцией разного рода ошибок и неточностей, обусловленных “человеческим фактором”, в том числе, индивидуальностью операторов и погрешностями при подготовке публикаций. По сути, речь идет о дополнительном источнике вариации, привносящем шум в исходные данные и размывающем “истинную” картину СФР. Рис. 4 также дает основания для таких предположений. Так, обращает на себя внимание весьма компактная и при этом обособленная от остальных группа выборок из дельты р. Дунай, среднего участка р. Днепр, рек Южный Буг и Северский Донец (№ 26, 28–30 на рис. 4) (Мовчан, Смирнов, 1981). В этой группе значения *sp.br* заметно ниже, чем в других выборках из водоемов черноморского бассейна. То же касается и *ll* в этих выборках, которое также одно из самых низких в пуле литературных данных по западной группе и почти на единицу ниже значений, полученных нами для днепровских водохранилищ (табл. 1). Тем не менее, средневыборочные значения *sp.br* для красноперок бассейнов Арала и ближнего Каспия¹ явно ниже, чем в выборках, взятых к северу и западу. Этот результат интересен и сам по себе, но с учетом представленных выше наших данных по *ll* и признакам осевого скелета, можно заключить, что между юго-восточной и западной группами популяций красноперки существуют выраженные различия, создающие основу для систематической ревизии вида *S. erythrophthalmus* в нынешнем объеме.

По-видимому, популяции красноперки Нижней Волги и всех остальных рек, озер и лиманов бассейна Каспия, а также бессточных рек и озер Казахстана и Средней Азии (рис. 1) следует относить к самостоятельному виду, отличному от *S. erythrophthalmus* (статус популяций Аральского бассейна требует дополнительного анализа). Этот вид характеризуется наиболее частыми значениями *ll* 39–40 (против 41–42 у обыкновенной красноперки), V_1 37–38 (против 39–40) и *sp.br* 9–10 (про-

тив 10–12). Более подробное описание этого вида и оценка его места в системе рода *Scardinius* — предмет отдельного исследования.

Выводы. Анализ СФР обыкновенной красноперки выявил две географически обособленные группы популяций, заслуживающие видового ранга: ареал западной группы включает бассейн р. Волги (кроме низовьев) и бассейны, расположенные западнее, ареал юго-восточной группы — всю остальную часть бассейна Каспия, бессточные бассейны западного Казахстана и бассейн Арала. Наибольший вклад в дифференциацию этих групп вносят признаки осевого скелета, а также *ll*, *sp.br* и *A*, играющие важную роль в систематике рода *Scardinius*. Морфологическая специфика популяций красноперок почти целиком определяется географическим положением мест обитания, включая *L*; связь с типом водных объектов и их гидрологическими и гидрохимическими характеристиками не выявлена.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны А.Н. Касьянову и Т.В. Горошковой за весомый вклад в сбор и обработку материала для настоящей статьи, а также В.Г. Позняку (КалмГУ) за предоставление остеологических препаратов красноперки из низовьев р. Кума.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 08-04-00061а и 14-04-00022) и в рамках разделов государственных заданий Института проблем экологии и эволюции РАН № 0109-2018-0076, АААА-А18-118042490059-5, Института биологии внутренних вод РАН № АААА-А18-118012690222-4 и № АААА-А18-118012690101-2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдурахманов Ю.А. 1962. Рыбы пресных вод Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР.
- Атлас пресноводных рыб России. 2003. Москва: Наука. Т. 1.
- Бабкина И.Б., Петлина А.П., Шестакова А.С. 2013. Морфо-экологические особенности уклейки (*Alburnus alburnus* (L.)) нижней Томи // Вестник Томского государственного педагогического университета. № 8(136). С. 61.
- Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 2. С. 469.
- Бознак Э.И. 2008. Красноперка *Scardinius erythrophthalmus* (L.) притоков реки Северная Двина // Вопр. ихтиол. Т. 48. № 3. С. 427.
- Гейна К.М. 2016. Морфологічні особливості вікової структури та темп росту красноперки (*Scardinius erythrophthalmus* L., 1758) Дніпровсько-Бузької гірлової системи // Рибогосподарська наука України

¹ “Ближний Каспий” — здесь низовья крупных рек Каспийского бассейна и водоемы собственно Прикаспия.

- № 4(38). С. 64.
<https://doi.org/10.15407/fsu2016.04.064>
- Дворянкин Г.А. 2014. Первая находка красноперки *Scardinius erythrophthalmus* (Cyprinidae, Cypriniformes) в бассейне реки Онега // Вопр. ихтиол. Т. 54. № 1. С. 118.
<https://doi.org/10.7868/S0042875213060027>
- Ерещенко В.И. 1956. Ихтиофауна бассейна реки Сары-Су // Сборник работ по ихтиологии и гидробиологии. Алма-Ата: АН КазССР. № 1. С. 94.
- Дрягин П.А. 1936. Рыбы реки Чу и рыбохозяйственное использование этой реки // Рыбное хозяйство КиргССР. Труды Киргизской комплексной экспедиции 1932–1933 гг. Москва: Изд-во АН СССР. Т. 3. № 1. С. 49.
- Жуков П.И. 1965. Рыбы Белоруссии. Минск: Наука и техника.
- Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г. 1990. Изменчивость числа отверстий в сейсмодатированных каналах черепа у плотвы *Rutilus rutilus* // Вопр. ихтиол. Т. 30. № 1. С. 13.
- Кожара А.В., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. 1996. Общая и географическая изменчивость числа позвонков у некоторых пресноводных рыб // Вопр. ихтиол. Т. 36. № 2. С. 179.
- Ложкина Е.Н. 2019. Морфобиологическая характеристика красноперки *Scardinius erythrophthalmus* Воткинского водохранилища // Материалы XI Всероссийского конгресса молодых ученых-биологов с международным участием. Пермь: Пермский государственный национальный исследовательский университет. С. 185.
- Максунов В.А. 1956. К морфологии и биологии красноперки Фархадского водохранилища // Доклады АН ТаджССР. № 15. С. 63.
- Манолов Ж., Сивков Я. 1975. Биометрические исследования вверху червеноперката *Scardinius erythrophthalmus* (L.) от р. Камчия и Шабленского озера // Известия на Народния музей – Варна кн. XI/XXVI. С. 180.
- Митрофанов В.П., Дукравец Г.М., Сидорова А.Ф. и др. 1987. Рыбы Казахстана. Карповые. Т. 2. Алма-Ата: Наука Казахской ССР.
- Мироновский А.Н. 1988. О географической изменчивости карповых рыб: особенности микроэволюции популяций дельтаво-эстуарных участков // Зоол. журн. Т. 67. № 7. С. 1013.
- Мироновский А.Н. 1991. Особенности изменчивости популяционной структуры некоторых карповых рыб Волго-Каспийского и сопредельных районов. 2. Анализ изменчивости признаков // Вопр. ихтиол. Т. 31. № 5. С. 734.
- Мовчан Ю.В., Смирнов А.И. 1981. Коропові // Фауна України. Т. 8. Риби. Вип. 2. Ч. 1. Київ: Наукова думка.
- Никольский Г.В. 1940. Рыбы Аральского моря. Москва: Красный пролетарий.
- Опалатенко Л.К. 1970. Рыбы-лимнофилы бассейна Верхнего Днестра // Вестник зоологии № 1. С. 34.
- Пивнев И.А. 1963. Материалы по морфологии и биологии чуйской красноперки // Ихтиологический сборник. Фрунзе: Киргизский гос. ун-т. № 1. С. 61.
- Покровский В.В. 1935. О красноперке (*Scardinius erythrophthalmus* L.) из Онежского озера // Труды Карельской научно-исследовательской рыбохозяйственной станции. Ленинград. Т. 1. С. 391.
- Серов Н.П. 1956. Рыбы озера Челкар // Сборник работ по ихтиологии и гидробиологии. Алма-Ата: АН КазССР. № 1. С. 278.
- Попа Л.Л. 1976. Рыбы бассейна р. Прут. Кишинев: Штиинца.
- Соловкина Л.Н. 1969. О находках серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch) и красноперки (*Scardinius erythrophthalmus* L.) на европейском северо-востоке СССР // Вопр. ихтиол. Т. 9. № 5(58). С. 945.
- Танасийчук В.С. 1957. Закономерности формирования численности некоторых каспийских рыб // Труды КаспНИРО. Т. 13. С. 3.
- Татарко К.И. 1968. Влияние температуры на меристические признаки рыб // Вопр. ихтиол. Т. 8. № 3(50). С. 425.
- Турдаков Ф.А., Пискарев К.В. 1955. Материалы по систематике и биологии чуйской красноперки // Труды Института зоологии и паразитологии АН КиргССР. Фрунзе: АН КиргССР. № 3. С. 79.
- Шапошникова Г.Х. 1964. Биология и распределение рыб в реках уральского типа. Москва: Наука.
- Устюгова Т.В. 1978. Красноперка Воткинского водохранилища // Основы рационального использования рыбных ресурсов камских водохранилищ. Пермь: Пермский государственный университет. С. 52.
- Устюгова Т.В., Красулина О.С., Зиновьев Е.А. 2008. Красноперка Камского водохранилища // Биология и экология рыб Прикамья: межвузовский сборник научных трудов. Пермь: Пермский государственный университет. № 2. С. 129.
- Хаберман Х., Нооритс Т., Пааверт Т. 1974. О морфологии красноперки в некоторых озерах Эстонии // Гидробиол. исслед. Т. 6. С. 134.
- Эланидзе Р.Ф. 1983. Ихтиофауна рек и озер Грузии. Тбилиси: Мещниереба.
- Яковлев В.Н., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. 1981. Фенетический метод исследования популяций карповых рыб // Биол. науки. № 2. С. 98.
- Berinke L. 1960. Further Morphological and Osteological Investigations on the Hybrids of Hungarian Cyprinids // Annales historico-naturales Musei nationalis hungarici. V. 52. Part Zoologica. P. 447.
- Bianco P.G., Kottelat M. 2005. *Scardinius knezevici*, a new species of rudd from Lake Skadar, Montenegro (Teleostei: Cyprinidae) // Ichthyol. Explor. Freshwater. № 16(3). P. 231.
- Bogutskaya N.G., Coad B.W. 2009. A review of vertebral and fin-ray counts in the genus *Alburnoides* (Teleostei: Cyprinidae) with a description of six new species // Zoosystematica Rossica. № 18(1). P. 126.
- Bogutskaya N.G. 1997. Contribution to the knowledge of leuciscine fishes of Asia Minor. 2. An annotated check-list of leuciscine fishes (Leuciscinae, Cyprinidae) of Turkey with descriptions of a new species and two new subspecies // Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst. № 94. P. 161.

- Chitravadivelu K.* 1972. On the systematics of the rudd, *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758) (Osteichthyes: Cyprinidae) from Bohemia // *Věstník Československé společnosti zoologické*. V. 36. № 3. P. 169.
- Economidis P.S., Wheeler A.* 1989. Hybrids of *Abramis brama* with *Scardinius erythrophthalmus* and *Rutilus rutilus* from Lake Volvi, Macedonia, Greece // *J. Fish Biol.* V. 35. № 2. P. 295.
- Fricke R., Bilecenoglu M., Sari H.M.* 2007. Annotated checklist of fish and lamprey species (Gnathostomata and Petromyzontomorphi) of Turkey, including a Red List of threatened and declining species // *Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. A*. № 706. P. 1.
- Ithan A.* 2019. Morphometric comparison between *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758) and *Scardinius elmaliensis* (Bogutskaya, 1997) // *Fresenius Environ. Bull.* V. 28. № 5. P. 3824.
- Iliadou K., Sourdis J., Economidis P.S., Wheeler A.* 1996. Morphological differentiation among species genus *Scardinius* (Pisces: Cyprinidae) in Greece // *J. Natural History*. V. 30. P. 459.
- Klimczyk-Janikowska M.* 1970. Die Rotfeder (*Scardinius erythrophthalmus* L.) aus den Staubecken Przemysle und Chechlo // *Acta Hydrobiol.* V. 12. P. 263.
- Klimczyk-Janikowska M.* 1975. Biometric characteristic and food of the rood (*Scardinius erythrophthalmus* L.) from the reservoir at Goczałkowice // *Acta Hydrobiol.* V. 17. № 1. P. 71.
- Kottelat M., Freyhof J.* 2007. Handbook of European freshwater fishes. Berlin: Kottelat, Cornol and Freyhof.
- Kozhara A.V.* 1997. Regular phenotypic changes accompanying osmotic adaptations in some cyprinids: micro vs macroevolution // *Zhurn. Obshch. Biol.* V. 58. № 3. P. 17.
- Kozhara A.V.* 2002. Patterns of intraspecific variability in carp fishes of the dace subfamily: ecological factors and pathways of phenotypic transformation // *Zhurn. Obshch. Biol.* V. 63. № 5. P. 393.
- Krzykawski S., Więcaszek B., Modrzewski P.* 1997. Charakterystyka cech biometrycznych wzdreği *Scardinius erythrophthalmus* (L., 1758) z kanału zrzutowego wód pochodzących z Elektrowni "Pomorzany" w Szczecinie // *Systematyka i filogeneza świata zwierzęcego. Systematyka ryb karpiowatych Cyprinidae*. III Sesja Sympozjum Olsztyn-Kortowo 8 kwietnia 1997. P. 117.
- Mavrin A.S., Kasyanov A.N., Goroshkova T.V.* 2017. Morphological characteristics of the rudd *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus) from Small Waterbodies of the Upper Volga and Oka Basins // *Inl. Wat. Biol.* № 10. P. 436.
<https://doi.org/10.1134/S1995082917040083>
- Özuluğ M.* 1999. A Taxonomic Study on the Fish in the Basin of Büyükçekmece Dam Lake // *Turk. J. Zoology*. V. 23. № 4. P. 439.
- Smirnov S.V., Dzerzhinskii K.F., Levin B.A.* 2006. On the relationship between scale number in the lateral line in the african barbel *Barbus intermedius* and the rate of ontogeny (by experimental data) // *J. Ichthyol.* V. 46. P. 129.
<https://doi.org/10.1134/S0032945206010176>
- Szlachciak J., Strakowska E.* 2010. Morphological characteristics and variation of rudd *Scardinius erythrophthalmus* (L.) from the Łuknajno Lake, Poland // *AACL Bioflux*. V. 3. № 2. P. 91.

Patterns of Phenetic Diversity and Taxonomy of the Rudd *Scardinius erythrophthalmus* (Cypriniformes, Cyprinidae) from Water Bodies of Russia and Adjacent Countries

A. V. Kozhara^{1,*}, A. S. Mavrin¹, and A. N. Mironovsky^{1,2}

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

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

*e-mail: akozhara@mail.ru

Using the methods of population morphology, we studied the structure of phenetic diversity of the rudd *Scardinius erythrophthalmus* (L.) from the Russian Federation and some neighboring countries. We analysed our own collection and literature data on meristic characters of external morphology, axial skeleton, cephalic sensory system, as well as the pharyngeal teeth formula. Within the investigated part of the species range, two phenetically distinct population systems are distinguished: the western one, covering the upper and middle Volga River together with water bodies located to the southwest and west of the Volga River basin, and the southeastern one, including the rudds from the lower Volga, the Caspian Sea region reservoirs and the inland drainage basins of Kazakhstan up to the SyrDarya and Chu Rivers. The main features contributing to population differentiation were the number of lateral line scales, total vertebrae count, caudal and pre-caudal vertebrae ratio, and the number of gill rakers. It was shown that the strong positive relationship of the first two features with the geographical latitude of habitats is associated, first of all, with the (sub)speciation processes in river basins rather than with the direct influence of physical factors functionally dependent on latitude. The results obtained are not consistent with the existing concept of the rudd as a monomorphic species and call for a taxonomic revision of this species in its currently accepted volume.

Keywords: freshwater fish, Cyprinidae, Leuciscinae, *Scardinius erythrophthalmus*, rudd, meristic characters, intraspecific variability, species structure, systematics, speciation, evolution

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ
И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 574.5(285.2)

КОПЕПОДА *Cyclops bohater* (Crustacea, Copepoda)
В ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

© 2020 г. В. И. Лазарева^а, *, С. М. Жданова^а

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

*e-mail: lazareva_v57@mail.ru

Поступила в редакцию 26.11.2019 г.

После доработки 25.02.2020 г.

Принята к публикации 13.03.2020 г.

Приведено описание морфологических особенностей и условий обитания популяций вида *Cyclops bohater* Kozminski, 1933 в разных водоемах. В 2008–2014 гг. установлены два новых местообитания в Европейской России: оз. Ферапонтовское (Вологодская обл.) и Рыбинское водохранилище (Верхняя Волга), а также подтверждены находки этого вида в оз. Глубокое (Московская обл.). Показано, что в озерах *C. bohater* размножается зимой и летом (дициклический), в водохранилище – только зимой (моноциклический). Выявлены отличительные признаки *C. bohater* от морфологически близких видов *C. lacustris* Sars, 1863 и *C. abyssorum* Sars, 1863.

Ключевые слова: озера, водохранилища, *Cyclops bohater*, новые находки, морфология, отличительные признаки, особенности биологии

DOI: 10.31857/S032096522005006X

ВВЕДЕНИЕ

Род *Cyclops* объединяет ~30 видов средних и крупных (1.1–2.5 мм) циклопоидных копепод (Holynska, Dahms, 2004; Holynska, Wyngaard, 2019). В России обитают 11 видов этого рода (*C. insignis* Claus, 1857, *C. furcifer* Claus, 1857, *C. scutifer* Sars, 1863, *C. vicinus* Uljanin, 1875, *C. kikuchii* Smirnov, 1932 (syn. *C. vicinus kikuchii* Smirnov, 1932), *C. lacustris* Sars, 1863, *C. kolensis* Lilljeborg, 1901, *C. sibiricus* Lindberg, 1950, *C. strenuus* Fisher, 1851, *C. canadensis* Einsle, 1988 и *C. abyssorum* Sars, 1863) (Монченко, 1974; Определитель..., 2010). Представители рода обычно населяют холодные водоемы Арктики, умеренной зоны и высокогорных районов (Определитель..., 2010; Einsle, 1975, 1993; Holynska, 2008; Holynska, Wyngaard, 2019; Krajčec et al., 2016).

Впервые *Cyclops bohater* описан из оз. Вигри (Lake Wigry) на северо-востоке Польши, позже он обнаружен и в других озерах севера страны (Kozminski, 1936). В настоящее время это валидный вид, последнее его переописание на большом материале из водоемов Швеции, Латвии, Польши и Австрии сделано в работе Holynska, Dimante-Deimantovica (2016). Там же приведена сводка опубликованных данных о находках вида в Европе, из которой следует, что надежные сведения об обитании *C. bohater* в России отсутствуют. Ближайшие его местообитания расположены

на Украине (р. Днепр) и в Латвии (оз. Бригене) (Монченко, 2003; Deimantovica, 2010; Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016). Недавно появились сообщения о находках *C. bohater* в трех озерах Витебской и Гродненской областей Беларуси (Ракообразные Беларуси..., 2019). Согласно обзору Монченко (1974), все обнаружения *C. bohater* в России до начала 1970-х годов сомнительны и требуют проверки.

В 1970-х годах Айнзле (Einsle) проанализировал состав Cyclopoidea в оз. Глубокое (Московская обл., Россия) и показал, что в нем обитают два вида рода *Cyclops*: *C. strenuus* и *C. bohater*, но эти данные не были опубликованы (Коровчинский и др., 2017). Позднее факт обитания *C. bohater* в оз. Глубокое установлен нами (Жданова, Лазарева, 2009). Таксономическая идентификация этого вида до выхода работ (Holynska, Dahms, 2004; Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016) была крайне сложной, возможно, его смешивали с морфологически сходными видами *C. lacustris* и *C. abyssorum*.

Цель работы – описать новые местонахождения *C. bohater* в Европейской России и дать анализ морфометрических особенностей и биологии популяций в разных местообитаниях.



Рис. 1. Распространение *Cyclops bohater* в Европе. ⊙ — данные работы (Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016), □ — находки авторов (1 — оз. Глубокое, 2 — Рыбинское водохранилище, 3 — оз. Ферапонтовское).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Копепода *C. bohater* обнаружена в трех водоемах Европейской России: в летних сборах зоопланктона из оз. Глубокое (Московская обл.), в летних и зимних сборах из оз. Ферапонтовское (Вологодская обл.) и в зимних пробах из Рыбинского водохранилища (Верхняя Волга) (рис. 1). Озеро Глубокое относится к бассейну р. Оки — крупного правобережного притока р. Волги. Наблюдения за зоопланктоном озера проводятся с конца 1860-х годов (Щербаков, 1967; Коровчинский, Бойкова, 2009; Коровчинский и др., 2017). Там находится гидробиологическая станция “Глубокое озеро” Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. Рыбинское водохранилище — третье в каскаде после Иваньковского и Угличского водохранилищ, плотина Рыбинской ГЭС замыкает бассейн Верхней Волги (Волга..., 1978). Мониторинг состояния зоопланктона водоема проводится ежегодно с 1956 г. сотрудниками Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (Структура..., 2018). Оз. Ферапонтовское расположено на водоразделе рек Шексна (бассейн Каспийского моря) и Северная Двина (бассейн Белого моря). Через систему шлюзов и каналов Северо-Двинского водного пути озеро соединено с обеими реками. Ре-

гулярного обследования зоопланктона этого озера не проводили, результаты спорадических наблюдений, начиная с 1993 г., представлены в монографии И.К. Ривьер (2012). Основные характеристики водоемов приведены в табл. 1.

Методы сбора материала. Пробы зоопланктона в пелагиали оз. Глубокое собирали 20–22 июля 2008 г. сетью Джеди (диаметр входного отверстия 12 см, диагональ ячеек 120 мкм). Вертикальное его распределение изучали в центре озера (глубина 27 м), температуру измеряли ртутным термометром от поверхности до дна с интервалом 1 м. Послойный лов зоопланктона проводили с помощью модифицированной (замыкающейся) сети Джеди по четырем горизонтам: 0–4 м (эпилимнион), 4–9 м (металимнион), 9–27 м (гиполимнион) и 2 м над дном (придонный слой).

Озеро Ферапонтовское обследовали 19 июля 2013 г. Пробы отбирали той же сетью, что и на оз. Глубокое. Вертикальное распределение зоопланктона изучали в наиболее глубокой (глубина 23 м) северной части озера, температуру измеряли ртутным термометром. Послойный лов зоопланктона проводили по трем горизонтам: 0–4 м (эпилимнион), 4–9 м (металимнион) и 6–23 м (нижний горизонт металимниона + гиполимнион). Для анализа размерно-возрастной структуры

Таблица 1. Характеристики водоемов и даты обнаружения *Cyclops bohater*

Водоем	Координаты центра, с.ш., в.д.	Площадь, км ²	Макс. глубина, м	Дата обнаружения	Температура воды, °С
Оз. Глубокое	55°45'11" 36°30'18"	0.59	32	Июль 2008	7–9
Оз. Ферапонтовское	59°57'09" 38°34'07"	1.54	27	Июль 2013, Июль 2007*, Февраль 2009*	8–11 10–11 1.1–1.5
Рыбинское водохранилище	59°05'58" 38°27'30"	4550.00	21	Декабрь 2013, Март 2014, Декабрь 2014	0.3–0.4 0.7–3.4 0.3–1.7

* По работе Ривьер И.К. (2012).

популяции *C. bohater* привлекали сборы И.К. Ривьер из архива лаборатории экологии водных беспозвоночных Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, сделанные в июле 2007 г. и феврале 2009 г. (Ривьер, 2012).

В пелагиали и прибрежье Рыбинского водохранилища зоопланктон собирали 3–4 раза в течение мая–октября 2007–2010 гг. на 18–22 станциях по всей акватории и также однократно в июле–августе 2011–2019 гг. на 14–28 станциях. Подледный зоопланктон Волжского и Главного плесов водоема изучали в течение пяти зимних сезонов (февраль–апрель 2008 г., декабрь 2009–апрель 2010 гг., декабрь 2013–март 2014 г., декабрь 2014–февраль 2015 г. и февраль–март 2016 г.). Всего зимой 1–2 раза в месяц обследовано 10 участков акватории. Основную часть работ проводили со льда, однако в начале декабря 2009 г. пробы отбирали с лодки по открытой воде при ее температуре 2–3°C и температуре воздуха 8–9°C (Лазарева, Соколова, 2017; Структура..., 2018). В качестве орудия сбора зоопланктона на водохранилище использовали малую сеть Джели с диаметром входного кольца 12 см и диагональю ячеи 105–120 мкм. Все пробы фиксировали 4%-ным формалином.

Лабораторный анализ. Камеральную обработку проводили в камере Богорова под микроскопами MC-2 (ЛОМО) и StereoDiscovery V.12 (Carl Zeiss). Для таксономической идентификации видов рода *Cyclops* использовали работы (Монченко, 1974; Определитель..., 2010; Einsle, 1993; Holynska, Dahms, 2004; Holynska, 2008; Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016). Фотографии животных выполнены камерами AxioCam MRc5 (микроскоп StereoDiscovery V.12) и NikonDS-Fi1 (микроскоп Nikon Eclipse 80i) при увеличении ×20–60. Графические рисунки вооружения плавательных ног копепод сделаны по фотографиям. Схема расположения шипиков на задней поверхности коксоподита 4-й пары ног (P4) *C. bohater* приведена согласно (Einsle, 1993).

Схема промеров копепод принята по работам (Kozminski, 1936; Монченко, 1974), использовали показатели, наиболее важные для идентификации *C. bohater*. Измерения проводили с помощью окулярного микрометра 50/10 мм Stem1 при увеличении ×25–50, дополнительно использовали программу визуализации и измерения наблюдаемых в микроскопе объектов AxioVision Rel. 4.8. В работе рассмотрены 12 относительных меристических признаков (табл. 2). Абсолютные значения показателей не обсуждали, поскольку они сильно варьируют в зависимости от размера особей.

Всего измерено 18 взрослых особей (13 самок и 5 самцов), 10 из них отловлены в июле–августе на глубине >8 м в озерах Глубокое и Ферапонтовское и 8 – на глубине >5 м в феврале–марте в оз. Ферапонтовское и Рыбинском водохранилище.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Гидрофизические условия. Во второй декаде июля 2008 г. температура воды в эпилимнионе оз. Глубокое достигала 21–24°C, в металимнионе плавно снижалась от 19 до 10°C, в гипolimнионе варьировала в пределах 7–9°C. В те же сроки 2013 г. температура воды в эпилимнионе оз. Ферапонтовское была 16–20°C, в металимнионе снижалась от 15 до 10°C, а в гипolimнионе была фактически постоянной (9°C) и опускалась до 8°C только у дна. В конце июля 2007 г. в этом озере регистрировали 19–20°C у поверхности, 12–13°C в слое термоклина (глубина 6–8 м) и 10–11°C в гипolimнионе на глубине 8–14 м, содержание растворенного кислорода в придонном слое снижалось до 2 мг/л или <20% насыщения (Ривьер, 2012). Зимой (февраль) 2009 г. при небольшой толщине льда (~30 см) температура воды в оз. Ферапонтовское варьировала от 1.1 подо льдом до 1.5°C у дна водоема, тогда как в марте 1993 г. на глубине >10 м она достигала 3.6–5.6°C, содержание кислорода уменьшалось до <1 мг/л (ниже 6% насыщения) (Ривьер, 2012).

Таблица 2. Анализируемые морфометрические характеристики *Cyclops bohater*

Номер признака	Описание параметра	Индекс признака
1	Длина абдомена к длине цефалоторакса	Long. abd./long. ceph.
2	Ширина фуркальных ветвей к их длине	Lat. furc./long. furc.
3	Длина дорзальной щетинки к длине фуркальных ветвей	Long. set. dors./long. furc.
4	Длина дорзальной щетинки к длине внешней апикальной щетинки фуркальных ветвей	Long. set. dors./long. furc.
5	Длина внешней апикальной щетинки фуркальных ветвей к длине самих ветвей	Long. set. apic. ext./long. furc.
6	Длина внутренней апикальной щетинки к длине фуркальных ветвей	Long. set. apic. int./long. furc.
7	Длина внутренней апикальной щетинки к длине внешней апикальной щетинки фуркальных ветвей	Long. set. apic. int./long. set. apic. ext.
8	Длина внутренней из средних апикальных щетинок к длине фуркальных ветвей	Long. set. apic. med. int./long. furc.
9	Длина щетинки проксимального членика P5 к длине щетинки дистального членика P5	Long. set. min. P5/long. set. maj. P5
10	Длина внешнего дистального шипа эндоподита P4 к таковой его внутреннего шипа	Long. sp. ext. end. P4/long. sp. int. end. P4
11	Расстояние от нижнего края фуркальных ветвей до боковой щетинки фурки к длине фуркальных ветвей	Sp. furc. II/long. furc
12	Длина фуркальных ветвей к их ширине (фуркальный индекс)	Long. furc./lat. furc.

В Рыбинском водохранилище сразу после становления льда формировалась обратная термическая стратификация. Наиболее благоприятные условия для развития холодноводных копепод формировались во второй половине зимы. Наибольшую температуру придонного слоя воды (1.7–3.4°C) наблюдали в марте. Концентрация растворенного кислорода в поверхностном горизонте воды обычно превышала 8 мг/л, в придонном горизонте она в большинстве случаев тоже была сравнительно высокой (>7 мг/л или >50% насыщения). Дефицит кислорода регистрировали только однажды в конце марта 2014 г., мощность слоя с концентрацией <4 мг/л (<30% насыщения) достигала 2 м над дном.

Морфометрические параметры популяций. Во всех трех исследованных водоемах *C. bohater* был самым крупным представителем рода в летнем зоопланктоне и одним из самых крупных зимой подо льдом. Общая длина тела самок варьировала в пределах 1750–2750 мкм, самцов – 1650–1800 мкм. Средние значения морфометрических характеристик трех исследованных популяций *C. bohater* заметно различались: на 1–40% у самок и на 1–45% у самцов (табл. 3). Разница между ними и популяцией из оз. Вигри (Польша) была такого же порядка (<45% у самок и <30% у самцов). У обоих полов наиболее сильно варьировали соотноше-

ние длины щетинок фурки, а также отношение длины этих щетинок к таковой фуркальных ветвей. Среди указанных в табл. 3 показателей два (№ 4 и 6) являются важными видовыми признаками. Однако выявленные вариации этих признаков фактически не влияли на возможность диагностировать таксономическую принадлежность рачков. У особей из всех трех исследованных популяций длина дорзальной и внешней апикальной щетинок фурки была близка (признак № 4) (рис. 2е), различия составляли <15%. Также во всех случаях внутренняя апикальная щетинка фурки была длиннее фуркальных ветвей в 1.4–1.6 раза (признак № 6) (табл. 3). Оба признака соответствуют диагнозу вида *C. bohater* (Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016).

Боковые края второго торакального сегмента *C. bohater* сильно раздвинуты (рис. 2а), ширина цефалоторакса здесь близка к максимальной. У самок из оз. Феропонтовское наибольшая ширина цефалоторакса варьировала от 650 до 710 мкм, углы второго торакального сегмента выступали на 78–137 мкм (на 12–19% ширины сегмента с каждой стороны). Цефалоторакс самцов был более узким (~500 мкм), углы второго торакального сегмента выступали не так заметно (<70 мкм) по сравнению с самками.

Таблица 3. Морфометрическая характеристика *Cyclops bohater* из водоемов Европейской России и оз. Вигри (Польша)

Номер признака	Признак	Водоем					
		оз. Глубокое	оз. Ферапонтовское		Рыбинское вдхр	оз. Вигри (Kozminski, 1936)	
		♀ (n = 4)	♀ (n = 9)	♂ (n = 4)	♂ (n = 1)	♀ (n = 19)	♂ (n = 10)
1	Long. abd./long. ceph.	38 ± 1	44 ± 2	46 ± 3	40	41 ± 2	40 ± 1
2	Lat. furc./long. furc.	18 ± 1	19 ± 2	21 ± 1	25	16 ± 1	21 ± 1
3	Long. set. dors./long. furc.	49 ± 2	65 ± 4	69 ± 4	—	59 ± 1	96 ± 2
4	Long. set. dors./long. set. apic. ext.	85 ± 3	100 ± 4	97 ± 7	—	109 ± 1	126 ± 2
5	Long. set. apic. ext./long. furc.	58 ± 3	65 ± 4	72 ± 5	58	56 ± 2	76 ± 2
6	Long. set. apic. int./long. furc.	146 ± 2	137 ± 8	155 ± 7	142	113 ± 2	163 ± 3
7	Long. set. apic. int./long. set. apic. ext.	253 ± 10	214 ± 11	219 ± 21	243	208 ± 2	214 ± 3
8	Long. set. apic. med. int./long. furc.	267 ± 3	266 ± 16	280 ± 7	234	224 ± 2	313 ± 9
9	Long. set. min. P5/long. set. maj. P5	82 ± 2	74 ± 3	78 ± 3	—	81 ± 1	—
10	Long. sp. ext. end. P4/long. sp. int. end. P4	41 ± 3	48 ± 2	51 ± 6	50	55 ± 1	—
11	Sp. furc. II/long. furc.	20	$\frac{18 \pm 3}{14-23}$	$\frac{18 \pm 3}{10-22}$	17	20–21	—
12	Long. furc./lat. furc.	5.7 ± 0.2	$\frac{6.6 \pm 0.2}{5.6-7.0}$	$\frac{4.9 \pm 0.1}{4.5-5.0}$	4.0	6.3	4.0

Примечание. Даны среднее и его стандартная ошибка, для показателей 11 и 12 под чертой приведены минимум и максимум, показатели 1–11 даны в %, 12 – в долях единицы. Описание признаков приведено в табл. 2.

Двойной генитальный сегмент самок *C. bohater* отличался почти одинаковой высотой верхней и более узкой нижней половины, округлым и симметричным семяприемником (рис. 2б). Нижний край генитального сегмента вооружен крупными ровными зубчиками.

Фуркальные ветви *C. bohater* длинные, расходящиеся (рис. 2е), их длина у самок больше, чем у самцов. Фуркальный индекс варьировал в пределах 5.7–6.6 у самок и 4.0–4.9 у самцов, в типовом местообитании – 6.3 и 4.0 соответственно (табл. 3). Боковая щетинка прикреплялась к фурке в дистальной пятой части ее длины.

Треугольный медиальный шип базиподита ног первой пары (P1) *C. bohater*, расположенный между основанием экзо- и эндоподита, окружен веером длинных неравных щетинок, которые достигали верхнего угла шипа или перекрывали его (рис. 3б). Внутренняя щетинка базиподита P1 в проксимальной части вооружена длинными волосками.

В исследованных водоемах у *C. bohater* обнаружены три варианта расположения шипиков на задней поверхности коксоподита P4: ABCDEF, ACDEF и ACDE (табл. 4). В группах А, В, С и D отмечены крепкие острые шипы разного размера,

группы Е и F представлены длинными заостренными щетинками – жесткими (Е) и мягкими волнистыми (F) (рис. 3а). Все шесть групп (А, В, С, D, Е и F) присутствовали в орнаменте коксоподита P4 у летних самок из оз. Глубокое и зимних самок из оз. Ферапонтовское (рис. 2в). Летние самки и зимние самцы из последнего озера отличались усеченным набором шипиков с отсутствием групп В и F. У зимних самок из Рыбинского водохранилища отсутствовали только шипики группы В. Группы шипиков А, С, D и Е были характерны для всех просмотренных особей.

Поверхность интеркоксальной пластинки P4 *C. bohater* несла группы редких длинных и тонких волосков (рис. 3а), что является одним из важных диагностических признаков вида. Их количество в разных популяциях варьировало от 8 до 11 (по 2–4 в группе). Бугорки в нижней части пластинки отчетливо выходили за ее край у особей из всех трех водоемов. Длинные и хорошо опушенные волосками внутренние щетинки коксоподита P4 выступали за середину первого членика эндоподита P4 (рис. 2д). Внешний (короткий) шип дистального членика эндоподита P4 *C. bohater* достигал 40–50% длины внутреннего шипа (табл. 3).

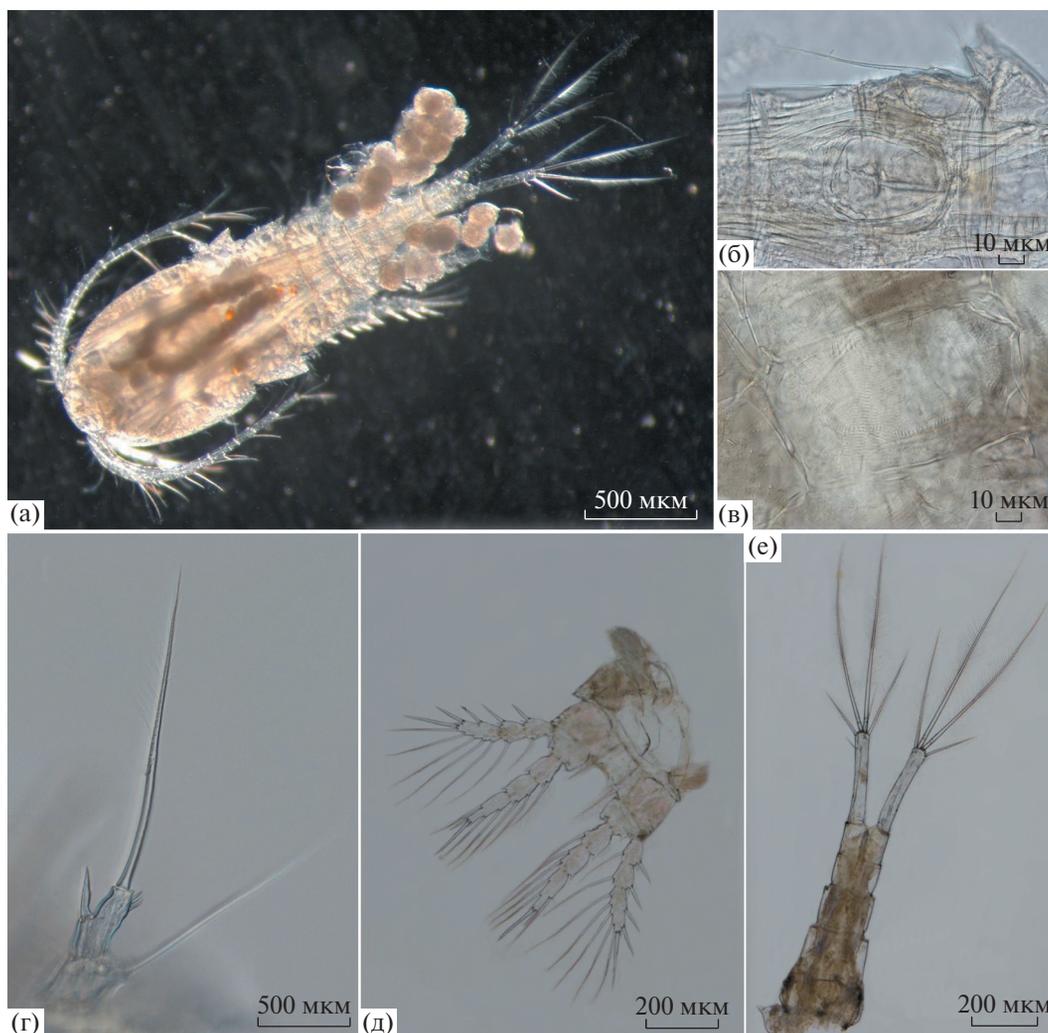


Рис. 2. Строение тела самки *Cyclops bohater*: а – общий вид яйценосной самки, б – генитальный сегмент с семяприемником, в – орнаментация коксоподита ног 4-й пары, г – строение ног 5-й пары, д – общий вид ног 4-й пары, е – абдомен и вооружение фуркальных ветвей.

В среднем, внутренний шип длиннее внешнего примерно вдвое (рис. 2д).

Щетинка проксимального членика 5-й пары ног (P5) у *C. bohater* из всех трех водоемов была

сравнительно длинной – 74–82% длины щетинки дистального членика, в типовой популяции – 81% (табл. 3). Дистальный членик P5 длинный, неровно изогнутый, вблизи его середины при-

Таблица 4. Вариации элементов орнаментации коксоподита 4-й пары ног *Cyclops bohater* из водоемов Европейской России

Водоем (месяц, ♀/♂)	Количество шипиков/щетинок в группе, экз.					
	A	B	C	D	E	F
Оз. Глубокое (VII, ♀)	29–31	6–7	4–6	2–4	9–13	5–8
Оз. Ферапонтовское (VII, ♀;	19–24	0	5–6	1–2	6–12	0
II, ♀;	15–21	6–9	5–6	1–3	9–16	10–12
II, ♂)	25–29	0	4–5	1–3	9–10	0
Рыбинское вдхр. (III, ♀)	21–24	0	6–7	1–2	9–11	10–11

Примечание. Обозначение групп шипиков/щетинок, как на рис. 3а.

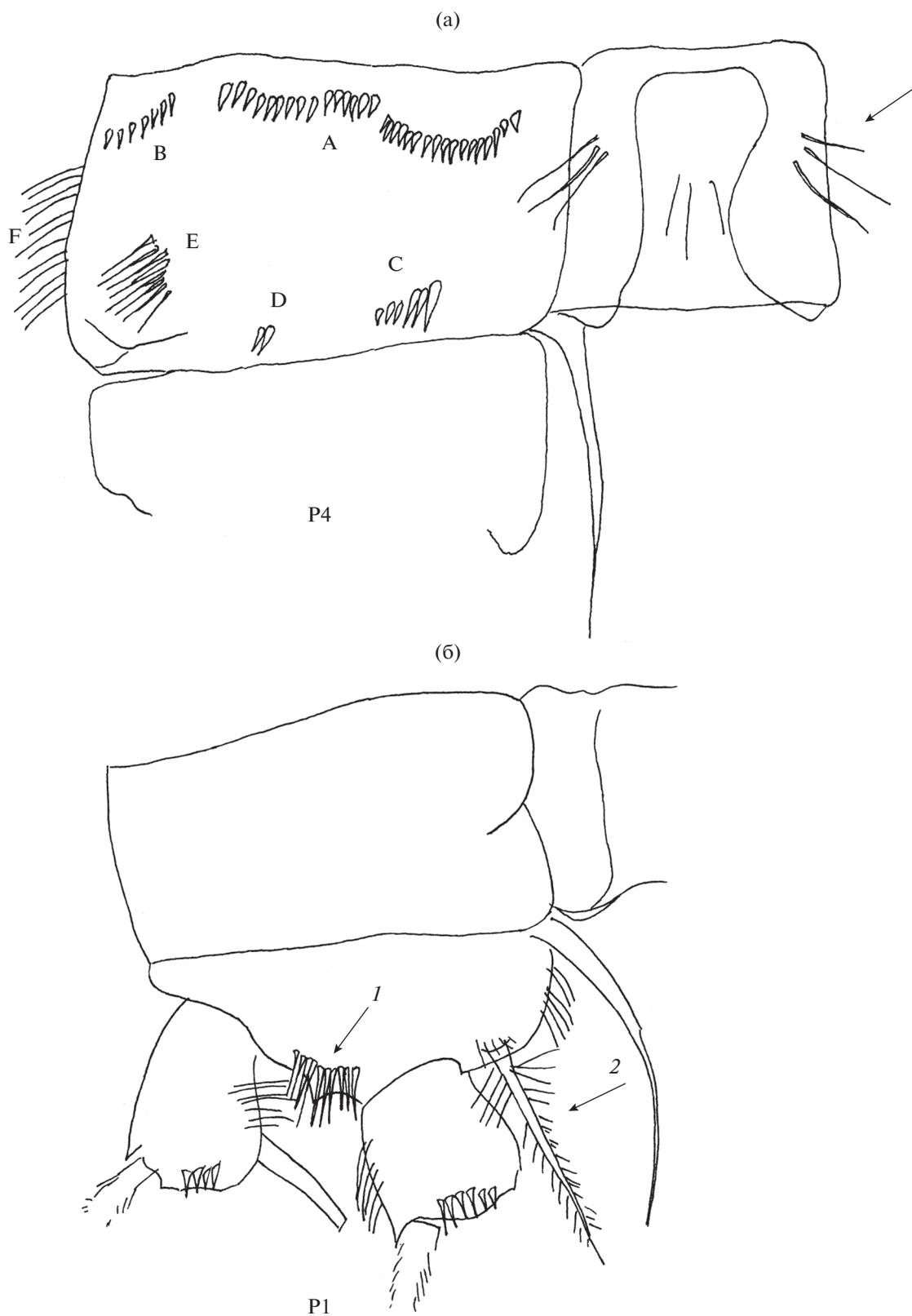


Рис. 3. Детали орнаментации коксоподита и интеркоксальной пластинки ног 4-й пары (а) и базиподита ног 1-й пары (б). Стрелкой на рис. (а) показаны волоски на интеркоксальной пластинке, ABCDEF – группы шипиков/щетинок на задней поверхности коксоподита (буквенные обозначения по: (Einsle, 1993)); на рис. (б) – стрелкой 1 указаны щетинки, обрамляющие медиальный шип базиподита, стрелкой 2 – длинные волоски в основании внутренней щетинки базиподита.

креплен длинный, сравнительно тонкий изогнутый шип (рис. 2г). Этот шип выходит далеко за пределы верхнего края членика, около его основания имеется несколько мелких шипиков. Длинные шипики отмечены и вблизи основания апикальной щетинки P5 (рис. 2г), но в основании проксимальной щетинки P5 шипики отсутствовали (рис. 2б).

Отличительной чертой самцов *C. bohater* служило строение шестой пары ног (P6), короткая внешняя щетинка P6 была фактически одинаковой длины с шипом (60–70 мкм). Особенностью половозрелых самок являлась форма яйцевых мешков – узкие и длинные, достигающие середины фуркальных ветвей (рис. 2а).

Характеристика популяций. Летом в обоих озерах *C. bohater* обитал в гипolimнионе на глубине >8 м при температуре <12°C, обычно при 7–9°C (табл. 1). В центральной части оз. Глубокое в конце июля небольшую (<100 экз./м³) популяцию *C. bohater* формировали копеподиты пятой стадии развития, взрослые самцы, самки без яиц (единично с яйцами). Более многочисленным (~400 экз./м³) был второй представитель рода *C. strenuus*. Самки *C. bohater* отличались от *C. strenuus* более крупным и массивным телом (длина тела 2060 ± 36 и 1750 ± 20 мкм соответственно), сильно раздвинутыми углами второго торакального сегмента, длинными расходящимися фуркальными ветвями (фуркальный индекс – 5.7 и 4.2 соответственно) и большими удлинненными яйцевыми мешками.

В оз. Феропонтовское в июле 2013 г. *C. bohater* представляли копеподиты I–V стадий, взрослые самцы и самки с яйцевыми мешками, его численность была ~10 экз./м³. Из других видов рода единично отмечены мелкие (800–900 мкм) копеподиты 4–5-й стадий *C. kolensis*, который находился в состоянии диапаузы. Повторный просмотр сборов И.К. Ривьер, проведенных летом 2007 г. и зимой 2009 г., показал, что присутствующие в пробах крупные особи рода *Cyclops* идентичны обнаруженным нами в 2013 г. и относятся к *C. bohater*. Ранее этих рачков идентифицировали как *C. abyssorum abyssorum* Sars, 1863, их численность достигала 3.5 тыс. экз./м³, других крупных представителей рода здесь не находили (Ривьер, 2012).

В Рыбинском водохранилище впервые крупная (2400 мкм) самка *C. bohater* обнаружена в декабре 2013 г. в западной части Главного плеса. В декабре 2014 г. там же находили молодых самок этого вида (копеподиты V стадии, 1800 мкм). В марте 2014 г. в восточной части Главного плеса водохранилища отмечена малочисленная (<30 экз./м³) размножающаяся популяция *C. bohater* – всего шесть крупных (1800–2200 мкм) взрослых особей. Она была представлена в основном (>80%) яйценосными самками, несущими

~30 яиц в каждом удлинненном яйцевом мешке, самцы обнаружены единично. Вид находили зимой 2013–2014 гг. на глубоководных участках (12–14 м), в другие сроки до 2019 г. его в водохранилище не регистрировали.

Массовым (>10 тыс. экз./м³) представителем рода *Cyclops* в марте был обычный для водохранилища *C. kolensis* (взрослые особи 1100–1500 мкм), популяция которого приступила к размножению (соотношение самок с яйцами и без них 1 : 25, самок и самцов 2 : 1). Подрастающие копеподиты IV–V стадий осенней генерации *C. kolensis* составляли ~90% численности популяции (Лазарева, Соколова, 2017). В течение зимы в водохранилище помимо *C. bohater* и *C. kolensis* регулярно в небольшом количестве находили *C. vicinus* (1300–1700 мкм), изредка *C. strenuus* (1100–1500 мкм) и *C. insignis* (1300–1800 мкм).

Местообитания, в которых зарегистрирован *C. bohater* в Рыбинском водохранилище, удалены друг от друга на значительное (>40 км) расстояние, что указывает на широкое распространение вида по его акватории. Тот факт, что его не находили ранее, связан с большим (>20 лет) перерывом в исследовании зимнего зоопланктона водоема.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Согласно данным (Krajčiček et al., 2016), генетически *C. bohater* наиболее близок к *C. lacustris*. В филогенетической реконструкции, построенной на основе анализа морфологических признаков (Holynska, Wyngaard, 2019), эти два вида образуют одну группу (“*divergens-clade*”) с европейским *C. divergens* Lindberg, 1936 и североафриканским *C. mauritaniae* Lindberg, 1950 (syn. *C. strenuus mauritaniae* Lindberg, 1950). Морфологически *C. bohater* и *C. lacustris* хорошо различаются размерами тела, формой сегментов цефалоторакса, оперением внутренней средней щетинки коксобазы антенны, соотношением длины дорзальной и внешней апикальной щетинок фурки, а также дистальных шипов эндоподита P4, строением P5 и P6 (самцы), формой яйцевых мешков самок (табл. 5).

Существенно сложнее отличить *C. bohater* от морфологически вариабельного *C. abyssorum*, который достигает сравнимой с *C. bohater* длины тела и имеет ряд подвидов, в том числе морфотип “*taticus*” с широким вторым сегментом цефалоторакса (Einsle, 1993; Holynska, Dahms, 2004; Holynska, 2008; Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016). Согласно (Holynska, Wyngaard, 2019), группа вариантов “*abyssorum*” (“*abyssorum-clade*”) объединяет *C. abyssorum* s. str., *C. abyssorum larianus* Stella, 1934; *C. sevani* (Meshkova, 1947) и *C. riccae* Monchenko, 1977, она является сестринской с группой “*divergens*” (“*divergens-clade*”), в которую входит *C. bohater*.

Таблица 5. Сравнение строения *Cyclops bohater* со строением других морфологически близких видов рода, обитающих в Европейской России по: (Einsle, 1993; Holynska, Dahms, 2004; Holynska, 2008; Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016; Krajicek et al., 2016)

Параметр	Виды		
	<i>C. bohater</i>	<i>C. lacustris</i>	<i>C. abyssorum</i>
Общая длина тела самки, мкм	1800–2700	1400–1800	1300–2300
Углы второго торакального сегмента выступают по бокам тела на 15–20% ширины сегмента	+	–	–
Хотя бы одна из боковых щетинок максиллюлы с длинными волосками в проксимальной части	+	+	–
Внутренняя средняя щетинка коксобазы антенны с длинными волосками	–	+	+
Внутренняя апикальная щетинка фурки длиннее фуркальных ветвей	+	+	+/–
Дорзальная и внешняя апикальная щетинки фурки почти одинаковой длины	+	–	+
В орнаменте коксоподита P4 может присутствовать группа “F”	+	–	+
Варианты орнаментации коксоподита P4	ABCDEF ACDEF ACDE	ABCDE ABCE ACDE ACE	ABCDEF ABCE ACDE ACE
Интеркоксальная пластинка P4 густо покрыта длинными волосками	–	–	+
Внутренний шип эндоподита P4 вдвое длиннее внешнего	+	–	+
Щетинка проксимального членика P5 длинная (60–90% длины щетинки дистального членика)	+	+	–
Шип второго членика P5 выходит за дистальный край членика	+	–	+
У самцов шип и внешняя щетинка P6 почти одинаковой длины	+	–	–
Яйцевые мешки самок узкие и длинные, достигают середины фурки	+	–	–

Примечание. “+” – признак имеется, “–” – признак отсутствует, “+/–” – возможны оба варианта.

По строению тела *C. bohater* от *C. abyssorum* можно надежно отличить наличием у первого вида длинных волосков в проксимальной части хотя бы одной из боковых щетинок максиллюлы, отсутствием оперения на средней щетинке коксобазы антенны, слабым вооружением волосками интеркоксальной пластинки P4, сравнительно длинной щетинкой проксимального членика P5 (>60% длины щетинки дистального членика), а также короткой внешней щетинкой P6 самцов, равной по длине шипу (табл. 5). Яйцевые мешки у самок *C. abyssorum* округлые, как и у большинства видов рода (Монченко, 1974). У *C. bohater* они очень длинные и узкие, прилегающие к абдомену (рис. 2а). Несмотря на критику (Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016), широкий второй торакальный сегмент служит надежным признаком для визуального отличия *C. bohater* от других

крупных представителей рода *Cyclops* (в том числе от *C. abyssorum*) в водоемах Европейской России. Прочие обитающие здесь виды не имеют подобного признака.

Начиная с работ Айнзле (Einsle, 1975, 1993), важным таксономическим признаком видов рода *Cyclops* считают набор элементов (шипик и щетинки) орнамента коксоподита P4 (Holynska, Dahms, 2004; Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016; Krajicek et al., 2016). Однако это очень вариабельный признак, и его надо использовать с осторожностью. В трех изученных популяциях *C. bohater* обнаружены межпопуляционные отличия орнаментации этого коксоподита, различия между летней и зимней генерациями, между самками и самцами. При этом все три выявленных варианта вооружения коксоподита P4 (табл. 4) известны также для западноевропейских популя-

Таблица 6. Длина тела *Cyclops bohater* в различных водоемах Европы

Водоем	Общая длина, мкм		Источник
	средняя	min–max	
Оз. Глубокое	2060 ± 36	1975–2150	Данные авторов
Рыбинское водохранилище	2200 ± 60	1800–2400	То же
Оз. Ферапонтовское	2110 ± 100	1650–2400	»
	2230 ± 90	1800–2750	Ривьер, 2012*
Оз. Вигри (Lake Wigry)	2435 ± 17♀	2290–2580	Kozminsky, 1936
	1764 ± 14♂	–	
Оз. Боденское (Lake Constance)	2445	2270–2660	Einsle, 1975
Оз. Синги-Линги (Lake Cingi Lingi)	2300	2200–2500	Stancovic, Ternjej, 2007
Озера Польши, Латвии и Австрии	2230	1960–2500	Holynska, Dimante- Deimantovica, 2016

* В работе (Ривьер, 2012) вид идентифицирован как *C. abyssorum*.

ций *C. bohater* (Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016). В исследованных водоемах не обнаружен вариант группировки шипиков ABCDE, указанный для данного вида из оз. Шёхзе (Schöhsee) в Германии (Krajčiek et al., 2016). Варианты ABCDE и ACDE наблюдаются не только у *C. bohater*, но также у *C. lacustris* (Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016), ACDE и ABCDEF – у *C. abyssorum* (Einsle, 1993; Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016).

Во всех трех озерах средняя длина тела *C. bohater* превышала 2000 мкм (табл. 6). Размеры самок *C. bohater* были максимальны в оз. Ферапонтовское, наиболее крупные особи отмечены зимой (Ривьер, 2012). В целом, самки *C. bohater* из Рыбинского водохранилища и оз. Ферапонтовское сопоставимы по размерам с таковыми из озер Польши, Латвии и Австрии (Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016), в оз. Глубокое они были немного меньше.

Местонахождения *C. bohater* расположены в равнинной части Европейской России между 55° и 60° с.ш. (табл. 1). В северных местообитаниях вид может быть обнаружен совместно с *C. lacustris* и *C. abyssorum* s. str. (Монченко, 1974; Holynska, Wungaard, 2019). В частности, эти два вида обычны в Ладожском и Онежском озерах, а также водоемах их бассейна (Куликова, 2007; Литоральная..., 2011). Еще дальше на северо-восток (водоемы бассейна рек Вычегда и Печора, Большеземельская тундра) отмечен только *C. abyssorum* (Вехов, 1982; Фефилова, 2015). В Западной Европе *C. bohater* распространен на обширной территории от Хорватии на юге до Швеции на севере, есть сведения о находках вида южнее в горных озерах Италии, Франции и Испании (Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016; Holynska, Wungaard, 2019).

По биологии *C. bohater* считают близким к *C. abyssorum* (Монченко, 1974). В глубоких водое-

мах он предпочитает область гипolimниона (Ривьер, 2012; Kozminsky, 1936), хотя встречается и в прибрежье (Einsle, 1988; Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016). Летом холодный (<12°C) гипolimнион характерен для исследованных озер Глубокое и Ферапонтовское (Жданова, Лазарева, 2009; Ривьер, 2012; Щербаков, 1967). В период работ он охватывал слой воды толщиной 13–18 м, верхняя его граница располагалась на глубине 8–10 м. Эти условия способствовали развитию в озерах летней генерации холодноводных копепоид.

В Рыбинском водохранилище условия для размножения холодноводных копепоид формируются только зимой и ранней весной. Летом термическая стратификация водной толщи выражена слабо или отсутствует, придонный слой воды прогревается до 22°C (Структура..., 2018). Зимой наиболее благоприятные условия для размножения *C. bohater* складываются в марте на глубоководных (>10 м) участках водоема, где температура придонной воды достигает 3.4°C, а толщина сравнительно “теплого” слоя составляет 3–5 м над дном (Лазарева, Соколова, 2017). В обоих исследованных озерах *C. bohater* летом и зимой обитал на глубине >8 м, в Рыбинском водохранилище – только зимой на 5–14 м.

В зимнем зоопланктоне Рыбинского водохранилища сравнимыми по размеру с *C. bohater* были крупные особи *C. vicinus* (самки ≤1700 мкм) и *C. insignis* (>1800 мкм). Оба вида хорошо отличаются от *C. bohater* формулой шипов плавательных ног (тип Vini), формой торакальных сегментов и соотношением длины фуркальных щетинок (Монченко, 1974; Определитель..., 2010). В озерах Глубокое и Ферапонтовское прочие представители рода *Cyclops* (*C. strenuus* и *C. kolensis*) были меньшего размера (<1800 мкм) по сравнению с *C. bohater*.

В озерах Западной Европы (Боденское, Цюрихское, Миндельзе, Мариензе) *C. bohater* –

обычный вид, как правило, он имеет один период размножения зимой в январе—марте (моноциклия), а в мае уходит в диапаузу на пятой копепоидной стадии развития (Einsle, 1993; Frisch, 2002; Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016). Вид может быть дицикличен, в этом случае второй период размножения наблюдается летом (Монченко, 1974; Ривьер, 2012; Einsle, 1988). По нашим наблюдениям, в озерах Глубокое и Ферапонтовское *C. bohater* имел два периода размножения (дициклия): зимой в феврале—марте при температуре воды <2°C и летом в июле—августе в холодном гипolimнионе при 7—11°C. В Рыбинском водохранилище вид был моноцикличен и размножался только зимой при температуре воды <4°C.

Выводы. Обнаружены два новых местообитания *C. bohater* в Европейской России — оз. Ферапонтовское (Вологодская обл.) и Рыбинское водохранилище (Верхняя Волга). Подтверждено обитание вида в оз. Глубокое (Московская обл.). Установлено, что в озерах этот вид размножается зимой и летом (дицикличен), а в водохранилище — только зимой (моноцикличен). На основе анализа собственных и литературных данных выявлены отличительные признаки *C. bohater* от морфологически близких *C. lacustris* и *C. abyssorum*, обитающих в водоемах севера Европейской России.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны В.А. Гусакову (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН) за помощь в фотосъемке ракообразных, В.В. Вербицкому и А.К. Гришанину (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН) за организацию экспедиционных работ на озерах Вологодской обл.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в соответствии с Гос. заданием АААА-А18-118012690106-7 и АААА-А18-118012690105-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вехов Н.В. 1982. Фауна и особенности жизненных циклов веслоногих ракообразных подотрядов Cyclopoidea и Calanoida арктических и субарктических водоемов Европы // Гидробиол. журн. Т. 18. № 2. С. 18.
- Волга и ее жизнь. 1978. Ленинград: Наука.
- Жданова С.М., Лазарева В.И. 2009. Видовой состав и пространственное распределение летнего (июль) зоопланктона озера Глубокое // Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком озере. Т. 10. Москва: Тов-во науч. изданий КМК. С. 51.
- Коровчинский Н.М., Бойкова О.С. 2009. Пелагический рачковый зоопланктон озера Глубокое в 1999—2008 гг. и некоторые итоги его многолетних наблюдений // Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком озере. Москва: Тов-во науч. изданий КМК. Т. 10. С. 39.
- Коровчинский Н.М., Бойкова О.С., Мнацканова Е.А. 2017. Долговременные наблюдения пелагического зоопланктона озера Глубокое и некоторые проблемы мониторинговых исследований // Тр. гидробиол. ст. на Глубоком озере. Москва: Тов-во науч. изданий КМК. Т. 11. С. 39.
- Куликова Т.П. 2007. Зоопланктон водных объектов бассейна Онежского озера. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН.
- Лазарева В.И., Соколова Е.А. 2017. Состав и обилие зимнего зоопланктона в Рыбинском водохранилище // Поволж. экол. журн. № 2. С. 136. <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2017-2-136-146>
- Литоральная зона Ладожского озера. 2011. Санкт-Петербург: Нестор-История.
- Монченко В.И. 1974. Фауна України. Щелепнороті циклопоподібні. Циклопи (Cyclopidae). Т. 27. Вип. 3. Киев: Наук. думка.
- Монченко В.И. 2003. Свободноживущие циклопоидные копеподы Понто-Каспийского бассейна. Киев: Наук. думка.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2010. Т. 1. Зоопланктон. Москва: Тов-во науч. изданий КМК.
- Ракообразные Беларуси. 2019. <http://crustacea-g2n.mozello.com/copepoda/cyclops-bohater/> (обращение октябрь 2019 г.).
- Ривьер И.К. 2012. Холодноводный зоопланктон озер бассейна Верхней Волги. Ижевск: Изд-во Пермьков.
- Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. 2018. Москва: Российская академия наук.
- Фефилова Е.Б. 2015. Веслоногие раки (Copepoda). Москва: Тов-во науч. изданий КМК.
- Щербаков А.П. 1967. Озеро Глубокое. Москва: Наука.
- Deimantovica I. 2010. First records of *Cyclops bohater* Kozminski, 1933 from Latvia's lakes with notes on its morphometry // Acta Zoologica Lituanica. V. 20. P. 215. <https://doi.org/10.2478/v10043-010-0029-0>
- Dussart B., Defaye D. 2006. World Directory of Crustacea Copepoda of Inland Waters II —Cyclopiformes. Leiden (Netherlands): Backhuys Publishers BV.
- Einsle U. 1975. Revision der Gattung *Cyclops* s. str. speziell der *abyssorum* — gruppe // Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia. V. 32. P. 57.
- Einsle U. 1988. The long-term dynamics of crustacean communities in Lake Constance (Obersee, 1962—1986) // Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie. V. 50. P. 136. <https://doi.org/10.1139/z88-319>
- Einsle U. 1993. Crustacea, Copepoda: Calanoida und Cyclopoida. Stuttgart: Gustav Fischer.
- Frisch D. 2002. Dormancy, dispersal and the survival of cyclopoid copepods (Cyclopoida, Copepoda) in a lowland floodplain // Freshwater Biol. V. 47. P. 1269. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00865.x>
- Holynska M. 2008. On the morphology and geographical distribution of some problematic South Palearctic Cyclops (Copepoda: Cyclopidae) // J. Natural History.

- V. 42. Nos. 29–30. P. 2011.
<https://doi.org/10.1080/00222930802140160>
- Holynska M., Dahms H.-U. 2004. New diagnostic micro-characters of the cephalothoracic appendages in *Cyclops* O.F. Müller, 1776 (Crustacea, Copepoda, Cyclopoida) // *Zoosystema*. V. 26. № 2. P. 175.
- Holynska M., Dimante-Deimantovica I. 2016. Redescription and taxonomic notes on *Cyclops bohater* Koźmiński, 1933 and *Cyclops lacustris* G.O. Sars, 1863 (Arthropoda, Crustacea), with an identification key to the *Cyclops* species of Fenno-Scandinavia // *Eur. J. Taxonomy*. V. 212. P. 1–31.
<https://doi.org/10.5852/ejt.2016.212>
- Holynska M., Wyngaard G.A. 2019. Towards a phylogeny of *Cyclops* (Copepoda): (in) congruences among morphology, molecules and zoogeography // *Zoologica Scripta*. V. 48. P. 376.
<https://doi.org/10.1111/zsc.12342>
- Koźmiński Z. 1936. Morphometrische und ökologische Untersuchungen an Cyclopiden der *strenuus*-Gruppe // *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*. V. 33. P. 161.
- Krajiček M., Fott J., Miracle M.R. et al. 2016. The genus *Cyclops* (Copepoda, Cyclopoida) in Europe // *Zoologica Scripta*. V. 45. № 6. P. 671.
<https://doi.org/10.1111/zsc.12183>
- Lazareva V.I., Sokolova E.A. Metazooplankton of the Plain Reservoir during Climate Warming: Biomass and Production // *Inl. Water Biol.* 2015. V. 8. № 3. P. 250.
<https://doi.org/10.1134/S1995082915030098>
- Stanković I., Ternjej I. 2007. The first record of *Cyclops bohater* Kozminski (Copepoda, Cyclopoida) in Croatia and the Balkan peninsula // *Natura Croatica*. V. 16. P. 189.

Copepod *Cyclops bohater* (Crustacea, Copepoda) in European Russia

V. I. Lazareva^{1, *} and S. M. Zhdanova¹

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

*e-mail: lazareva_v57@mail.ru

In 2008–2014, two new habitats of *Cyclops bohater* Kozminsky, 1933 were found in European Russia: Lake Ferapontovskoe (Vologda Region) and the Rybinsk Reservoir (Upper Volga) and findings of this particular species were also confirmed in Lake Glubokoe (Moscow oblast). The morphological features and living conditions of *C. bohater* population in different water bodies are described. It is shown that *C. bohater* reproduces in lakes in winter and summer (dicyclic), and in the Rybinsk Reservoir only in winter (monocyclic). The distinguishing features of *C. bohater* from morphologically related species *C. lacustris* Sars, 1863 and *C. abyssorum* Sars, 1863 are discussed.

Keywords: lakes, reservoirs, *Cyclops bohater*, new records, species morphology, distinctive features, features of species live cycle

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС,
ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 574.3.579.26.556.5

ГЛОБАЛЬНОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЦИАНОБАКТЕРИЙ:
ПРИЧИНЫ И ПОСЛЕДСТВИЯ (ОБЗОР)

© 2020 г. В. И. Сухаревич^а, Ю. М. Поляк^{а, *}

^аСанкт-Петербургский научно-исследовательский центр экологической безопасности Российской академии наук,
Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: yuliyapolyak@mail.ru

Поступила в редакцию 20.01.2020 г.

После доработки 26.03.2020 г.

Принята к публикации 16.04.2020 г.

Настоящий обзор посвящен глобальному распространению цианобактерий в водоемах, возможным причинам этого явления и его последствиям. Стремительное распространение цианобактерий в водоемах в последние десятилетия происходит повсеместно и сопровождается загрязнением воды опасными метаболитами – цианотоксинами, представляющими значительную угрозу для человека, животных и окружающей среды. Серьезные проблемы связаны не только с необходимостью очистки воды от цианотоксинов, но и с возникновением неприятного вкуса и запаха питьевой воды в результате образования цианобактериями одорирующих веществ, с борьбой с биокоррозией, вызванной цианобактериальным обрастанием. Цианобактериальные “цветения” становятся препятствием для водоснабжения, рыболовства, рекреационного использования водоемов, туризма. Среди многих факторов, способствующих распространению цианобактерий, – глобальное потепление и изменение климата, постоянно возрастающая эвтрофикация природных вод и антропогенное загрязнение, а также уникальные физиологические особенности цианобактерий, их способность адаптироваться к самым разным условиям среды, в том числе и экстремальным.

Ключевые слова: цианобактериальные “цветения”, цианотоксины, микроцистины, одоранты, геосмин, 2-метилизоборнеол

DOI: 10.31857/S0320965220060170

Цианобактерии (или синезеленые водоросли) относятся к числу первых фотосинтезирующих организмов. Повышенный интерес к этой группе организмов в последние десятилетия обусловлен их стремительным распространением по всему миру, колонизацией водоемов самых разных климатических зон – от тропиков до антарктического пояса.

Цианобактерии встречаются в пресной, солоноватой и соленой воде, составляют значительную долю планктона, формируют цианобактериальные маты на дне озер, живут в симбиозе с высшими растениями и грибами (Burford et al., 2018). Являясь прокариотами, они имеют сходство с высшими эукариотическими водорослями, однако существенно отличаются от них по строению и физиолого-биохимическим свойствам.

Цианобактерии образуют токсины, различающиеся по характеру биологического действия, в том числе гепатотоксины, нейротоксины, цитотоксины, дерматотоксины. В результате многочисленных исследований идентифицированы и изучены токсинообразующие виды таких родов, как *Microcystis*, *Cylindrospermopsis* (*Raphidiopsis*),

Dolichospermum, *Aphanizomenon*, *Planktothrix*, *Nodularia* и др., однако значительное число видов пока исследовано недостаточно (O’Niel et al., 2012; Burford et al., 2016; Harke et al., 2016; Kurmaer et al., 2016; Li et al., 2016).

Массовое развитие токсинообразующих цианобактерий негативно влияет на водные экосистемы, приводит к изменению трофической структуры сообщества, гибели рыб, обеднению толщи воды кислородом и снижению ее качества (Robarts et al., 2005; Briland et al., 2020). Цианотоксины представляют реальную угрозу для здоровья человека, животных, многих представителей планктона, поэтому особое значение приобретают исследования потенциального синергетического действия различных биотических и абиотических факторов, оказывающих влияние на интенсивность распространения цианобактерий, образование токсинов, на соотношение токсигенных и нетоксигенных видов в пресноводном планктоне (Kaplan et al., 2012; Rastogi et al., 2015).

С цианобактериями связаны серьезные экономические и социальные проблемы. Основные экономические потери от цианобактериальных

“цветений” определяются расходами на очистку воды от токсинов и устранение неприятного вкуса и запаха питьевой воды (Dodds et al., 2009). Многие авторы отмечают, что в глобальном масштабе эти проблемы со временем будут только усиливаться (Wagner, Adrian, 2009; Carey et al., 2012).

Несмотря на сложный характер данного природного явления, его интенсивно исследуют во всем мире. Уже достигнуты определенные успехи, однако многие вопросы, которые важны для эффективной защиты от негативных последствий массового развития цианобактерий, пока не решены (Scholz et al., 2017). Настоящий обзор посвящен глобальному распространению цианобактерий в пресноводных водоемах, возможным причинам этого явления и его последствиям.

Свойства цианобактерий, способствующие их доминированию в водоемах

Цианобактерии – важный компонент фитопланктонных сообществ, однако их массовое развитие приводит к снижению видового разнообразия и сопровождается доминированием лишь небольшого числа видов (Molot, 2014; Sulis et al., 2014).

В результате длительной эволюции цианобактерии приобрели способность адаптироваться к самым экстремальным климатическим и геохимическим условиям (Hallock, 2005; Paul, 2008). Благодаря наличию капсул, они способны выдерживать высокие температуры; пигменты цианобактерий выполняют фотозащитную функцию, а газовые вакуоли придают клеткам плавучесть, что позволяет им перемещаться в слое воды и легко адаптироваться к изменению уровня освещенности или концентрации питательных веществ (Reynolds, 2006). При наступлении неблагоприятных условий покоящиеся клетки цианобактерий – акинеты, опускаются на дно водоема, где зимуют, а весной прорастают и всплывают на поверхность (Zilius et al., 2016).

Цианобактерии участвуют в создании мутуалистических и симбиотических ассоциаций с другими микроорганизмами, растениями и животными, что также способствует их выживанию в неблагоприятных условиях (Paerl, 2017). Пример таких ассоциаций с грибами – широко распространенные в природе лишайники (Тарасова и др., 2012).

Эти и другие свойства цианобактерий позволяют им занимать такие экстремальные экологические ниши, как ледяные озера Антарктиды и горячие источники, доминировать в планктоне и бентосе многих регионов Северного и Южного полушария (Lopes, Vasconcelos, 2011; Carey et al., 2012; Quiblier et al., 2013).

Бентосные цианобактерии образуют толстые маты, в которых доминируют представители родов *Oscillatoria* и *Phormidium* (Поляк, Сухаревич,

20196; Heath et al., 2011). К типичным представителям бентоса относятся и цианобактерии родов *Nostoc*, *Anabaena* (*Dolichospermum*), *Scytonema* (Smith et al., 2011). В отличие от планктонных цианобактерий, массовое развитие которых характерно, в основном, для мезо- и эвтрофных водоемов, образование цианобактериальных матов происходит и в олиготрофных водах (Scott, Marcarelli, 2012). Вода в олиготрофных водоемах обычно прозрачна, свет достигает дна, что способствует развитию бентосных цианобактерий.

Таким образом, уникальные морфологические и физиолого-биохимические свойства цианобактерий, их удивительная способность адаптироваться к любым факторам среды, выживать в экстремальных условиях, – одна из причин их глобального распространения, которую, как природное явление, устранить невозможно. Благоприятные условия среды, такие как увеличение среднегодовых температур, изменение климата, антропогенные факторы, способствуют проявлению этих свойств цианобактерий, и, как следствие, их стремительному распространению в мире.

Роль глобального потепления и изменения климата в распространении цианобактерий

Цианобактериальные “цветения” наблюдаются, главным образом, когда температура воды достигает 20–25°C, что превышает оптимальную температуру для развития других представителей пресноводного фитопланктона (Makhalanyane et al., 2015). Однако некоторые виды цианобактерий размножаются и в холодной воде, вызывая “цветение” воды в озерах подо льдом в зимний период, а *Planktothrix agardhii* (Gomont) Anagnostidis & Komárek вызывает “цветение” воды в водоемах круглый год (Halstvedt et al., 2007).

Изучение процессов, происходящих в 143 озерах Европы и Южной Америки, расположенных в различных климатических зонах, позволило установить, что с повышением температуры воды происходит увеличение частоты встречаемости цианобактерий (Kosten et al., 2012). Например, из европейских озер выявлена цианобактерия *Cylindrospermopsis (Raphidiopsis) raciborskii* (Woloszynska) Seenaya & Sabbaraju, типичный обитатель субтропических регионов (Briand et al., 2004). Авторы полагают, что широкое распространение *C. raciborskii* в европейских озерах, наблюдаемое с конца прошлого столетия, связано с глобальным потеплением и изменением климата.

Глобальное потепление и связанные с ним гидрологические изменения существенно влияют на многие физико-химические и биологические процессы, в том числе, на метаболизм и размножение цианобактерий. Потепление может способствовать росту цианобактерий, поскольку при

увеличении температуры скорость роста возрастает (Paerl, Paul, 2012).

Кроме того, благодаря наличию фотозащитных пигментов (каротиноидов) и поглощающих ультрафиолет компонентов (микоспорин-подобные аминокислоты) цианобактерии сохраняют жизнеспособность даже при экстремально высоких уровнях радиации (Paul, 2008; Carreto, Carignan, 2011). В условиях УФ-стресса включаются и другие защитные механизмы, например, образование антиокислительных ферментов – супероксиддисмутазы, каталазы, глутатионпероксидазы, и антиоксидантов – аскорбата, токоферолов и др. (He, Häder, 2002; Xue et al., 2005).

В результате глобального потепления и связанных с ним колебаний климата продолжительность сезонов дождей и засух возрастает. Частые сильные засухи приводят к увеличению солености воды в озерах, реках и эстуарных зонах. В этих условиях многие виды цианобактерий способны длительное время сохраняться в донных отложениях в виде цист (Potts, 1994). Некоторые виды родов *Anabaena*, *Anabaenopsis*, *Microcystis*, *Nodularia*, толерантны к солености (Tonk et al., 2007).

Поскольку водные объекты различаются по размерам, морфологии, солености, гидрологическим условиям и другим параметрам, для контроля цианобактерий необходимы специальные системы, учитывающие комплекс различных воздействий, характерных для каждого водоема (Paerl, Paul, 2012).

Повышение среднегодовых температур может не только способствовать росту цианобактерий, но и оказывать влияние на образование токсинов и соотношение токсигенных и нетоксигенных видов в планктоне. Показано, что не образующие токсинов виды цианобактерий *Planktothrix* обладают генами, кодирующими синтез циклического гептапептида – микроцистина, и при повышении температуры могут начать синтезировать токсины (Christiansen et al., 2008). Другие авторы (Dziallas, Grossart, 2011) также отмечают, что с повышением температуры штаммы *Microcystis aeruginosa* Kütz. em. Elenk., не обладающие токсическими свойствами, начинают синтезировать токсины, и приходят к выводу, что глобальное потепление способствует увеличению токсигенного потенциала цианобактерий. Сочетание повышенной температуры с другими абиотическими и биотическими факторами среды может оказывать синергетический эффект на процентное соотношение токсигенных видов в фитопланктоне (Rastogi et al., 2015).

Температура влияет и на другие особенности метаболизма цианобактерий, в том числе на образование различных структурных вариантов микроцистинов. Так, синтез высокотоксичного микроцистина LR коррелирует с температурой

25°C, а синтез менее токсичного микроцистина RR – с более высокой температурой (Поляк, Сухаревич, 2017). В последние годы значительное влияние температуры на физические, химические и биологические процессы в водоемах подчеркивается многими авторами (Paerl et al., 2016; Scholz et al., 2017).

Следует отметить, что в результате и регионального, и глобального потепления происходит преждевременное таяние льда, а замерзание воды задерживается (Hodgkins, 2013), что способствует высокой активности и росту цианобактерий (Kosten et al., 2012; Paerl, Paul, 2012).

Таким образом, глобальное потепление можно рассматривать как важнейший природный процесс, способствующий стремительному распространению и доминированию цианобактерий в водоемах. Однако необходимо отметить, что оценка влияния данного фактора на вероятность глобального распространения цианобактерий сделана пока лишь для небольшого количества видов (Scholz et al., 2017).

Роль антропогенного загрязнения водоемов в распространении цианобактерий

На протяжении последнего столетия наблюдается постоянный рост количества эвтрофированных водоемов, связанный с интенсивным развитием сельского хозяйства, ростом городов и развитием промышленности (Conley et al., 2009; Smith et al., 2015). За последние десятилетия удвоились объемы производства сельскохозяйственной продукции, выросли орошаемые посевные площади, которые, кроме того, удобряют биогенными соединениями – азотом и фосфором (Novotny, 1999; Scholz et al., 2017). Внесенные в почву азот и фосфор легко попадают в поверхностные воды.

Основным источником биогенных соединений считаются сточные воды (Paerl, Fulton, 2006). Рост численности населения, развитие экономики, урбанизация, несовершенные системы водочистки становятся причиной увеличения концентрации азота и фосфора в водоемах многих стран (Van Drecht et al., 2009). Проблема загрязнения водоемов биогенными соединениями усугубляется еще и тем, что они играют значительную роль в развитии массовых видов цианобактерий. Роль азота и фосфора в процессах “цветения” водоемов подтверждается результатами многих исследований (Jiang et al., 2008; Moisander et al., 2009; Kahru et al., 2020).

Азот служит важным питательным веществом для цианобактерий, составляющим значительную часть их биомассы. Цианобактериям азот необходим не только для роста, но и для синтеза токсинов. В первую очередь это относится к ци-

анобактериям, которые не являются азотфиксаторами (Lehtimäki et al., 1997). Так, представители рода *Microcystis*, не обладающие механизмом азотфиксации, способны использовать органические источники азота и, прежде всего, свободные растворимые аминокислоты – аланин, аргинин, лейцин, глютаминовую кислоту (Dai et al., 2009).

Помимо азота, существенным элементом для роста цианобактерий является фосфор – необходимый компонент клеточных фосфолипидов, АТФ, нуклеиновых кислот. Данные о влиянии фосфора на токсинообразование цианобактерий не однозначны. Результаты исследований одних авторов показывают, что фосфор значительно повышает синтез микроцистина LR (Kotak et al., 1995), по результатам других, он не оказывает на образование микроцистинов значимого действия (Watanabe, Oishi, 1985; Polyak et al., 2013). Имеются данные, что *Microcystis aeruginosa* образует максимальное количество микроцистина в условиях лимитации по фосфору (Oh et al., 2000).

Не только сами биогенные элементы, но и их соотношение – важный фактор, оказывающий влияние на доминирование цианобактерий (Булгаков, Левич, 1995). Массовое развитие цианобактерий связывают с относительно низким соотношением концентраций азота и фосфора в среде ($N : P < 25$). Вероятно, представления о фосфоре, как основном критерии контроля цианобактериальных “цветений”, требуют ревизии (Rastogi et al., 2015).

Цианобактерии – фотоавтотрофные организмы, для своей жизнедеятельности они используют энергию света. Кроме того, цианобактерии способны поглощать органические источники углерода и использовать их в качестве источника энергии. При низком, недостаточном для фотосинтеза уровне освещенности гетеротрофная утилизация органических субстратов становится важной составляющей стратегии выживания цианобактерий (Абдуллин, Багмет, 2016).

Некоторые из органических соединений, загрязняющих водные экосистемы, стимулируют рост и токсинообразование цианобактерий. Так, гербицид пентахлорфенол способствует росту *M. aeruginosa*, а антибиотик амоксилин стимулирует рост и образование микроцистина (De Moraes et al., 2014; Liu et al., 2015). Значительное повышение синтеза микроцистина у *M. aeruginosa* отмечено и в присутствии неионогенного ПАВ – нонилфенола (Поляк, Сухаревич, 2016; Wang et al., 2007). Азольные соединения ингибируют рост цианобактерий, но могут способствовать образованию более токсичных структурных вариантов цианотоксинов (Поляк, 2015).

Антропогенные вещества, поступающие в водоемы, накапливаются в донных отложениях и становятся источником питательных веществ для

бентосных цианобактерий (Paerl et al., 2016). При повышении концентрации биогенных элементов возрастает мутность воды, что ограничивает фотосинтетическую активность фитопланктона в верхних слоях. Такие условия благоприятны для цианобактерий, которые обладают плавучестью, и не являются азотфиксаторами. Так, представители рода *Microcystis* часто доминируют в загрязненных озерах с повышенной мутностью (Paerl, Fulton, 2006).

В загрязненных, богатых биогенными соединениями водоемах доминирование цианобактерий может быть связано и с фотосинтетическими процессами. Активное осуществление фотосинтеза при интенсивном размножении цианобактерий, сопровождается значительным потреблением углекислоты и резким увеличением pH (≥ 10). Такие изменения гидрологических условий неблагоприятно сказываются на других компонентах планктона (Paerl, Paul, 2012).

Основная часть исследований влияния антропогенных факторов на распространение цианобактерий выполнена для пресноводных цианобактерий и, значительно меньшая – для представителей морских экосистем. Тем не менее, авторы этих исследований полагают, что глобальное распространение цианобактерий в морях также во многом определяется увеличением содержания биогенных соединений (Glibert, Burford, 2017). Не вызывает сомнения тот факт, что глобальное потепление, изменение климата, обогащение водоемов биогенными соединениями и другими загрязняющими веществами антропогенного происхождения, оказывают совокупный эффект на распространение цианобактерий.

Распространение токсигенных цианобактерий

Основным негативным и опасным свойством цианобактерий является образование метаболитов, обладающих повышенной токсичностью – цианотоксинов. Глобальная экспансия токсигенных цианобактерий представляет наиболее серьезную угрозу для окружающей среды (Paerl, 2017). В пресноводных объектах к токсигенным относятся до 70% цианобактерий (Pham et al., 2015), и даже не образующие токсинов виды имеют гены, кодирующие синтез, например, микроцистинов (Christiansen et al., 2008).

По химической структуре токсины делят на III группы – пептиды, алкалоиды и липополисахариды. Токсины третьей группы являются структурным компонентом клеточных мембран (Волoshко, Пиневич, 2014). Вопрос о роли токсинов двух первых групп в метаболизме цианобактерий пока остается дискуссионным. В клетках цианобактерий они могут выполнять различные функции, в том числе, функцию сидерофоров,

Таблица 1. Основные группы токсинов цианобактерий и их биологическая активность (по: Волошко, Пиневиц, 2014; Поляк, Сухаревич, 2017; Dittmann et al., 2013)

Токсины	Продуценты токсинов	Биологическая активность
Пептиды		
Микроцистины	<i>Microcystis, Anabaena, Nostoc, Oscillatoria, Phormidium</i> и др.	Ингибируют протеинфосфатазы, нарушают цитоплазматическую мембрану, канцерогены
Нодуларины	<i>Nodularia spumigena</i> Mertens ex Bornet et Flahault	
Цилиндроспермопсины	<i>Anabaena, Aphanizomenon, Cyndrospermopsis, Umezakia</i>	
Алкалоиды		
Анатоксины	<i>Anabaena, Oscillatoria, Aphanizomenon, Phormidium</i>	Нейротоксины, ингибируют ацетилхолинэстеразу
Сакситоксин и его аналоги	<i>Anabaena, Lyngbya, Planktothrix, Aphanizomenon, Cyndrospermopsis</i>	Нейротоксины, блокируют натриевые каналы
Липополисахариды		
Липополисахариды	Вероятно, все цианобактерии	Эндотоксины, вызывают воспаления, раздражают желудочно-кишечный тракт

участвовать в адаптации цианобактерий к изменяющимся условиям среды (освещенности, содержанию питательных веществ), в процессах quorum sensing регуляции, в аллелопатических взаимодействиях (Omidi et al., 2018). Аллелопатические взаимодействия, как одна из форм экологической конкуренции между организмами, широко распространены в природе, в том числе в водных биоценозах (Поляк, Сухаревич, 2019а). Экологическими последствиями аллелопатических эффектов и усиления синтеза цианотоксинов в присутствии других организмов являются накопление токсинов в пищевой цепи и снижение биоразнообразия (Pei et al., 2020).

Циклические пептиды (микроцистины и нодуларины) растворимы в воде и легко проникают через липидные мембраны всех живых организмов (табл. 1). Их высокая токсичность объясняется наличием уникальной кислоты Adda (3-амино-9-метокси-2,6,8-триметил-10-фенилдека-4,6-диеновой кислоты), которая выявлена только в токсинах цианобактерий (Harke et al., 2016), и циклической структурой (рис. 1). Линейные пептиды почти не проявляют токсических свойств, они в 100 раз менее токсичны, чем их циклические эквиваленты (Namikoshi, Rinehart, 1996).

К сильнодействующим токсинам относятся сакситоксин и его аналоги, известные под общим названием паралитические токсины моллюсков (paralytic shellfish toxins, PSTs). Они представляют собой группу разнообразных гетероциклических соединений (Carmichael, 1997). Анатоксины и PSTs обладают выраженным нейротоксическим действием (табл. 1). В последнее время наблюда-

ется рост количества сообщений о выделении сакситоксин-продуцирующих цианобактерий из водоемов не только в тропических и субтропических, но и умеренных широтах (Белых и др., 2015).

С высокой токсичностью цианотоксинов связана повышенная опасность при использовании воды из пресноводных водоемов и резервуаров, в которых развиваются цианобактерии, для питьевых целей и полива, а также при купании и рыболовстве в пресных и морских водах (Carmichael, 2001).

По функциональным свойствам токсины разделяют на пять групп: гепатотоксины, нейротоксины, цитотоксины, дерматотоксины и внутриклеточные липополисахариды (Rastogi et al., 2014). К нейротоксинам относят и β -N-метил-амино-L-аланин (ВМАА). Эта небелковая аминокислота открыта сравнительно недавно, но уже обнаружена во многих странах Африки, Азии, Европы и Америки (Поляк, Сухаревич, 2017). ВМАА, который образуют почти все цианобактерии, отличается повышенной токсичностью и может быть причиной таких тяжелых заболеваний, как болезни Альцгеймера и Паркинсона (Попова, Кокшарова, 2016; Merel et al., 2013).

При изучении токсигенных цианобактерий основное внимание уделяется представителям планктона и существенно меньшее – представителям бентосных сообществ пресноводных водоемов. В то же время известно, что бентосные цианобактерии образуют множество токсинов, в том числе, и токсичных метаболитов, характерных для планктонных форм (Quiblier et al., 2013).

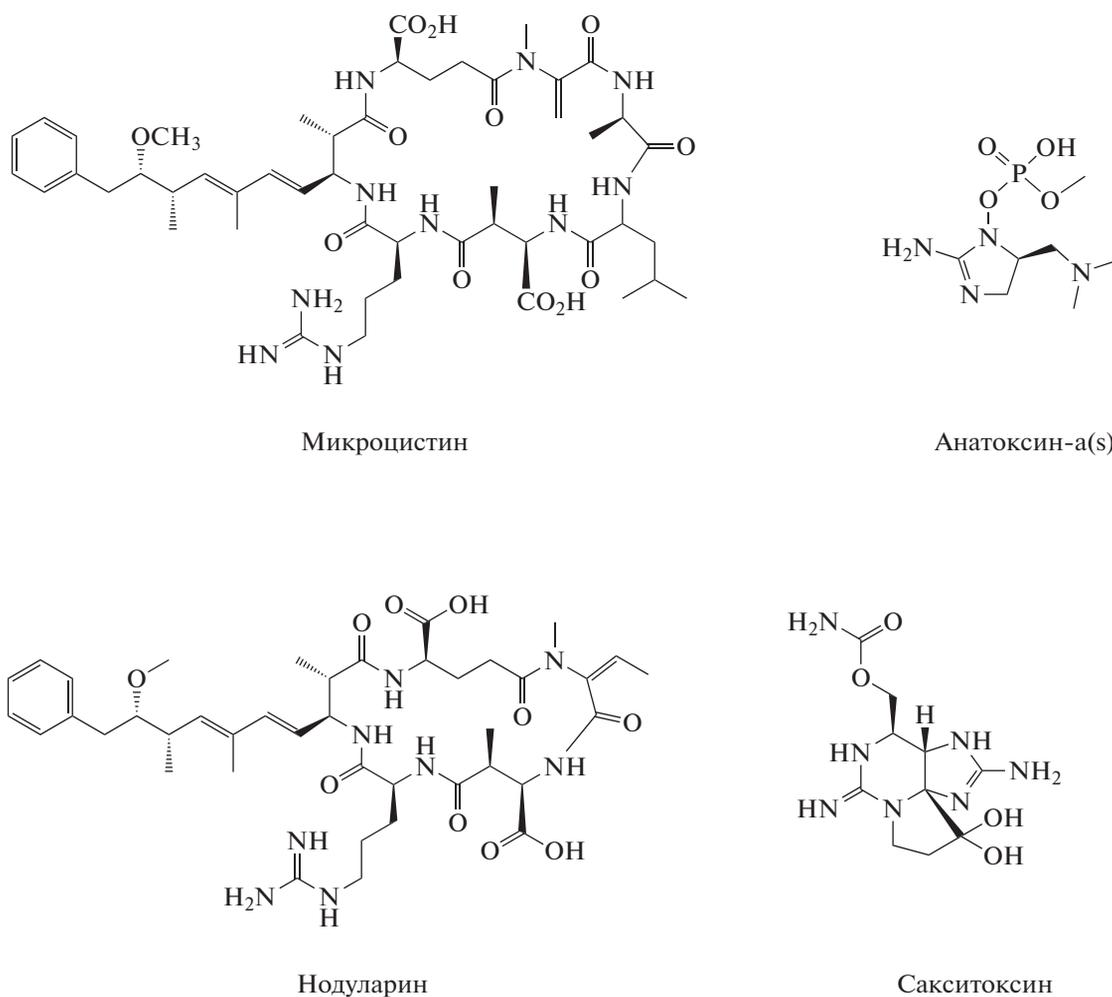


Рис. 1. Структуры микроцистина, нодуларина, анатоксина-а(s) и сакситоксина.

Токсинообразование и рост бентосных цианобактерий, как и планктонных, зависит от многих физико-химических, климатических и антропогенных факторов.

В процессе интенсивного роста бентосные цианобактерии образуют толстые маты (до 70 см в толщину) (Dasey et al., 2005). При достижении определенной толщины маты могут отделяться от субстрата и накапливаться в береговой зоне. В этом случае риски для человека и животных возрастают.

Поскольку цианобактериальные “цветения” становятся серьезной проблемой для многих отраслей хозяйства, в том числе водоснабжения, рыболовства, рекреационного использования водоемов, туризма (Carmichael, 2001; Paerl et al., 2018), цианотоксины и их воздействие на человека активно изучают. Установлено, что цианотоксины могут вызывать различные заболевания, в том числе лихорадку, нервные расстройства, гастроэнтерит, болезни печени и почек, злокаче-

ственные опухоли и многие другие (Drobac et al., 2013; Kamal, Ahmad, 2014).

В организм человека и животных цианотоксины попадают с питьевой водой, пищей, при купании в реках и озерах, особенно во время “цветения” воды. Многочисленные случаи заболеваний человека и животных, связанные с цианотоксинами, зафиксированы в Европе, Азии, Африке, Австралии и Америке (Turner et al., 1990; Ueno et al., 1996; Jochimsen et al., 1998; Codd et al., 2005; Falconer, 2005).

Программы мониторинга и управления рисками, возникающими при токсичных “цветениях”, приняты во многих странах, однако, почти все они касаются планктонных форм цианобактерий. Несмотря на то, что продуцентами обнаруженных в питьевой воде цианотоксинов во многих случаях являются представители бентоса (Izaguirre et al., 2007; Smith et al., 2012), руководства по мониторингу и управлению рисками, связанными с бентосными цианобактериями, пока разра-

ботаны только в двух странах – в Новой Зеландии и на Кубе (Quiblier et al., 2013).

В России, несмотря на интенсификацию исследований, посвященных развитию массовых видов цианобактерий, в последние годы, они по-прежнему носят единичный характер (Поляк и др., 2011; Румянцев и др., 2011; Волошко, Пиневиц, 2014; Поляк и др., 2014; Чернова и др., 2017; Белых и др., 2020). В РФ отсутствует национальная программа по мониторингу токсичных “цветений” и изучению их возбудителей.

Одоранты цианобактерий и их негативный эффект на качество воды

Следует отметить еще одно негативное свойство цианобактерий, а именно, синтез метаболитов, ухудшающих органолептические свойства (вкус и запах) питьевой воды (Lee et al., 2017). Самые известные и хорошо изученные одоранты – геосмин и 2-метилизоборнеол (рис. 2), каждый из них существует в виде, как (+), так и (–) энантимеров. При этом наличие запаха связано, главным образом, с (–) энантиомерами (Watson et al., 2007).

Геосмин и 2-метилизоборнеол встречаются в природных условиях как одновременно, так и по отдельности, варьирует и концентрация каждого из них. Эти вещества нетоксичны, кроме того, их образование носит эпизодический характер, поэтому даже при ежегодном “цветении” водоема запах может не появляться годами.

Одорирующие вещества образуют многие бентосные и пелагические микроорганизмы, а также некоторые эукариоты – грибы, амёбы, печеночники (Jüttner, Watson, 2007). Особенно активно их синтезируют актиномицеты из рода *Streptomyces*. Тем не менее основным источником одорантов в природе считаются цианобактерии (Lee et al., 2017).

Геосмин и 2-метилизоборнеол содержатся как внутри клеток цианобактерий, так и в растворенном виде в воде. Соотношение внутри- и внеклеточных одорантов варьирует в зависимости от вида цианобактерий, их физиологического состояния, фазы роста и условий среды (Watson et al., 2016). Основной механизм выделения одорантов в среду – это разрушение клеток в результате различных процессов (Jüttner, Watson, 2007).

Химически геосмин и 2-метилизоборнеол относительно стабильны, кроме того, они устойчивы к биодegradации (Peter, von Gunten, 2007). В связи с этим, они могут длительное время сохраняться в воде, что осложняет ее очистку (Li et al., 2012). Запах геосмина ощущается при концентрации 0.001–0.02 мкг/л, 2-метилизоборнеола – 0.002–0.04 мкг/л (Бутакова, 2013). Под действием стресса (снижение температуры, фотоокисление и др.), а также в конце лета и осенью количество обра-

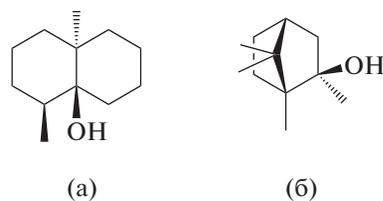


Рис. 2. Структура геосмина (а) и 2-метилизоборнеола (б).

зуемых цианобактериями и выделяемых в среду одорантов возрастает (Jüttner, Watson, 2007).

Таким образом, цианобактерии не только представляют угрозу для человека и животных, но и требуют значительных затрат на очистку воды от токсинов и одорантов, на создание условий, безопасных для туризма (Ibelings, Chorus, 2007; Dodds et al., 2009). Глобальное потепление и изменение климата может привести к тому, что эти расходы со временем существенно возрастут.

Значительные затраты требуются и при борьбе с биокоррозией (трубопроводов, оборудования электростанций, плотин и т.д.), вызванной цианобактериальным обрастанием в виде биопленок (Румянцев и др., 2011). Наносимый цианобактериями ущерб, проблемы в хозяйственной деятельности, негативное воздействие на окружающую среду и здоровье человека, свидетельствуют о необходимости интенсивных исследований процессов глобального распространения цианобактерий учеными разных стран.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время стремительное распространение токсигенных цианобактерий в пресноводных водоемах всего мира представляет значительную угрозу для человека, животных и окружающей среды в целом. Исследования, проведенные в последние десятилетия, позволили достичь реального прогресса в понимании этого явления и оценке действия различных факторов на развитие и распространение цианобактерий, однако многие вопросы пока не решены.

Результаты исследований свидетельствуют, что это опасное явление в значительной степени определяется уникальной физиологией цианобактерий и их уникальной способностью адаптироваться к разнообразным условиям среды, в том числе и экстремальным. Эти свойства обуславливают их доминирование в самых разных водоемах и климатических условиях.

Распространение цианобактерий в пресноводных и морских водоемах связано с постоянно возрастающей эвтрофикацией природных вод. Многие авторы полагают, что усиление процессов урбанизации и рост численности населения в будущем приведут к еще более активному раз-

множению и увеличению частоты встречаемости цианобактерий.

Другая важная причина этого природного явления – изменение климата, особенно, в совокупности с эвтрофикацией водоемов и физиологическими особенностями цианобактерий. Лабораторные и полевые наблюдения антропогенного загрязнения природных вод показывают, что сочетание повышенной температуры с увеличением содержания углекислого газа в атмосфере создают весьма благоприятные условия для доминирования цианобактерий в различных экосистемах.

В настоящее время предложено множество способов и подходов к решению этой проблемы, различных по степени сложности и затратам, как временным, так и экономическим. По мнению некоторых авторов, для контроля над ситуацией необходимы специальные системы, направленные на снижение скорости и степени потепления, глобальное “обуздание” парникового эффекта (Paerl, Paul, 2012). В противном случае глобальное потепление и изменение физико-химических параметров водоемов будут способствовать ускоренному распространению цианобактерий.

К важнейшим задачам относятся более обширные и глубокие исследования бентосных форм, от которых во многом зависит распространение и сохранение жизнеспособности цианобактерий (Quiblier et al., 2013; Burford et al., 2020).

Для снижения негативных последствий цианобактериальных “цветений” необходим эффективный экологический мониторинг водоемов, в том числе контроль степени их эвтрофикации, изучение качественного и количественного состава фитопланктона, определение содержания цианотоксинов. Ограничение дальнейшего распространения токсигенных цианобактерий может стать одной из сложнейших задач современного мира, для решения которой необходимы лабораторные и полевые исследования и объединенные усилия биологов, химиков, экологов и других специалистов разных стран.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Госзадания при поддержке Минобрнауки России по теме АААА-А19-119020190122-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдуллин Ш.Р., Багмет В.Б. 2016. Миксотрофия цианобактерий и водорослей в условиях пещер // Журн. общ. биол. Т. 77. № 1. С. 54.
- Белых О.И., Гладких А.С., Сороковикова Е.Г. и др. 2015. Сакситоксин-продуцирующие цианобактерии в озере Байкал // Сибирский экол. журн. Т. 22. № 2. С. 229.
- Белых О.И., Тихонова И.В., Кузьмин А.В. и др. 2020. Токсин-продуцирующие цианобактерии в озере Байкал и водоемах Байкальского региона // Теоретическая и прикладная экология. № 1. С. 21.
- Булгаков Н.Г., Левич А.П. 1995. Биогенные элементы в среде и фитопланктон: отношение азота к фосфору как самостоятельный регулирующий фактор // Успехи соврем. биол. Т. 15. Вып. 1. С. 13.
- Бутакова Е.А. 2013. Особенности одорирующих веществ (геосмина и 2-метилизоборнеола) как вторичных метаболитов цианобактерий // Физиол. раст. Т. 60. С. 537.
- Волошко Л.Н., Пиневиц А.В. 2014. Разнообразие токсинов цианобактерий // Астрах. вест. экол. обр. № 1(27). С. 68.
- Поляк Ю.М. 2015. Азольные соединения как фактор воздействия на массовые виды цианобактерий // Вода: химия и экология. № 12. С. 10.
- Поляк Ю.М., Сухаревич В.И. 2016. Влияние нонилфенола на цианобактерию *Microcystis aeruginosa* в различных окислительно-восстановительных условиях среды // Вест. биотех. и физ.-хим. биол. им. Ю.А. Овчинникова. Т. 12. № 3. С. 23.
- Поляк Ю.М., Сухаревич В.И. 2017. Токсигенные цианобактерии: распространение, регуляция синтеза токсинов, способы их деструкции // Вода: химия и экология. № 11–12. С. 125.
- Поляк Ю.М., Сухаревич В.И. 2019а. Аллелопатические взаимоотношения растений и микроорганизмов в почвенных экосистемах // Успехи соврем. биол. Т. 2. С. 147.
- Поляк Ю.М., Сухаревич В.И. 2019б. Бентосные цианобактерии: особенности роста, физиологии и токсинообразования // Региональная экология. № 2(56). С. 57.
- Поляк Ю.М., Зайцева Т.Б., Петрова В.Н., Медведева Н.Г. 2011. Развитие массовых видов цианобактерий в условиях загрязнения тяжелыми металлами // Гидробиол. журн. Т. 47. № 1. С. 84.
- Поляк Ю.М., Шигаева Т.Д., Кудрявцева В.А., Сухаревич В.И. 2014. Влияние аэрации и редокспотенциала на рост, фотосинтез и токсинообразование цианобактерии *Microcystis aeruginosa* 973 // Вода: химия и экология. № 11. С. 60.
- Попова А.А., Кокшарова О.А. 2016. Нейротоксичная небелковая аминокислота – β-N-метиламино-L-аланин и ее роль в биологических системах // Биохимия. 2016. Т. 81. Вып. 8. С. 1021.
- Румянцев В.А., Крюков Л.Н., Поздняков Ш.Р., Жуковский А.В. 2011. Цианобактериальное “цветение” воды – источник проблем природопользования и стимул инноваций в России // Общество. Среда. Развитие. № 2. С. 222.
- Тарасова В.Н., Андросова В.И., Сониная А.В. 2012. Лишайники. Физиология, экология, лишеноиндикация. Петрозаводск: Изд-во Петрозавод. гос. ун-та.
- Чернова Е.Н., Русских Я.В., Жаковская З.А. 2017. Токсичные метаболиты сине-зеленых водорослей и методы их определения // Вестник СПбГУ. Физика и химия. Т. 4(62). Вып. 4. С. 440.
- Briand J.F., Lebourlangier C., Humbert J.F. et al. 2004. *Cylindropuntia raciborskii* (Cyanobacteria) invasion at

- mid-latitudes: Selection, wide physiological tolerance or global warming? // *J. Phycol.* V. 40. № 2. P. 231.
- Briland R.D., Stone J.P., Manubolu M. et al. 2020. Cyanobacterial blooms modify food web structure and interactions in western Lake Erie // *Harmful Algae.* V. 92. 101586.
<https://doi.org/10.1016/j.hal.2019.03.004>
- Burford M.A., Hamilton D.P., Wood S.A. 2018. Emerging HAB research issues in freshwater environments // *Global Ecology and Oceanography of Harmful Algal Blooms, Ecological Studies* 232. Cham: Springer. P. 381.
- Burford M.A., Beardall J., Willis A. et al. 2016. Understanding the winning strategies used by the bloom forming cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* // *Harmful Algae.* V. 54. P. 44.
- Burford M.A., Carey C.C., Hamilton D.P. et al. 2020. Perspective: Advancing the research agenda for improving understanding of cyanobacteria in a future of global change // *Harmful Algae.* V. 91. 101601.
<https://doi.org/10.1016/j.hal.2019.04.004>
- Carreto J.I., Carignan M.O. 2011. Mycosporine-like amino acids: relevant secondary metabolites. Chemical and ecological aspects // *Mar. Drugs.* V. 9. P. 387.
- Carey C.C., Ibelings B.W., Hoffman E.P. et al. 2012. Eco-physiological adaptations that favour freshwater cyanobacteria in a changing climate // *Water Res.* V. 46. P. 1394.
- Carmichael W.W. 1997. The cyanotoxins // *Adv. Bot. Res.* V. 27. P. 211.
- Carmichael W.W. 2001. Health effects of toxin producing cyanobacteria: the cyanoHABs // *Human Ecol. Risk Assessment.* V. 7. P. 1393.
- Christiansen G., Molitor C., Philmus B., Kurmayer R. 2008. Nontoxic strains of cyanobacteria are the result of major gene deletion events induced by a transposable element // *Mol. Biol. Evol.* V. 25. P. 1695.
- Codd G.A., Morrison L.F., Metcalf J.S. 2005. Cyanobacterial toxins: Risk management for health protection // *Toxicol. Appl. Pharmacol.* V. 203. P. 264.
- Conley D.J., Paerl H.W., Howarth R.W. et al. 2009. Ecology. Controlling eutrophication: Nitrogen and phosphorus // *Science.* V. 323. P. 1014.
- Dai R., Liu H., Qu J., Zhao X., Hou Y. 2009. Effects of amino acids on microcystin production of the *Microcystis aeruginosa* // *J. Hazard. Mater.* V. 30. № 161 (2–3). P. 730.
- Dasey M., Ryan N., Wilson J. et al. 2005. Investigations into the taxonomy, toxicity and ecology of benthic cyanobacterial accumulations in Myall Lake, Australia // *Mar. Freshwater Res.* V. 56. P. 45.
- De Morais P., Stoichev T., Basto M.C.P. et al. 2014. Cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* response to pentachlorophenol and comparison with that of the microalga *Chlorella vulgaris* // *Water Res.* V. 52. P. 63.
- Dittmann E., Fewer D.P., Neilan B.A. 2013. Cyanobacterial toxins: biosynthetic routes and evolutionary roots // *FEMS Microbiol. Rev.* V. 37. P. 23.
- Dodds W.K., Bouska W.W., Eitzmann J.I. et al. 2009. Eutrophication of U.S. freshwaters: analysis of potential economic damages // *Environ. Sci. Technol.* V. 43. P. 12.
- Drobac D., Tokido N., Simeunovic J. et al. 2013. Human exposure to cyanotoxins and their effects on health // *Archives Indust. Hygiene Toxicol.* V. 64. P. 305.
- Dziallas C., Grossart H.-P. 2011. Increasing oxygen and water temperature select for toxic *Microcystis* sp. // *PLoS ONE.* V. 6. № 9. P. 1.
- Falconer I.R. 2005. Prevention, mitigation and remediation of cyanobacterial blooms in reservoirs // *Cyanobacterial Toxins of Drinking Water Supplies.* London: CRC Press. P. 215.
- Glibert P.M., Burford M.A. 2017. Globally changing nutrient loads and harmful algal blooms: Recent advances, new paradigms, and continuing challenges // *Oceanography.* V. 30. P. 58.
- Hallock P. 2005. Global change and modern coral reefs: new opportunities to understand shallow-water carbonate depositional processes // *Sedimentary Geol.* V. 175. P. 19.
- Halstvedt C.B., Rohrlack T., Andersen T. et al. 2007. Seasonal dynamics and depth distribution of *Planktothrix* spp. in Lake Steinsfjorden (Norway) related to environmental factors // *J. Plankt. Res.* V. 29. № 5. P. 471.
- Harke M.J., Steffen M.M., Gobler C.J. et al. 2016. A review of the global ecology, genomics, and biogeography of the toxic cyanobacterium, *Microcystis* spp. // *Harmful Algae.* V. 54. P. 4.
- He Y.-Y., Häder D.-P., 2002. Involvement of reactive oxygen species in the UV-B damage to the cyanobacterium *Anabaena* sp. // *J. Photochem. Photobiol. B: Biology.* V. 66. P. 73.
- Heath M.W., Wood S.A., Ryan K.G. 2011. Spatial and temporal variability in *Phormidium* mats and associated anatoxin-a and homoanatoxin-a in two New Zealand rivers // *Aquat. Microb. Ecol.* V. 64. P. 69.
- Hodgkins G.A. 2013. The importance of record length in estimating the magnitude of climatic changes: an example using 175 years of Lake ice-out dates in New England // *Climate Change.* V. 119. P. 705.
- Ibelings B.W., Chorus I. 2007. Accumulation of cyanobacterial toxins in freshwater-seafood and its consequences for public health: A review // *Env. Pollut.* V. 150. P. 177.
- Izaguirre G., Jungblut A.D., Neilan B.A. 2007. Benthic cyanobacteria (Oscillatoriaceae) that produce microcystin-LR, isolated from four reservoirs in southern California // *Water Res.* V. 41. P. 492.
- Jiang Y., Ji B., Wong R.N.S., Wong M.H. 2008. Statistical study of the effects of environmental factors on the growth and microcystins production of bloom-forming cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* // *Harmful Algae.* V. 7. P. 127.
- Jochimsen E.M., Carmichael W.W., An J.S. et al. 1998. Liver failure and death after exposure to microcystins at a hemodialysis center in Brazil // *The New England J. Medicine* V. 338. P. 873.
- Jüttner F., Watson S.B. 2007. Biochemical and ecological control of geosmin and 2-methylisoborneol in source waters // *Appl. Environ. Microbiol.* V. 73. P. 4395–4406.
- Kahru M., Elmgren R., Kaiser J. et al. 2020. Cyanobacterial blooms in the Baltic Sea: Correlations with environmental factors // *Harmful Algae.* V. 92. 101739.
<https://doi.org/10.1016/j.hal.2019.101739>
- Kamal A.A., Ahmad I.Z. 2014. Cyanobacteria the “blue green algae” and its novel applications: A brief review // *Int. J. Innov. Appl. Stud.* V. 7. P. 251.
- Kaplan A., Harel M., Kaplan-Levy R.N. et al. 2012. The languages spoken in the water body (or the biological role of cyanobacterial toxins) // *Front. Microbiol.* V. 3. P. 1.

- Kosten S., Huszar V.L.M., Becares E. et al.* 2012. Warmer climates boost cyanobacterial dominance in shallow lakes // *Glob. Change Biol.* V. 18. P. 118.
- Kotak B.G., Lam A.K.-Y., Prepas E.E. et al.* 1995. Variability of the hepatotoxin microcystin-LR in hypereutrophic drinking water lakes // *J. Phycol.* V. 31. P. 248.
- Kurmayer R., Deng L., Entfellner E.* 2016. Role of toxic and bioactive secondary metabolites in colonization and bloom formation by filamentous cyanobacteria // *Harmful Algae.* V. 54. P. 69.
- Lehtimäki J., Moisander P., Sivonen K., Kononen K.* 1997. Growth, nitrogen fixation, and nodularin production by two baltic sea cyanobacteria // *Appl. Environ. Microbiol.* V. 63. № 5. P. 1647.
- Lee J., Rai P.K., Jeon Y.J. et al.* 2017. The role of algae and cyanobacteria in the production and release of odorants in water // *Environ. Pollut.* V. 227. P. 252.
- Li Z., Hobson P., An W. et al.* 2012. Earthy odor compounds production and loss in three cyanobacterial cultures // *Water Res.* V. 46. P. 5165.
- Li X., Dreher T.W., Li R.* 2016. An overview of diversity, occurrence, genetics and toxin production of bloom-forming *Dolichospermum (Anabaena)* species // *Harmful Algae.* V. 54. P. 54.
- Liu Y., Wang F., Chen X. et al.* 2015. Cellular responses and biodegradation of amoxicillin in *Microcystis aeruginosa* at different nitrogen levels // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* V. 111. P. 138.
- Lopes V.R., Vasconcelos V.M.* 2011. Planktonic and benthic cyanobacteria of European brackish waters: a perspective on estuaries and brackish seas // *Eur. J. Phycol.* V. 46. № 3. P. 292.
- Makhalanyane T.P., Valverde A., Velázquez D. et al.* 2015. Ecology and biogeochemistry of cyanobacteria in soils permafrost, aquatic and cryptic polar habitats // *Biodivers. Conserv.* V. 24. P. 819.
- Merel S., Walker D., Chicana R. et al.* 2013. State of knowledge and concerns on cyanobacterial blooms and cyanotoxins // *Environ. Int.* V. 59. P. 303.
- Moisander P.H., Ochiai M., Lincoff A.* 2009. Nutrient limitation of *Microcystis aeruginosa* in northern California Klamath River reservoirs // *Harmful Algae.* V. 8. P. 889.
- Molot L.A., Watson S.B., Creed I.F. et al.* 2014. A novel model for cyanobacteria bloom formation: the critical role of anoxia and ferrous iron // *Freshwater Biol.* V. 59. P. 1323.
- Namikoshi M., Rinehart K.L.* 1996. Bioactive compounds produced by cyanobacteria // *J. Industr. Microbiol. Biotechnol.* V. 17. P. 373.
- Novotny V.* 1999. Diffuse pollution from agriculture – A worldwide outlook // *Water Sci. Technol.* V. 39. P. 1.
- Oh H.M., Lee S.J., Jang M.H., Yoon B.D.* 2000. Microcystin production by *Microcystis aeruginosa* in a phosphorus-limited chemostat // *Appl. Environ. Microbiol.* V. 66. № 1. P. 176.
- Omidi A., Esterhuizen-Londt M., Pflugmacher S.* 2018. Still challenging: the ecological function of the cyanobacterial toxin microcystin – What we know so far // *Toxin Reviews.* V. 37. P. 87.
- O'Neil J.M., Davis T.W., Burford M.A., Gobler C.J.* 2012. The rise of harmful cyanobacteria blooms: the potential roles of eutrophication and climate change // *Harmful Algae.* V. 14. P. 313.
- Paerl H.W., Fulton R.S.* 2006. Ecology of harmful cyanobacteria // *Ecology of Harmful Algae.* Berlin: Springer. P. 95.
- Paerl H.W., Paul V.J.* 2012. Climate change: links to global expansion of harmful cyanobacteria // *Water Res.* V. 46. P. 1349.
- Paerl H.W., Gardner W.S., Havens K.E. et al.* 2016. Mitigating cyanobacterial harmful algal blooms in aquatic ecosystems impacted by climate change and anthropogenic nutrients // *Harmful Algae.* V. 54. P. 213.
- Paerl H.W.* 2017. Controlling cyanobacterial harmful blooms in freshwater ecosystems // *Microb. Biotechnol.* V. 10. P. 1106.
- Paerl H.W., Otten T.G., Kudela R.* 2018. Mitigating the expansion of harmful algal blooms across the freshwater-to-marine continuum // *Environ. Sci. Technol.* V. 52. P. 5519.
- Paul V.J.* 2008. Global warming and cyanobacterial harmful algal blooms // *Cyanobacterial Harmful Algal Blooms: State of the Science and Research Needs. Advances in Experimental Medicine and Biology.* V. 619. Springer. P. 239.
- Pei Y., Xu R., Hilt S., Chang X.* 2020. Effects of cyanobacterial secondary metabolites on phytoplankton community succession // *Co-Evolution of Secondary Metabolites. Reference Series in Phytochemistry.* Cambridge: Springer. P. 323.
- Peter A., von Gunten U.* 2007. Oxidation kinetics of selected taste and odor compounds during ozonation of drinking water // *Environ. Sci. Technol.* V. 41. P. 626.
- Pham T.L., Shimizu K., Dao T.S. et al.* 2015. Microcystin uptake and biochemical responses in the freshwater Clam *Corbicula leana* P., exposed to toxic and non-toxic *Microcystis aeruginosa*: Evidence of tolerance cyanotoxins // *Toxicol. Reports.* V. 2. P. 88.
- Polyak Y., Zaytseva T., Medvedeva N.* 2013. Response of toxic cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* to environmental pollution // *Water Air Soil Pollut.* V. 224. № 4. P. 1.
- Potts M.* 1994. Desiccation tolerance of prokaryotes // *Microbiol. Reviews.* V. 58. P. 755.
- Quiblier C., Wood S., Echenique-Subiabre I. et al.* 2013. A review of current knowledge on toxic benthic freshwater cyanobacteria – ecology, toxin production and risk management // *Water Res.* V. 47. P. 5464.
- Rastogi R.P., Sinha R.P., Incharoensakdi A.* 2014. The cyanotoxin-microcystins: current overview // *Reviews Environ. Sci. Biotechnol.* V. 13. № 2. P. 215.
- Rastogi R.P., Madamwar D., Incharoensakdi A.* 2015. Bloom dynamics of cyanobacteria and their toxins: Environmental health impacts and mitigation strategies // *Front. Microbiol.* V. 6. P. 1.
- Reynolds C.S.* 2006. Ecology of Phytoplankton (Ecology, Biodiversity and Conservation). Cambridge: Cambridge University Press.
- Robarts R.D., Waiser M.J., Arts M.T., Evans M.S.* 2005. Seasonal and diel changes of dissolved oxygen in a hypertrophic prairie lake // *Lakes and Reservoirs: Research and Management.* V. 10. P. 167.
- Scholz S.N., Esterhuizen-Londt M., Pflugmacher S.* 2017. Rise of toxic cyanobacterial blooms in temperate freshwater lakes: causes, correlations and possible countermeasures // *Toxicol. Environ. Chem.* V. 99. № 4. P. 543.

- Scott J.T., Marcarelli A.M. 2012. Cyanobacteria in freshwater benthic environments // *The Ecology of Cyanobacteria*. Dordrecht: Springer. P. 271.
- Smith F.M.J., Wood S.A., van Ginkel R. et al. 2011. First report of saxitoxin production by a species of the freshwater benthic cyanobacterium, *Scytonema* Agardh. // *Toxicon*. V. 57. P. 566.
- Smith F., Wood S.A., Wilks T. et al. 2012. Survey of *Scytonema* (Cyanobacteria) and associated saxitoxins in the littoral zone of recreational lakes in Canterbury (New Zealand) // *Phycologia*. V. 51. P. 542.
- Smith D.R., King K.W., Williams M.R. 2015. What is causing the harmful algal blooms in Lake Erie? // *J. Soil Water Conservation*. V. 70. P. 27.
- Sulis A., Buscarinu P., Soru O., Sechi G.M. 2014. Trophic state and toxic cyanobacteria density in optimization modeling of multi-Reservoir water resource systems // *Toxins*. V. 6. P. 1366.
- Tonk L., Bosch K., Visser P.M., Huisman J. 2007. Salt tolerance of the harmful cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* // *Aquat. Microb. Ecol.* V. 46. P. 117.
- Turner P.C., Gammie A.J., Hollinrake K., Codd G.A. 1990. Pneumonia associated with contact with cyanobacteria // *British Med. J.* V. 300. P. 1440.
- Ueno Y., Nagata S., Tsutsumi T. et al. 1996. Detection of microcystin, a blue-green algal hepatotoxin, in drinking water sampled in Haimen and Fusui, endemic areas of primary liver cancer in China, by highly sensitive immunoassay // *Carcinogenesis*. V. 17. P. 1317.
- Van Drecht G., Bouwman A.F., Harrison J., Knoop J.M. 2009. Global Nitrogen and 1651 Phosphate in Urban Wastewater for the Period 1970 to 2050 // *Global Biogeochem. Cycles*. V. 23. № 4. P. 1.
- Wagner C., Adrian R. 2009. Cyanobacteria dominance: quantifying the effects of climate change // *Limnol., Oceanogr.* V. 54. P. 2460.
- Wang J., Wang J., Xie P., Guo N. 2007. Effects of nonylphenol on the growth and microcystin production of *Microcystis* strains // *Environ. Res.* V. 103. P. 70.
- Watanabe M.F., Oishi S. 1985. Effects of environmental factors on toxicity of a cyanobacterium (*Microcystis aeruginosa*) under culture conditions // *Appl. Environ. Microbiol.* V. 49. № 5. P. 1342.
- Watson S.B., Charlton M., Yerubandi R. et al. 2007. Off flavour in large waterbodies: physics, chemistry and biology in synchrony // *Water Sci. Technol.* V. 55. P. 1.
- Watson S.B., Monis P., Baker P., Giglio S. 2016. Biochemistry and genetics of taste- and odor-producing cyanobacteria // *Harmful Algae*. V. 54. P. 112.
- Xue L., Zhang Y., Zhang T. et al. 2005. Effects of enhanced ultraviolet-B radiation on algae and cyanobacteria // *Crit. Rev. Microbiol.* V. 31. P. 79.
- Zilius M., De Wit R., Bartoli M. 2016. Response of sedimentary processes to cyanobacteria loading // *J. Limnol.* V. 75. P. 236.

Global Occurrence of Cyanobacteria: Causes and Effects

V. I. Sukharevich¹ and Y. M. Polyak¹. *

¹Saint-Petersburg Scientific Research Centre for Ecological Safety Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg, Russia

*e-mail: yuliapolyak@mail.ru

The rapid expansion of cyanobacteria in water bodies in recent decades occurs all over the world. It accompanied by water pollution with dangerous cyanotoxin metabolites, and represents a significant threat to humans, animals and the environment. Cyanobacteria cause serious problems in water purification from toxins, elimination of unpleasant taste and odor of drinking water, fight against biocorrosion caused by cyanobacterial fouling. Cyanobacterial blooms get in the way not only of water supply, but also of fishing, use of water bodies for recreation, and tourism. This review is devoted to the global occurrence of cyanobacteria in water ecosystems, the possible causes of this phenomenon, and its consequences. Among the main factors contributing to the expansion of cyanobacteria are global warming and climate change, the increasing eutrophication of natural waters and anthropogenic pollution, as well as the unique physiological characteristics of cyanobacteria, their ability to adapt to a variety of environmental conditions, including extreme environment.

Keywords: cyanobacterial blooms, cyanotoxins, microcystins, odorants, geosmin, 2-methylisoborneol

ФИТОПЛАНКТОН,
ФИТОБЕНТОС, ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 574.58

СОСТАВ, СТРУКТУРА И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА
ВЫСОКОМИНЕРАЛИЗОВАННОГО КАРСТОВОГО ОЗЕРА

© 2020 г. Е. Л. Воденева^{a, b, *}, А. Г. Охупкин^a, С. И. Генкал^c, П. В. Кулизин^a,
Е. М. Шарагина^a, К. О. Скамейкина^d

^aНижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, Институт биологии и биомедицины,
Нижний Новгород, Россия

^bНижегородский филиал “Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии”, Нижний Новгород, Россия

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

^dОАО “Гидроагрегат”, Павлово, Россия

*e-mail: vodeneva@mail.ru

Поступила в редакцию 11.11.2019 г.

После доработки 14.02.2020 г.

Принята к публикации 27.03.2020 г.

Рассмотрены особенности состава, развития и пространственного распределения фитопланктона высокоминерализованного карстового оз. Ключик (Нижегородская обл.), имеющего выраженный экотон по гидролого-гидрохимическим показателям. В западной части озера и в зоне экотона выявлен уникальный альгоценоз с несвойственным для водоемов средней полосы высоким количественным развитием (биомасса >130 г/м³) и преобладанием центрической диатомеи *Cyclotella distinguenda* Hustedt., редкого вида, нехарактерного для водных объектов Средней Волги. Вертикальное распределение фитопланктона показало наличие придонного максимума в зоне экотона и в районе максимальных глубин.

Ключевые слова: фитопланктон, состав, структура, вертикальное распределение, *Cyclotella distinguenda*, высокоминерализованное озеро

DOI: 10.31857/S0320965220050150

ВВЕДЕНИЕ

В условиях интенсивного антропогенного воздействия и глобального изменения климата изучение биологического разнообразия и структурно-функциональной организации водной биоты по-прежнему относится к актуальным направлениям современных гидробиологических исследований. Особую значимость эти исследования приобретают для природных охраняемых территорий, которые являются прототипами ненарушенных биогеоценозов и выполняют глобальную функцию сохранения биогеохимических взаимосвязей между биотической и абиотической компонентами экосистемы. Водоемы, которые находятся в первозданном состоянии, представляют собой идеальные объекты для оценки изменений в сообществах гидробионтов. К таким водоемам относятся карстовые озера, образовавшиеся в местах карстовых провалов и характеризующиеся разнообразием морфометрических, гидрологических и гидрохимических параметров, а также специфическим гидробиологическим режимом (Кор-

нева, 2000; Уникальные..., 2001; Палагушкина, 2004; Гусев, 2008а, 2008б; Баянов и др., 2009, 2014; Горохова, Паутова, 2009; Ternjej et al., 2010; Варгот и др., 2015).

Солоновато-водные сульфатные озера, азональные для европейской части России, редко встречаются среди карстовых водоемов. В Среднем Поволжье, где распространены карстовые явления, они составляют ≤0.1% общего числа озер (Уникальные..., 2001). Примером служат так называемые “голубые” озера окрестностей г. Казань (Уникальные..., 2001), Самарской обл. (Тарасова, 2010), Красноярского края (Кусковский, Кривошеев, 1989), Кавказа (Ефремов, 1988). Химический состав их вод определяется не поверхностным стоком, а особенностями карстовых провалов, образовавшихся при вымывании подземными водами растворимых горных пород.

К таким водоемам относится оз. Ключик (Доскинское Святое) – природно-исторический памятник Поволжья, расположенный в Павловском р-не Нижегородской обл. (Бакка, Киселева,

2009; Баянов, 2019). Уникальность озера определяется характером питания, которое осуществляется водами подземной р. Суринь, впадающей в озеро в виде ручья и вытекающей сформированным водотоком метровой глубины (Козлов и др., 2017); наличием экотона — переходной зоны, где зарегистрированы изменения гидрологических и гидрохимических параметров; сменой цвета воды от голубого в западной части до зеленоватого в центральной и восточной котловинах (Баянов, 2019).

В перечень приоритетных показателей качества воды и экологического статуса озер входят состав, численность и интенсивность развития фитопланктона (John, 2012; Rousseaux, Gregg, 2014; Salmaso et al., 2014), исследования которого позволяют расширить представления о структурно-функциональной организации сообществ гидробионтов карстовых озер.

Цель работы — определить особенности состава и пространственного распределения фитопланктона высокоминерализованного оз. Ключик под действием факторов среды и их градиентов, в том числе — экотонного эффекта.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Карстовое оз. Ключик (56°58' с.ш., 43°20' в.д.) относится к солоновато-водным (минерализация ~2 г/дм³, электропроводность 1515–1640 мкСм/см), малым (площадь 11 га) озерам с глубиной от 2 до 11.7 м. Озеро имеет котловину сложной формы (рис. 1). В поверхностных слоях воды отмечена высокая концентрация растворенного кислорода (10–11 мг/дм³ или 120–140% насыщения), снижающаяся в районе вклины до 4–6 мг/дм³ (~40% насыщения). Вода в западной части озера окрашена в голубоватый цвет, в центральной и восточной частях — в зеленоватый. Цветность воды постепенно нарастает от 40 град. в западной части озера до 62 и 80 град. в центральной и восточной частях. Западная часть озера, которая не замерзает даже в наиболее холодные зимы, характеризуется равномерным вертикальным распределением температуры, содержания кислорода и величины рН в течение всего года (Баянов, 2019). Летняя температура воды здесь не превышает 8–10°C, рН 7.4–7.5, прозрачность достигает 9.5 м. В центральной и восточной частях прозрачность снижается до 4.5 и 3.6 м соответственно, рН увеличивается до 8.1–8.2, поверхностный слой воды прогревается до 22–25°C, но ниже 1 м температура снижается, достигая 7.4–11.5°C у дна (Баянов, 2019). В переходной зоне (от западной части к центральной) регистрируются максимальные изменения гидрологических и гидрохимических показателей.

Материалом работы послужили 76 проб фитопланктона, собранных в озере в июне–августе 2017 г. Пробы отбирали батометром Руттнера на пяти станциях, где особенно ярко проявляются гидрохимические особенности озера (рис. 1). Станции 1 и 2 располагались в западной части водоема; ст. 4 и 5 — в центральной и восточной котловинах; ст. 3 — в переходной экотонной зоне. На всех станциях анализировали интегральные пробы, на ст. 1, 3, 5 в июле и августе дополнительно отбирали пробы через каждый метр от поверхности до дна. Пробы фиксировали йодно-формалиновым раствором, концентрировали до 5 мл сочетанием осадочного метода и прямой фильтрации (Okharkin et al., 2014) и просматривали под световым микроскопом (МЕИТ Techno, увеличение ×1000) с масляной иммерсией. Для учета фитопланктона использовали камеру Нажотта объемом 0.01 мл, биомассу вычисляли счетно-объемным методом. Для характеристики состава диатомовых водорослей готовили постоянные препараты с применением смолы Naphrax (Методика..., 1975). Качественный и количественный учет центрических диатомей проводили с помощью СЭМ JSM-25S (Genkal et al., 2019). Перечень руководств, использованных при идентификации видового состава фитопланктона, дан в работе Воденеевой, Кулизина (2019). К доминирующим отнесены виды с численностью или биомассой ≥10% общей величины, к субдоминантам — с численностью (биомассой) 5–10%. Сходство альгоценозов по видовому составу и биомассе оценивали методом попарных сравнений с помощью индексов Серенсена (качественная мера) и Серенсена–Чекановского (количественная мера) (Шитиков и др., 2003). При кластеризации данных использовали метод Варда, в качестве метрики — нормированное евклидово расстояние, выраженное в процентах $((D_{link}/D_{max}) \times 100)$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В альгофлоре оз. Ключик из девяти отделов водорослей выявлено 133 таксона (видовые, внутривидовые и определенные до рода). В сложении общего видового богатства ведущая роль принадлежит диатомовым водорослям (Bacillariophyta) — 46% общего списка видов. Другие систематические группы представлены беднее: Chlorophyta — 24%, Chrysophyta — 11%, Cyanoprokaryota — 8%, Xanthophyta, Raphidophyta, Euglenophyta, Cryptophyta и Dinophyta — <3% каждая. Удельное видовое богатство фитопланктона варьировало по станциям от 4 до 30 видовых и внутривидовых таксонов в пробе. В западной части озера оно было 13–20 таксонов для всей водной толщи и 4–15 для отдельных глубин, в зоне экотона (ст. 3) увеличивалось до 26–30 и 10–29 таксонов соответственно.

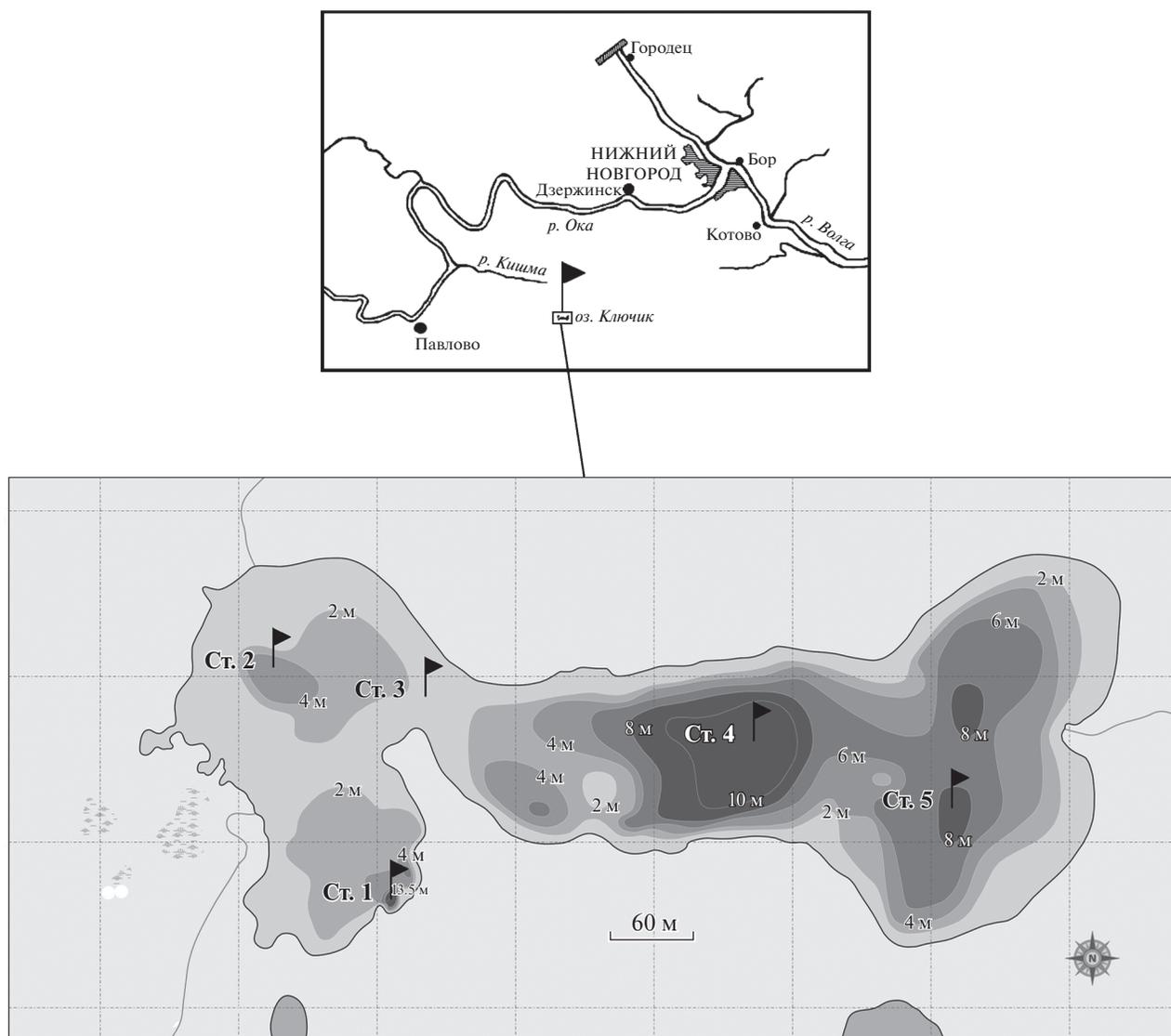


Рис. 1. Карта-схема оз. Ключик. Ст. 1–Ст. 5 – станции отбора проб. 2 м, 4 м, 6 м, 8 м, 10 м, 13,5 м – глубины.

Среди диатомовых водорослей наибольшим видовым богатством характеризовались пеннатные (36.8% общего состава), доминировали роды *Pinnularia*, *Gomphonema* и *Navicula*. Центрические диатомовые были представлены 12 видовыми таксонами (9%), наиболее часто встречались *Cyclotella distinguenda* Hustedt, *C. meneghiniana* Kütz., *Stephanodiscus hantzschii* Grunow, *S. minutulus* (Kütz.) Cleve et J.D. Möller, *S. neoastraea* (Håkanson et Hickel) emend Casper, Scheffler et Augsten, *S. triporus* Genkal et Kuzmin, *Handmannia comta* (Ehrenb.) Kociolek et Khursevich, *Discostella pseudostelligera* (Hust.) Houket Klee, *Melosira varians* C. Agardh (рис. 2).

В биотопическом отношении основу флористического списка представляли бентосные виды (33.3% общего видового состава), вторую пози-

цию занимали литоральные и истинно-планктонные виды (по 25.4%), третью – обитатели обрастаний различных субстратов (15.9%). Анализ соотношения географических элементов флоры выявил преобладание космополитов (87.1% числа видов с известной характеристикой) и невысокую долю бореальных видов (12.9%). По отношению к солёности воды преобладали индифференты (83.3%), по отношению к pH – алкалофилы (68.2%). Среди индикаторов органического загрязнения преобладали показатели β-мезосапробной зоны (50%), показатели более чистых вод – олигосапробы и α-β-мезосапробы составляли по 14.3%, α-мезосапробных и β-α-мезосапробных вод – 21.4%.

Наибольшее сходство видового состава водорослей выявлено для станций центральной и восточной акваторий озера (индекс Серенсена

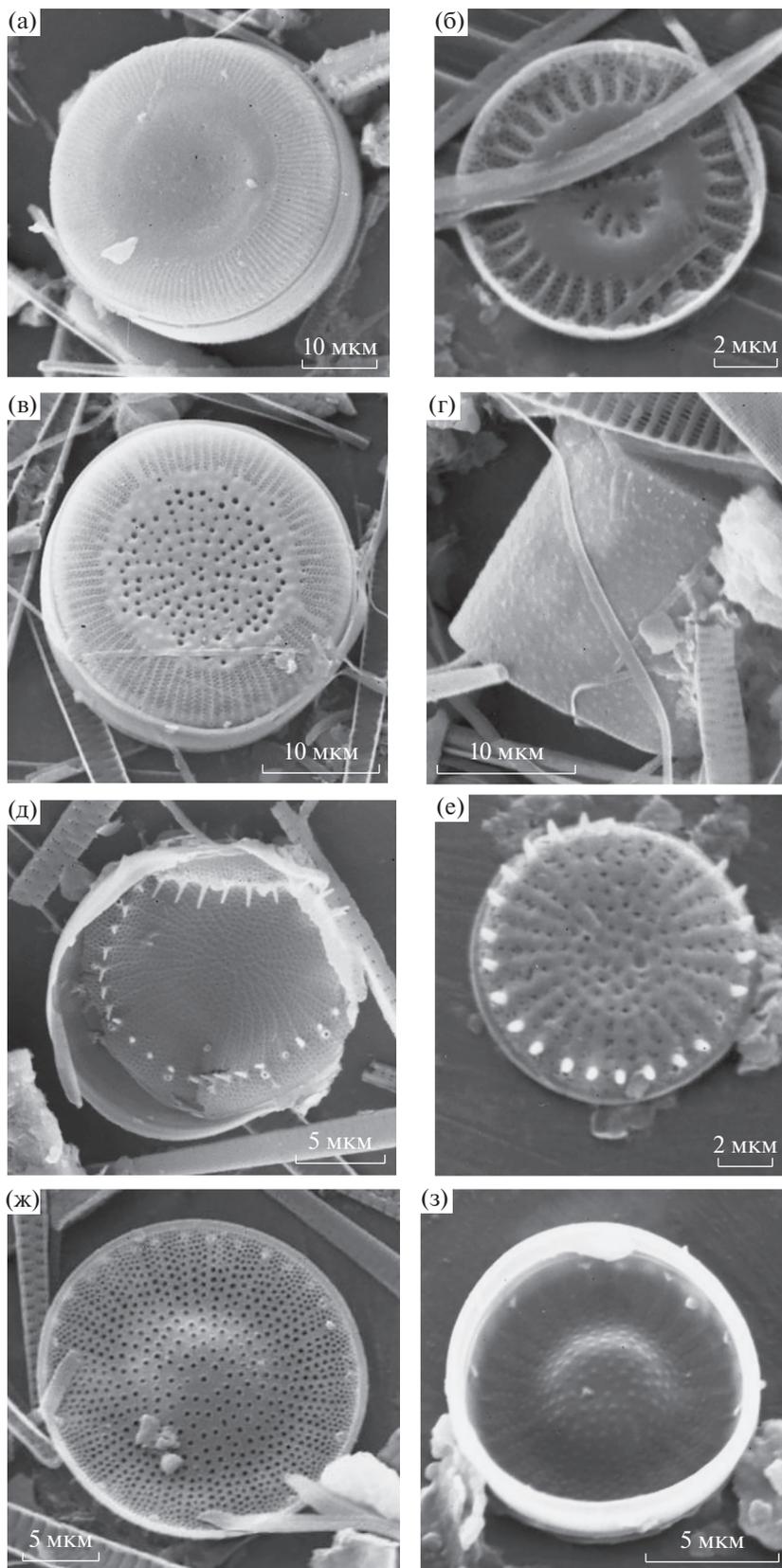


Рис. 2. Центрические диатомовые водоросли альгофлоры оз. Ключик: а – *Cyclotella distinguenda*, б – *Discostella pseudostelligera*, в – *Handmannia comta*, г – *Melosira varians*, д – *Stephanodiscus hantzschii*, е – *S. minutulus*, ж – *S. neoastraea*, з – *S. triporus*; а, в–е – створки с наружной поверхности, б, ж, з – с внутренней.

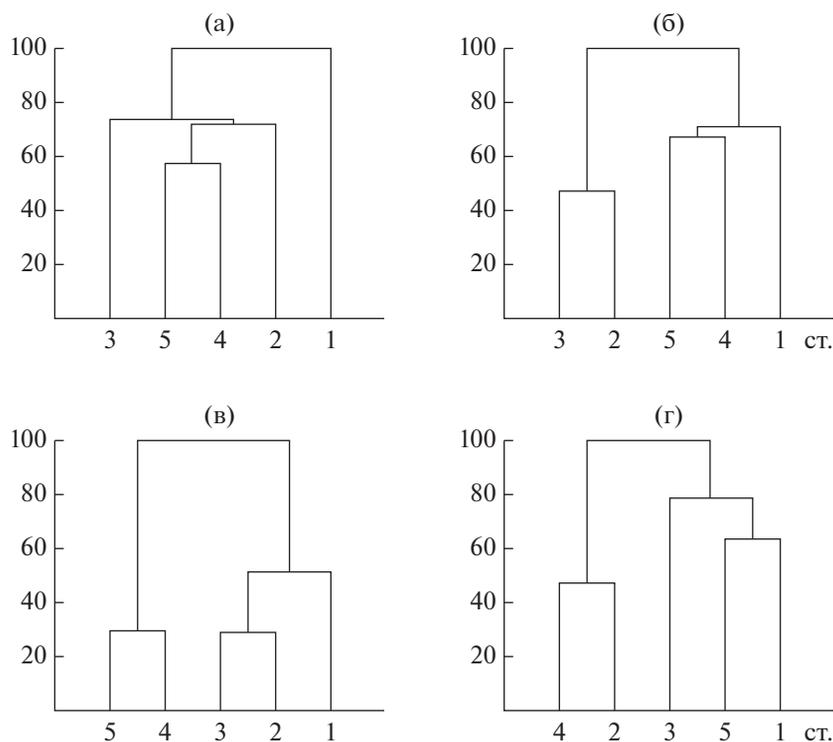


Рис. 3. Дендрогаммы сходства видового состава (а) и количественных показателей альгоценозов оз. Ключик в июне, июле и августе (б, в, г, соответственно). По оси ординат – расстояние объединения, по оси абсцисс – станции отбора проб.

0.62–0.72), максимальные различия с другими – для самой глубокой ст. 1 (индекс Серенсена 0.47–0.61). Специфичность количественного развития фитопланктона и состава ценозообразующих видов на этой станции подтверждают низкие величины индекса Серенсена–Чекановского (2–19%), а также результаты кластерного анализа (рис. 3). Максимальное своеобразие альгоценозов на ст. 1 было отмечено в июне и июле.

Пространственная неоднородность таксономического состава сопровождалась варьированием показателей количественного развития фитопланктона на станциях. В водной толще западной части озера (ст. 1 и 2) численность была 0.16–0.41 и 1.46–7.77 млн кл./л, биомасса – 0.71–1.25 и 5.21–23.14 г/м³ соответственно. В центральной (ст. 4) и восточной (ст. 5) части эти показатели изменялись в пределах 1.36–2.72 и 0.44–2.71 млн кл./л, 7.51–9.17 и 2.41–12.46 г/м³. Максимальное обилие фитопланктона (97 г/м³) отмечено на ст. 3. В течение летнего сезона биомасса колебалась в диапазоне величин, свойственных водам разной трофии – от олиготрофных до гипертрофных (рис. 4).

Основу численности и биомассы формировали диатомовые водоросли. На всей акватории озера развивалась центрическая диатомея *Cyclotella distinguenda*, которая всегда входила в состав

доминантов и часто преобладала по биомассе над другими видами. В ее популяциях встречались только одиночные крупные клетки с диаметром створок от 11.4 до 40 мкм, достигая 34–40 мкм в нижних слоях воды. Число штрихов в 10 мкм менялось от 11 до 16, краевые выросты с тремя опорами располагались на каждом шестом интерштрихе, имелся один двугубый вырост.

В западной части озера наиболее значимыми видами были также диатомовые *Melosira varians* и *Navicula radiosa* Kütz., виды рода *Pinnularia* и рафидофитовые водоросли *Vacuolaria* sp. В зоне экотона формировались олигодоминантные комплексы, в них преобладала *Cyclotella distinguenda* в сопровождении бентосных форм *Navicula radiosa* и видов рода *Pinnularia*. В центральной и восточной частях сохранялось доминирование центрических диатомей с господством *Cyclotella distinguenda*, в группе содоминантных и сопутствующих пеннатных диатомовых наряду с видами рода *Pinnularia*, отмечены представители родов *Ulnaria* и *Nitzschia*. Заметной численности (до 20% общей) в этом районе достигали золотистые водоросли из рода *Dinobryon*, а по биомассе (до 40% общей) – динофлагелляты *Ceratium hirundinella* (O.F. Müller) Dujardin.

Вертикальное распределение фитопланктона в западной части озера (ст. 1) также отражало ведущую роль диатомовых водорослей, их доля в

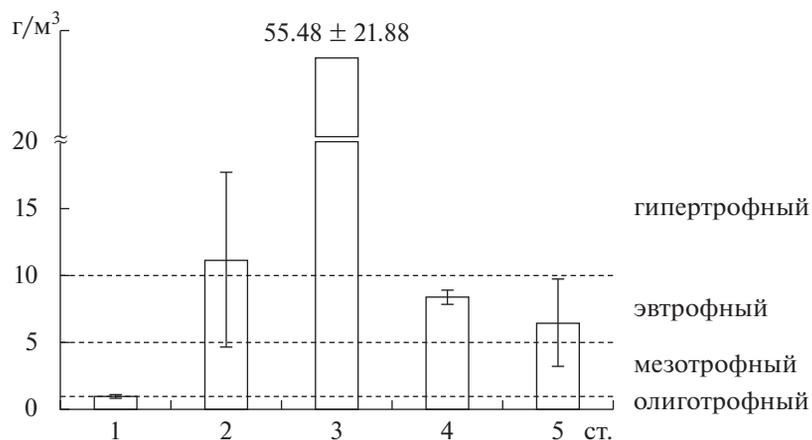


Рис. 4. Средняя за период наблюдения биомасса фитопланктона на станциях оз. Ключик. Справа от диаграммы указан трофический статус водоема, соответствующий данным значениям биомасс.

общих показателях обилия по всей глубине достигала 60–100% (рис. 5). В июле биомасса варьировала от 0.05 до 4.24 г/м³ с максимумом в зоне эпилимниона, в августе – от 0.01 до 1.52 г/м³ с максимумом у дна. От поверхности до глубины 6–7 м основу альгоценозов (до 89% биомассы) создавала *Cyclotella distinguenda* с незначительными показателями обилия (от 0.04 до 3.81 г/м³ и от 0.01 до 0.12 г/м³ в июле и августе соответственно); на глубине 8–9 м ее вклад снижался до 6–17%, уступая видам *Melosira varians* (до 72% общей биомассы) и *Meridion circulare* (Grev.) C. Agardh (до 18%).

В восточной части (ст. 5) отмечена более сложная структура сообщества (рис. 5). На диатомовые водоросли приходилось 2–40% общей численности и 3–50% биомассы, лишь в июле в придонных слоях биомасса была до 80%. *Cyclotella distinguenda* сохраняла свое лидирующее положение, но при более низких количественных показателях. Заметного развития достигали жгутиковые динофитовые *Ceratium hirundinella* и *Peridinium cinctum* Ehrenb. В июле их присутствие зарегистрировано на всех глубинах, доля в биомассе изменялась от 14 до 89%. В августе динофитовые водоросли с биомассой 1.5–3.8 г/м³ (65–72% общей) отмечены на глубине 5–7 м, в поверхностном и придонном слоях зафиксировано высокое обилие криптофитовых. На глубине 2–5 м обнаружен редкий для планктона водоемов бассейна Средней Волги вид рафидофитовых водорослей *Vacuolaria* sp., достигающий заметного развития.

В мелководной переходной зоне (ст. 3) вертикальное распределение фитопланктона было неоднородным. У поверхности численно преобладали диатомовые водоросли, по биомассе, суммарные величины которой достигали 2.9–3.6 г/м³, – динофлагелляты. Ниже 0.5 м общие показатели развития

фитопланктона и вклад диатомовых резко возрастали, и на глубине 2 м (у дна) получены рекордно высокие для водоемов бассейна Средней Волги величины. В июле и августе численность достигала 29 и 65 млн кл./л соответственно, биомасса – 63 и 130 г/м³ при полном господстве (99–100%) диатомовых водорослей и массовом развитии *Cyclotella distinguenda*.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

К ведущим факторам формирования и развития альгоценозов карстовых водоемов относятся их морфометрические характеристики, минерализация (Уникальные..., 2001), рН воды, трофический статус (Гусев, 2011), а также особенности окружающего ландшафта (Палагушкина, 2004). Известно, что видовой состав водорослей связан со степенью минерализации водоема (Воронихин, 1953). В солоноватых озерах одного и того же региона качественный состав беднее, чем в пресных, но количественные показатели развития водорослей могут быть гораздо выше (Уникальные..., 2001).

Фитопланктон оз. Ключик существенно отличается от других карстовых водоемов лесной и лесостепной ландшафтно-географических зон Европейской России (Гусев, 2011; Палагушкина, 2004) по составу крупных таксонов (отделов). При относительно небогатом видовом разнообразии альгофлора оз. Ключик характеризуется высокой представленностью диатомовых и золотистых, но меньшим участием зеленых водорослей и цианопрокариот. Высокая доля диатомовых и низкая доля зеленых водорослей отмечена в Голубом озере Самарской обл. (Тарасова, 2010). Альгофлора оз. Ключик сформирована донными формами и водорослями обрастаний при бедности истинно планктонных видов. Преобладают

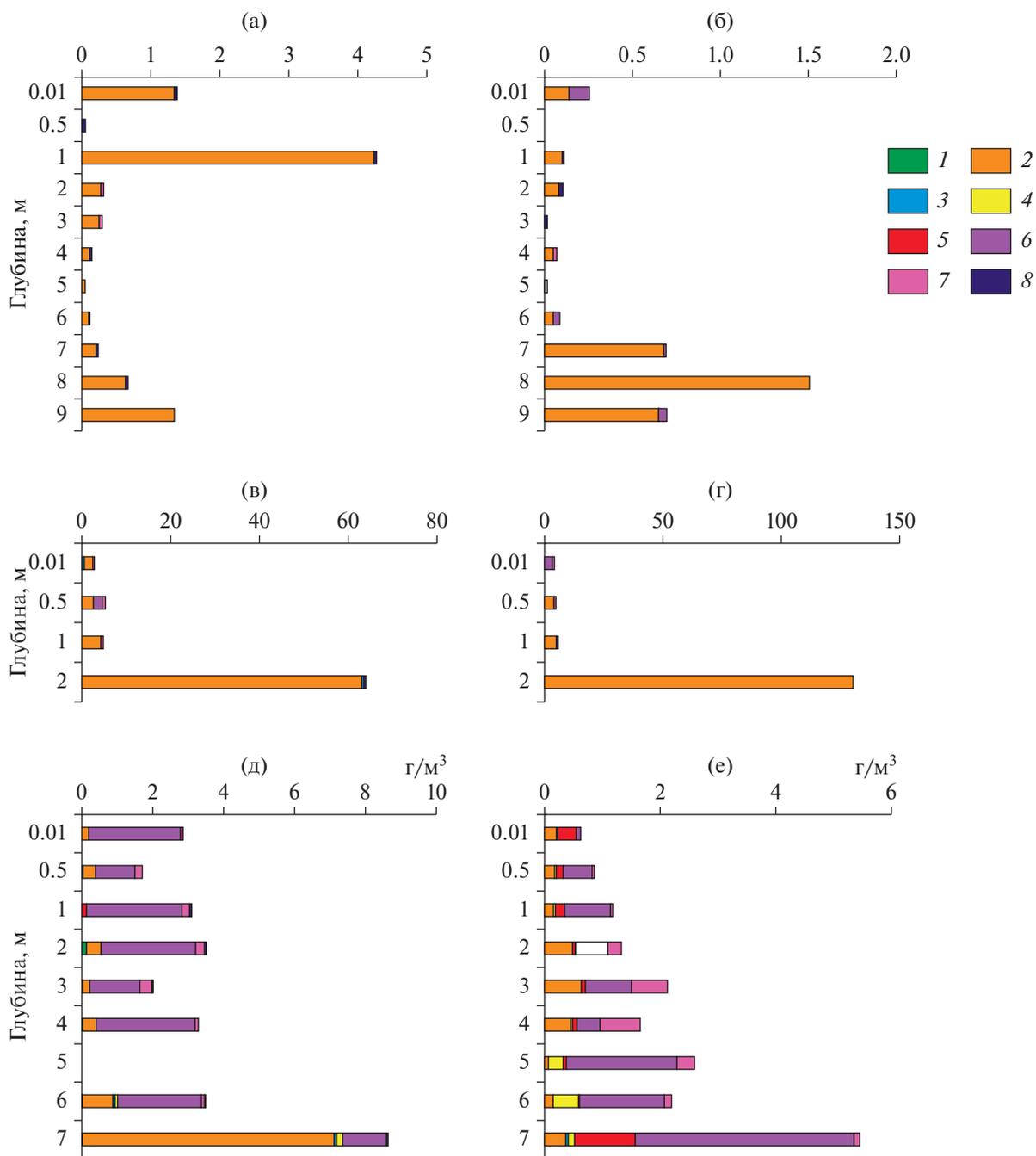


Рис. 5. Вертикальное распределение биомассы фитопланктона в оз. Ключик 9 июля (а, в, д) и 12 августа (б, г, е) 2017 г.: а, б – ст. 1, в, г – ст. 3, д, е – ст. 5. 1 – Chlorophyta, 2 – Bacillariophyta, 3 – Cyanophyta, 4 – Chrysophyta, 5 – Cryptophyta, 6 – Dinophyta, 7 – Raphidophyta, 8 – Euglenophyta.

виды, индифферентные к степени минерализации, а также алкалофилы, развивающиеся в олигощелочных водах. Удельное видовое богатство альгоценозов было невысоким в западной части озера и увеличивалось в зоне экотона.

Восточная часть озера, имеющая зеленоватые воды, характеризуется однородным составом фитопланктона. В голубоцветной западной части он распределен по акватории более дискретно, при

этом четко выделяется самая глубокая зона – во́клина (ст. 1). Слабое сходство альгоценозов разных станций западной и восточной частей озера, выявленное в середине лета (июль), может свидетельствовать о формировании двух водных масс с различным гидрохимическим составом и физико-химическими свойствами.

Черты уникальности просматриваются в составе преобладающих компонентов альгоценозов

оз. Ключик и выделяют его в ряду карстовых озер разных регионов (Уникальные..., 2001; Горохова, Паутова, 2009; Ternjej et al., 2010). Относительное постоянство температуры придонного слоя при отсутствии ветрового перемешивания водной толщи малого лесного озера с котловиной сложной формы, создают благоприятные условия для массового развития диатомовых водорослей. Основной структурообразующий вид — *Cyclotella distinguenda* редко встречается в волжском бассейне. Морфология ее створок близка к литературному описанию (Genkal et al., 2019), но диаметр створок больше и расположение краевых выростов более редкое. Это наиболее репрезентативный представитель диатомовых, включенных в функциональную группу кодона В (Padisák et al., 2009), предпочитающих мезотрофные условия и чувствительных к развитию стратификации. Обычно *C. distinguenda* не достигает высокого обилия и не относится к доминантам озерного планктона, а в озерах, имеющих связь с водотоками, и речных системах Венгрии отмечен как редкий вид, требующий охраны (Kiss et al., 2012). Форма *C. distinguenda* var. *distinguenda* обнаружена в пелагической зоне озер с высоким содержанием биогенных веществ (Krammer, Lange-Bertalot, 1991); в литоральной и пелагической зонах щелочных олиготрофно-мезотрофных озер и прудов (Houk et al., 2010); в глубоководных карстовых озерах Хорватии (Udović et al., 2017); в донных отложениях ледникового меромиктического озера Карантийской низменности в Австрии (Huber et al., 2007) и слабощелочного с повышенной жесткостью вод оз. Сименит в Турции (Ersanli, Gönülol, 2003).

Показатели обилия *C. distinguenda* в оз. Ключик характерны для интенсивного “цветения” воды гипертрофных водоемов, что не сочетается с физико-химическими характеристиками низко- или среднепродуктивных вод — высокой прозрачностью и низким содержанием биогенов. Наличие большого количества инициальных створок на подъеме численности популяции свидетельствует об оптимальных условиях для развития вида, которые позволяют ему формировать в зоне экотона биомассу, свойственную высокопродуктивным водам.

Распределение фитопланктона по акватории озера было неоднородным. Варьирование численности и биомассы в 4.4–6.2 раза отмечено на станциях 2 и 5, в меньшей степени (в 1.2–2.6 раза) — на станциях 1 и 4, что может свидетельствовать о формировании здесь более стабильных условий для существования альгоценозов.

Вертикальное распределение фитопланктона в западной части озера характеризовалось наличием подповерхностного и придонного максимумов в июле и придонного в августе. На станциях с зеленоватыми водами биомасса возрастала с глу-

биной, а структура альгоценозов усложнялась. В мелководной переходной зоне, хорошо освещенной до дна, выявлена вертикальная стратификация фитопланктона с заглубленным максимумом биомассы, которая в десятки раз выше, чем на других станциях. При этом отмечено упрощение структуры и формирование олигодоминантных сообществ с массовым развитием одного вида — *Cyclotella distinguenda*.

Биомасса фитопланктона характеризует уровень трофии восточной части озера чаще как эвтрофный, реже — мезотрофный и заметно выше, чем в западной части, где статус зоны максимальных глубин меняется от олиготрофного до олиго-мезотрофного. Вертикальное распределение биомассы фитопланктона свидетельствуют о преобладании мезотрофных вод в основной водной массе озера, эвтрофных — в придонных слоях и гипертрофных — в зоне экотона.

Выводы. В альгофлоре карстового оз. Ключик выявлено 133 таксона водорослей из девяти отделов. Основу видового богатства, численности и биомассы фитопланктона формировали диатомовые водоросли при доминировании *Cyclotella distinguenda*. Основу флористического списка составляли бентосные, литоральные и истинно-планктонные формы с преобладанием космополютов (87.1%) и невысокой долей бореальных видов (12.9%). Распределение таксономического состава и показателей количественного развития фитопланктона характеризовалось пространственной неоднородностью. Максимальное обилие фитопланктона (130.1 г/м³) отмечено в зоне экотона (ст. 3), где формировались олигодоминантные комплексы с преобладанием *Cyclotella distinguenda*. Морфометрические характеристики оз. Ключик, высокая степень минерализации вод, благоприятные световые условия, низкий температурный фон и термостабильность водной толщи при наличии выраженного экотонного эффекта создавали условия для формирования высокопродуктивных (с уникально высокой для водоемов бассейна Волги биомассой) диатомовых альгоценозов, образованных не типичными для зоны хвойно-широколиственных лесов видами водорослей.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках научного проекта № 20-04-01005А.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бакка С.В., Киселева Н.Ю. 2009. Особо охраняемые природные территории Нижегородской области. Аннотированный перечень. Нижний Новгород: Мин-во экологии и природных ресурсов Нижегородской области.

- Баянов Н.Г. 2019. Озеро Ключик – уникальный природный объект Нижегородского Поволжья // Тр. Гос. природ. биосфер. заповед. “Керженский”. Т. 9. С. 65.
- Баянов Н.Г., Макеев И.С., Воденева Е.Л. 2009. Фитопланктон и продукционно-деструкционные процессы в озере Светлояр // Вестн. Мордовского гос. ун-та. Сер. биол. Саранск. № 1. С. 218.
- Баянов Н.Г., Логинов В.В., Кривдина Т.В. 2014. Озера юго-запада Нижегородской области // Труды Мордовского государственного заповедника им. П.Г. Смиловича. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та. Вып. 12. С. 241.
- Варгом Е.В., Гришуткин О.Г., Артаев О.Н. 2015. Результаты исследований водно-болотных комплексов окрестностей озера Крячек, Ульяновская область // Самарский науч. вестн. № 2 11. С. 41.
- Воденева Е.Л., Кулицин П.В. 2019. Водоросли Мордовского заповедника аннотированный список видов. Флора и фауна заповедников. Москва. Вып. 134.
- Воронихин Н.Н. 1953. Растительный мир континентальных водоемов. Москва, Ленинград: Изд-во АН СССР.
- Горохова О.Г., Паутова В.Н. 2009. Фитопланктон слабоминерализованных карстовых озер юга лесостепного Поволжья // Изв. Самар. научн. центра РАН. № 14. С. 671.
- Гусев Е.С. 2011. Вертикальное распределение фитопланктона в небольших карстовых озерах центральной России // Водоросли: таксономия, экология, использование в мониторинге. Екатеринбург: УрО РАН. С. 160.
- Ефремов Ю.В. 1988. Голубое ожерелье Кавказа. Ленинград: Гидрометеоздат.
- Козлов А.В., Тарасов И.А., Дедык В.Е. 2017. Эколого-гидрохимическая характеристика акватории озера “Ключик” Павловского района Нижегородской области // Совр. пробл. науки и образов. № 1. С. 126.
- Корнева Л.Г. 2000. Разнообразие и структура фитопланктона некоторых слабоминерализованных лесных озер Вологодской области // Гидробиологические вопросы. Якутск: Изд-во Якутск. ун-та. Ч. 2. С. 94.
- Кусковский В.С., Кривошеев А.С. 1989. Минеральные озера Сибири (юг Красноярского края). Новосибирск: Наука. Сибир. отд.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. Москва: Наука.
- Палагушкина О.В. 2004. Экология фитопланктона карстовых озер Среднего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань.
- Тарасова Н.Г. 2010. Состав альгофлоры планктона озера Голубое Самарская область // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 19. № 2. С. 157.
- Уникальные экосистемы солоновато-водных карстовых озер Среднего Поволжья. 2001. Казань: Изд-во Казан. ун-та.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. 2003. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: Ин-т экологии Волжского бассейна РАН.
- Ersanli E., Gönülol A. 2003. Study on the phytoplankton and seasonal variation of lake Simenit Terme – Sam-sun, Turkey // Turkish J. Fisheries and Aquatic Sciences. V. 3. № 1. P. 29.
- Genkal S.I., Okhapkin A.G., Vodeneva E.L. 2019. To the morphology and taxonomy of *Cyclotella distinguenda* Bacillariophyta // Novosti sistematiki nizshikh rastenii. V. 53. № 2. P. 247–254.
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2019.532.247>
- Gusev E.S. 2008a. Photosynthetic pigments of plankton in some karst lakes of central Russia. Inland Wat. Biol. V. 1. № 3. 217–224.
<https://doi.org/10.1134/S1995082908030048>
- Gusev E.S. 2008b. Phytoplankton primary production in several karst lakes in central Russia. Inland Wat. Biol. V. 1. № 4. 356–361.
<https://doi.org/10.1134/S199508290804007X>
- Houk V., Klee R., Tanaka H. 2010. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions. Part III. Stephanodiscaceae A: *Cyclotella*, *Tertiarius*, *Discostella* // Fottea. V. 10. P. 1.
- Huber K., Klee R., Schmidt R. 2007. Distribution and morphological variability of *Cyclotella*-taxa in the late glacial of Längsee Austria // Proceedings of the 1st Central European Diatom Meeting. BGBM, Berlin. P. 59.
<https://doi.org/10.3372/cediatom.112>
- John J. 2012. A beginner’s guide to diatoms. Liechtenstein: A. R. G. Gantner Verlag.
- Kiss K.T., Klee R., Ector L., Ács É. 2012. Centric diatoms of large rivers and tributaries in Hungary: morphology and biogeographic distribution // Acta Bot. Croat. V. 71. № 2. P. 311.
<https://doi.org/10.2478/v10184-011-0067-0>
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991. Bacillariophyceae. 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: Gustav Fisher. V. 2. № 3. P. 1.
- Okhapkin A.G., Genkal S.I., Scharagina E.M., Vodeneva E.L. 2014. Structure and dynamics of phytoplankton in the Oka river mouth at the beginning of the 21st century // Inland Water Biology. V. 7. № 4. P. 357.
<https://doi.org/10.1134/S1995082914040142>
- Padisák J., Crossetti L. O., Naselli-Flores L. 2009. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates // Hydrobiologia. V. 621. № 1. P. 1.
<https://doi.org/10.1007/s10750-008-9645-0>
- Rousseaux C.S., Gregg W.W. 2014. Interannual Variation in Phytoplankton Primary Production at a Global Scale // Remote Sensing. V. 6. № 1. P. 1.
<https://doi.org/10.3390/rs6010001>
- Salmaso N., Buzzi F., Cerasino L., et al. 2014. Influence of atmospheric modes of variability on the limnological characteristics of large lakes South of the Alps: a new emerging paradigm // Hydrobiologia. V. 731. № 1. P. 31.
<https://doi.org/10.1007/s10750-013-1659-6>
- Ternjej I., Plenkovič-Moraj A., Mihaljevič Z., Kerovec M. 2010. Spatial and temporal variation of plankton in a Mediterranean, karstic lake // Ekológia Bratislava. V. 29. № 1. P. 65.
https://doi.org/10.4149/ekol_2010_01_65

Udovič M.G., Cvetkoska A., Žutinić P. et al. 2017. Defining centric diatoms of most relevant phytoplankton functional groups in deep karst lakes // *Hydrobiologia*. V. 788. № 1. P. 169.
<https://doi.org/10.1007/s10750-016-2996-z>

Žutinić P., Udovič M.G., Borojević K., et al. 2014. Morpho-functional classifications of phytoplankton assemblages of two deep karstic lakes // *Hydrobiologia*. V. 740. № 1. P. 147.
<https://doi.org/10.1007/s10750-014-1950-1>

Composition, Structure and Distribution of the Phytoplankton of the High-Mineralized Karstic Lake

E. L. Vodeneeva^{1,2, *}, A. G. Okhapkin¹, S. I. Genkal³, P. V. Kulizin¹,
E. M. Sharagina¹, and K. O. Skameykina⁴

¹Lobachevsky University, Institute of Biology and Biomedicine, Nizhny Novgorod, Russia

²Nizhny Novgorod Branch "Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography", Nizhny Novgorod, Russia

³Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

⁴Open Joint Stock Company "Hydroaggregate", Nizhny Novgorod oblast, Pavlovo, Russia

*e-mail: vodeneeva@mail.ru

The features of the composition, development, spatial and vertical distribution of phytoplankton of highly mineralized karstic lake Klyuchik (Nizhny Novgorod region) are considered. The lake had a pronounced ecotone by hydrology and hydrochemical indicators. In the western part of the lake and in the ecotone zone, a unique algaecenosis was characterized with quantitative development in the transitional zone, the biomass was more than 130 g/m³ unusual for the middle-water bodies. The predominance of the centric diatom *Cyclotella distinguenda* Hustedt., a rare species, not typical for water bodies of the Middle Volga was registered. The vertical distribution of phytoplankton showed the presence of more often a bottom maximum, clearly expressed in the ecotone zone and the region of maximum depths.

Keywords: phytoplankton, composition, structure, vertical distribution, *Cyclotella distinguenda*, highly mineralized lake

УДК 592.123

ИЗМЕНЕНИЯ В ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЕ СООБЩЕСТВА ТУРБЕЛЛЯРИИ (*Plathelminthes*, *Turbellaria*) В СВЯЗИ С ТРАНСФОРМАЦИЕЙ УСЛОВИЙ ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ¹

© 2020 г. Е. М. Коргина*

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

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

Поступила в редакцию 28.03.2018 г.

После доработки 10.07.2019 г.

Принята к публикации 23.09.2019 г.

Приведены сведения о видовом составе и доминирующем комплексе турбеллярий Иваньковского водохранилища в 2000, 2016 и 2017 гг. Рассмотрены особенности распределения ресничных червей по водоему. Выявлены временные изменения качественных и количественных показателей состояния фауны турбеллярий.

Ключевые слова: плоские черви, видовой состав, количественные характеристики, формирование сообществ, Верхняя Волга

DOI: 10.31857/S032096522006011X

Changes in the taxonomic structure of the Turbellaria community (*Plathelminthes*, *Turbellaria*) due to the transformation of environmental conditions

Ye. M. Korgina*

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

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

The data on the species composition and dominant complex of the Turbellarian worms in the Ivankovo Reservoir in 2000, 2016, and 2017 are presented. Features of their distribution in the reservoir are considered. Temporal changes in qualitative and quantitative characteristics of the Turbellarian fauna have been found.

Keywords: Turbellarian worms, species composition, quantitative characteristics, formation of communities, Upper Volga

¹ Полный текст статьи опубликован в английской версии журнала "Inland Water Biology".

УДК 597.574.32

РОСТ И РАННЕЕ ПОЛОВОЕ СОЗРЕВАНИЕ КУМЖИ *Salmo trutta* р. АЛАТСОЯ (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ)

© 2020 г. Е. Д. Павлов^{а, *}, А. Г. Буш^а, В. В. Костин^а, Д. С. Павлов^а

^аИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия

*e-mail: p-a-v@nxt.ru

Поступила в редакцию 19.03.2020 г.

После доработки 15.06.2020 г.

Принята к публикации 22.06.2020 г.

Изучены особенности роста и раннего полового созревания кумжи реки Алатсоя (Республика Карелия). Возраст кумжи, обитающей в этой реке, как правило, не превышает трех лет, и одна из реализуемых жизненных стратегий – образование раносозревающих самцов. Раносозревающие самцы достигают половой зрелости в возрасте 1+, характеризуются большими размерами по сравнению с пестрятками того же возраста и высоким темпом роста в первый год жизни. Самки созревают не раньше возраста 2+. Есть основание полагать, что формирование раносозревающих самцов в популяции кумжи р. Алатсоя начинается в течение первого лета жизни.

Ключевые слова: кумжа *Salmo trutta*, возраст рыб, рост, половое созревание, раносозревающие особи, гонады, жизненная стратегия

DOI: 10.31857/S0320965220060145

ВВЕДЕНИЕ

Кумжа *Salmo trutta* L., обычно достигающая половой зрелости к 3–4 годам (Hart, 1973), может созревать и раньше этого срока (Кузищин, 1997; Jonsson B., Jonsson N., 2011; Huusko et al., 2018). В реках Карелии, в том числе и в р. Алатсоя, встречаются раносозревающие особи кумжи (Павлов и др., 2019). По нашим наблюдениям, в р. Алатсоя раносозревающие особи отмечены чаще по сравнению с популяциями в других реках Карелии (Павлов и др., 2019).

Комплекс благоприятных факторов, сложившихся в речной системе или на отдельных ее участках в первый год жизни лососевых, создает условия для увеличения темпов роста рыб и стимулирует их на раннее созревание (Bohlin et al., 1994; Fleming, 1996; Jonsson B., Jonsson N., 2011; Metcalfe, 1998; Morgan, Metcalfe, 2001). Количество и доступность пищи относятся к важнейшим факторам, влияющим на формирование жизненной стратегии у лососевых рыб (Павлов, Савваитова, 2008; Павлов и др., 2007; Ferguson et al., 2019; Olsson et al., 2006). У кумжи раннее созревание самцов и самок рассматривается как одна из жизненных стратегий (Павлов, Савваитова, 2008).

На выбор жизненной стратегии в популяции оказывают влияние особенности роста рыб (Ми-

на, 1986; Myers et al., 1986) и развития их половых желез (Груздева и др., 2013, 2017).

Цель работы – изучение их связи и роли в формировании жизненной стратегии у кумжи из р. Алатсоя.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Длина р. Алатсоя 14 км, ее исток – оз. Алатунлампи (Государственный...). Она впадает в р. Янисйоки, которая в свою очередь впадает в Ладожское озеро. Река Янисйоки выше (в районе пос. Харлу) и ниже (в районе пос. Ляскеля) по течению от места впадения р. Алатсоя перекрыта плотинами (рис. 1). Нижняя плотина блокирует возврат половозрелой кумжи из Ладожского озера на нерест в р. Алатсоя, а верхняя – блокирует контранатантную миграцию кумжи на нагул в оз. Янисъярви. Таким образом, кумжа, обитающая в р. Алатсоя, изолирована от других популяций вида.

Кумжа разного возраста отловлена 28 и 29 августа 2015 г. в р. Алатсоя (61°48.02' с.ш., 31°1.92' в.д.) (бассейн Ладожского озера) щадящим методом с использованием электролова (Fa-2, Норвегия) в количестве 69 экз. Дополнительно 29 августа 2019 г. отловлены 18 экз. сеголетков (0+) кумжи из этой реки.

У рыб измеряли длину тела по Смитту (FL) и массу тела, определяли пол и принадлежность к

Сокращения: ЯЦО – ядерно-цитоплазматическое отношение ооцитов.

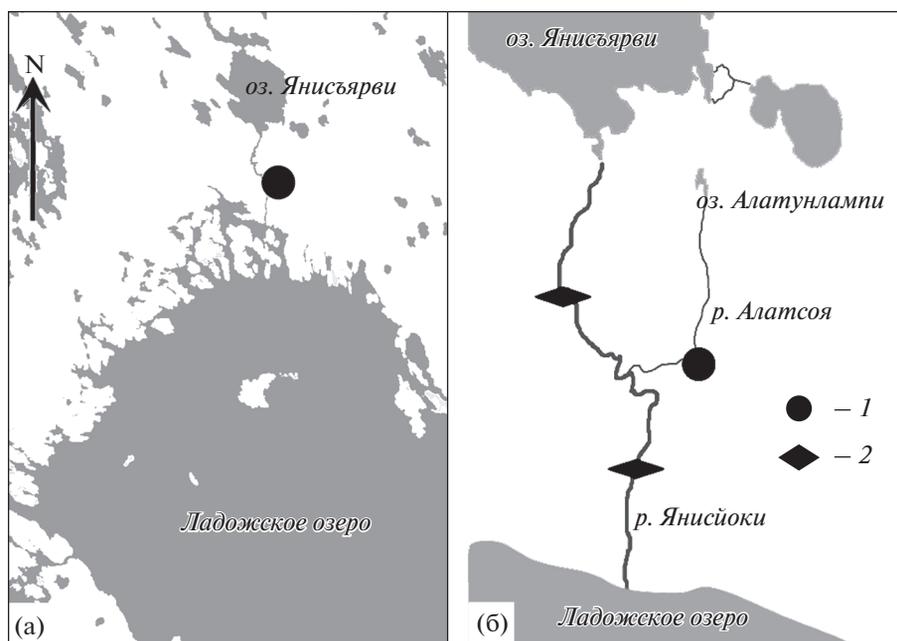


Рис. 1. Карта района проведения работ (а) и схема озерно-речной системы (б): 1 – район работ, 2 – плотины.

той или иной группировке: пестрятки или раносозревающие рыбы. Пестрятки – неполовозрелые особи, у которых еще не началась дифференциация по жизненным стратегиям; раносозревающая кумжа – самцы в возрасте 1+ с гонадами на переходной III–IV или IV стадиях зрелости и самки в возрасте 2+ с гонадами на IV стадии зрелости.

Для определения возраста кумжи отбирали несколько десятков чешуй выше боковой линии между задним краем спинного плавника и началом анального (Мартынов, 1987). Возраст кумжи определяли по числу годовых колец на чешуе с цельной центральной зоной, не имеющей признаков регенерации и повреждения (Чугунова, 1959). У каждой особи просматривали ≥ 10 чешуй. Одинаковый участок тела рыб, с которого отбирали чешую, обеспечивал снижение ошибки определения возраста, поскольку число склеритов на чешуе, расположенной на разных участках тела вариативно (Чернова, Дгебуадзе, 2008). Радиусы склеритов измеряли в краниальной зоне чешуи с отклонением $\leq 45^\circ$ от длиннейшей оси.

Обратное расчисление длины тела рыб в возрасте 1+ проводили по формуле Ли (Vusaker et al., 1990): $l_i - c = r_i / R(FL - c)$, где l_i – вычисляемая длина тела особи в i -м возрасте, r_i – радиус i -го годового кольца на чешуе, R – полный радиус чешуи, FL – конечная длина по Смитту, c – свободный член, вычисляемый по уравнению связи радиуса чешуи с длиной рыбы: $\ln FL = c + \ln R$.

Для оценки длины тела кумжи к концу первого лета жизни, измеряли сеголетков, пойманных в августе 2019 г. Затем сравнивали полученные зна-

чения с обратно расчисленной длиной годовиков в конце первого года жизни для определения доли прироста длины тела в летние месяцы.

Гонады для цитологического исследования фиксировали в жидкости Буэна. Гистологические препараты изготавливали с использованием полуавтоматического гистопроцессора ТРС-15, заливочной станции TES-99, микротомы Meditome M530 (“Medito”, ФРГ). Срезы толщиной 5 мкм окрашивали гематоксилином Эрлиха и эозином. Фотографии срезов половых желез получены при помощи моторизованного микроскопа Keyence Biorevo VZ-9000 (Япония). Пробы отобраны у 67 экз. рыб.

У самок для выявления цитологических изменений в генеративной ткани рассчитывали диаметр и ЯЦО на гистологических срезах (Павлов и др., 2014). ЯЦО рассчитывали как отношение площади ядра к площади цитоплазматического материала ооцита на срезе, прошедшем непосредственно вблизи от центральной части клетки. Измерения для определения ЯЦО, а также подсчет числа клеток в семеннике проводили при помощи программного обеспечения Image J. Ver. 1.8.0. Всего измерено 1227 ооцитов. У раносозревающих самок определяли относительную плодовитость – количество ооцитов, приходящихся на 1 г массы тела особи.

Статистическая обработка материала выполнена по индивидуальным значениям с использованием параметрического и непараметрического дисперсионных анализов, а также t -критерия Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Характеристика исследованных рыб. В р. Алат-со-я были отловлены пестрятки, раносозревающие самцы и самки, а также недифференцированные по полу сеголетки (табл. 1). В период проведения работ смолты не встречались. Сеголетки имели темно-серую окраску, пестрятки – серую с оливковым оттенком и с ярко выраженными черными поперечными полосами вдоль тела. Раносозревающая кумжа сохраняла окраску, характерную для пестряток, но половые железы таких рыб были более развиты – находились на III–IV и IV стадиях зрелости, у пестряток – только на II и II–III стадиях.

Пестрятки и раносозревающая кумжа имели сходный возраст – 1+ и 2+ (табл. 1). Две раносозревающие самки были в возрасте 2+, раносозревающие самцы пойманы только в возрасте 1+, на их долю приходилось 38% всех пойманных самцов.

Особенности роста рыб. Непараметрический дисперсионный анализ показал, что длина и масса рыб достоверно ($p < 0.01$, Н-критерий Краскела–Уоллиса) различаются у пестряток и раносозревающих особей. Кроме того, различия в массе тела достоверны ($p < 0.01$) и по t -критерию Стьюдента.

Для оценки особенностей роста самцов кумжи в разные годы жизни определены расчисленные длины тела в первый год жизни, а по ним темпы роста рыб в первый и второй (неполный) годы жизни. Двухфакторный дисперсионный анализ темпов роста самцов кумжи из разных группировок и разного возраста (в разные годы жизни) показал, что они достоверно зависят от возраста рыб ($p < 0.001$) и совместного влияния факторов ($p = 0.002$). Последнее указывает на то, что темпы роста пестряток и раносозревающих самцов достоверно по-разному изменяются в первый и второй годы жизни. На первом году жизни будущие раносозревающие особи вырастают до 7.7 ± 0.15 см, пестрятки – до 6.7 ± 0.17 см, т.е. раносозревающие особи обогнали в росте пестряток – их рост был на 15% больше. К середине второго года жизни темп роста (прирост длины тела) у раносозревающих самцов снизился до 5.8 ± 0.21 см. У пестряток он тоже оказался ниже, чем в первый год, но выше, чем у раносозревающих самцов – 6.2 ± 0.21 см, т.е. на втором году жизни раносозревающие самцы отставали в росте от пестряток на 6%.

Длина сеголетков в августе достигала 89% расчисленной длины годовиков в конце первого года жизни.

Две раносозревающие самки на первом году жизни также характеризовались большей длиной (обратное расчисление) по сравнению с пестрятками самками – 8.5 ± 0.47 (7.9–9.5) см и 6.6 ± 0.15 (5.4–8.6) см соответственно.

Таблица 1. Возрастная структура и биологические показатели кумжи р. Алатсо-я

Пол, возраст	Длина, см	Масса, г	<i>n</i> , экз.
Сеголетки			
0+	6.1 ± 0.15	2.5 ± 0.19	18
	5.2–7.1	1.5–4.2	
Пестрятки			
♂, 1+	12.8 ± 0.28	22.4 ± 1.57	21
	10.8–15.3	13.4–38.9	
♀, 1+	12.7 ± 0.24	21.9 ± 1.21	31
	9.8–14.8	9.9–33.5	
♀, 2+	17.9	60.3	2
	15.8, 20.0	39.8, 80.8	
Раносозревающие особи			
♂, 1+	13.5 ± 0.17	29.0 ± 1.31	13
	12.4–14.5	19.6–37.4	
♀, 2+	20.5 ± 0.5	91.8 ± 3.95	2
	20.0, 21.0	87.8, 95.7	

Примечание. Сеголетки отловлены в 2019 г., особи старшего возраста – в 2015 г. Над чертой – $M \pm m$, под чертой – min–max, n – число особей в группе.

Состояние половых желез самок. У пестряток в возрасте 1+ яичники находились на II стадии зрелости. На этой стадии зрелости гонады небольшие, имеют желтоватый цвет, представлены ооцитами периода превителлогенеза, которые характеризуются крупным ядром и цитоплазмой, имеющей гомогенную структуру (рис. 2а). Яичники одной из пестряток в возрасте 2+ также были на II стадии зрелости и по цитологическому строению не отличались от яичников пестряток в возрасте 1+. По периферии цитоплазмы превителлогенных ооцитов видны темные, часто прерывающиеся кольцевые зоны скопления РНК. В ядерном материале клеток локализованы ядрышки, в среднем 12 ± 1.4 (1–33) штук на срезе. Диаметр превителлогенных ооцитов 97 ± 1.31 (16–231) мкм, а ЯЦО – 0.4 ± 0.01 (0.1–2.4).

Яичники одной пестрятки в возрасте 2+ находились на III стадии зрелости (рис. 2б). Они имели желто-оранжевый цвет, в таких гонадах невооруженным глазом видны крупные светло-желтые ооциты. Половые железы были массой 0.3 г и содержали ооциты диаметром 108 ± 6.9 (29–255) мкм периода превителлогенеза и диаметром 582 ± 64.2 (328–802) мкм периода вителлогенеза. Большая часть цитоплазмы вителлогенных ооцитов была вакуолизирована, в наиболее крупных клетках появлялись гранулы желтка (рис. 2в). Число ооцитов периода вителлогенеза в гонадах не превышало 10% всех половых клеток на срезе.

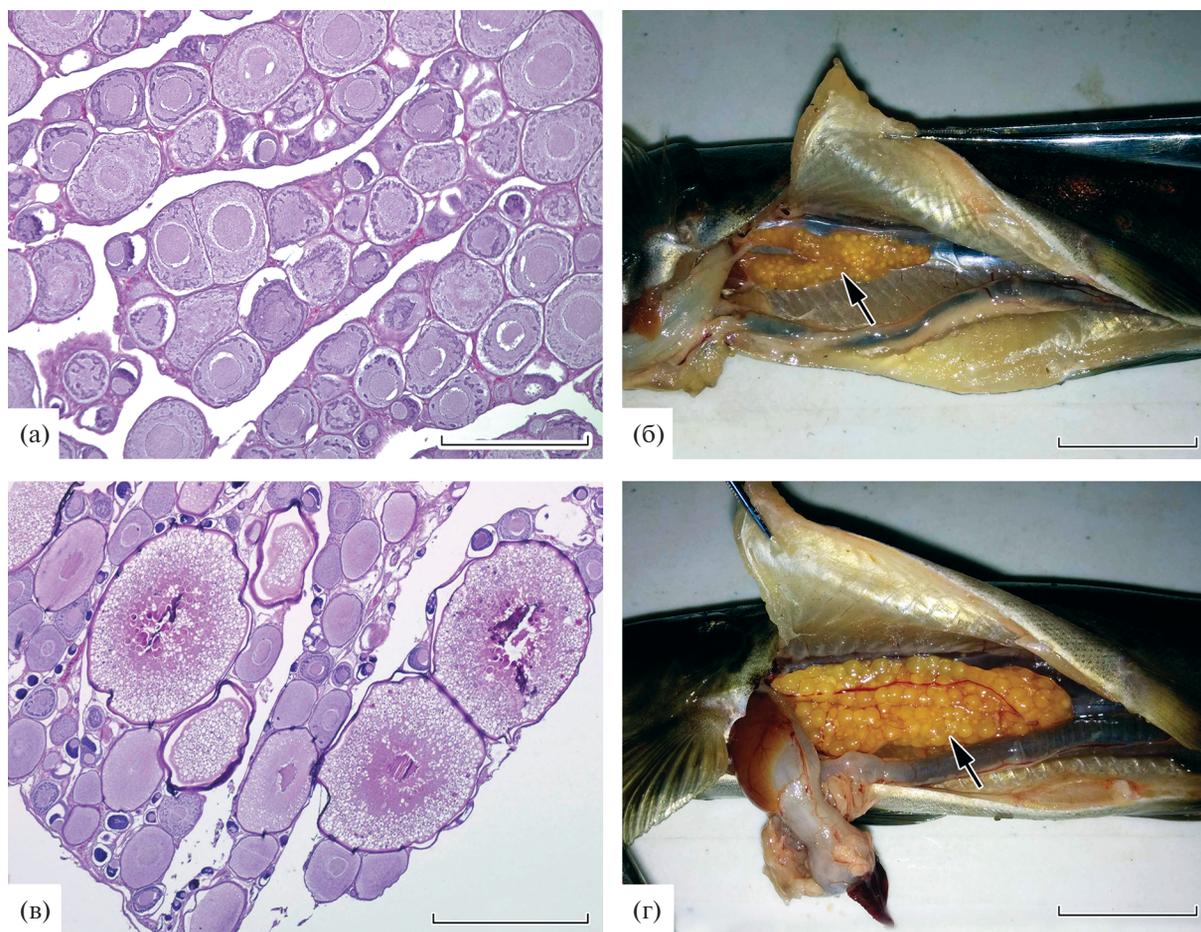


Рис. 2. Яичники кумжи *Salmo trutta* (показаны стрелкой). а – ооциты превителлогенеза яичников на II стадии зрелости; б, в – крупные ооциты вителлогенеза яичников на III стадии зрелости; г – крупные ооциты, целиком заполненные гомогенным желтком (IV стадия зрелости). Масштаб: а – 300 мкм, б, г – 20 мм, в – 800 мкм.

Вероятно, половой зрелости самка достигла бы в возрасте 3+.

Две раносозревающие самки в возрасте 2+ имели крупные гонады IV стадии зрелости. Яичники занимали значительную часть полости тела, имели оранжево-красный цвет и содержали крупные ооциты, целиком заполненные гомогенным желтком (рис. 2г). Вдоль половых желез хорошо виден крупный кровеносный сосуд *arteria ovarica*. Масса гонад была 2.7 г (относительная плодовитость 0.22 ооцита) и 9.0 г (относительная плодовитость 0.31 ооцит).

У самок не обнаружено корреляции ($p > 0.05$) годовых приростов с ЯЦО и диаметром ооцитов.

Состояние половых желез самцов. У самцов степень созревания гонад положительно коррелирует ($0.34, p < 0.05$) с величиной прироста чешуи первого года жизни, массой ($0.47, p < 0.01$) и с принадлежностью к какой-либо группе (раносозревающие особи или пестрятки) ($0.67, p < 0.001$).

Семенники у пестряток были на II стадии зрелости, имели вид тонких полупрозрачных тяжей. Такие гонады содержат сперматогонии, которые локализованы в цистах и находятся еще в процессе митотического деления. Клетки следующей генерации либо отсутствуют, либо единичны (рис. 3а). Гонады других пестряток-самцов были на III стадии зрелости, кроме сперматогониев в них многочисленны сперматоциты I и II порядка (рис. 3б). Сперматоциты II порядка в ~2 раза мельче сперматоцитов I порядка. В некоторых семенниках сформированы немногочисленные сперматиды и сперматозоиды (рис. 3в), в других гонадах их количество превалирует над сперматоцитами (рис. 3г).

У раносозревающих самцов половые железы находились на переходной III–IV и IV стадиях зрелости. Семенники белого цвета, занимали большую часть полости тела (рис. 4а), их масса – 2.2 ± 0.29 (0.7–3.4) г. В менее развитых гонадах большую часть клеток представляли сперматоциты I и II порядка, а также единичные цисты со сперматидами и сперматозоидами (рис. 4б). На-

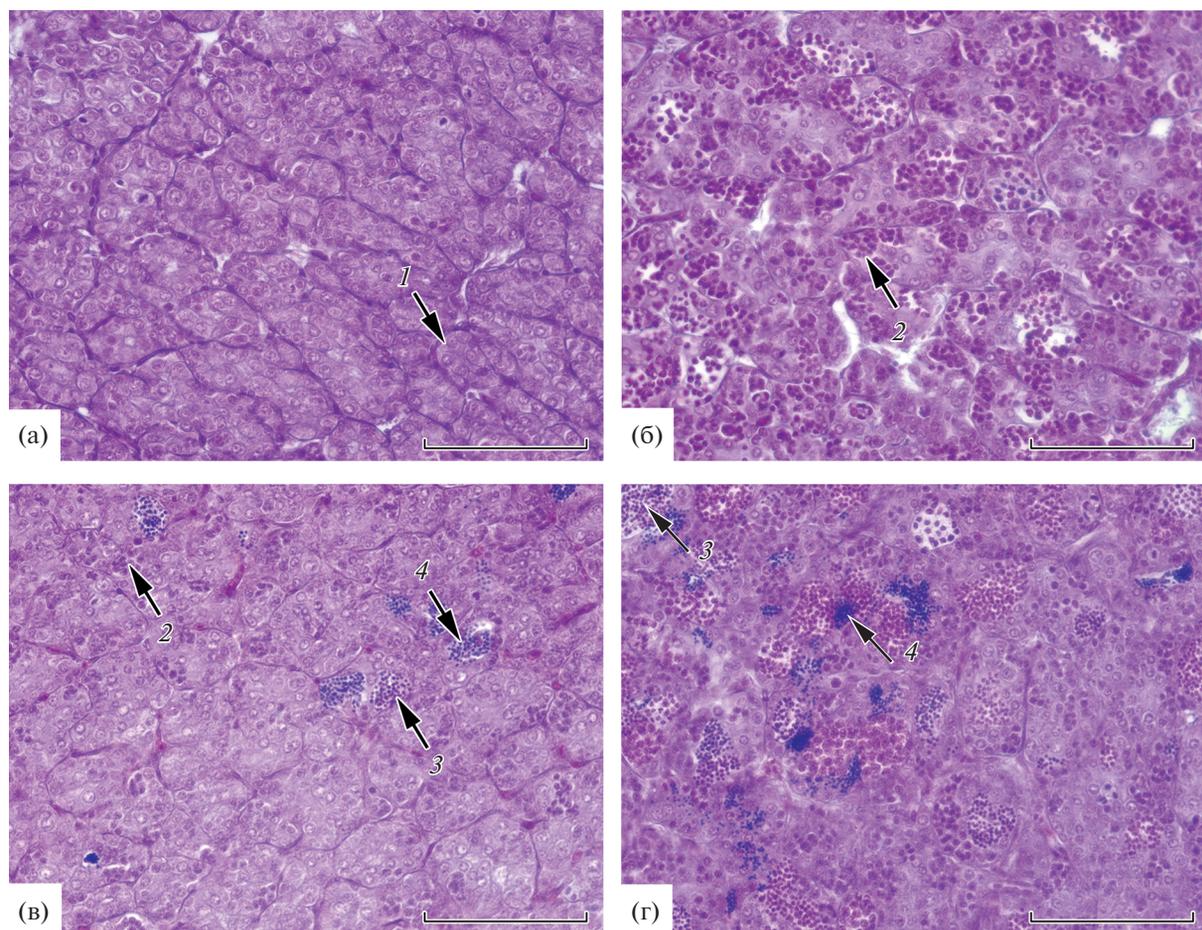


Рис. 3. Семенники пестряток кумжи *Salmo trutta* на II (а) и III (б, в, г) стадиях зрелости: 1 – сперматогонии, 2 – сперматоциты, 3 – сперматиды, 4 – сперматозоиды. Масштаб: 100 мкм.

личие в генеративной ткани сперматид свидетельствует о начале спермиогенеза. Размеры сперматид более мелкие по сравнению со сперматоцитами II порядка, окраска темнее (интенсивнее воспринимают гематоксилиновый лак). Сперматозоиды отличаются от других половых клеток самцов наименьшими размерами, продолговатой формой и наличием жгутика. Начало IV стадии зрелости гонад характеризуется увеличением в генеративной ткани числа сперматоцитов II порядка и сперматид; сперматозоиды по-прежнему единичны. В дальнейшем количество сперматозоидов увеличивается (рис. 4в). Наиболее развитые гонады содержат семенные каналца со сперматозоидами и немногочисленные клетки раннего состояния – сперматоциты и сперматиды (рис. 4г).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные результаты свидетельствуют, что возраст кумжи в р. Алатсося, как правило, не превышает 2+ лет, а одна из жизненных стратегий –

образование раносозревающих особей. Отметим, что в других реках Фенноскандии (Huusko et al., 2018), в том числе в Карелии (Pavlov et al., 2019), возраст кумжи обычно достигает 3–5 лет. Вторая особенность кумжи в р. Алатсося – высокая (38%) доля раносозревающих особей по сравнению с популяциями этого вида в других реках Карелии (Pavlov et al., 2019).

Зарегулирование стока р. Янисйоки привело к изоляции популяции кумжи из р. Алатсося от крупных рек и озер, обеспечивающих нагул половозрелых рыб. Это обусловило уменьшение численности производителей в р. Алатсося и, соответственно, снижение численности поколений. Увеличение доли раносозревающих самцов до 48% на фоне снижения численности популяции отмечено и в южной части ареала у черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* (Pallas, 1814) – в р. Мзымта (Pavlov et al., 2010). Снижение численности поколений, соответственно и пищевой конкуренции, привело к увеличению темпов роста и доли раносозревающих особей. Такое явление было отмечено у другого представителя сем. Salmonidae –

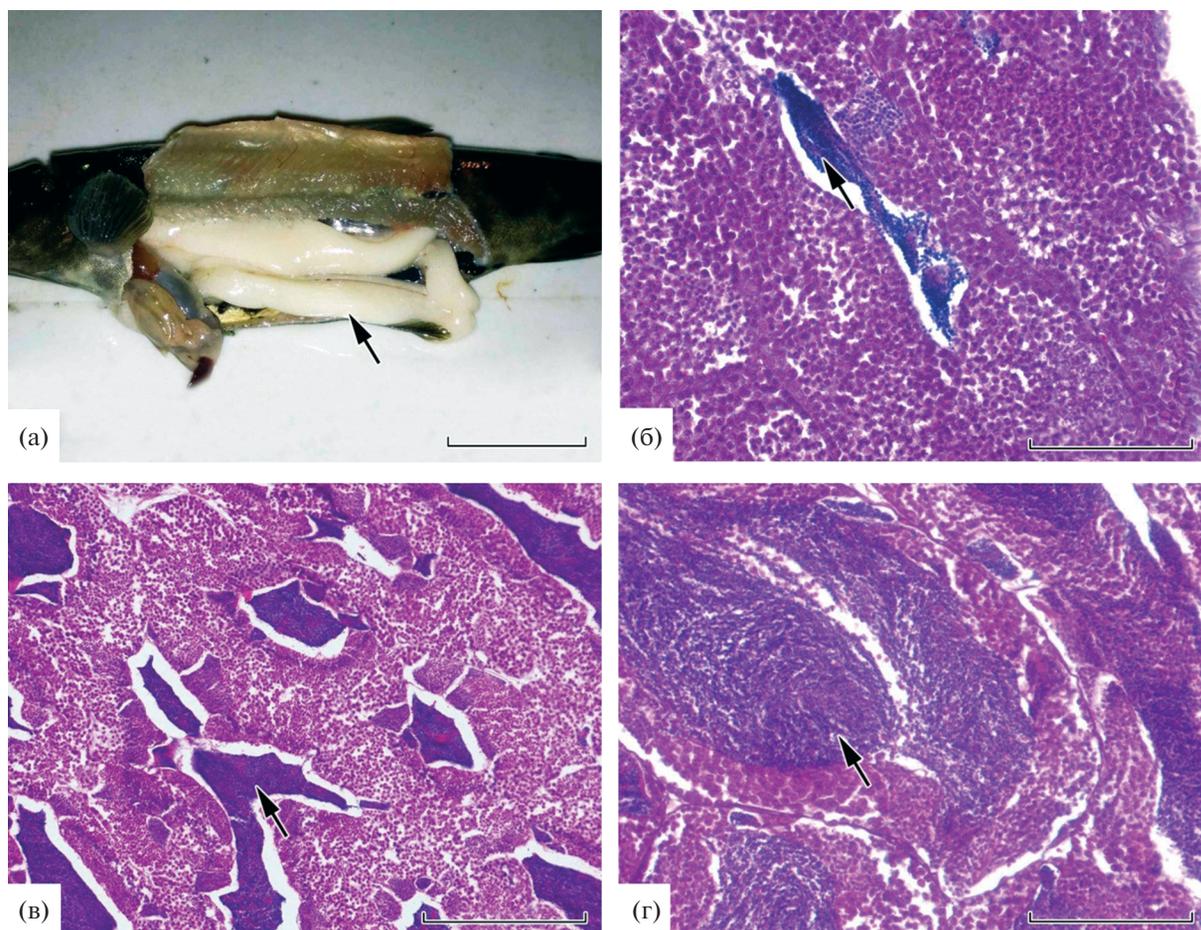


Рис. 4. Гонады раносозревающих самцов кумжи *Salmo trutta*: а – внешний вид семенника (→); б – III–IV стадии зрелости, сперматозоиды немногочисленны (→); в, г – на IV стадии зрелости, по мере созревания число сперматозоидов (→) в семенных канальцах возрастает. Масштаб: а – 20 мм, б, г – 100 мкм, в – 200 мкм.

нерке *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) (Варнавская, Варнаровский, 1988).

Период онтогенеза в первый год жизни является определяющим для раннего созревания лососевых (Jonsson B., Jonsson N., 2011). Темпы роста атлантического лосося *Salmo salar* (L., 1958) отрицательно коррелируют с возрастом достижения им половой зрелости (Hutchings, Jones 1998; Jonsson B., Jonsson N., 2011; Thorpe, 1994). У сима *Oncorhynchus masou* (Brevoort, 1856), как и у кумжи, раносозревающие самцы могут достигать половой зрелости в возрасте 1+ (Груздева и др., 2013), у мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum, 1792) – только в возрасте 2+ (Груздева и др., 2017). При этом темпы роста раносозревающих особей сима и мальмы в первые годы жизни выше, чем у пестряток. Следовательно, в популяциях лососевых, относящихся к разным родам (атлантический лосось, кумжа, сима, мальма), прослеживается одинаковая закономерность – у наиболее быстрорастущих особей часто формируется траектория развития, направленная на раннее созревание.

Сходные результаты получены и в нашей работе – выявлена группировка кумжи с созреванием в раннем возрасте, которое начинается на первом году жизни. К концу первого года будущие раносозревающие особи достоверно обгоняют пестряток по длине и массе тела.

Косвенные данные авторов позволяют уточнить период начала формирования указанной стратегии. Сравнение длин тела сеголетков (отловленных в конце августа) и обратно рассчитанных длин тела у кумжи в конце первого года жизни показали, что прирост длины кумжи в период интенсивного роста (в летние месяцы) достигает 89% годового прироста. То есть, кумжа в течение первого года жизни преимущественно растет в летний период, осенью и зимой прирост длины тела незначительный, что соответствует литературным данным (Шустов и др., 2012; Jonsson B., Jonsson N., 2011). Наиболее вероятно, что различия в темпах роста пестряток и будущих раносозревающих особей закладываются в период интенсивного роста – летом. Это, в свою очередь,

указывает на начало формирования у кумжи р. Алатсоя уже к концу первого лета траектории онтогенеза, направленного на раннее созревание и формирование жизненной стратегии раносозревающих самцов. Таким образом, первая особенность роста раносозревающей кумжи из р. Алатсоя – ускоренный (по сравнению с пестрятками) рост в начале первого года жизни.

Изучение состояния половых желез кумжи показало, что яичники у пестряток, как правило, развиваются с одной скоростью и, к возрасту особей 1+ находятся обычно на II–III стадиях зрелости. В связи с этим раносозревающие самки достигают половой зрелости на год позднее, чем раносозревающие самцы. Известно, что самки кумжи в отличие от самцов более склонны к миграциям (анадромии и потамодромии), которые связаны с их поздним созреванием ($\geq 3+$). Самцы, напротив, чаще остаются в пресной воде (García-Vega et al., 2018; Ferguson et al., 2017, 2019; Huusko et al., 2018; Jonsson et al., 2001). Не вызывает сомнений, что сложившийся половой диморфизм в проявлении миграционных жизненных стратегий у кумжи обуславливает частое формирование раносозревающих самцов в популяции и гораздо более редкое (единичное) раносозревающих самок.

Вторая характерная черта роста у самцов кумжи тесно связана с особенностями их полового созревания. На второй год жизни различия в темпах роста между раносозревающими особями и пестрятками сглаживаются – раносозревающие самцы растут медленнее, и самцы-пестрятки начинают догонять их по этому показателю. В то же время самцы в возрасте 1+ значительно различаются по скорости созревания гонад: медленное созревание (II стадия зрелости к возрасту 1+) характерно для пестряток, а быстрое (III–IV стадии зрелости к возрасту 1+) – для раносозревающих самцов. Известно (Jonsson B., Jonsson N., 2011), что созревающие рыбы расходуют свои ресурсы на созревание, соответственно соматический рост замедляется. Авторы указанной работы отмечают, что, очевидно, у лососевых присутствует связь между зависимыми от условий обитания темпами роста и последующей жизненной стратегией рыб. Быстрое созревание гонад у кумжи следует рассматривать в качестве ингибитора роста раносозревающих самцов на втором году жизни.

Выводы. Кумжа в р. Алатсоя характеризуется высокой долей (38%) раносозревающих самцов, достигающих половой зрелости в возрасте 1+, и наличием раносозревающих самок. Самки созревают не раньше возраста 2+. Особенность полового созревания двухлеток кумжи (1+) – синхронное развитие гонад у самок и асинхронное у самцов. Разделение самцов пестряток кумжи из р. Алатсоя на раносозревающих самцов и недифференцированную молодь обусловлено их разли-

чиями в темпах роста в первый год жизни и скоростью созревания половых желез. По-видимому, в р. Алатсоя формирование раносозревающих самцов кумжи начинается в первое лето жизни.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность профессору К.В. Кузищину (Московский госуниверситет имени М.В. Ломоносова) за ценные замечания по тексту рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Сбор материала осуществлен при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда № 14-14-01171, анализ материала и подготовка статьи – при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда № 19-14-00015.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Варнаевская Н.В., Варнаевский В.С. 1988. О биологии карликовой формы нерки озера Дальнего (Камчатка) // Биол. моря. № 2. С. 16.
- Государственный водный реестр. <http://textual.ru/gvt>.
- Груздева М.А., Кузищин К.В., Павлов Е.Д. и др. 2017. Морфофизиологические закономерности формирования жизненных стратегий мальмы *Salvelinus malma* Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 5. С. 587.
- Груздева М.А., Малютина А.М., Кузищин К.В. и др. 2013. Закономерности формирования жизненной стратегии у симы *Oncorhynchus masou* реки Коль (западная Камчатка) в связи с процессами роста и полового созревания // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 5. С. 687.
- Кузищин К.В. 1997. Особенности формирования внутривидовой разнокачественности у кумжи *Salmo trutta* L. Белого моря: Дис. ... канд. биол. наук. Москва: МГУ.
- Мартынов В.Г. 1987. Сбор и первичная обработка биологических материалов из промысловых уловов атлантического лосося. Сыктывкар: АН СССР. Уральское отд. Коми науч. центр.
- Мина М.В. 1986. Микроэволюция рыб. Москва: Наука.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2008. К проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососевых рыб (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 6. С. 810.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. 2007. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. Москва: Наука.
- Павлов Д.С., Павлов Е.Д., Ганжа Е.В. и др. 2014. Цитологическое состояние гонад и уровень тиреоидных и половых стероидных гормонов у двух фенотипических форм молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 4. С. 470.
- Павлов Д.С., Ганжа Е.В., Немова Н.Н. и др. 2019. Уровень тиреоидных и половых стероидных гормонов у кумжи *Salmo trutta* L. в реках Карелии // Биол.

- внутр. вод. Т. 12. №2, вып. 1. с. 87–92.
<https://doi.org/10.1134/S0320965219020116>
- Чернова О.Ф., Дгебуадзе Ю.Ю. 2008. Архитектоника чешуи костистых рыб и ее диагностическое значение: теоретические основы современных методов экспертного исследования. Москва: Наука.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. Москва: Изд-во АН СССР.
- Шустов Ю.А., Тыркин И.А., Белякова Е.Н. 2012. Особенности роста молоди кумжи *Salmo trutta* L. в водоемах европейского севера России // Труды Карельск. науч. центра РАН. № 1. С. 94.
- Bohlin T., Dellefors C., Faremo U. 1994. Probability of first sexual maturation of male parr in wild sea-run brown trout (*Salmo trutta*) depends on condition factor 1 yr in advance // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. V. 51. P. 1920. <https://doi.org/10.1111/faf.12396>
- Busaker G.P., Adelman I.K., Goolish E.M. 1990. Growth // Methods for fish biology. V. 1. Maryland: Amer. Fish. Soc. P. 363.
- Ferguson A., Reed T.E., McGinnity P., Prodöhl P.A. 2017. Anadromy in brown trout (*Salmo trutta*): A review of the relative roles of genes and environmental factors and the implications for management and conservation // Sea Trout: Science and Management – Proceedings of the 2nd International Sea Trout Symposium Publisher: Matador, Leicestershire, UK.
- Ferguson A., Reed T.E., Cross T.F. et al. 2019. Anadromy, potamodromy and residency in brown trout *Salmo trutta*: the role of genes and the environment // J. Fish Biol. P. 1. <https://doi.org/10.1111/jfb.14005>
- Fleming I.A. 1996. Reproductive strategies of atlantic salmon: Ecology and evolution // Rev.: Fish Biol. Fish. V. 6. P. 379.
- García-Vega A., Sanz-Ronda F.J., Fernandes Celestino L. et al. 2018. Potamodromous brown trout movements in the North of the Iberian Peninsula: Modelling past, present and future based on continuous fishway monitoring // Science of the Total Environment. V. 640–641. P. 1521. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.05.339>
- Hart J.L. 1973. Pacific fishes of Canada // Bull. Fish. Res. Board Can. V. 180.
- Hutchings J.A., Jones M.E.B. 1998. Life history variation in growth rate thresholds for maturity in atlantic salmon // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. V. 55. № 1. P. 22.
- Huusko A., Vainikka A., Syrjänen J.T. et al. 2018. Life-History of the adfluvial brown trout (*Salmo trutta* L.) in Eastern Fennoscandia // Brown Trout: Biology, Ecology and Management. P. 267. <https://doi.org/10.1002/9781119268352.ch12>
- Jonsson B., Jonsson N. 2011. Ecology of atlantic salmon and brown trout: habitat as a template for life histories // Fish Fisheries Ser. V. 33.
- Jonsson B., Jonsson N., Brodtkorb E., Ingebrigtsen P.-J. 2001. Life-history traits of Brown Trout vary with the size of small streams // Functional Ecology. V. 15. № 3. P. 310.
- Metcalf N.A. 1998. The interaction between behavior and physiology in determining life history patterns in atlantic salmon (*Salmo salar*) // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. V. 55. P. 93.
- Morgan I.J., Metcalfe N.B. 2001. Deferred costs of compensatory growth after autumnal food shortage in juvenile salmon // Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences. V. 268. P. 295.
- Myers R.A., Hutchings J.A., Gibson R.J. 1986. Variation in male parr maturation within and among populations of Atlantic salmon, *Salmo salar* // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. V. 43. № 6. P. 1242.
- Olsson I.C., Greenberg L.A., Bergman E., Wysujack K. 2006. Environmentally induced migration: The importance of food // Ecology Letters. V. 9. P. 645.
- Pavlov D.S., Kostin V.V., Nechaev I.V. et al. 2010. Hormonal Status in Different Phenotypic Forms of Black Sea Trout *Salmo trutta labrax* // J. Ichthyol. V. 50. № 11. P. 985.
- Thorpe J.E. 1994. Reproductive strategies in Atlantic salmon *Salmo salar* L. // Aquacult. Res. V. 25. № 1. P. 77.

Growth and Early Maturation of the Brown Trout *Salmo trutta* in the Alatsoya River (Republic of Karelia)

E. D. Pavlov^{1, *}, A. G. Bush¹, V. V. Kostin¹, and D. S. Pavlov¹

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

*e-mail: p-a-v@nxt.ru

It was estimated features of the growth and early maturation of brown trout *Salmo trutta* L. in the Alatsoya river (Republic of Karelia). Generally, the age of the brown trout in this river does not exceed three years old. Precocious males reach puberty in 1+, they are realized one of the life history. Precocious males characterized bigger sizes then parr of the same age and precocious males have high growth rate in the first year of life. Females reach puberty not early then 2+. There is a hypothesis, that formation of precocious males is begun during the first summer of life in the brown trout population of Alatssoya river.

Keywords: brown trout *Salmo trutta*, the age of fish, growth, puberty, precocious fish, gonads, live history

УДК 597.2-152.4

НЕОБЫЧНОЕ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИОННОЕ ПОВЕДЕНИЕ АНАДРОМНЫХ И ЖИЛЫХ ФОРМ ЛИЧИНОК РЕЧНОЙ МИНОГИ

Lampetra fluviatilis (Petromyzontidae)

© 2020 г. А. К. Смирнов^{а, *}, В. К. Голованов^а, А. О. Звездин^б,
И. Л. Голованова^а, А. В. Кучерявый^б

^аИнститут биологии внутренних вод Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

^бИнститут проблем экологии и эволюции Российской академии наук, Москва, Россия

*e-mail: smirnov@ibiw.ru

Поступила в редакцию 05.11.2019 г.

После доработки 10.12.2019 г.

Принята к публикации 15.06.2020 г.

Представлены результаты изучения теплоустойчивости и терморегуляционного поведения личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis* (L.). Значения верхней летальной температуры, зарегистрированные при скорости нагрева воды $\sim 8^\circ\text{C}/\text{ч}^{-1}$ и температуре акклимации 18°C , у особей – потомков производителей анадромной и резидентной жизненных форм не различались – 34.3 и 34.5°C соответственно ($p > 0.05$). Также не выявлены достоверные различия в температурах, избираемых личинками из популяций, где реализуются разные типы жизненных стратегий. Исследованные особи не продемонстрировали отчетливо выраженного термопреферендума, рассредоточиваясь по всему предоставленному им термоградиентному полю. Средние значения избираемой температуры в каждые из трех суток эксперимента были 18.3 , 19.3 и 19.8°C .

Ключевые слова: жизненная стратегия, *Lampetra fluviatilis*, пескоройка, личинка, верхняя летальная температура, избираемая температура

DOI: 10.31857/S0320965220060157

ВВЕДЕНИЕ

В последнее десятилетие вновь наблюдается увеличение научного интереса к особенностям экологии и поведения представителей отряда миногообразных (Petromyzontiformes) (Kirillova et al., 2011, 2016; Bjornsson et al., 2012; Moser et al., 2014; Goodman et al., 2015; Кучерявый и др., 2017; Павлов и др., 2017; Zvezdin et al., 2017; Baer et al., 2018). Однако и на сегодняшний день, некоторые аспекты их жизнедеятельности остаются до конца невыясненными. Так, термоадаптационные возможности миног относительно слабо освещены в литературе (Reynolds, Casterlin, 1978; Holmes, Lin, 1994; Голованов и др., 2019). По температурной устойчивости личинок миног опубликовано лишь несколько работ (Potter, Beamish, 1975; Macey, Potter, 1978). Более подробно исследовано терморегуляционное поведение морской миноги *Petromyzon marinus* L., 1758 на разных этапах онтогенеза (McCauley et al., 1977; Reynolds, Casterlin, 1978; Holmes, Lin, 1994), а также выявлен температурный оптимум для развития ее икры (McCauley,

1963). В то же время сведения по температурным характеристикам широко распространенного на европейской части России вида – речной миноги *Lampetra fluviatilis* – единичны (Голованов и др., 2019).

Как и другие представители семейства Petromyzontidae, речная минога характеризуется длительным периодом личиночного развития (до 4–6 лет), в течение которого пескоройки (личинки) живут в илистом грунте рек и небольших водотоков. По завершении личиночной стадии развития особи претерпевают метаморфоз. В некоторых популяциях в ходе покатной миграции они попадают в крупные нагульные водоемы (моря и озера), образуя миног анадромной формы, в других – остаются в реках, где созревают и превращаются в резидентных производителей (Кучерявый и др., 2017). Про особенности поведения личинок анадромных и жилых миног, в том числе термоадаптационные, почти ничего не известно. Поэтому интересно провести сравнительное исследование термоустойчивости и термопреферендума личинок миноги из рек, где формируется анадромный или резидентный типы жизненных стратегий.

Сокращения: ВЛТ – верхняя летальная температура.

Речная минога – вид, который в последние десятилетия резко снизил численность вследствие антропогенного воздействия (зарегулированный речной сток, промышленные и бытовые стоки) в ряде европейских государств. Глобальное потепление и тепловое загрязнение рек также могут рассматриваться как факторы, потенциально опасные для популяций гидробионтов (Голованов, 2013). Трансформация условий местообитаний, приводящая к увеличению температуры, оказывает негативное воздействие в первую очередь на жизнедеятельность относительно холодолюбивых видов, к которым относятся и миноги. В связи с этим определение температурных характеристик миног представляется весьма актуальным не только в теоретическом, но и в прикладном аспектах.

Цель работы – изучить терморегуляционное поведение личинок из рек, в которых реализуются анадромный или резидентный типы жизненных стратегий речной миноги *Lampetra fluviatilis*, а также определить верхнюю температурную границу их жизнедеятельности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа выполнена в летний период 2017 г. на личинках речной миноги с длиной тела (*TL*) 99.5 ± 4.8 и 89.7 ± 2.4 мм и массой (*W*) 1.6 ± 0.2 и 1.0 ± 0.1 г, что соответствует возрасту 3–5+ для миног из рек Ленинградской обл. Первую (R) группу личинок миноги отловили 10 июня в р. Каменка, притоке первого порядка р. Луга, впадающей в Финский залив Балтийского моря, (Лужский р-н Ленинградской обл., 177 км от залива, $58^{\circ}52'46.28''$ с.ш., $29^{\circ}49'12.32''$ в.д.). В этой реке за время наблюдений (2015–2019 гг.) отмечены только резидентные производители. Вторую (A) группу личинок выловили 12 июня в р. Черная (Выборгский р-н Ленинградской обл., 5.9 км от Финского залива, $60^{\circ}13'15.74''$ с.ш., $29^{\circ}30'56.26''$ в.д.). В этой реке зарегистрированы только анадромные производители.

Температура воды в р. Каменка была 14°C , в р. Черная – 16.5°C . В период отлова пескороек содержали в реке в проточных садках. Затем их транспортировали в Институт биологии внутренних вод (пос. Борок, Ярославская обл.) в пластиковых баках (35 и 55 л) при непрерывной аэрации воды. Там личинок содержали в аквариумах объемом 100 и 160 л при температуре воды 18°C в условиях постоянного фотопериода 12 : 12 ч (свет с 7 до 19 ч). Перед экспериментом пескороек акклиматизировали к лабораторным условиям в течение 8 сут. В период акклиматизации и во время экспериментов пескороек не кормили.

Терморегуляционное поведение личинок миноги исследовали в двухканальной горизонталь-

ной термоградиентной установке, представляющей собой два лотка из прозрачного стекла размерами $420 \times 37 \times 17$ см (Голованов и др., 2019). Лотки были разделены на 11 одинаковых отсеков с помощью неполных перегородок (проходы между отсеками расположены вдоль стенок лотка, ширина прохода 4 см), что обеспечивало беспрепятственное проникновение личинок из одного отсека в другой. Каждый из отсеков был оборудован двумя распылителями, аэрирующими и перемешивающими воду, что препятствовало возникновению вертикальной температурной стратификации. Содержание растворенного в воде кислорода в зависимости от температуры в отсеках было $\sim 7\text{--}9$ мг/л. Горизонтальный градиент температуры от 10 до 25°C создавали посредством нагрева и охлаждения воды на противоположных концах лотков. Такие значения были выбраны исходя из имеющихся данных по избираемому температурам ($13\text{--}21^{\circ}\text{C}$) исследуемого и других видов миног на разных этапах онтогенеза (McCauley et al., 1977; Lemons, Crawshaw, 1978; Reynolds, Casterlin, 1978; Holmes, Lin, 1994; Голованов и др., 2019). Пескороек по 13 особей помещали в отсек с температурой, равной температуре акклиматизации. Распределение личинок регистрировали визуально 9 раз (13 в первые сутки опыта) в дневное время (освещенность 30–70 лк) и 3 раза в вечернее время (21–22 ч, освещенность 0.1 лк). Для каждого отсека отмечали количество особей и температуру воды на момент наблюдения (в темное время суток использовали кратковременную подсветку электрическим фонарем). На основании полученных данных рассчитывали средние значения избираемой личинками температуры в течение суток. Проведено два опыта продолжительностью 3 сут.

ВЛТ личинок определяли, используя постепенный нагрев воды (Becker, Genoway, 1979; Beitinger et al., 2000). Пескороек группами по 7 экз. помещали в экспериментальный аквариум объемом 60 л, оборудованный системой нагрева и аэрации. Замеры содержания растворенного в воде кислорода не выявили существенных изменений этого показателя в течение эксперимента: 8.2 мг/л на начало опытов (18°C) и 7.1 мг/л при его завершении (35°C). Температуру воды увеличивали равномерно – на $\sim 8^{\circ}\text{C}/\text{ч}$. Подобная скорость нагрева может наблюдаться при аварийных сбросах подогретых вод тепловых и атомных электростанций (Голованов, 2013; Beitinger, 2000). Опыты продолжали до гибели последней особи из группы, определяемой по отсутствию у нее какой-либо подвижности и реакции на прикосновение. Время смерти и значение ВЛТ фиксировали отдельно для каждой особи. Продолжительность опытов была ~ 2 ч. Эксперименты выполняли в дневное время при естественном уровне освещенности. Всего исследовано 56 личинок миноги (по 28 экз. в R и A группах) в 8 опытах.

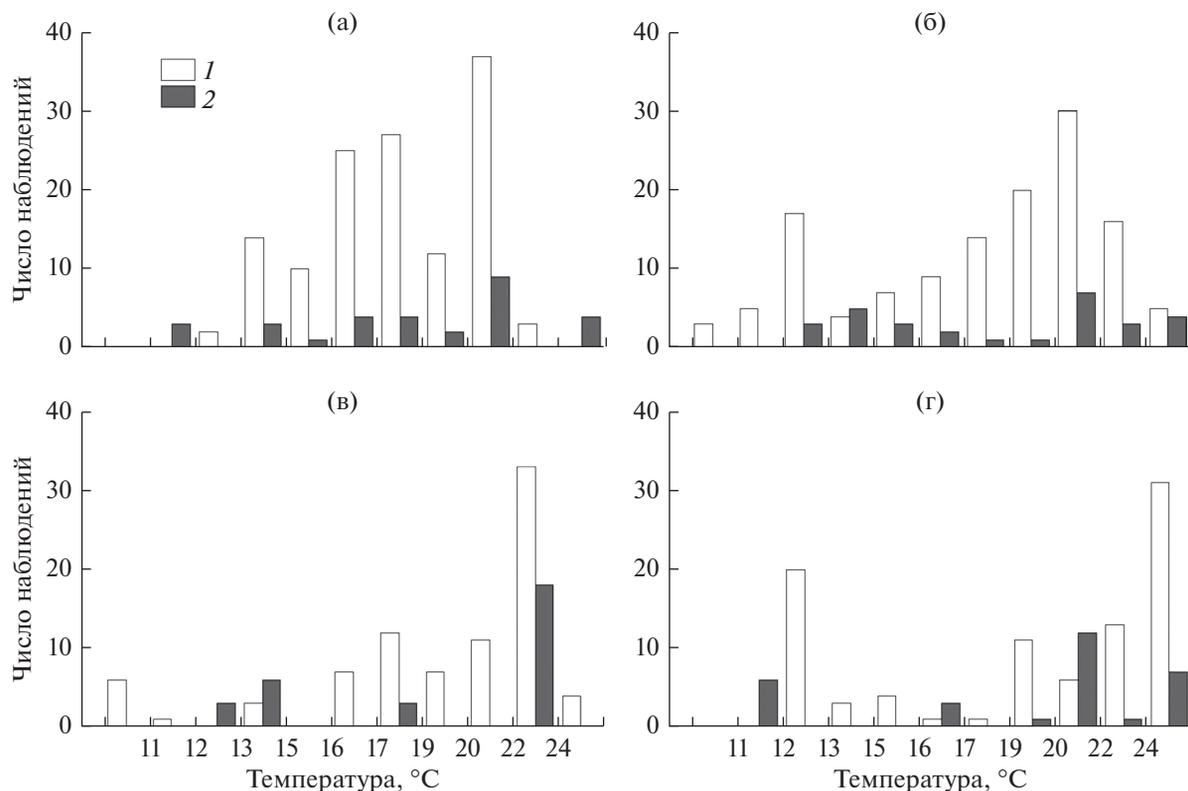


Рис. 1. Распределение личинок *Lampetra fluviatilis*, потомков производителей жилой (R) и анадромной (A) форм в термоградиентном поле в светлое (1) и темное (2) время суток: а – в течение первых суток опыта для R, б – тоже для A, в – в течение третьих суток опыта для R, г – то же, для A: а, в – жилая форма, б, г – анадромная.

Результаты эксперимента представлены в виде средних значений и их ошибок ($M \pm m$). Влияние продолжительности опытов, места происхождения личинок (A и R), а также уровня освещенности на значения температуры, избираемой личинками миноги, оценивали с помощью дисперсионного анализа Фишера (MANOVA). Достоверность различий между значениями ВЛТ миног A и R групп оценивали по непараметрическому критерию Манна–Уитни при $p \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В поведении помещенных в термоградиентное поле личинок миноги отсутствовала четко выраженная реакция термопреферендума, характерная для большинства видов рыб (Голованов, 2013) и других животных (Слоним, 1986). Пескоройки плавали мало, но, несмотря на это, они постепенно распределились из отсека температуры акклимации по большинству отсеков термоградиентной установки (рис. 1). В первые сутки опытов среднее значение избираемой температуры не отличалось от акклимационного – 18.4 ± 0.3 и $18.1 \pm 0.2^\circ\text{C}$, соответственно для A и R групп. По истечении трех суток оно несколько увеличилось и достигало 19.9 ± 0.5 и $19.8 \pm 0.4^\circ\text{C}$ соответственно. В целом,

терморегуляционное поведение личинок миноги в опытах характеризовалась отсутствием четкого выбора ими какой-либо определенной температурной зоны. В течение всего эксперимента число наблюдений особей было высоким как в отсеках с температурой ниже акклимационного значения (18°C), так и выше него (рис. 1). К окончанию трех суток опыта характер распределения личинок в температурно-неоднородном поле несколько изменился. Максимум наблюдений особей группы R приходился на самые теплые отсеки установки с температурой $22\text{--}24^\circ\text{C}$, в то время как пескороек группы A чаще отмечали ближе к обоим краям рабочей камеры (~ 12 и $>24^\circ\text{C}$). При низкой освещенности существенных изменений в терморегуляционном поведении пескороек не обнаружено (рис. 1). Выполненный дисперсионный анализ выявил зависимость температуры, избираемой личинками миноги, от длительности их нахождения в экспериментальной термоградиентной установке, но не от уровня освещенности, а также принадлежности к A или R группе (табл. 1).

Поведение личинок миноги в эксперименте по определению верхних температурных границ жизнедеятельности выглядело относительно однообразно и укладывалось в приводимую ниже

Таблица 1. Влияние некоторых факторов на значения температуры, предпочитаемой личинками речной миноги *Lampetra fluviatilis* (ИТ) из рек с анадромным (А) и резидентным (R) стадом

Фактор	ИТ, °C ($M \pm m$)	F	p
Период опыта, сут:			
1	18.3 ± 0.2	6.13	0.002*
2	19.3 ± 0.3		
3	19.8 ± 0.3		
Группа:			
A	19.0 ± 0.2	0.13	0.716
R	19.1 ± 0.2		
Уровень освещения:			
свет	19.0 ± 0.2	0.12	0.734
темнота	19.1 ± 0.3		

* Влияние фактора статистически значимо.

схему. В начале опытов пескоройки лежали на дне аквариума, время от времени совершая перемещения в нижнем слое воды. При достижении температуры ~25–26°C подвижность личинок значительно возрастала, при ~29–30°C особи часто поднимались и быстро перемещались в верхнем слое воды. По достижении температуры 31–32°C такие всплытия завершались пассивным падением личинок на дно аквариума. С этого времени и до момента гибели они чаще неподвижно лежали на дне, иногда резко изгибая тело (судороги). Значения ВЛТ для особей из А и R групп достоверно не различались ($U = 69.0$, $Z = -1.3$, $p > 0.05$) и были 34.3 ± 0.1 и 34.5 ± 0.1 °C соответственно.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Разнообразие двигательных реакций (поведение) играет важную роль в приспособлении разных групп животных к изменениям температурных условий окружающей среды (Слоним, 1971). Ориентация и перемещение в температурно-неоднородном пространстве – один из важнейших врожденных навыков многих эктотермных животных, помогающий поддерживать в организме относительно стабильный (оптимальный) уровень обменных процессов. Исследования показывают, что молодь рыб, принадлежащих к разным экологическим группам, и в лабораторных условиях, и в естественной среде, как правило, скапливается в зонах с относительно высокой температурой воды независимо от сезона года (Голованов, 2013). Такое поведение способствует ее быстрейшему росту. Случаи выбора молодью рыб условий, которые бы замедляли метаболические процессы, довольно редки и связаны, например, с отсутствием или ограниченным количеством пищи в окружающей среде (Голованов,

2013; Смирнов, Смирнова, 2019; Zdanovich, 2006). Из-за сложного жизненного цикла и специфики поведения миног, изучение их терморегуляционного поведения не так часто попадало в фокус научных интересов исследователей. Тем не менее, способность миног выбирать оптимальные по температуре условия на разных этапах онтогенетического развития отмечалась ранее (McCaughey et al., 1977; Lemons, Crawshaw, 1978; Reynolds, Casterlin, 1978; Holmes, Lin, 1994).

Эксперименты, выполненные нами на личинках речной миноги, не выявили у них отчетливо выраженной реакции термопреферендума – «направленного поиска температурных условий среды, обеспечивающих комфорт для данного вида и данного физиологического состояния» (Слоним, 1986, с. 23). В течение опыта пескороек часто регистрировали в большинстве отсеков экспериментальной термоградиентной установки в диапазоне ~10–25°C (рис. 1). К концу эксперимента (3 сут) наметилась тенденция, особенно выраженная у группы А, к скапливанию личинок в краевых отсеках, расположенных в зонах низкой и высокой температур (рис. 1). Ранее сходным образом реагировали на обычный линейный температурный градиент личинки морской миноги, что побудило некоторых исследователей проводить эксперименты в установках другого типа (shuttle-box) (Reynolds, Casterlin, 1978). Такая поведенческая реакция в значительной мере отличается от терморегуляционного поведения многих видов рыб при нахождении их в температурно-неоднородной среде (Голованов, 2013). Как правило, молодь рыб при помещении ее в термоградиентную установку чаще регистрируют в ограниченном количестве отсеков со значениями температуры, близкими к видовому оптимуму, и при наличии достаточного количества пищи она значительно реже посещает остальные (Zdanovich, 2006; Смирнов, Смирнова, 2019).

Ранее Холмс и Лин (Holmes, Lin, 1994) предположили недостаточное развитие у личинок морской миноги способности к ориентации в линейных термоградиентных полях. Авторы связали это с низкой двигательной активностью пескороек, они также не исключили существования неких элементов внутригруппового взаимодействия, влияющих на результаты опытов. Возможно, отсутствие отчетливо выраженной реакции выбора температуры у этой возрастной группы обусловлено иными, неучтенными исследователями факторами. Поскольку личинки миноги большую часть жизни проводят, зарывшись в грунт, можно допустить, что отсутствие последнего в экспериментальных установках вызывает доминирование в поведении реакций, направленных на поиск привычного для них укрытия. В работе Поттера и Бимиша (Potter, Beamish, 1975) упоминалось о дополнительном стрессе, возникающем у пескороек при отсутствии в экс-

периментальных установках грунта, что обуславливало их скорейшую гибель от перегрева в сравнении с зарывшимися особями. На затруднения в определении температурного оптимума вследствие тигмотактических реакций в среде, лишенной грунта, указывалось и в работе, выполненной на личинках морской миноги (Reynolds, Casterlin, 1978).

Вместе с тем, в литературе представлена информация об экспериментах, как правило, продолжительностью менее суток, в которых миноги выбирали определенные температурные условия. Хорошо изучена в этом отношении морская минога. При исследовании терморегуляционного поведения этого вида в установках различного типа показано, что взрослые особи предпочитают температуру 14.3°C (McCauley et al., 1977), в то время как личинки – от 13.6°C (Reynolds, Casterlin, 1978) до 20.8°C (Holmes, Lin, 1994). В опытах с личинками различия в значениях предпочитаемой температуры могут быть связаны с особенностями методических подходов, а также географической удаленностью популяций морской миноги, особи которых использовались в работах (Holmes, Lin, 1994). Взрослые экземпляры другого, широко распространенного в Тихоокеанском регионе вида – трехзубой миноги *Entosphenus tridentatus* (Richardson, 1836), выбирали в эксперименте близкие значения температуры ~16–17°C (Lemons, Crawshaw, 1978). Таким образом, средние значения избираемой температуры для личинок речной миноги за первые–третьи сутки эксперимента (18.3–19.8°C) вполне согласуются с общим для семейства уровнем предпочитаемых температур, фактически совпадая с таковым для пескороек морской миноги (Holmes, Lin, 1994).

Для личинок миног характерен отрицательный фотопреферендум (Young, 1935; Harden Jones, 1955; Звездин и др., 2016), что определяет их стремление уплыть с интенсивно освещенных участков в притененные. Учитывая этот факт, некоторые авторы проводили эксперименты почти в полной темноте (слабая лампа красного света), лишь краткосрочно включая мощное освещение для стимуляции двигательной активности пескороек (Holmes, Lin, 1994). В настоящей работе наблюдения, выполненные в светлое и темное время суток, не выявили каких-либо значимых различий в терморегуляционном поведении личинок речной миноги (рис. 1, табл. 1).

Значения летальной температуры определяют границы жизнедеятельности организма на температурной шкале, при выходе за которые наступают его быстрая гибель. Для многих видов водных животных, обитателей высших и умеренных широт, верхние границы жизнедеятельности имеют более актуальное значение по сравнению с нижними (Голованов, 2013). Это определяется совокупностью как физических свойств воды – наи-

большая плотность при 4°C, так и значительной холодоустойчивостью большинства этих видов, приближающейся к 0°C.

По сравнению с избираемыми температурами, ВЛТ миног изучены несколько шире. Поттер и Бимиш (Potter, Beamish, 1975), исследовав личинки миног четырех видов, адаптированных к 15°C, приводят следующие значения пороговой летальной температуры: северная ручьевая *Ichthyomyzon fossor* Reighard & Cummins, 1916 – 30.5°C, морская – 30.0°C, американская ручьевая *Lethenteron appendix* (DeKay, 1842) – 29.5°C и ручьевая (принимаемая нами за резидентную форму речной миноги) – 28.5°C. В качестве окончательной пороговой летальной температуры для пескороек морской миноги указывается значение 31.4°C, ручьевой (резидентной формы речной миноги) – 29.4°C (Potter, Beamish, 1975) и австралийской *Geotria australis* Gray, 1851 – 28.3°C (Macey, Potter, 1978). Несмотря на различия в методическом подходе, а вышеприведенные значения получены путем резкого переноса особей из акклимационных условий в емкости с высокой температурой (Fry, 1971), значения ВЛТ личинок речной миноги, определенные в наших опытах при постепенном нагреве воды, оказались относительно близкими – 34.3–34.5°C. Примечательно, что при сублетальных значениях температуры, личинки разных видов миног в подавляющем большинстве случаев покидали грунт (Potter, Beamish, 1975), а в нашем эксперименте начинали энергично перемещаться по аквариуму. Это указывает на возможное наличие у них поведенческих реакций, направленных на активное избегание некомфортных по температуре условий.

Статистически значимые различия в терморегуляционном поведении, а также в значениях ВЛТ у пескороек А и R групп речной миноги не обнаружены. С точки зрения экологии вида это можно объяснить схожестью абиотических условий местообитаний личинок из внутривидовых форм с разным типом жизненных стратегий. Из двух исследованных рек р. Черная расположена на ~150 км севернее р. Каменка, что не может быть причиной существенных различий в климате и, соответственно, в температурном режиме рек. Возможно, у других видов миног существуют некоторые климатические различия в температурных характеристиках отдельных популяций, на что ранее указывали некоторые авторы (Holmes, Lin, 1994). Между тем, несмотря на отсутствие достоверных различий в средних значениях избираемой температуры у личинок А- и R-группы, характер их распределения по отсекам установки несколько различался (рис. 1). К окончанию опыта наметилась определенная тенденция к большему тяготению пескороек жилой формы к “теплым” отсекам установки. Однако, чтобы дать однозначный от-

вет о неслучайности такого различия необходимы дальнейшие исследования.

Сравнение температурных характеристик личинок речной миноги с исследованными ранее смолтами этого вида (Голованов и др., 2019) выявило некоторые различия. Терморегуляционное поведение смолтов было более выражено, а диапазон предпочитаемой температуры достигал ~15–16°C. Это несколько ниже такового для личинок групп А и R. Значения критического термического максимума и ВЛТ смолтов, полученные при сходной скорости нагрева воды (9°C/ч), также были ниже – 29.0 и 31°C соответственно. Однако, исходя из имеющихся данных, сделать однозначный вывод о существовании онтогенетических изменений в термоадаптационных способностях речной миноги представляется затруднительным. Хотя большая термофильность и теплоустойчивость молоди по сравнению со старшими возрастными группами присуща многим видам рыб (Голованов, 2013), в данном случае различия в значительной степени обусловлены, по-видимому, разной температурой акклимации (9°C для смолтов и 18°C для личинок). Кроме того, отмечено (Reynolds, Casterlin, 1978), что для морской миноги характерно полное отсутствие или слабая выраженность изменений в температурных предпочтениях разновозрастных особей.

Температура среды напрямую определяет темп роста и сроки созревания большинства эктотермных организмов. У малоподвижных видов поведенческие ответы на воздействие факторов внешней среды выражены слабее, однако хорошо развитая система физиолого-биохимических адаптивных механизмов позволяет им сохранять приемлемый уровень активности в широком температурном диапазоне. Эктотермные организмы, способные к активному перемещению, чаще используют элементы регуляции, поддерживая с помощью поведения скорость обменных процессов на относительно высоком и стабильном уровне. По-видимому, слабая выраженность реакции термопреферендума, наблюдаемая в экспериментах с личинками миног, обусловлена их относительно малой подвижностью в естественных условиях обитания. В таком случае можно было бы предположить у них хорошо развитую способность к физиолого-биохимическим адаптациям. Косвенно это подтверждается отмеченной ранее у личинок миног слабой зависимостью летальных значений температуры от акклимационных (Maceu, Potter, 1978). Также следует указать, что среда обитания пескороек (грунт на дне рек) более стабильна, соответственно в процессе жизнедеятельности они сталкиваются с меньшей амплитудой суточных и сезонных колебаний температуры по сравнению с организмами, населяющими водную толщу.

Возможно, личинки миног способны менять собственную жизненную стратегию под действием температуры в местах обитания. Работы, по изучению внутривидового многообразия тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* (Tilseus, 1811) на р. Утхолок показали, что у личинок, развивавшихся в притоке с более низкой температурой, начинался метаморфоз при большей длине тела и с более высокими показателями индекса масса–длина тела, чем у личинок, развивавшихся в более теплом притоке (Кучерявый, 2008).

Между миногами и лососевыми (Salmonidae) часто проводятся экологические параллели (Берг, 1935; Гриценко, 1968; Савваитова и др., 2007; Björnsson et al., 2012; Kirillova et al., 2016; Кучерявый и др., 2017). Обе группы характеризуются наличием анадромной и резидентной стратегий развития, с кардинальной сменой местообитаний, значительной морфофизиологической перестройкой организма и изменением типа питания (Кучерявый и др., 2017). Изученные в настоящей работе характеристики личинок речной миноги, а также данные литературы по другим видам миног, полученные на разных этапах онтогенеза, позволяют считать аналогию между миногами и лососевыми справедливой и по их отношению к температуре среды. Температурный оптимум роста для большинства лососевых видов рыб приходится на интервал от 13 до 19°C, а верхняя граница термоустойчивости ограничена 27–30°C (Beitinger et al., 2000; Голованов, 2013), что близко к термоадаптационным характеристикам миног.

Выводы. Личинки речной миноги в условиях трехсуточного опыта не продемонстрировали выраженной реакции термопреферендума, они распределялись по всему предоставленному горизонтальному градиенту температуры. Вероятно, это обусловлено малой подвижностью пескороек и отсутствием в экспериментальной установке грунта, являющегося важным фактором среды обитания для данной возрастной группы. Значения ВЛТ личинок речной миноги достигали 34.3–34.5°C, что несколько выше таковых для смолтов этого и пескороек других исследованных видов миног. По-видимому, это обусловлено методологическими различиями при определении их теплоустойчивости. Выраженные различия в терморегуляционном поведении и теплоустойчивости анадромных и жилых форм личинок речной миноги отсутствуют.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Н.С. Некрутову за участие в проведении экспериментов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А18-18012690102-9 (экспериментальная работа) и при поддержке Российского научного фонда (проект № 19–14–00015, анализ результатов исследования и написание статьи).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С. 1935. Экологические параллели между миногами и лососевыми // Докл. АН СССР. Т. 3. Вып. 2. С. 91.
- Голованов В.К. 2013. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. Москва: ПОЛИГРАФ-ПЛЮС.
- Голованов В.К., Некрутов Н.С., Звездин А.О. и др. 2019. Термоадаптационные характеристики смолтов речной миноги *Lampetra fluviatilis* // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 4. С. 1.
- Гриценко О.Ф. 1968. К вопросу об экологическом параллелизме между миногами и лососями // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океаногр. Т. 65. С. 157.
- Звездин А.О., Павлов Д.С., Назаров Д.Ю., Кучерявый А.В. 2016. Фотопреферендум мигрирующих и немигрирующих личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis* // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 1. С. 126. <https://doi.org/10.7868/S0042875216010215>
- Кучерявый А.В. 2008. Внутривидовая структура тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* и ее формирование в реках Западной Камчатки (на примере р. Утхолок): Дис. ... канд. биол. наук. Москва: МГУ.
- Кучерявый А.В., Цимбалов И.А., Назаров Д.Ю., Павлов Д.С. 2017. Биологическая характеристика смолтов речной миноги *Lampetra fluviatilis* в бассейне реки Черная (Финский залив, Балтийское море) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 2. С. 201. <https://doi.org/10.7868/S0042875217020138>
- Павлов Д.С., Звездин А.О., Костин В.В. и др. 2017. Временная характеристика покатной миграции смолтов речной миноги *Lampetra fluviatilis* в реке Черной // Известия РАН. Серия биол. № 3. С. 276. <https://doi.org/10.7868/S0002332917030067>
- Савваитова К.А., Павлов Д.С., Кузицин К.В. и др. 2007. Экологические аналогии у тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* и микижи *Parasalmo mykiss* Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 3. С. 296.
- Слоним А.Д. 1971. Экологическая физиология животных. Москва: Высш. шк.
- Слоним А.Д. 1986. Эволюция терморегуляции. Ленинград: Наука.
- Смирнов А.К., Смирнова Е.С. 2019. Поведение молоди окуня *Perca fluviatilis* (Percidae) в гетеротермальной среде при разной обеспеченности пищей // Зоол. журн. Т. 98. № 2. С. 182–192. <https://doi.org/10.1134/S0044513419020168>
- Baer J., Hartmann F., Brinker A. 2018. Abiotic triggers for sea and river lamprey spawning migration and juvenile outmigration in the River Rhine, Germany // Ecol. Freshwater Fish. V. 27. № 4. P. 988. <https://doi.org/10.1111/eff.12409>
- Becker C.D., Genoway R.G. 1979. Evaluation of the critical thermal maximum for determining thermal tolerance of freshwater fish // Environ. Biol. Fish. V. 4. № 3. P. 245. <https://doi.org/10.1007/BF00005481>
- Beitinger T.L., Bennet W.A., McCauley R.W. 2000. Temperature tolerances of North American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature // Environ. Biol. Fish. V. 58. № 3. P. 237. <https://doi.org/10.1023/A:100767632>
- Björnsson B.J., Einarsdóttir I.E., Power D. 2012. Is salmon smoltification an example of vertebrate metamorphosis? Lessons learnt from work on flatfish larval development // Aquaculture. V. 362–363. P. 264. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.03.002>
- Fry F.E.J. 1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish // Fish Physiol. V. 6. P. 1. New York: Acad. Press. [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60146-6](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60146-6)
- Goodman D.H., Reid S.B., Som N.A., Poytress W.R. 2015. The punctuated seaward migration of pacific lamprey (*Entosphenus tridentatus*): environmental cues and implications for streamflow management // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. V. 72. № 12. P. 1817. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0063>
- Harden Jones F.R. 1955. Photo-kinesis in the ammocoete larva of the brook lamprey // J. Exp. Biol. V. 32. P. 492.
- Holmes J.A., Lin P. 1994. Thermal Niche of Larval Sea Lamprey, *Petromyzon marinus* // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. V. 51. № 2. P. 253. <https://doi.org/10.1139/f94-026>
- Kirillova E.A., Kirillov P.I., Kucheryavyy A.V., Pavlov D.S. 2011. Downstream migration in ammocoetes of the Arctic lamprey *Lethenteron camtschaticum* in some Kamchatka rivers // J. Ichthyol. V. 51. P. 1117. <https://doi.org/10.1134/S0032945211110051>
- Kirillova E.A., Kirillov P.I., Kucheryavyy A.V., Pavlov D.S. 2016. Common behavioral adaptations in lamprey and salmonids // Jawless Fishes of the World: V. 2. Ch. 23. Cambridge Scholars Publishing. P. 196.
- Lemons D.E., Crawshaw L.I. 1978. Temperature regulation in the pacific lamprey (*Lampetra tridentata*) // Fed. Proc. V. 37. P. 929. <https://doi.org/10.1007/BF00018745>
- Macey D.J., Potter I.C. 1978. Lethal temperatures of ammocoetes of the Southern Hemisphere lamprey, *Geotria australis* // Environ Biol. Fish. V. 3. № 2. P. 241. <https://doi.org/10.1007/BF00691950>
- McCauley R.W. 1963. Lethal Temperatures of the Developmental Stages of the Sea Lamprey, *Petromyzon marinus* L. // J. Fisheries Res. Board of Canada. V. 20. № 2. P. 483. <https://doi.org/10.1139/f63-036>
- McCauley R.W., Reynolds W.W., Huggins N.H. 1977. Photokinesis and behavioral thermoregulation in adult sea lampreys (*Petromyzon marinus*) // J. Exp. Zool. V. 202. № 3. P. 431. <https://doi.org/10.1002/jez.1402020313>
- Moser M.L., Jackson A.D., Lucas M.C., Mueller R.P. 2014. Behavior and potential threats to survival of migrating lamprey ammocoetes and macrophthalmia // Rev. Fish.

- Biol. Fisheries. V. 25. № 1. P. 103.
<https://doi.org/10.1007/s11160-014-9372-8>
- Potter I.C., Beamish F.W.H. 1975. Lethal temperatures in ammocoetes of four species of lampreys // Acta Zool. V. 56. № 1. P. 85.
<https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.1975.tb00084.x>
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. 1978. Behavioral thermoregulation by ammocoete larvae of the sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in electronic shuttlebox // Hydrobiologia. V. 61. № 2. P. 145.
<https://doi.org/10.1007/BF00018745>
- Young J.Z. 1935. The photoreceptors of lampreys. 1. Light sensitive fibres in the lateral line nerves // J. Exp. Biol. V. 12. P. 229.
- Zdanovich V.V. 2006. Alteration of thermoregulation behavior in juvenile fish in relation to satiation level // J. Ichthyol. V. 46. № S2. P. S188.
<https://doi.org/10.1134/S0032945206110087>
- Zvezdin A.O., Pavlov D.S., Kucheryavyy A.V., Tsimbalov I.A. 2017. Experimental study of the European river lamprey, *Lampetra fluviatilis* (L.), migratory behavior in the period of initial dispersion of juveniles // Inl. Water Biol. V. 10. № 2. P. 209–218.
<https://doi.org/10.1134/S1995082917020183>

Unusual Thermoregulatory Behaviour of Anadromous and Residential Forms of the Larvae of the River Lamprey *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae)

A. K. Smirnov^{1,*}, V. K. Golovanov¹, A. O. Zvezdin², I. L. Golovanova¹, and A. V. Kucheryavyy²

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

²Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

*e-mail: smirnov@ibiw.ru

The thermal tolerance and thermoregulatory behavior of the river lamprey larvae *Lampetra fluviatilis* are presented. The upper lethal temperatures recorded at water heating rate $\sim 8^{\circ}\text{C}/\text{h}^{-1}$ and acclimation temperature 18°C did not differ in individuals which descendants of producers of anadromous and resident life forms – 34.3 and 34.5°C , respectively ($p > 0.05$). There are also no significant differences in the temperatures chosen by larvae from populations where different types of life strategies are implemented. The studied individuals did not show a distinct thermopreferendum reaction, and were spreading out over the entire thermogradient field provided to them. The average values of the selected temperature in each of the three days of the experiment were 18.3 , 19.3 and 19.8°C .

Keywords: life strategies, river lamprey *Lampetra fluviatilis*, ammocoetes, larvae, thermoregulatory behavior, upper lethal temperature, selected temperature

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ БЕЛКОВ ПЛАЗМЫ КАК ФАКТОР КАПИЛЛЯРНОЙ ФИЛЬТРАЦИИ В ГРУППЕ Pisces (Обзор)

© 2020 г. А. М. Андреева*

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

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

Поступила в редакцию 05.12.2019 г.

После доработки 04.03.2020 г.

Принята к публикации 01.06.2020 г.

Исследования капиллярной фильтрации, поддерживающей изотонию внеклеточных жидкостей в организме позвоночных, принято рассматривать в формате “обновленной” гипотезы Старлинга, разработанной на наземных позвоночных. Баланс внеклеточной жидкости в организме эта гипотеза объясняет сбалансированностью гидростатического и онкотического давления плазмы и интерстициальной жидкости (силы Старлинга) и ключевой ролью белков плазмы в обеспечении капиллярного водного трансфера. Модель исходит из внутрисосудистой локализации белков плазмы и доминирующего (до 80%) вклада альбумина в ее онкотическое давление. У рыб из-за отсутствия антигравитационных приспособлений полное признание сил Старлинга считается некорректным. В обзоре обсуждается особая “безальбуминовая” модель капиллярной фильтрации для водных низших позвоночных. Подобно классической, она исходит из ключевой роли белков плазмы в водном трансфере, но в то же время учитывает такие особенности рыб, как высокая концентрация общего белка в интерстиции, высокое содержание белков-олигомеров и отсутствие альбумина (или его слабое влияние на водный гомеостаз). Олигомерным белкам отводится важная роль в поддержании изотонии жидкостей за счет их реорганизаций по типу ассоциаций/диссоциаций, которые, предположительно, способствуют “выравниванию” осмоляльностей жидкостей по обе стороны стенки капилляра и поддержанию их изотонии в широком диапазоне условий среды.

Ключевые слова: рыбы, кровь, олигомерные белки, капиллярная фильтрация, гипотеза Старлинга

DOI: 10.31857/S0320965220060030

Рыбы относятся к наиболее процветающей группе позвоночных, не имеющей себе равных по разнообразию занимаемых экологических ниш. Наиболее пластичная, с точки зрения экологии, группа костистых рыб (Teleostei) заселила пресные воды, моря и акватории с колеблющейся соленостью. Ключевую роль в этом сыграли эффективные механизмы осморегуляции. Водно-солевой обмен у стеногалинных Teleostei реализуется посредством противоположных стратегий – гиперосмотической (в пресной воде) и гипоосмотической (в море); у эвригалинных видов при изменении солености воды эти стратегии сменяют друг друга (Мартемьянов, 2013). Перечисленные механизмы отвечают за водно-солевой обмен, прежде всего, между организмом и внешней средой. Внутри организма поддержание осмотического гомеостаза обеспечивает жидкая среда ор-

ганизма. Поддержание изотонии всех внеклеточных жидкостей в составе жидкой среды организма обеспечивает капиллярный обмен (КО). Сформулированные Старлингом в конце XIX столетия положения о движении внеклеточной жидкости через капиллярную стенку легли в основу гипотезы КО у позвоночных. Согласно гипотезе, вода внутри организма проникает во все компартменты и клетки, а распределение солей между внутри- и внесосудистыми жидкостями регулируется белками в соответствии с эффектом Гиббса–Доннана (Bianchetti et al., 2009; Jacob et al., 2016; Nguyen, Kurtz, 2004, 2006; Nguyen et al., 2014). КФ жидкости, как часть КО, обеспечивает перемещение воды из плазмы в интерстиций (рис. 1), участвуя в поддержании изотонии внеклеточных жидкостей организма.

В обзоре рассматриваются вопросы участия белков плазмы в стабилизации КФ у рыб и причины, по которым процессы их капиллярного обмена не вписываются в формат “обновленной” гипотезы Старлинга. На обсуждение выносятся

Сокращения: КО – капиллярный обмен; КОД – коллоидно-осмотическое давление; КФ – капиллярная фильтрация; ЛПВП – липопротеины высокой плотности.

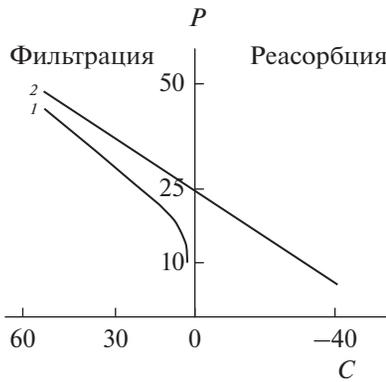


Рис. 1. Фильтрация и реабсорбция жидкости в норме (1) и при кратковременном снижении давления в капилляре (2). C — поток жидкости на единицу площади капиллярной стенки в $(\text{мкм с}^{-1}) \times 10^3$; P — гидростатическое давление в капилляре в $\text{смH}_2\text{O}$ (по: Michel, Phillips, 1987).

оригинальная гипотеза “безальбуминовой” КФ и соответствующая ей модель на примере группы Teleostei.

Развитие представлений о капиллярном обмене позвоночных. Белки плазмы — ключевой фактор капиллярной фильтрации жидкости

Исследования в области КО и КФ принято рассматривать в формате “обновленной” гипотезы капиллярного обмена Старлинга. В 1896 г. появилась статья Старлинга (Starling, 1896), идеи которой легли в основу современных представлений о КО. На модели собаки Старлинг описал перемещение тканевой жидкости в кровь и представил доказательства в пользу данного феномена. В основе гипотезы было предположение о полной проницаемости сосудов для воды и дифференциальной проницаемости стенок микрососудов для небольших молекул (соли, глюкоза) и макромолекул (белки). Первые свободно обменивались через стенку капилляра, а перемещения вторых были ограничены. Автор отметил значительное превышение концентрации белка в плазме над интерстицием и предположил, что эта разница лежит в основе осмотического давления, противодействующего большому гидростатическому давлению в капиллярах, чем в ткани. Эти силы Старлинга — силы гидростатического давления и КОД плазмы и интерстициальной жидкости — основные движущие силы КО. Высказано предположение, что баланс между ними удерживает кровь в системе кровообращения и реализуется в разнонаправленных процессах фильтрации и реабсорбции жидкости (рис. 1).

Позднее установлено, что в большинстве капилляров происходит только фильтрация, но при

падении капиллярного давления “запускается” реабсорбция, восстанавливающая баланс внеклеточной жидкости (Michel, 1997). Роль белков плазмы в КО определялась Старлингом как “ключевая”. Она заключалась в удержании белками воды внутри сосудов и поддержании коллоидно-осмотического давления плазмы и волеими сосудов. Баланс КОД и гидростатического давления регулировал водный капиллярный поток и, в конечном счете, способствовал поддержанию изотонии внеклеточной жидкости в организме.

“Обновление” гипотезы Старлинга было связано с обнаружением ряда фактов. В их числе: установление проникновения белков плазмы в интерстиций с помощью пассивных механизмов конвекции и диффузии через поры между эндотелиальными клетками (Adamson et al., 2004; Michel, 1997; Rosengren et al., 2004; Sarin, 2010; Weinbaum, 1998) и с помощью трансэндотелиальной мембрано-связанной тубулярно-везикулярной системы эндотелия (Bendayan, Rasio, 1996, 1997). Белки в интерстиции найдены благодаря усовершенствованной технике электронной микроскопии (Dvorak et al., 1996; Schatzki, Newsome, 1975; Shaklai, Tavassoli, 1982; Sharov, 1981; Ueda et al., 2001). Далее получены доказательства влияния на белковый трансфер эндотелиального гликокаликса, выполняющего функцию “молекулярного сита” (Chappell, Jacob, 2014; Curry, Adamson, 2012). Ранее считали, что скопление белка в интерстиции негативно сказывается на эффективности КФ жидкости из-за снижения величины градиента концентрации белка между плазмой и интерстициальной жидкостью.

$$\begin{aligned} \text{Сила фильтрации} &= \\ &= (P_{\text{пл}} - P_{\text{иж}}) - \sigma(P_{\text{пл}} - P_{\text{иж}}), \end{aligned} \quad (1)$$

где $P_{\text{пл}}$ и $P_{\text{иж}}$ — гидростатическое давление в плазме и интерстициальной жидкости соответственно; $P_{\text{пл}}$, $P_{\text{иж}}$ — коллоидно-осмотическое давление в плазме и интерстициальной зоне соответственно; σ — коэффициент отражения белка.

Однако в свете установления особой роли гликокаликса в белковом трансфере отмечено, что эффективность КФ жидкости определяется распределением белка относительно гликокаликса. Независимо от концентрации белка в интерстиции, таковая в “защищенной” субгликокаликсной зоне, расположенной непосредственно под гликокаликсом, поддерживается на низком уровне, вследствие чего величина градиента белка между плазмой и субгликокаликсной зоной всегда достаточно высока для обеспечения эффективной фильтрации жидкости (Adamson et al., 2004; Levick, Michel, 2010; Curry, Adamson, 2012; Chappell, Jacob, 2014) (рис. 2). Соответственно, первоначальные расчеты величины силы фильтрации (1) были пересмотрены и в обновленной версии (2)

параметр онкотического давления интерстициальной жидкости ($\Pi_{\text{иж}}$) был заменен на параметр онкотического давления жидкости в субгликокаликсной зоне ($\Pi_{\text{Г}}$) (Levick, Michel, 2010).

$$\begin{aligned} \text{Сила фильтрации} = \\ = (P_{\text{пл}} - P_{\text{иж}}) - \sigma(\Pi_{\text{пл}} - \Pi_{\text{Г}}), \end{aligned} \quad (2)$$

где $\Pi_{\text{Г}}$ – онкотическое давление жидкости в субгликокаликсной зоне ($\Pi_{\text{Г}}$).

Особенности капиллярного обмена у наземных позвоночных и рыб

Основные положения гипотезы Старлинга разработаны на представителях наземных позвоночных – млекопитающих и, отчасти, земноводных (Michel, 1997). Применение положений гипотезы к рыбам было проблематичным из-за наличия у них особых черт в процессах микроциркуляции (Olson et al., 2003; Soldatov, 2006). В работе Олсона (Olson et al., 2003) отмечены этапы становления сердечно-сосудистой системы в эволюции позвоночных. Сердечно-сосудистая система водных низших позвоночных не имела противогравитационных приспособлений. Сохранив в относительно неизменном виде ряд функций, обеспечивающих конвективные процессы в организме (функцию миокарда, венозную емкость и вазорегуляторные сигнальные механизмы), наземные позвоночные выработали ряд противогравитационных приспособлений в виде повышенного давления крови и венозных рефлексов. Для поддержания высокого давления стенка капилляра млекопитающих выполняет в отношении белков функцию барьера.

Рыбы как водные обитатели за редким исключением (тунцы) не нуждаются в высоком давлении крови (Olson, 1997). Тестирование рыб по величинам концентрации белка в тканевых жидкостях, распределению белка относительно стенки капилляра и коэффициенту отражения (σ) выявило их “аномальный” характер (Andreeva et al., 2015a, 2017; Bushnell et al., 1998; Kiernan, Contestabile, 1980; Olson, 1992; Phillips, 2003). В тканевых жидкостях рыб содержание белка варьирует от “следов” до величин, превышающих концентрацию белка в плазме; вследствие этого, высока изменчивость и величины градиента концентрации белка между плазмой и интерстицием (Andreeva, 2012; Andreeva et al., 2015a, 2017, 2019). Эти “аномалии” могут быть следствием отсутствия у рыб настоящей лимфатической системы, снабженной клапанами для направленного оттока лимфы (Kotlowska et al., 2013), или низкой скорости кровообращения и сопутствующего усиления диффузии белка плазмы в тканевое пространство, или сезонной вариабельности КФ белка (Andreeva et al., 2019). Первые две особенности способ-

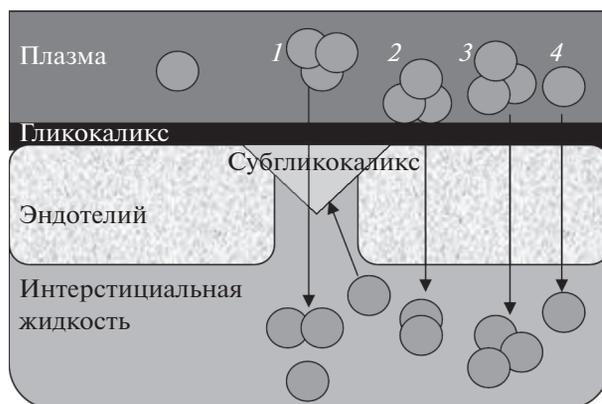


Рис. 2. Пути перемещения белка из плазмы в интерстициальное и субгликокаликсное (выделено треугольником) пространство через малые поры (1) и трансвакулярно через большие поры (2–4) (по: Levick, Michel, 2010) с изменениями, касающимися структурных реорганизаций олигомерных белков в ходе фильтрации через капиллярную стенку (Andreeva, 2019).

ствуют “скоплению” белка в интерстиции, что определяет невысокие величины градиента концентрации белка относительно стенки капилляра. Без учета роли гликокаликса этот феномен традиционно трактуется в контексте незначительности вклада белков плазмы в КФ жидкости (Olson et al., 2003). Но имеющиеся в настоящее время сведения позволяют считать гликокаликс неотъемлемой частью сосудистой системы всех позвоночных, включая рыб (Aamelfot et al., 2014; Gorski et al., 2014; Harfouche et al., 2009), и предполагать его участие в КФ белков. Тем не менее гипотеза Старлинга не отвечает на вопрос, какие последствия может иметь скопление белка в интерстиции. Ответ на него дает “безальбуминовая” модель КФ. Однако ее представление требует предварительного рассмотрения структуры протеома плазмы рыб.

Организация протеома плазмы позвоночных

Современные технологии 2D-электрофореза, жидкостной хроматографии и масс-спектрометрии MALDI подтвердили существующие с середины прошлого столетия представления о консервативной структуре протеома плазмы всех позвоночных и высокий уровень совпадения аминокислотных последовательностей гомологичных белков (Anderson et al., 2004; Babaei et al., 2013; Liotta, Petricoin, 2006; Lucitt et al., 2008). Фракционный состав белков плазмы по Тизелиусу (Tiselius, 1937) считается единым для позвоночных и включает α -, β - и γ -глобулины и низкомолекулярную фракцию. Последняя демонстрирует значительное разнообразие: у млекопитающих она представлена альбумином и транстиретином, у рыб – высокогетерогенной, вариабельной и лишенной

альбумина (у высших костистых) системой (Moore, 1945; Deutsch, McSchan, 1949; Кирпичников, 1987; Power et al., 2000; Wicher, Fries, 2006; Li et al., 2016).

До развертывания геномных исследований альбуминами считали высокогидратированные и высокоподвижные в электрофорезе белки, а в настоящее время их характеризуют как белки с определенными элементами структуры (домены) и строгой архитектуры S-S-связей, кодируемые гомологичными генами. По принципу гомологии в суперсемейство альбуминоидов попадают также афамин, фетопротеин, витамин D-связывающий белок и белок внеклеточного матрикса (Andreeva, 2019; Li et al., 2017). У рыб гены альбумина выявлены только в группах древних (Dipnoi), примитивных (Petromyzontiformes) и низших костистых рыб (Osteoglossiformes, Esociformes, Salmoniformes) (Andreeva, 2019; Byrnes, Gannon, 1990; Pasquier et al., 2016; Salem et al., 2010). В самой пластичной, с точки зрения экологии, группе высших Teleostei ген альбумина не обнаружен. Вероятной причиной этого может быть третья полногеномная дупликация, затронувшая из всех позвоночных только костистых, при этом ген альбумина потеряли только высшие Teleostei (Braasch et al., 2016; Noel et al., 2010; Pasquier et al., 2016).

“Истинные” и “транзитные”, мономерные и олигомерные белки плазмы

В гипотезе Старлинга под белками плазмы подразумеваются “истинные” белки плазмы, которые выполняют в системе кровообращения специфические функции и прежде всего создают онкотическое давление. Они присутствуют в плазме в достаточно высоких концентрациях и снабжены в структуре пробелка сигнальным пептидом, предопределяющим их внеклеточную локализацию (Schulz, Schirmer, 1979). “Транзитные” белки, как правило внутриклеточные, поступают в систему кровообращения вследствие разрушения клеток организма и микроорганизмов; их концентрация в крови незначительна, соответственно вклад в онкотическое давление плазмы не существен (Anderson et al., 2004; Liotta, Petricoin, 2006).

По типу структурной организации белки разделяют на мономеры и олигомеры. Мономеры состоят из одной, или нескольких связанных ковалентно полипептидных цепей. Олигомеры состоят из нескольких цепей, связанных нековалентно; такая структура под влиянием среды может распадаться на отдельные субъединицы или, наоборот, агрегировать. Если “транзитные” белки могут иметь любую организацию (мономеры, олигомеры), то “истинные” белки плазмы организованы по типу крупных мономеров с $M_r \geq 60$ кДа (Schulz, Schirmer, 1979). Это позволяет им не сразу

фильтроваться в интерстиций, а задерживаться внутри сосудов, создавая КОД плазмы, регулирующее водный капиллярный трансфер (рис. 3). Олигомеры, в отличие от мономеров, не являются надежными факторами осморегуляции, поскольку при изменении условий могут распадаться на субъединицы, легко фильтрующиеся в интерстиций, вызывая нежелательные осмотические эффекты в виде снижения КОД плазмы, тканевых отеков и др. Однако именно белки-олигомеры доминируют в протеоме плазмы Teleostei (Andreeva et al., 2015b; Андреева, 2017; Andreeva, 2019). Они в обилии представлены на протеомных картах плазмы в зоне ЛПВП. Их содержание в плазме Teleostei достигает 30–36% всего белка плазмы (Andreeva et al., 2019; Babin, Vernier, 1987; Li et al., 2016), что выше концентрации альбумина (до 28%) в крови низших Teleostei (Metcalf et al., 1998a, 1998b; Xu, Ding, 2005). Олигомеры представлены структурными вариантами аполипопротеинов ApoA-I и Apo-14 (14 kDa apolipoprotein), ассоциированных с липидами в составе ЛПВП (Andreeva et al., 2019). Описаны нативные ЛПВП с M_r 50, 60, 85, 90, 110, 120 и 125 кДа; в них ApoA олигомеры организованы до октамеров включительно (Андреева, 2017; Andreeva et al., 2019); содержание свободных A-I, не связанных с ЛПВП, достигает ~7–10% от общего пула A-I (Brouillette, Anantharamaiah, 1995).

Доминирование олигомеров в крови Teleostei и скопление белка в интерстиции – факторы, не учитываемые “обновленной” гипотезой Старлинга, которая исходит из белков-мономеров и их низкого содержания в интерстиции.

“Альбуминовая” и “безальбуминовая” модели капиллярной фильтрации

“Альбуминовая” модель. Организация альбумина характеризует его как осмотически активный белок. В соответствии с уравнением Вант-Гоффа для коллоидных растворов (Деллаф, Яворский, 1989), создаваемое белком КОД зависит от значений концентрации и M_r : чем выше концентрация белка в плазме и ниже величина его M_r , тем выше КОД. Концентрация альбумина в плазме Mammalia достигает 50 г/л или ~60% общего белка (Anguizola et al., 2013; Dziegielewska et al., 1980; Majorek et al., 2012); сывороточный альбумин человека имеет $M_r \sim 67$ кДа и компактные размеры глобулы $\sim 140 \times 40 \text{ \AA}$ (Kragh-Hansen, 1990). Важный фактор осмотической активности альбумина – высокая плотность отрицательного заряда на гидрофильной поверхности глобулы. Вследствие этого он способен притягивать и удерживать неорганические катионы, создавая их “перевес” в плазме по сравнению с интерстициальной жидкостью из-за более высокого содержания белка во внутрисосудистом пространстве. Известный как эффект Гиббса–Доннана, этот,

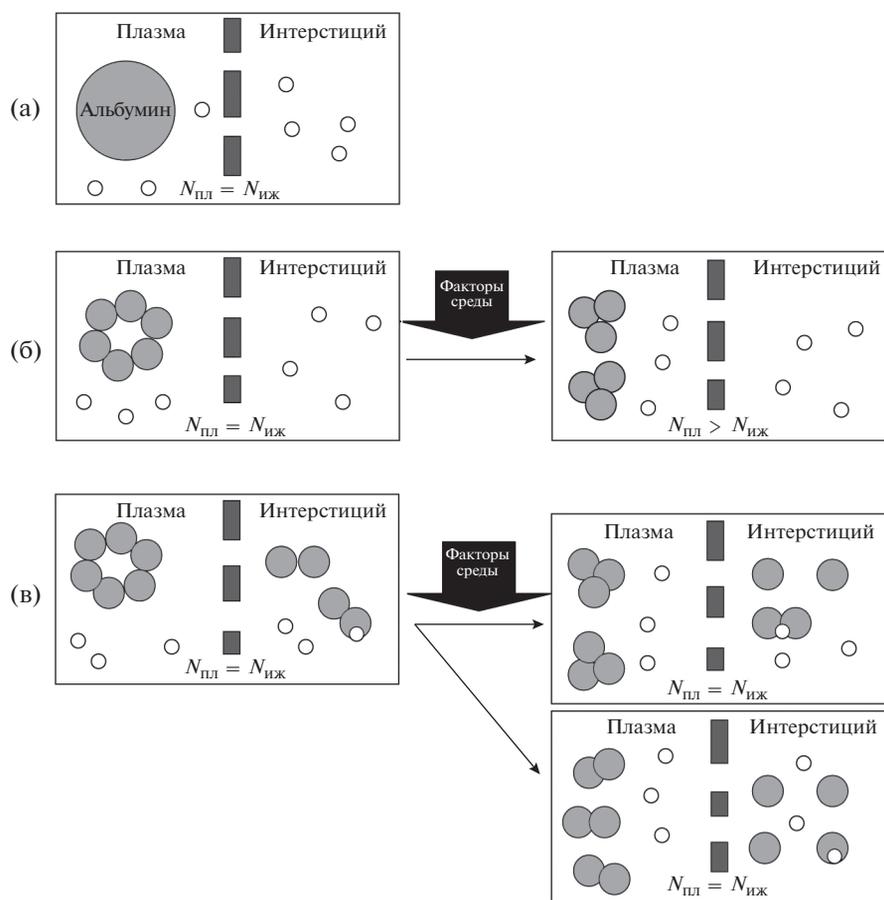


Рис. 3. Разные сценарии участия белков в поддержании изотонии плазмы и интерстициальной жидкости у гомойотермных (а) и пойкилотермных (б, в) позвоночных: а – Mammalia: плазма содержит альбумин, в интерстиции белка нет; жидкости изотоничны, б – Teleostei: исходно плазма содержит белки-олигомеры (показаны гексамеры), в интерстиции белка нет; жидкости изотоничны. При изменении условий среды гексамеры диссоциируют на тримеры; изотония жидкостей нарушена, в – Teleostei: исходно и плазма, и интерстиций содержат белки-олигомеры – гексамеры и димеры соответственно; жидкости изотоничны. При изменении условий: в одном случае гексамеры плазмы диссоциируют на тримеры, в интерстиции часть димеров диссоциирует на мономеры; в другом случае гексамеры плазмы диссоциируют на мономеры, а в интерстиции димеры диссоциируют на мономеры; жидкости изотоничны. ● – белки-мономеры, ●● – белки-олигомеры, ○ – небелковые осмотиты. $N_{пл}$ – число осмотически активных частиц в плазме, $N_{иж}$ – то же в интерстициальной жидкости.

обеспеченный белками “перевес” катионов в пространстве, ограниченном полупроницаемой мембраной, позволяет удерживать воду внутри сосуда и создавать КОД плазмы (Nguyen, Kurtz, 2006). Все эти особенности обеспечили высокий вклад альбумина в осмотический эффект плазмы (~80%) (Levitt, Levitt, 2016), однако, реализуется он только при существенном перевесе содержания общего белка в плазме над таковым в интерстиции (рис. 3а).

“Безальбуминовая” модель. Для рыб характерен широкий диапазон значений содержания белка в интерстиции (Andreeva et al., 2019) – от почти полного его отсутствия (рис. 3б) до величин, сопоставимых с его содержанием в плазме (Duff, Olson, 1989; Bushnell et al., 1998; Olson, 1992; Olson et al., 2003; Phillips, 2003; Andreeva

et al., 2017) и выше таковых (Andreeva et al., 2019). У высших Teleostei отмечен высокий уровень олигомеров в крови, реорганизация олигомеров по типу ассоциаций/диссоциаций под влиянием природных и экспериментальных факторов, распад олигомеров в плазме (интерстициальной жидкости) при снижении в ней концентрации общего белка (Andreeva et al., 2015b, 2017, 2019). Так, у серебряного карася сывороточные олигомеры перестраиваются по единому алгоритму и в ходе репродуктивной динамики, согласованной с сезонной динамикой (весна → лето → осень), и под влиянием критической солёности 11.5‰ (пресная вода → критическая солёность → пресная вода): 125/110 кДа → 85/60 кДа → 125/110 кДа (Andreeva et al., 2019). Тот же алгоритм (с некоторыми отличиями в величинах Mr белков) описан у леща и плотвы (Andreeva, 2010; Andreeva et al., 2015b).

Анализ эффектов ассоциации и диссоциации олигомеров, сопутствующей им логики изменения общего числа осмотически активных частиц в жидкостях организма в сторону снижения или роста, а также анализ согласованности этих событий с распределением общего белка относительно стенки капилляра позволили предположить направленность реорганизаций олигомеров на “выравнивание” осмоляльности плазмы и интерстициальной жидкости и поддержание их изотонии (Andreeva, 2019).

Костистые рыбы представляют собой идеальную модель для изучения КФ в группах, имеющих альбумин (низшие Teleostei), и не имеющих его (высшие Teleostei). Однако при относительно высоком содержании белка в интерстиции (рис. 3в), наличие или отсутствие альбумина, вероятно, не играет определяющей роли для поддержания изотонии внеклеточных жидкостей. Из-за присутствия в этих жидкостях белков-олигомеров, механизм поддержания изотонии принципиально отличается от “альбуминового” сценария, и основывается на структурных реорганизациях олигомеров, направленных, предположительно, на “выравнивание” осмоляльности плазмы и интерстициальной жидкости (рис. 3в).

Из-за скопления белка в интерстиции, эффект Гиббса–Даннона у рыб ослаблен (Olson, 1992). Учитывая роль гликокаликса, можно предположить, что на эффективности КФ жидкости это не сказывается. Но высокое содержание белка в интерстиции может нарушить изотонию в системе плазма–интерстициальная жидкость. Выходом из этой ситуации может стать сценарий реорганизаций белков по разные стороны стенки капилляра, направленных на “выравнивание” осмоляльности жидкостей.

Сценарий, в котором для поддержания изотонии задействованы реорганизации олигомеров, традиционно относят к системе “клетка–интерстициальная жидкость”. Эта система подразумевает присутствие олигомеров только в клетке, но не в омывающей ее жидкости. Ассоциации и диссоциации олигомеров адаптируют осмоляльность внутриклеточной жидкости к осмоляльности внеклеточной жидкости (Schulz, Schirmer, 1979). Роль белков интерстициальной жидкости демонстрирует следующий пример. Если клетки погрузить в изотоничный раствор сильного электролита (NaCl) и начать повышать температуру, то это приведет к распаду олигомеров внутри клетки и последующему росту осмоляльности внутриклеточной жидкости (рис. 3б). В то же время в растворе сильного электролита под влиянием температуры изменится только активность ионов и броуновское движение, но не число осмотически активных частиц. Поэтому ожидаемым результатом эксперимента будет осмотический шок клетки. Предотвратить такие

последствия может введение белка в омывающий клетки раствор. Будучи слабыми полиэлектролитами с низкой степенью электролитической диссоциации, белки реагируют на изменение факторов среды изменением степени ионизации молекул и последующими эффектами ассоциации и диссоциации. Такие эксперименты, выполненные на микроорганизмах, доказали их выживаемость при нагреве в содержащих белки биологических жидкостях (Морозов, 2010). Таким образом, в условиях нестабильной внешней среды наличие белка в межклеточной жидкости способно стабилизировать систему “клетка–интерстициальная жидкость”.

Однако, механизм реорганизаций олигомерных белков оказался эффективным не только в системе “клетка–интерстициальная жидкость”, но, вероятно, и у рыб в системе “плазма–интерстициальная жидкость”. Различие их заключается в том, что олигомеры в последней присутствуют не в одном, а в обоих компартаментах – и в плазме, и в интерстиции. Это повышает устойчивость всей системы. Наличие или отсутствие альбумина в ней не играет решающей роли. Значение имеет только свойство слабых полиэлектролитов (белков) менять под влиянием факторов среды (температуры, солености) степень ионизации молекулы и способность к ассоциации и диссоциации, координация которых по разные стороны капиллярной стенки способствует поддержанию изотонии жидкостей. Эти эффекты и лежат в основе “безальбуминового” механизма стабилизации КФ у рыб.

Возможность участия этого механизма в гомеостазе рыб подтверждают следующие описанные в литературе эффекты. Так, распределение белка между плазмой и интерстицием варьирует в широком диапазоне значений. Минимальное содержание белка в интерстиции (“следы”) отмечено при голодании (лещ, плотва) (Andreeva, 2012); максимальное (выше, чем в плазме) – в летний период, перед нерестом (серебряный карась, красноперки рода *Tribolodon*) (Andreeva et al., 2015b, 2017, 2019). При минимальном содержании белка в интерстиции, КФ жидкости рыб, вероятно, может протекать по сценарию, подобному “альбуминовому”, в котором за счет белков плазмы реализуется эффект Гиббса–Даннона. При высоком содержании белка в интерстиции, у рыб, вероятно, запускается альтернативный “безальбуминовый” сценарий КФ с участием олигомеров. Высокий уровень белка и олигомеров в плазме и интерстиции обеспечивает систему плазма–интерстициальная жидкость беспрецедентно высоким потенциалом для поддержания изотонии жидкостей за счет реорганизаций белков в широком диапазоне варьирования средовых факторов.

Липопротеины высокой плотности – факторы оптимизации КФ у Teleostei

Точка зрения, согласно которой в крови рыб, лишенных альбумина, функцию последнего взяли на себя липопротеины, уже высказывалась ранее (De Smet et al., 1998; Metcalf et al., 1999; Noel et al., 2010), но только в контексте их участия в транспорте жирных кислот, а не в осморегуляции. Между тем, по соответствию критерию Вант-Гоффа, ЛПВП вполне могут претендовать на роль осмотически активных факторов, так как их содержание в крови Teleostei достигает 36% (Babin, Vernier, 1989), кроме того они имеют компактные размеры ~5–12 нм (Borhani et al., 1997; Brouillette, Anantharamaiah, 1995; Silva et al., 2008), а также гидрофильную отрицательно заряженную поверхность из полярных “головок” фосфолипидов и гидрофильных областей аполипопротеинов А (АроА). Все гидрофобные компоненты ЛПВП – неполярные “хвосты” жирных кислот фосфолипидов, триацилглицериды и эфиры холестерина – скрыты в гидрофобном “ядре” частицы. Все компоненты частицы связаны нековалентными связями, что делает ее подобной ассоциированным олигомерным комплексам.

Важно отметить, что и ЛПВП, и белки в их составе (АроА) представляют собой не статичные, а динамичные структуры. Спиральные области АроА постоянно разворачиваются и складываются за секунды или меньшие промежутки времени (Phillips, 2013; Sevugan et al., 2012); в ходе этой динамики происходит изменение числа аминокислотных остатков в области контакта с молекулами фосфолипидов, что приводит к усилению или ослаблению образования неупорядоченных петель во вторичной структуре цепи АроА. Поверхностно-диссоциированные и поверхностно-ассоциированные состояния ЛПВП существуют минутные или более длительные интервалы времени (Phillips, 2013; Sevugan et al., 2012). Вероятно, именно эти особенности структуры ЛПВП облегчают визуализированные в электрофорезе эффекты ассоциации/диссоциации частиц под влиянием факторов среды (Andreeva et al., 2015b, 2017, 2019).

Осморегуляция и энергетика рыб

Каковы причины обилия ЛПВП в крови Teleostei? Ведь даже при “удобной” структурной организации, ЛПВП не могли бы претендовать на роль значимых осмотических факторов, если бы их содержание в плазме было незначительным. Вероятная причина их обилия в крови кроется в том, что основной энергетический субстрат рыб – липиды (Шульман и др., 1978; Chen et al., 2009; Kondo et al., 2001, 2005; Shen et al., 2000), а липопротеины – их переносчики. Количественное домини-

рование ЛПВП над другими липопротеинами плазмы Teleostei объясняется, вероятно, востребованностью не только “обратного”, но и “прямого” транспорта холестерина и жирных кислот (Andreeva, 2019). Учитывая высокую потребность в липидах в период сезонной активации метаболизма и последующее за биосинтезом Аро их массовое поступление в составе ЛПВП в кровь, можно предположить возможность резких скачков КОД плазмы и нарушение баланса внеклеточной жидкости. Однако в литературе описаны снижающие опасность эффекты, а именно: “сброс” избыточного белка из плазмы в интерстиций, в результате чего концентрация белка в последнем превышает таковую в плазме; распад ЛПВП в плазме, что, может способствовать повышению ее осмоляльности до уровня интерстициальной жидкости (Andreeva et al., 2017, 2019). Мобильность, как особенность капиллярного белкового трансфера и реорганизаций ЛПВП, является важным фактором стабилизации КФ у рыб.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Положения “безальбуминовой” модели КФ носят отчасти феноменологический характер и требуют верификации количественной оценки вклада структурных реорганизаций белков в осмоляльность жидкостей организма. Однако феноменология подразумевает лишь описание закономерностей, между тем как обсуждаемая модель, помимо закономерностей КФ, позволила выявить суть механизма стабилизации КФ у рыб, основанного на мобильном капиллярном трансфере белков и их структурных реорганизациях в ответ на изменения среды (Andreeva, 2010, 2019; Andreeva et al., 2015a, 2015b, 2017, 2019).

В основу модели заложена природа белковой молекулы. Будучи слабым полиэлектролитом, белок на любые изменения окружающей его среды (температуры, солёности, рН и др.) отвечает изменением степени ионизации аминокислотных групп на поверхности белковой глобулы, контактирующей с микросредой, соответственно меняется и характер взаимодействия белков с другими компонентами микросреды – неорганическими ионами, аминокислотами, пептидами и др. В результате этого происходят изменения во взаимодействии белка с белком, приводящие либо к ассоциации, либо к диссоциации белковых структур. Однако в отличие от малых молекул, свободно осуществляющих капиллярный трансфер, белки, только находясь по разные стороны капиллярной стенки и отвечая на изменения среды сходным образом, обеспечивают жидкостям пойкилотермных организмов изотонию в широком диапазоне варьирования средовых факторов. Перманентный

характер белковых реорганизаций позволяет рассматривать этот механизм как гомеостатический.

Ключевой белковый фактор КФ в “безальбуминовой” модели — липопротеины высокой плотности. Их высокое содержание в крови и способность реагировать на изменение факторов среды позволили предположить существование у рыб анцестрального и консервативного способа стабилизации обменных процессов на основе ЛПВП и без участия альбумина. В связи с тем, что спектр функций липопротеинов рыб включает не только липидный обмен, но и влияние на водный обмен (Andreeva, 2019), иммунную защиту (Concha et al., 2003, 2004; Ndiaye et al., 2000) и регенерацию (Harel et al., 1990), ЛПВП можно рассматривать как мультифункциональные структуры. Расширение их функций произошло, вероятно, в результате полногеномной дупликации (WGD, whole genome duplication). Появление множественных копий генов *ApoA*, приобретших в ходе дивергенции новые свойства (Otis et al., 2015), возможно, позволило скомпенсировать потерю рыбами некоторых генов, в том числе альбумина. В ветви древа позвоночных, которая привела к *Mammalia*, могло произойти разделение функций между ЛПВП и альбумином: первые взяли на себя липидный транспорт, вторые — осморегуляцию. А в ветви высших *Teleostei*, потерявших альбумин, механизмы липидного и водного обмена могли совершенствоваться за счет расширения функционального диапазона ЛПВП. Учитывая доминирующую роль липидов в энергетике рыб, можно предположить, что эволюция липидного обмена и других функций на основе ЛПВП происходила параллельно, включая участие ЛПВП в стабилизации КФ.

“Безальбуминовая” модель, как дополнение к классической модели Старлинга, расширила возможности использования последней для объяснения оптимизации капиллярного обмена в группе низших водных позвоночных. В то же время она включает в себя все элементы классической модели, рассматривая капиллярную фильтрацию млекопитающих в контексте КФ у позвоночных. В отличие от классической, эта модель позволяет объяснить целесообразность высокого содержания белка в интерстиции рыб их протекторной функцией; несущественный осмотический эффект альбумина, — тем, что обилие белка в интерстиции “обесценивает” эффект Гиббса—Доннана и лишает альбумин ключевой роли регулятора капиллярного водного трансфера; высокую экологическую пластичность *Teleostei* — мобильностью капиллярного трансфера белка и реорганизаций белковых олигомеров, поддерживающих изотонию жидкостей организма в широком диапазоне варьирования средовых факторов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания АААА-А19-119102890013-3 при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 16-04-00120а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреева А.М. 2017. Стехиометрия белковых агрегатов плазмы рыб // Тр. ИБВВ РАН. Генетика и биохимия водных животных. Вып. 80(83). С. 5.
- Детлаф А.А., Яворский Б.М. 1989. Курс физики: Учеб. пособ. для вузов. Москва: Высшая школа.
- Кирпичников В.С. 1987. Генетика и селекция рыб. Ленинград: Наука.
- Мартемьянов В.И. 2013. Оценка статуса рыб по отношению к солёности среды на основе типов осмотической ионной регуляции // Труды Зоологического института РАН. Приложение № 3. С. 175.
- Морозов И.И. 2010. Осмотический гомеостаз как одна из критических мишеней поражения клеток некоторыми факторами внешней среды // Радиационная биология. Радиоэкология. Т. 50. № 5. С. 514.
- Шульман Г.Е. 1978. Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. Киев: Наукова думка.
- Adamson R.H., Lenz J.F., Zhang X. et al. 2004. Oncotic pressures opposing filtration across non-fenestrated rat microvessels // J. Physiol. V. 557. № 3. P. 889. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2003.058255>
- Aamelfot M., Dale O.B., Welis S.C. et al. 2014. The in situ distribution of glycoprotein-bound 4-O-Acetylated sialic acids in vertebrates // Glycoconjugate Journal. V. 31. P. 327. <https://doi.org/10.1007/s10719-014-9529-7>
- Anderson N.L., Polanski M., Pieper R. et al. 2004. The human plasma proteome: a nonredundant list developed by combination of four separate sources // Mol. Cell. Proteomics. V. 3. P. 311. <https://doi.org/10.1074/mcp.M300127-MCP200>
- Андреева А.М. 2010. The role of structural organization of blood plasma proteins in the stabilization of water metabolism in bony fish (*Teleostei*) // J. Ichthyol. V. 5. № 7. P. 552. <https://doi.org/10.1134/S0032945210070076>
- Андреева А.М. 2012. Structural and functional organization of fish blood proteins. New York: Nova Science Publ.
- Андреева А.М. 2019. The Strategies of Organization of the Fish Plasma Proteome: with and without Albumin // Russ. J. Mar. Biol. V. 45. № 4. P. 263. <https://doi.org/10.1134/S1063074019040023>
- Андреева А.М., Lamash N.E., Serebryakova M.V., Ryabtseva I.P. 2015a. Seasonal dynamics in capillary filtration of 383 plasma proteins in eastern redbfins of the genus *Tribolodon* (Cyprinidae) // J. Ichthyol. V. 55. P. 723. <https://doi.org/10.1134/S003294521505001X>
- Андреева А.М., Ламаш Н.Е., Серебрякова М.В. et al. 2015b. Reorganization of low-molecular-weight fraction of

- plasma proteins in the annual cycle of cyprinidae // *Biochemistry*. V. 80. P. 208.
<https://doi.org/10.1134/S0006297915020078>
- Andreeva A.M., Serebryakova M.V., Lamash N.E.* 2017. Oligomeric protein complexes of apolipoproteins stabilize the internal fluid environment of organism in red-fins of the *Tribolodon* genus [Pisces; Cypriniformes, Cyprinidae] // *Comp. Biochem. Physiol., Part D: Genomics Proteomics*. V. 22. P. 90.
<https://doi.org/10.1016/j.cbd.2017.02.007>
- Andreeva A.M., Vasiliev A.S., Toropygin I.Yu. et al.* 2019. Involvement of apolipoprotein A in maintaining tissue fluid balance in goldfish *Carassius auratus* // *Fish Physiol. Biochem.* V. 45. № 5. P. 1717.
<https://doi.org/10.1007/s10695-019-00662-1>
- Anguizola J., Matsuda R., Barnaby O.S. et al.* 2013. Review: Glycation of human serum albumin // *Clin. Chim. Acta*. V. 425. P. 64.
<https://doi.org/10.1016/j.cca.2013.07.013>
- Babaei F., Ramalingam R., Tavendale A. et al.* 2013. Novel blood collection method allows plasma proteome analysis from single zebrafish // *J. Proteome Res.* V. 12. № 4. P. 1580.
<https://doi.org/10.1021/pr3009226>
- Babin P.J., Vernier J.M.* 1989. Plasma lipoproteins in fish // *J. Lipid Res.* V. 30. P. 467.
- Bendayan M., Rasio E.A.* 1996. Transport of insulin and albumin by the microvascular endothelium of the rete mirabile // *J. Cell Sci.* V. 109 (Pt 7). P. 1857–1864.
- Bendayan M., Rasio E.A.* 1997. Evidence of a tubular system for transendothelial transport in arterial capillaries of the rete mirabile // *J. Histochem. Cytochem.* V. 45(10). P. 1365–1378.
<https://doi.org/10.1177/002215549704501005>
- Bianchetti M.G., Simonetti G.D., Bettinelli A.* 2009. Body fluids and salt metabolism. Part I. // *Ital. J. Pediatr.* V. 35:36. P. 1.
<https://doi.org/10.1186/1824-7288-35-36>
- Borhani D.W., Rogers D.P., Engler J.A., Brouillette C.G.* 1997. Crystal structure of truncated human apolipoprotein A-I suggests a lipid-bound conformation // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* V. 94. № 23. P. 12 291.
<https://doi.org/10.1073/pnas.94.23.12291>
- Braasch I., Gehrke A.R., Smith J.J. et al.* 2016. The spotted gar genome illuminates vertebrate evolution and facilitates human-teleost comparisons // *Nat. Genet.* V. 48. № 4. P. 427.
<https://doi.org/10.1038/ng.3526>
- Brouillette C.G., Anantharamaiah G.M.* 1995. Structural models of human apolipoprotein A-I // *Biochim. Biophys. Acta*. V. 1256. № 2. P. 103.
[https://doi.org/10.1016/0005-2760\(95\)00018-8](https://doi.org/10.1016/0005-2760(95)00018-8)
- Bushnell P.G., Conklin D.J., Duff D.W., Olson K.R.* 1998. Tissue and whole-body extracellular, red blood cell, and albumin spaces in the rainbow trout as a function of time: a reappraisal of the volume of the secondary circulation // *J. Exp. Biol.* V. 201. P. 1381.
- Byrnes L., Gannon F.* 1990. Atlantic salmon (*Salmo salar*) serum albumin: cDNA sequence, evolution, and tissue expression // *DNA Cell Biol.* V. 9. № 9. P. 647.
<https://doi.org/10.1089/dna.1990.9.647>
- Chappell D., Jacob M.* 2014. Role of the glycocalyx in fluid management: Small things matter // *Best Pract. Res. Clin. Anaesthesiol.* V. 28. P. 227.
<https://doi.org/10.1016/j.bpa.2014.06.003>
- Chen J., Shi Yu.H., Hu H.Q. et al.* 2009. Apolipoprotein A-I, a hyperosmotic adaptation-related protein in ayu (*Plecoglossus altivelis*) // *Comp. Biochem. Physiol. Part B*. V. 152. P. 196–201.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2008.11.005>
- Concha M.I., Molina S., Oyarzun C. et al.* 2003. Local expression of apolipoprotein A-I gene and a possible role for HDL in primary defence in the carp skin // *Fish Shellfish Immunol.* V. 14. № 3. P. 259.
<https://doi.org/10.1006/fsim.2002.0435>
- Concha M.I., Smith V.J., Castro K. et al.* 2004. Apolipoproteins AI and A-II are potentially important effectors of innate immunity in the teleost fish *Cyprinus carpio* // *Eur. J. Biochem.* V. 271. № 14. P. 2984.
<https://doi.org/10.1111/j.1432-1033.2004.04228.x>
- Curry F.E., Adamson R.H.* 2012. Endothelial glycocalyx: permeability barrier and mechanosensor // *Ann. Biomed. Eng.* V. 40. P. 828.
<https://doi.org/10.1007/s10439-011-0429-8>
- De Smet H., Blust R., Moens L.* 1998. Absence of albumin in the plasma of the common carp *Cyprinus carpio*: binding of fatty acids to high density lipoprotein // *Fish Physiol. Biochem.* V. 19. № 1. P. 71.
- Deutsch H.F., McShan W.H.* 1949. Biophysical studies of blood plasma proteins; electrophoretic studies of the blood serum proteins of some lower animals // *J. Biol. Chem.* V. 180. № 1. P. 219.
- Dvorak A.M., Kohn S., Morgan E.S. et al.* 1996. The vesiculo-vacuolar organelle (VVO): a distinct endothelial cell structure that provides a transcellular pathway for macromolecular extravasation // *J. Leukocyte Biol.* V. 59. P. 100.
<https://doi.org/10.1002/jlb.59.1.100>
- Duff D.W., Olson K.R.* 1989. Response of rainbow trout to constant pressure and constant-volume hemorrhage // *Am. J. Physiol. Regul.* V. 257. P. R1307.
<https://doi.org/10.1152/ajpregu.1989.257.6.R1307>
- Duff D.W., Fitzgerald D., Kullman D. et al.* 1987. Blood volume and red cell space in tissues of the rainbow trout, *Salmo gairdneri* // *Comp. Biochem. Physiol. Part A*. V. 87. P. 393.
[https://doi.org/10.1016/0300-9629\(87\)90141-1](https://doi.org/10.1016/0300-9629(87)90141-1)
- Durliat M., André M., Babin P.J.* 2000. Conserved protein motifs and structural organization of a fish gene homologous to mammalian apolipoprotein E. // *Eur. J. Biochem.* V. 26. № 2. P. 549.
<https://doi.org/10.1046/j.1432-1327.2000.01033.x>
- Dziegielewska K.M., Evans C.A., Fossan G. et al.* 1980. Proteins in cerebrospinal fluid and plasma of fetal sheep

- during development // *J. Physiol.* V. 300. P. 441.
<https://doi.org/10.1113/jphysiol.1980.sp013171>
- Gorsi B., Liu F., Ma X., Chico T.J. et al. 2014. The heparan sulfate editing enzyme Sulf1 plays a novel role in zebrafish VegfA mediated arterial venous identity // *Angiogenesis.* V. 17. № 1. P. 77.
<https://doi.org/10.1007/s10456-013-9379-0>
- Harel A., Fainaru M., Rubinstein M. et al. 1990. Fish apolipoprotein-A-I has heparin binding activity: implication for nerve regeneration // *J. Neurochem.* V. 55. № 4. P. 1237.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-4159.1990.tb03130.x>
- Harfouche R., Hentschel D.M., Pieciewicz S. et al. 2009. Glycome and Transcriptome regulation of vasculogenesis // *Circulation.* V. 120. № 19. P. 1883.
<https://doi.org/10.1161/CIRCULATIONAHA.108.837724>
- Jacob M., Chappell D., Becker B.F. 2016. Regulation of blood flow and volume exchange across the microcirculation // *Critical Care.* V. 20:319. P. 3.
<https://doi.org/10.1186/s13054-016-1485-0>
- Kiernan J.A., Contestabile A. 1980. Vascular permeability associated with axonal regeneration in the optic system of the goldfish // *Acta Neuropathol.* V. 51. P. 39.
<https://doi.org/10.1007/BF00688848>
- Koltowska K., Betterman K.L., Harvey N.L., Hogan B.M. 2013. Getting out and about: the emergence and morphogenesis of the vertebrate lymphatic vasculature // *Development.* V. 140. P. 1857.
<https://doi.org/10.1242/dev.089565>
- Kondo H., Kawazoe I., Nakaya M. et al. 2001. The novel sequences of major plasma apolipoproteins in the eel *Anguilla japonica* // *Biochim. Biophys. Acta.* V. 1531. P. 132.
[https://doi.org/10.1016/s1388-1981\(01\)00099-3](https://doi.org/10.1016/s1388-1981(01)00099-3)
- Kondo H., Morinaga K., Misaki R. et al. 2005. Characterization of the pufferfish Takifugu rubripes apolipoprotein multigene family // *Gene.* V. 346. P. 257.
<https://doi.org/10.1016/j.gene.2004.11.015>
- Kragh-Hansen U. 1990. Structure and ligand binding properties of human serum albumin // *Dan. Med. Bull.* V. 37. № 1. P. 57.
- Levick J.R., Michel C.C. 2010. Microvascular fluid exchange and the revised Starling principle // *Cardiovasc. Res.* V. 87. P. 198.
<https://doi.org/10.1093/cvr/cvq062>
- Levitt D., Levitt M. 2016. Human serum albumin homeostasis: a new look at the roles of synthesis, catabolism, renal and gastrointestinal excretion, and the clinical value of serum albumin measurements // *Int. J. Gen. Med.* V. 9. P. 229.
<https://doi.org/10.2147/IJGM.S102819>
- Li C., Tan X.F., Lim T.K. et al. 2016. Comprehensive and quantitative proteomic analyses of zebrafish plasma reveal conserved protein profiles between genders and between zebrafish and human // *Sci. Rep.* V. 6. № 24329. P. 1.
<https://doi.org/10.1038/srep24329>
- Li S., Cao Y., Geng F. 2017. Genome-wide identification and comparative analysis of albumin family in vertebrates // *Evol. Bioinf. Online.* V. 13. P. 1.
<https://doi.org/10.1177/1176934317716089>
- Liotta L.A., Petricoin E.F. 2006. Serum peptidome for cancer detection: spinning biologic trash into diagnostic gold // *J. Clin. Invest.* V. 116. № 1. P. 26.
<https://doi.org/10.1172/JCI27467>
- Lucitt M.B., Price T.S., Pizarro A. et al. 2008. Analysis of the zebrafish proteome during embryonic development // *Mol. Cell. Proteomics.* V. 7. № 5. P. 981.
<https://doi.org/10.1074/mcp.M700382-MCP200>
- Majorek K.A., Porebski P.J., Dayal A. et al. 2012. Structural and immunologic characterization of bovine, horse, and rabbit serum albumins // *Mol. Immunol.* V. 52. № 3–4. P. 174.
<https://doi.org/10.1016/j.molimm.2012.05.011>
- Metcalfe V.J., Brennan S.O., George P.M. 1999. The Antarctic toothfish (*Dissostichus mawsoni*) lacks plasma albumin and utilises high density lipoprotein as its major palmitate binding protein // *Comp. Biochem. Physiol. Part B: Biochem. Mol. Biol.* V. 124. № 2. P. 147.
[https://doi.org/10.1016/s0305-0491\(99\)00051-6](https://doi.org/10.1016/s0305-0491(99)00051-6)
- Metcalfe V., Brennan S., Chambers G., George P. 1998a. The albumins of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) and brown trout (*Salmo trutta*) appear to lack a propeptide // *Arch. Biochem. Biophys.* V. 350. № 2. P. 239.
<https://doi.org/10.1006/abbi.1997.0509>
- Metcalfe V.J., Brennan S.O., Chambers G.K., George P.M. 1998b. The albumin of the brown trout (*Salmo trutta*) is a glycoprotein // *Biochim. Biophys. Acta.* V. 1386. № 1. P. 90.
[https://doi.org/10.1016/S0167-4838\(98\)00060-0](https://doi.org/10.1016/S0167-4838(98)00060-0)
- Michel C.C. 1997. Starling: the formulation of his hypothesis of microvascular fluid exchange and its significance after 100 years // *Exp. Physiol.* V. 82. P. 1.
<https://doi.org/10.1113/expphysiol.1997.sp004000>
- Moore D.H. 1945. Species differences in serum protein patterns // *J. Biol. Chem.* V. 161. P. 21.
- Ndiaye D., Katoh H., Ge Y.P. et al. 2000. Monoclonal antibodies to plasma high density lipoprotein (HDL) of eel (*Anguilla japonica*) // *Comp. Biochem. Physiol. Part B: Biochem. Mol. Biol.* V. 125. № 4. P. 473.
[https://doi.org/10.1016/s0305-0491\(00\)00159-0](https://doi.org/10.1016/s0305-0491(00)00159-0)
- Nguyen M.K., Kurtz I. 2004. New insights into the pathophysiology of the dysnatremias: a quantitative analysis // *Am. J. Physiol. Renal Physiol.* V. 287. P. F172.
<https://doi.org/10.1152/ajprenal.00106.2004>
- Nguyen M., Kurtz I. 2006. Quantitative interrelationship between Gibbs-Donnan equilibrium, osmolality of body fluid compartments, and plasma water sodium concentration // *J. Appl. Physiol.* V. 100. P. 1293.
<https://doi.org/10.1152/jappphysiol.01274.2005>
- Nguyen M.K., Ornek V., Kao L. et al. 2014. Defining the role of albumin infusion in cirrhosis-associated hyponatremia // *Am. J. Physiol. Gastrointest Liver Physiol.* V. 307. P. G229.
<https://doi.org/10.1152/ajpgi.00424.2013>
- Noel E.S., Reis M., Arain Z., Ober E.A. 2010. Analysis of the Albumin/ Fetoprotein/Afamin/Group specific compo-

- ment gene family in the context of zebrafish liver differentiation // *Gene Expression Patterns*. V. 10. № 6. P. 237. <https://doi.org/10.1016/j.gep.2010.05.002>
- Olson K.R.* 1992. Blood and extracellular fluid volume regulation: role of the renin-angiotensin system, kallikrein-kinin system, and atrial natriuretic peptides // *Fish Physiol*. V. 12. Part B. P. 136. [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60010-2](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60010-2)
- Olson K.R.* 1997. The cardiovascular system // *The Physiology of Fishes*. Boca Raton: CRC Press. P. 129.
- Olson K.R., Kinney D.W., Dombrowski R.A., Duff D.W.* 2003. Transvascular and intravascular fluid transport in the rainbow trout: revisiting Starling's forces, the secondary circulation and interstitial compliance // *J. Exp. Biol*. V. 206. P. 457. <https://doi.org/10.1242/jeb.00123>
- Otis J., Zeituni E.M., Thierer J.H. et al.* 2015. Zebrafish as a model for apolipoprotein biology: comprehensive expression analysis and a role for ApoA-IV in regulating food intake // *Dis. Model. Mech.* V. 8. № 3. P. 295. <https://doi.org/10.1242/dmm.018754>
- Pasquier J., Cabau C., Nguyen T. et al.* 2016. Gene evolution and gene expression after whole genome duplication in fish: the PhyloFish database // *BMC Genomics*. V. 17. № 368. P. 1. <https://doi.org/10.1186/s12864-016-2709-z>
- Phillips K.* 2003. Trout with tone // *J. Exp. Biol*. V. 206. P. 424.
- Phillips M.C.* 2013. New insights into the determination of HDL structure by apolipoproteins // *J. Lipid Res*. V. 54. P. 2034. <https://doi.org/10.1194/jlr.R034025>
- Power D.M., Elias N.P., Richardson S.J. et al.* 2000. Evolution of the thyroid hormone-binding protein, transthyretin // *Gen. Comp. Endocrinol*. V. 119. P. 241. <https://doi.org/10.1006/gcen.2000.7520>
- Rosengren B.I., Carlsson O., Venturoli D. et al.* 2004. Transvascular passage of macromolecules into the peritoneal cavity of normo- and hypothermic rats *in vivo*: active or passive transport? // *J. Vasc. Res*. V. 41. P. 123. <https://doi.org/10.1159/000077131>
- Salem M., Xiao C., Womack J. et al.* 2010. A microRNA repertoire for functional genome research in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Mar. Biotechnol*. V. 12. № 4. P. 410. <https://doi.org/10.1007/s10126-009-9232-z>
- Sarin H.* 2010. Physiologic upper limits of pore size of different blood capillary types and another perspective on the dual pore theory of microvascular permeability // *J. Angiogenesis Res*. V. 2. P. 1. <https://doi.org/10.1186/2040-2384-2-14>
- Schatzki P.F., Newsome A.* 1975. Neutralized lanthanum solution a largely noncolloidal ultrastructural tracer // *Biochem. Histochem*. V. 50. P. 71. <https://doi.org/10.3109/10520297509117054>
- Schulz G.E., Schirmer R.H.* 1979. Principles of Protein Structure. New York: Springer.
- Sevugan Ch.P., Mayne L., Kan Z.Y. et al.* 2012. Apolipoprotein A-I Helical Structure and Stability in Discoidal High-Density Lipoprotein (HDL) Particles by Hydrogen Exchange and Mass Spectrometry // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* V. 109. № 29. P. 11687. <https://doi.org/10.1073/pnas.1209305109>
- Shaklai M., Tavassoli M.* 1982. Lanthanum as an electron microscopic stain // *J. Histochem. Cytochem*. V. 30. P. 1325. <https://doi.org/10.1177/30.12.6185564>
- Sharov V.G.* 1981. Use of colloidal lanthanum as an electron-microscopic tracer // *Bull. Exp. Biol. Med.* V. 92. P. 1748.
- Shen Y., Lindberg A., Olivecrona G.* 2000. Apolipoprotein CII from rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) is functionally active but structurally very different from mammalian apolipoprotein CII // *Gene*. V. 254. P. 189. [https://doi.org/10.1016/S0378-1119\(00\)00268-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1119(00)00268-7)
- Silva R.A., Huang R., Morris J. et al.* 2008. Structure of apolipoprotein A-I in spherical high-density lipoproteins of different sizes // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* V. 105. № 34. P. 12176. <https://doi.org/10.1073/pnas.0803626105>
- Soldatov A.A.* 2006. Organ blood flow and vessels of microcirculatory bed in fish // *J. Evol. Biochem. Physiol*. V. 42. № 3. P. 193.
- Starling E.H.* 1896. On the absorption of fluids from the connective tissue spaces // *J. Physiol*. V. 19. P. 312. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1896.sp000596>
- Tiselius A.E.* 1937. Electrophoresis of serum globulin: Electrophoretic analysis of normal and immune sera // *Biochem. J*. V. 31. № 9. P. 1464. <https://doi.org/10.1042/bj0311464>
- Ueda H., Takehana K., Eerdunchaolu I.K. et al.* 2001. Electron microscopic cytochemical studies of anionic sites in the rat spleen // *J. Vet. Med. Sci*. V. 63. P. 287. <https://doi.org/10.1292/jvms.63.287>
- Weinbaum S.* 1998. Whitaker distinguished lecture: model to solve mysteries in biomechanics at the cellular level; a new view of fiber matrix layers // *Ann. Biomed. Eng*. V. 26. P. 627. <https://doi.org/10.1114/1.134>
- Wicher K.B., Fries E.* 2006. Haptoglobin, a hemoglobin-binding plasma protein, is present in bony fish and mammals but not in frog and chicken // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* V. 103. № 11. P. 4168. <https://doi.org/10.1073/pnas.0508723103>
- Xu Y., Ding Z.* 2005. N-terminal sequence and main characteristics of Atlantic salmon (*Salmo salar*) albumin // *Prep. Biochem. Biotechnol*. V. 35. № 4. P. 283. <https://doi.org/10.1080/10826060500218081>

Structural Organization of Plasma Proteins as a Factor of Capillary Filtration in the Pisces

A. M. Andreeva*

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

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

Studies of capillary filtration (CF), which supports the isotonia of extracellular fluids in vertebrate organism, are commonly considered in the format of the “updated” Starling hypothesis developed on terrestrial vertebrates. The hypothesis explains the homeostasis of extracellular fluid in the body by the balance of the hydrostatic and oncotic pressures of plasma and interstitial fluid (Starling force) and the key role of plasma proteins in providing capillary water transfer. The model is based on the intravascular localization of plasma proteins and the dominant contribution of albumin to its oncotic pressure (up to 80%). In fish, due to the lack of anti-gravity devices, the full recognition of Starling’s forces is considered incorrect. The review discusses a special – “albumin-free” – CF model for lower aquatic vertebrates. Like the classical one, it proceeds from the key role of plasma proteins in water transfer, but, at the same time, it takes into account fish features such as a high concentration of total protein in interstitium, a high content of oligomeric proteins and the absence of albumin (or its weak effect on water homeostasis). Oligomeric proteins play an important role in maintaining the isotonia of plasma and interstitium fluid due to their reorganization by the type of associations/dissociations, which, presumably, contribute to the “equalization” of osmolality of fluids on both sides of the capillary wall and the maintenance of their isotonia in a wide range of environmental conditions.

Keywords: fish, blood, oligomeric proteins, capillary filtration, Starling hypothesis

БИОМАРКЕРЫ ОКИСЛИТЕЛЬНОГО СТРЕССА ПРЕСНОВОДНЫХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ (Обзор)¹⁾

© 2020 г. Я. С. Климова^{a, *}, Г. М. Чуйко^{a, b}, Д. С. Песня^a, Е. С. Иванова^c

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

^bЯрославский государственный университет им. П.Г. Демидова, Ярославль, Россия

^cЧереповецкий государственный университет, Череповец, Россия

*e-mail: yna.klim@mail.ru

Поступила в редакцию 13.09.2019 г.

После доработки 10.12.2019 г.

Принята к публикации 23.03.2020 г.

Приведен анализ литературных и собственных данных об особенностях применения биомаркеров окислительного стресса двустворчатых моллюсков в экотоксикологических исследованиях пресных вод. Описаны различные защитные механизмы антиоксидантной системы у *Bivalvia* в ответ на действие стойких органических загрязнителей и тяжелых металлов. Рассмотрен ряд примеров применения двустворчатых моллюсков в качестве биологической модели в биомониторинге состояния водных экосистем. Показано, что показатели окислительного стресса двустворчатых моллюсков служат информативными биомаркерами антропогенного загрязнения пресноводной экосистемы.

Ключевые слова: биомаркеры, окислительный стресс, пресноводные двустворчатые моллюски, пресноводные экосистемы

DOI: 10.31857/S0320965220060091

Biomarkers of Oxidative Stress Freshwater Bivalve Mollusks (Review)

Y. S. Klimova^{1, *}, G. M. Chuiko^{1, 2}, D. S. Pesnya¹, E. S. Ivanova³

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

²*Demidov Yaroslavl State University, Yaroslavl, Russia*

³*Cherepovets State University, Cherepovets, Russia*

*e-mail: yna.klim@mail.ru

The review includes an analysis of the literature and its own data on the features of the application of biomarkers of oxidative stress of bivalve molluscs in ecotoxicological studies of fresh waters. Various protective mechanisms of the antioxidant system in *Bivalvia* are described in response to the action of organic contaminants and heavy metals. A number of examples of the use of bivalve mollusks as a biological model in fresh water monitoring is considered. It is shown that the indices of oxidative stress of bivalve mollusks are informative markers of anthropogenic pollution.

Keywords: biomarkers, oxidative stress, freshwater bivalve mollusks, freshwater ecosystem

¹⁾Полный текст статьи опубликован в английской версии журнала "Inland Water Biology".

НАКОПЛЕНИЕ РАДИОНУКЛИДОВ В ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКЕ *Pelophylax ridibundus* В ЗОНЕ АТОМНОГО ПРЕДПРИЯТИЯ

© 2020 г. Д. Л. Берзин^{а, б}, М. Я. Чеботина^{а, *}, В. П. Гусева^а

^аИнститут экологии растений и животных, Уральское отделение Российской академии наук, Екатеринбург, Россия

^бУральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, Екатеринбург, Россия

*e-mail: Chebotina@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 21.01.2020 г.

После доработки 14.02.2020 г.

Принята к публикации 22.04.2020 г.

Проведено исследование накопления антропогенных радионуклидов ⁹⁰Sr и ^{134,137}Cs в озерной лягушке (*Pelophylax ridibundus* Pall., 1771) на разных стадиях онтогенеза в Белоярском водохранилище (водоеме-охладителе Белоярской АЭС) и Верхнетагильском водохранилище (контрольном водоеме). Отмечена вариабельность размерно-массовых показателей и концентраций радионуклидов во взрослых амфибиях этих водоемов. Выявлено аномально высокое загрязнение ¹³⁴Cs и ¹³⁷Cs одной лягушки из промливневого канала Белоярского водохранилища, что могло быть следствием контакта животного с радиоактивной средой в зоне размещения атомного предприятия. Установлено, что в настоящее время в некоторых точках наблюдения Белоярского водохранилища уровни накопления ⁹⁰Sr и ¹³⁷Cs достоверно выше, чем в контрольном водоеме, однако, концентрация радионуклидов в лягушках значительно ниже допустимого уровня для земноводных.

Ключевые слова: озерная лягушка, Белоярское водохранилище, Верхнетагильское водохранилище, концентрация, ⁹⁰Sr и ¹³⁷Cs, гидробионты

DOI: 10.31857/S0320965220060042

ВВЕДЕНИЕ

Интерес к озерной лягушке (*Pelophylax ridibundus* Pall., 1771) как объекту радиоэкологического исследования вызван широким распространением этого вида амфибий в различных географических зонах Земного шара, их высокой мобильностью в воде и на суше и устойчивостью к загрязнению среды обитания. Распространение озерной лягушки стало возможным благодаря производственной деятельности человека и связанными с ней повсеместными термальными аномалиями антропогенного происхождения. На Урале озерная лягушка появилась в 70-е гг. прошлого столетия (Вершинин, 2007а). В настоящее время лягушек активно культивируют в искусственных и природных водоемах для производства пищевой продукции в ряде стран мира (Китай, Вьетнам, Франция, Бельгия, Португалия, Италия, Испания, Голландия и др.), вылов животных достигает 1 тыс. тонн в год (Mirzaj, 2003; Динь, 2015).

Радиоэкологические исследования лягушек ограничиваются незначительным количеством работ. В мировой литературе имеются данные о

накоплении радионуклидов в аварийных зонах предприятий атомной промышленности (Stark et al., 2004; Stark, 2006; Matsushima et al., 2015; Лунева, 2018; Beresford et al., 2020). Однако в Уральском регионе, где функционирует много ядерных объектов (Белоярская АЭС, ядерные реакторы в научных и медицинских учреждениях, центры по переработке радиоактивных материалов и по захоронению радиоактивных отходов), проводились технологические ядерные взрывы и произошла тяжелейшая радиационная катастрофа на ПО “Маяк” (Уткин и др., 2004), радиоэкологические исследования лягушек отсутствуют.

Цель работы – исследование уровней накопления долгоживущих радионуклидов ⁹⁰Sr и ^{134,137}Cs в озерной лягушке, обитающей на Урале в Белоярском водохранилище – водоеме-охладителе БАЭС.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследовали озерных лягушек разных возрастных групп – взрослых особей, сеголетков, личинок. Кроме амфибий накопление радионуклидов оценивали в воде, водных растениях и грунте из Белоярского водохранилища. Водоем

Сокращения: БАЭС – Белоярская АЭС; ПЛК – промливневый канал.

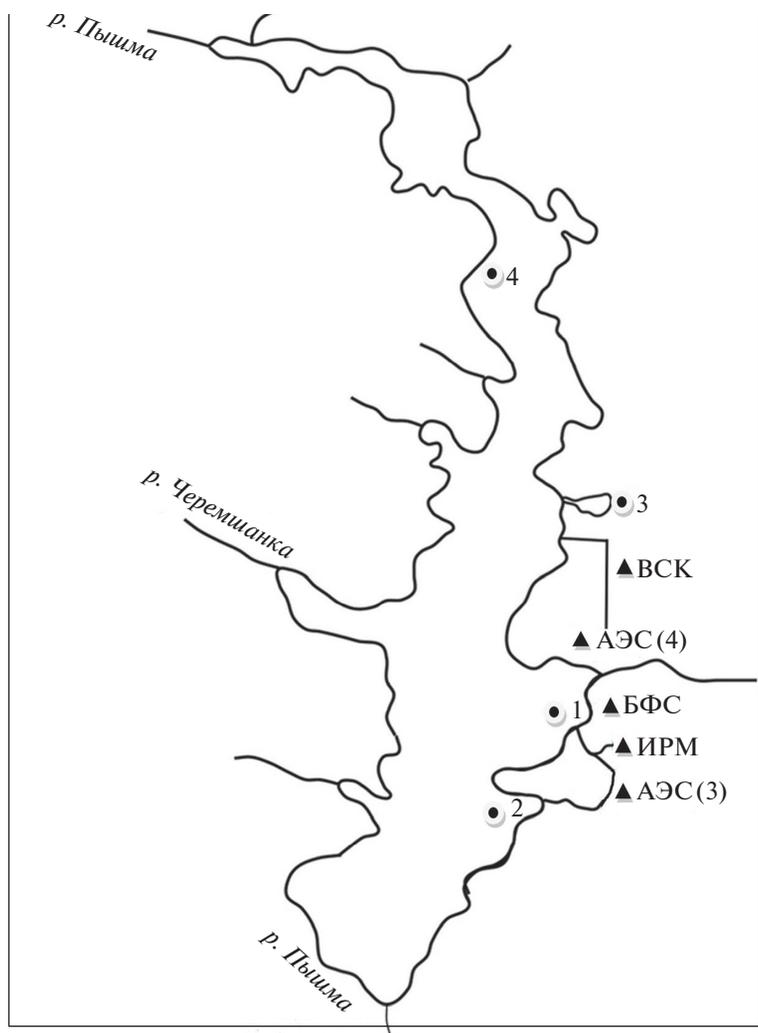


Рис. 1. Карта-схема Белоярского водохранилища. АЭС (3) и АЭС (4) – третий и четвертый энергоблоки Белоярской АЭС; ВСК – водосбросной канал с четвертого энергоблока АЭС; ИРМ – Институт реакторных материалов; БФС – Биофизическая станция Института экологии растений и животных – водосбросной канал с четвертого энергоблока АЭС УрО РАН. Точки отбора проб: 1 – промливневый канал, 2 – зона сброса подогретых вод (теплый залив), 3 – водоем за четвертым энергоблоком соединен с Белоярским водохранилищем неглубокой заросшей протокой, 4 – район на значительном удалении от АЭС, база отдыха “Кедровая роща”.

расположен на Среднем Урале в 50 км от г. Екатеринбурга, образован в 1959–1963 гг. путем зарегулирования русла р. Пышмы в 75 км от ее истока. Эколого-географическая и гидрохимическая характеристики Белоярского водохранилища приведены в работе Трапезникова и др. (2008). В настоящее время на БАЭС работают два энергоблока – третий (с 1980 г.) и четвертый (пущен в 2014 г.). В период работы первых трех энергоблоков основным путем поступления радионуклидов в Белоярское водохранилище служил ПЛК, куда сбрасывались дебалансные воды станции (воды, прошедшие спецводоочистку, воды спецпрачечных, душевых, талые и ливневые воды с территории станции), а также стоки с соседнего предприятия – Института реакторных материалов (ИРМ), где

работает экспериментальный реактор (рис. 1). Промливневый канал имеет глубину ≤ 1 м и не замерзает в зимнее время. Из растений в канале преобладают рдест гребенчатый и кладофора, реже встречаются ряска, рдест курчавый и элодея. Планктон представлен 30 видами фито- и 10 видами зоопланктона (данные авторов). В канале много мальков рыб, кроме того присутствуют карась, лещ, чебак и окунь. Обращает на себя внимание обилие в нем озерной лягушки, особенно в период размножения.

Отбор проб в Белоярском водохранилище проводили в четырех точках наблюдений (рис. 1): ПЛК (т. 1), зоне сброса подогретых вод (т. 2), в небольшом водоеме (соединен с Белоярским водохранилищем неглубокой протокой, заросшей

водными растениями) в лесном массиве за четвертым энергоблоком (т. 3) и в районе базы отдыха “Кедровая роща” на правом берегу водохранилища на значительном удалении от АЭС (т. 4).

Для сравнительной оценки накопления радионуклидов озерной лягушкой было выбрано Верхнетагильское водохранилище – водоем-охладитель Верхнетагильской ГРЭС, расположенный в Свердловской обл. и не подверженный влиянию слаборадиоактивных сбросов. Водоем проточный, образован в 1960 г. Относится к малым мелководным водохранилищам с сильным прогревом воды. Озерная лягушка впервые обнаружена в Верхнетагильском водохранилище в 1970 г. Место отлова животных располагалось около Верхнетагильской ГРЭС вне зоны сброса подогретой воды на расстоянии 90–100 км от БАЭС.

Различные этапы работы проводили с 2015 г. по 2018 г. Лягушек ловили при помощи удочки на червя, а сеголетков и головастиков лягушки и мальков рыб – водным сачком, после чего их усыпляли эфиром. В лаборатории лягушек взвешивали, определяли длину тела, пол и в некоторых пробах возраст. Для определения возраста использовали срезы второй фаланги четвертого пальца правой задней конечности амфибии, толщина среза – 15–18 мкм. После декальцинации пальцев в 5%-ном растворе HNO₃ в течение 5 ч готовили срезы на замораживающем микротоме, окрашивали их гематоксилином в течение 3 мин и помещали в глицерин для сохранения материала. В процессе обработки данных определяли наружный диаметр среза и средние диаметры всех линий остановки роста, т.е. линий, образованных во время зимовки. Таким образом, возраст определяли по количеству пережитых зимовок (Клейнберг, Смирин, 1969; Смирин, 1972; Castanet, Smirina, 1990).

За период исследований в указанных местах обитания, включая Верхнетагильское водохранилище, отловлена 151 особь взрослых лягушек, из них 45 ♀ и 106 ♂. Сеголетков лягушек поймано 4 особи (общая масса 25 г), головастиков – 95 особей (130 г), мальков рыб – 530 (375 г). У выловленных из ПЛК 11 ♀ и 32 ♂ лягушек был определен возраст: одного года – 12 особей, двух лет – 14, трех – 14, четырех – 1, пяти лет – 2 особи.

Растения и рыбу отбирали в трех повторностях по 2–3 кг в каждой. Планктон собирали из слоя 0–1 м от поверхности воды при помощи сачков, изготовленных из мельничного газа с размером пор 67 мкм. Грунт отбирали пробоотборником на глубине 0–5 см. Пробы воды (по 70 л в повторности) подкисляли, в лабораторных условиях фильтровали и выпаривали до сухого остатка.

Животных после высушивания и озоления при температуре 500°C исследовали на содержание в них радионуклидов. Концентрацию ⁹⁰Sr в пробах

зола определяли радиохимическим методом (Трапезников и др., 2008). Радиометрию полученных осадков проводили на малофоновой установке УМФ-2000 (Россия) в трех повторностях при статистической ошибке счета 10–15%. Концентрацию ¹³⁴, ¹³⁷Cs определяли с помощью многоканальных γ -анализаторов фирмы “Canberra-Packard” и “ORTEC” (США) при ошибке измерений 10–20%. В процессе анализа проб ¹³⁴Cs обнаружен в значительных количествах только в одной лягушке из ПЛК, в остальных пробах радионуклид присутствовал в микроконцентрациях ниже уровня достоверности определений. При проведении радиометрии на ⁹⁰Sr каждую особь лягушки анализировали отдельно, на ¹³⁴, ¹³⁷Cs – лягушек из 3–4 проб объединяли по половому признаку для повышения точности определений.

Полученные результаты обрабатывали с помощью корреляционного и однофакторного дисперсионного анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В табл. 1 приведены данные по размерам и массе тела озерной лягушки из различных точек наблюдений. В период исследований лягушки из водоема за четвертым энергоблоком имели большие средние размеры (на 20%) и массу тела (на 47%), чем обитающие в ПЛК и теплом заливе Белоярского водохранилища, а также в Верхнетагильском водохранилище. Возможно, это связано с благоприятными условиями жизни лягушек в водоеме, расположенном в лесном массиве, – отсутствием быстрого течения воды и штормовых волн, хорошим прогревом воды при небольшой глубине водоема, обильной пищевой базой и др. В районе базы отдыха “Кедровая роща” удалось отловить лишь одну лягушку, она имела относительно большую длину и массу тела. В дальнейшем из-за отсутствия статистически значимой выборки эту точку отбора не рассматривали.

Содержание радионуклидов ⁹⁰Sr и ¹³⁷Cs в лягушках большинства местобитаний отличалось значительной вариабельностью, о чем свидетельствуют приведенные в табл. 1 коэффициенты вариации (C_v). Отмечены пониженные концентрации ¹³⁷Cs в лягушках зоны сброса подогретой воды Белоярского водохранилища, которые достоверно отличаются от таковых других местобитаний, включая Верхнетагильское водохранилище ($p < 0.0001$).

Кроме приведенных в табл. 1 данных в ПЛК обнаружена одна лягушка с высоким содержанием ¹³⁷Cs (45 000 Бк/кг) и ¹³⁴Cs (441 Бк/кг).

Сравнительный анализ концентраций ⁹⁰Sr и ¹³⁷Cs в озерной лягушке и других группах гидробионтов в ПЛК (табл. 2) показал, что оба радионуклида

Таблица 1. Размерно-массовая характеристика озерной лягушки и содержание в ней ^{90}Sr и ^{137}Cs в Белоярском и Верхнетагильском водохранилищах

Место отбора проб	Число особей	Длина тела, мм	Масса тела, г	Содержание радионуклидов, Бк/кг сухой массы	
				^{90}Sr	^{137}Cs
Белоярское вдхр.					
ПЛК	43	$\frac{79.4 \pm 1.3}{57.0-93.5(11)}$	$\frac{56.6 \pm 2.7}{21.5-105.5(34)}$	$\frac{9.7 \pm 0.9}{1.4-24.9(57)}$	$\frac{18.1 \pm 1.7}{8.0-26.2(31)}$
Теплый залив	50	$\frac{75.2 \pm 1.2}{48.2-86.4(11)}$	$\frac{50.9 \pm 1.7}{19.1-80.8(24)}$	$\frac{10.2 \pm 1.6}{1.1-20.6(75)}$	$\frac{4.3 \pm 0.65}{2.1-7.9(45)}$
Залив за четвертым энергоблоком	21	$\frac{95.5 \pm 1.9}{86.0-118.1(13)}$	$\frac{102.2 \pm 6.8}{75.6-190.1(33)}$	$\frac{6.6 \pm 0.4}{2.7-9.3(24)}$	$\frac{22.3 \pm 2.6}{7.3-51.9(55)}$
Район базы отдыха "Кедровая роща"	1	94.0	116.3	3.2	15.9
Верхнетагильское вдхр.					
Район ГРЭС	36	$\frac{77.3 \pm 1.4}{56.0-92.1(12)}$	$\frac{53.7 \pm 2.4}{19.1-79.9(29)}$	$\frac{7.1 \pm 1.2}{1.0-20.0(68)}$	$\frac{11.8 \pm 1.0}{6.5-19.2(33)}$

Примечание. Над чертой – среднее значение и стандартная ошибка, под чертой – min–max и в скобках – коэффициент вариации.

Таблица 2. Содержание ^{90}Sr и ^{137}Cs в различных компонентах экосистемы ПЛК Белоярского водохранилища

Объект исследования	^{90}Sr	^{137}Cs
Вода	20 ± 3	33 ± 1
Планктон	44 ± 2	2650 ± 306
Головастики	15 ± 7	486 ± 61
Сеголетки лягушки	27 ± 3	397 ± 86
Лягушки	9.7 ± 0.9	18 ± 2
Мальки рыб	0.8 ± 0.5	5.0 ± 2.3
Карась	1.5 ± 0.1	17 ± 1
Лещ	1.7 ± 0.7	8.8 ± 1.8
Рдест гребенчатый	15 ± 1	1228 ± 179
Кладофора	22 ± 2	1156 ± 150
Песчано-илистый грунт	6.4 ± 1.5	81 ± 9

Примечание. Единицы измерения показателей: вода – Бк/м³, остальные – Бк/кг сухой массы.

накапливаются в амфибиях, растениях и планктоне в среднем выше, чем в рыбах. Сеголетки и головастики лягушек содержат ^{90}Sr и ^{137}Cs больше, чем взрослые особи. Компоненты экосисте-

мы ПЛК по мере возрастания концентрации ^{90}Sr и ^{137}Cs располагаются следующим образом:

^{90}Sr	^{137}Cs
Мальки рыб	Мальки рыб
Карась, лещ	Лещ
Песчано-илистый грунт	Карась
Взрослые лягушки	Взрослые лягушки
Головастики	Песчано-илистый грунт
Рдест гребенчатый	Сеголетки лягушек
Кладофора	Головастики
Сеголетки лягушек	Кладофора и рдест гребенчатый
Планктон	Планктон

Исследование содержания радионуклидов во взрослых лягушках разного пола в пределах Белоярского водохранилища не выявило достоверных различий ($p > 0.05$) между самцами и самками (9.8 ± 1.0 и 8.9 ± 2.3 Бк/кг для ^{90}Sr и 17.6 ± 2.4 и 18.7 ± 3.2 Бк/кг для ^{137}Cs соответственно). Статистическая обработка совокупности данных по водоему показала тенденцию к снижению накопления ^{90}Sr с увеличением массы тела животных ($C_v = -0.314$). На примере ПЛК установлено, что у взрослых лягушек отсутствует достоверная корреляционная связь между концентрацией ^{90}Sr в организме и возрастом животных от 1 до 4 лет ($C_v = 0.043$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Белоярское водохранилище – объект всестороннего радиоэкологического исследования. В ряде работ (Чеботина и др., 2002; Чеботина, Николин, 2005; Трапезников и др., 2008, 2015, 2019) рассмотрены многолетние данные об уровнях накопления и динамике концентраций долгоживущих радионуклидов в различных компонентах водоема-охладителя (воде, растениях, планктоне, рыбах, грунтах) в разные периоды эксплуатации атомной станции. Установлено, что на первых этапах работы АЭС загрязнение экосистемы водоема радионуклидами было связано с функционированием первого (АМБ-100) и второго (АМБ-200) энергоблоков, тогда как ныне работающие третий (БН-600) и четвертый (БН-800) энергоблоки не вносят существенного вклада в загрязнение водоема.

Известно, что лягушки в условиях повышенного радиоактивного загрязнения среды, например при авариях на атомных предприятиях, способны накапливать радионуклиды в высоких концентрациях. В работе Matsushima et al. (2015) приведены данные о накоплении ¹³⁴Cs, ¹³⁷Cs пятью видами лягушек в 20-километровой зоне Фукусимской АЭС и за ее пределами после аварии 2011 г. Содержание радионуклидов в лягушках на этой территории варьировало от 3.7 до 47.0 кБк/кг сырой массы. При гистологическом исследовании явных отклонений в морфологии зародышевых клеток гонад лягушек не выявлено. По результатам исследований Бересфорда и др. (Beresford et al., 2020) в зоне отчуждения Чернобыльской АЭС в 2014 г. концентрации радионуклидов в остромордой лягушке варьировали по ⁹⁰Sr от 14.8 до 59.3 кБк/кг сырой массы, по ¹³⁷Cs от 7.7 до 119.0 кБк/кг, ²⁴¹Am – от 0.5 до 9.5 кБк/кг сырой массы. В заболоченных экосистемах центрально-восточной части Швеции через 17 лет после Чернобыльской аварии средняя концентрация ¹³⁷Cs в остромордой лягушке была 1.7 ± 1.1 кБк/кг сырой массы, при этом наиболее высокие значения (3.5 кБк/кг сырой массы) были отмечены для самых мелких особей амфибий (Stark et al., 2004; Stark, 2006). Авторами оценены коэффициенты накопления радионуклида, которые по отношению к воде оказались значительно выше, чем по отношению к почве.

В работе О.А. Пястоловой и др. (1996) амфибий использовали для биоиндикационных целей: выявлены изменения в популяционной структуре, физиологические и генетические отличия лягушек, обитающих на радиоактивно загрязненных территориях в зоне ПО “Маяк”, по сравнению с контрольным регионом. В.Л. Вершининым (2007б) выявлены изменения в печени, крови, половых органах и продолжительности жизни лягушек на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа.

Для оценки влияния Белоярской АЭС на накопление радионуклидов лягушками проведено сравнение полученных данных с таковыми в контрольном водоеме (Верхнетагильское водохранилище). Выявлено, что среднее содержание ⁹⁰Sr в лягушках промливневого канала и теплого залива Белоярского водохранилища, расположенных в 0.5 и 2.0 км ниже по течению от БАЭС, на ~40% выше, чем в контрольной водоеме (различие высоко достоверно при $p < 0.05$). В более удаленной точке отбора, расположенной в 6 км выше по течению в сторону верховья (залив за четвертым энергоблоком), концентрация ⁹⁰Sr близка к уровню в контрольном водоеме ($p > 0.05$). Отмечено превышение концентраций ¹³⁷Cs в лягушках ПЛК и залива за четвертым энергоблоком по отношению к контрольному водоему соответственно на 53 и 89% (различие достоверно при $p = 0.002$ и 0.004 соответственно). Зафиксирован случай высокого содержания ¹³⁷Cs (45000 Бк/кг) и ¹³⁴Cs (441 Бк/кг) в одной особи озерной лягушки промливневого канала, что может быть следствием тесного контакта животного с радиоактивной средой в зоне размещения атомного предприятия (путешествие в радиоактивно загрязненную зону, попадание горячей частицы и др.) (Рихванов, 1997). Согласно существующей в настоящее время классификации, по содержанию цезия эту лягушку можно отнести к радиоактивным отходам (Постановление..., 2012).

Таким образом, можно заключить, что лягушки, обитающие в водоеме-охладителе Белоярской АЭС, накапливают больше стронция и цезия, чем животные из контрольного водоема. Полученные значения концентраций указанных радионуклидов в основной массе изученных лягушек Белоярского водохранилища значительно ниже допустимого уровня в пищевых продуктах для земноводных (100 и 200 Бк/кг для ⁹⁰Sr и ¹³⁷Cs соответственно), согласно принятым нормативам (Методические указания ..., 1998).

Обращают на себя внимание пониженные концентрации ¹³⁷Cs в лягушках зоны сброса подогретой воды в Белоярском водохранилище, которые достоверно отличаются от таковых других местообитаний, включая Верхнетагильское водохранилище ($p < 0.0001$). Следует отметить, что эти данные не согласуются с данными лабораторных экспериментов по изучению влияния температуры на накопление радионуклидов различными компонентами водоема. Установлено, что с повышением температуры воды в большинстве случаев уровень накопления радионуклидов пресноводными гидробионтами и грунтами возрастает, однако, в некоторых случаях температурные условия не влияют и даже снижают накопление (Куликов, Чеботина, 1988; Чеботина и др., 2019). В настоящее время мы не располагаем достоверной

информацией, позволяющей объяснить феномен пониженного накопления ^{137}Cs в лягушках зоны подогрева. Возможно, это связано с особыми гидрохимическими условиями в теплом заливе, которые формируются под влиянием сбросных подогретых вод, поступающих в залив от БАЭС после прохождения их через системы водоочистки и охлаждения реактора. Следствием этого могут быть изменения в пищевой базе животных, обитающих в зоне сброса теплых вод.

Повышенное накопление радионуклидов ^{90}Sr и ^{137}Cs в сеголетках и головастиках по сравнению со взрослыми лягушками возможно связано с относительно большим вкладом обогащенного радионуклидами планктона в пищевую рацион молодых особей по сравнению со взрослыми животными. Аналогичные данные о более высоком накоплении ^{137}Cs головастиками по сравнению со взрослыми животными приводятся для зоны Фуксимской АЭС в работе (Tagami et al., 2018). Концентрации ^{90}Sr и ^{137}Cs в лягушках в среднем выше, чем в исследованных представителях ихтиофауны, что связано с видовыми особенностями гидробионтов.

Полученные нами результаты показали, что во всех компонентах экосистем Белоярского и Верхнетагильского водохранилищ содержание ^{137}Cs выше, чем ^{90}Sr . Исключение — зона сброса подогретой воды в Белоярском водохранилище, где концентрация ^{137}Cs в лягушках примерно в 25 раз меньше, чем ^{90}Sr (различие достоверно при $p = 0.01$).

Выводы. Озерная лягушка, обитающая в Белоярском водохранилище, накапливает долгоживущие радионуклиды ^{90}Sr и ^{137}Cs в больших концентрациях по сравнению с контрольным водоемом. Установлено, что у взрослых лягушек накопление не зависит от массы животных, их пола и возраста. Сеголетки и головастики содержат ^{90}Sr и ^{137}Cs больше, чем взрослые особи. Накопление ^{137}Cs в лягушках, сеголетках и головастиках выше, чем ^{90}Sr .

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Полевой сбор материала проведен при финансовой поддержке Правительства Российской Федерации (постановление № 211, контракт № 02.А03.21.0006) и Комплексной программы УрО РАН (проект № 18-4-4-28), радиоэкологический анализ и интерпретация результатов исследования — в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вершинин В.Л. 2007а. Амфибии и рептилии Урала. Екатеринбург: УрО РАН.

Вершинин В.Л. 2007б. Специфика жизненного цикла *R. arvalis* Nills. на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа // Сиб. экол. журн. Вып. 4. С. 677.

Динь В.Х. 2015. Обоснование и разработка рациональной технологии переработки лягушки *Rana ridibunda*: Дис. ... канд. техн. наук. Астрахань.

Клейненберг С.Е., Смирин Э.М. 1969. Метод определения возраста у амфибий // Зоол. журн. Т. 48. С. 1090.

Куликов Н.В., Чеботина М.Я. 1988. Радиоэкология пресноводных биосистем. Свердловск: УрО АН СССР.

Лунова Е.В. 2018. Содержание радионуклидов в поверхностных водах, донных отложениях и гидробионтах реки Неман // Биология внутренних вод. № 1. С. 100.
<https://doi.org/10.7868/S0320965218010138>

Методические указания по методам контроля МУК 2.6.1.717-98. 1998. Москва: Минздрав России.

Постановление Правительства РФ от 19 октября 2012 г. № 1069 “О критериях отнесения твердых, жидких и газообразных отходов к радиоактивным отходам, критериях отнесения радиоактивных отходов к особым радиоактивным отходам и к удаляемым радиоактивным отходам и критериях классификации удаляемых радиоактивных отходов”.

Пястолова О.А., Вершинин В.Л., Трубецкая Е.А. и др. 1996. Использование амфибий в биоиндикационных исследованиях территории Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. № 5. С. 378.

Рихванов Л.П. 1997. Общие и региональные проблемы радиоэкологии. Томск: Томск. политех. ун-т.

Смирин Э.М. 1972. Годовые слои в костях травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Зоол. журн. Т. 51. Вып. 10. С. 1529.

Трапезников А.В., Трапезникова В.Н., Коржавин А.В. 2015. Динамика радиоэкологического состояния пресноводных экосистем, подверженных многолетнему воздействию атомной электростанции в границах наблюдаемой зоны // Радиационная биология. Радиоэкология. Т. 55. № 3. С. 302.
<https://doi.org/10.7868/S0869803115020150>

Трапезников А.В., Трапезникова В.Н., Коржавин А.В. и др. 2019. Основные принципы оценки безопасности рыбной продукции из водоемов, подверженных воздействию предприятий ядерного топливного цикла // Медико-биологические и социально-психологические проблемы безопасности в чрезвычайных ситуациях. № 1. С. 106.
<https://doi.org/10.25016/2541-7487-2019-0-1-106-114>

Трапезников А.В., Чеботина М.Я., Трапезникова В.Н. и др. 2008. Влияние АЭС на радиоэкологическое состояние водоема-охладителя. Екатеринбург: Академ-Наука.

Уткин В.И., Чеботина М.Я., Евстигнеев А.В., Любашевский Н.М. 2004. Особенности радиационной обстановки на Урале. Екатеринбург: УрО РАН.

Чеботина М.Я., Гусева В.П., Трапезников А.В. 2002. Планктон и его роль в миграции радионуклидов в водоеме-охладителе АЭС Екатеринбург: УрО РАН.

- Чеботина М.Я., Николин О.А. 2005. Радиоэкологические исследования трития в Уральском регионе. Екатеринбург: УРО РАН.
- Чеботина М.Я., Поляков Е.В., Гусева В.П. 2019. Роль природных органических веществ в миграционных процессах трития // Радиационная биология. Радиоэкология. 2019. № 5. С. 531. <https://doi.org/10.1134/S0869803119050047>
- Beresford N.A., Barnett C.L., Gashchak S. et al. 2020. Radionuclide transfer to wildlife at a 'Reference site' in the Chernobyl Exclusion Zone and resultant radiation exposures // J. Environ. Radioactivity. V. 211. P. 1.
- Castanet J., Smirina E.M. 1990. Introduction to the skeletochronological method in amphibians and reptiles // Ann. Sci. Nat. Zool. V. 11. P. 191.
- Matsushima N., Ihara S., Takase M., Horiguchi T. 2015. Assessment of radiocesium contamination in frogs 18 months after the Fukushima Daiichi nuclear disaster // Scientific Reports. V. 5. P. 1.
- Mirzaj A. 2003. Biological evaluation of the frog species of *Rana ridibunda* in Anzali Lagoon for consumption and export // Agricultural Research, Education, and Extension Organization (AREEO). P. 1.
- Stark K. 2006. Risk from radionuclides: a frog's perspective. Accumulation of ¹³⁷Cs in a riparian wetland, radiation doses, and effects on frogs and toads after low-dose rate exposure. Stockholm: Department of Systems Ecology Stockholm University.
- Stark K., Avila R., Wallberg P. 2004. Estimation of radiation doses from ¹³⁷Cs to frogs in a wetland ecosystem // J. Environ. Radioactivity. V. 75. P. 1.
- Tagami K., Uchida S., Wood M.D., Beresford N.A. 2018. Radiocesium transfer and radiation exposure of frogs in Fukushima Prefecture // Scientific Reports. V. 8. Article number: 10662 <https://doi.org/10.1038/s41598-018-28866-0>

Accumulation of Radionuclides in the Lake Frog *Pelophylax ridibundus* in the Zone of the Nuclear Enterprise

D. L. Berzin^{1,2}, M. Ya. Chebotina^{1, *}, and V. P. Guseva¹

¹Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia

²Yeltsin Ural Federal University, Yekaterinburg, Russia

*e-mail: Chebotina@ipae.uran.ru

A study was made of the accumulation of anthropogenic radionuclides ⁹⁰Sr and ^{134,137}Cs in a marsh frog at various observation points of the Beloyarsk Reservoir (cooling reservoir of the Beloyarsk nuclear enterprise) in comparison with the control reservoir (Verkhnetagil Reservoir). The variability of individual morphological indicators and concentrations of radionuclides in adult amphibians of the studied water bodies was noted. An abnormally high contamination of ¹³⁴Cs and ¹³⁷Cs of one frog from the industrial flood channel of the Beloyarsky Reservoir was revealed, which could be due to the contact of the animal with the radioactive medium in the area of the nuclear plant. It has been established that at present, at some observation points of the Beloyarsk Reservoir, the levels of accumulation of ⁹⁰Sr and ¹³⁷Cs are significantly higher than in the control reservoir. The concentration of radionuclides in frogs is much lower than the permissible level for amphibians.

Keywords: marsh frog, Beloyarsk Reservoir, nuclear power plants, Verkhnetagil Reservoir, concentration, ⁹⁰Sr and ¹³⁷Cs, hydrobionts

ОСОБЕННОСТИ ВОЗДЕЙСТВИЯ ТЕХНОГЕННЫХ ПОЛЛЮТАНТОВ НА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКУЮ АКТИВНОСТЬ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ЦИАНОБАКТЕРИЙ¹⁾

© 2020 г. Н. Ю. Григорьева^а, *, Т. Б. Зайцева^а

^аСанкт-Петербургский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Научно-исследовательский центр экологической безопасности, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: renes3@mail.ru

Поступила в редакцию 05.12.2018 г.

После доработки 22.07.2019 г.

Принята к публикации 07.05.2020 г.

Исследовано влияние ионов тяжелых металлов (Cd^{2+} , Cr^{6+} , Cu^{2+}) на цианобактерии родов *Microcystis* и *Synechocystis*. Поскольку тяжелые металлы воздействуют на фотосинтетический аппарат цианобактерий, происходит блокировка каналов передачи световой энергии и электронного транспорта, которая может быть зафиксирована флуоресцентными методами уже через несколько часов. Используются три стандартных флуоресцентных метода: флуоресцентная спектроскопия, импульсная модуляционная спектрофлуориметрия и конфокальная микроспектроскопия. Все методы показали снижение фотосинтетической активности в клетках цианобактерий при воздействии ионов тяжелых металлов. Однако механизмы воздействия различных ионов немного различались. Проведен анализ изменений спектроскопических и кинетических свойств флуоресцентного излучения живых культур и отдельных клеток цианобактерий с целью идентификации предполагаемого механизма воздействия.

Ключевые слова: цианобактерии, ионы тяжелых металлов, флуоресцентная спектроскопия, конфокальная лазерная сканирующая микроскопия, экологический мониторинг

DOI: 10.31857/S0320965220060066

Features of the Impact of Technogenic Pollutants on the Photosynthetic Activity of Unicellular Cyanobacteria

N. Yu. Grigoryeva¹, *, T. B. Zaytseva¹

¹Saint-Petersburg Federal Research Center of Russian Academy of Sciences,
Scientific Research Center for Ecological Safety Saint-Petersburg, Russia

*e-mail: renes3@mail.ru

It is well-known, that cyanobacteria are one of the main indicator organisms for monitoring environmental pollution and toxicological biotesting. In this paper, we study the influence of heavy metal ions (Cd^{2+} , Cr^{6+} , Cu^{2+}) on cyanobacteria sp. *Microcystis* and *Synechocystis*. Since heavy metals impact causes blocking of light-energy transmission channels and arrest of electron transport in photosynthetic apparatus of cyanobacteria, their influence can be detected by fluorescence methods after few hours. Three standard fluorescence methods are used in this investigation: fluorescence spectroscopy, pulsed amplitude modulation fluorometry, and confocal microscopic spectroscopy. All three used methods showed a decrease in photosynthetic activity for cyanobacterial cells exposed to heavy metals. However, the mechanisms of action for different heavy metal ions differ slightly. In this paper, we analyze variations in spectroscopic and kinetic properties of emitted fluorescence for cyanobacterial cultures and single living cells in order to identify a specific mechanism of heavy metals influence.

Keywords: cyanobacteria, heavy metal ions, environmental monitoring, fluorescence spectroscopy, confocal laser scanning microscopy

¹⁾Полный текст статьи опубликован в английской версии журнала "Inland Water Biology".

ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ ПЕСТИЧНЫХ ЦВЕТКОВ *Typha pontica* Klok. fil. & A. Krasnova (*Typha* L., Typhaceae) В ВОДОЕМАХ ЮГА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

© 2020 г. А. Н. Краснова^а, *, Т. Н. Польшина^б

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

^бЮжный научный центр Российской академии наук, Ростов-на-Дону, Россия

*e-mail: krasa@ibiw.ru

Поступила в редакцию 02.09.2019 г.

После доработки 10.12.2019 г.

Принята к публикации 19.03.2020 г.

Приведены результаты сравнительно-морфологического анализа пестичных цветков *Typha pontica* Klok. fil. & A. Krasnova в водных объектах юга России из четырех водных объектов юга России. Установлены типичные морфологические признаки пестичных цветков вида. Выявлены различия в структуре пестичного цветка *T. pontica* при формировании поверхности пестичной части соцветия, а также в форме и скульптуре плодика (семени). Расширен ареал распространения вида. Предполагается, что исследованные популяции *T. pontica* возникли от литоральных сарматских трансформированных видов, претерпевших редукции в результате спада вод Сарматского моря.

Ключевые слова: *Typha pontica*, пестичный цветок, сравнительно-морфологический анализ, юг России, Сарматское море

DOI: 10.31857/S0320965220060133

Typha pontica Klok. fil. & A. Krasnova – рогоз понтический, описан в 1972 г. с юга Республики Украины (Николаевская обл., с. Галициново) (Клоков, Краснова, 1972). Типовой образец хранится в Гербарии Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины (г. Киев, KW). Вид относится к секции *Foveolatae* Klok. fil. et Krasnova и подсекции с тем же названием. В основном, это виды южных слабо изученных районов России (юг Восточной Европы) (Краснова, 2011, 2016, 2018; Победимова, 1949). Ареал *T. pontica* окончательно не установлен из-за недостаточности сборов из южных водоемов и водотоков России.

Материалом для настоящей работы послужили гербарные образцы и пестичные части соцветия *T. pontica* рода *Typha* L., хранящиеся в Гербарии Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН: Ростовская обл., Азовский р-н, с. Кагальник, р. Сухой Кагальник (14.10.2017), сборы Т.Н. Польшиной; Республика Ингушетия, Малгобекский р-н, окрестности с. Нижние Ачалуки, временный водоем у дороги (09.10–12.10.2017), сборы А.Н. Ефремова; Астраханская обл., дельта р. Волги (12.08.1932) сборы Н.Н. Цвелева; Чеченская Республика, Наурский р-н, станица Калиновская, около военного аэродрома, р. Терек (10.10.1972), сборы А.Н. Краснова. В работе при-

меняли сравнительно-морфологический метод. Пестичные цветки исследовали в камеральных условиях с помощью цифровой камеры USB Electronic eueriese 5 MP. Для анализа использовали данные П.И. Дорофеева (1982) по семенам ископаемых и современных видов *Typha*.

Изучение структуры пестичных цветков *T. pontica* из четырех южных регионов России показало (рис. 1), что, в целом, она соответствует типовому описанию вида (Клоков, Краснова, 1972). Однако были выявлены и отличия. Ближе всего к описанию были растения из р. Сухой Кагальник (Ростовской обл.), но от типового образца они отличались, прежде всего, поверхностью пестичного початка. Скульптура поверхности початка этих растений изменялась в осенний период из-за увеличения в размерах верхушек карподиев (деградированных пестичных цветков) (рис. 1г). В остальных водоемах и водотоках, где была собрана *T. pontica*, такие изменения не обнаружены. Следует отметить, что растений с такой поверхностью пестичного початка в секции *Foveolatae* ранее не находили, по-видимому, рогозы из р. Сухой Кагальник самые примитивные (древние). У растений из дельты р. Волга верхушки карподиев более умеренные, скошенные и густо пигментированы рафидами (рис. 1к). Следует от-

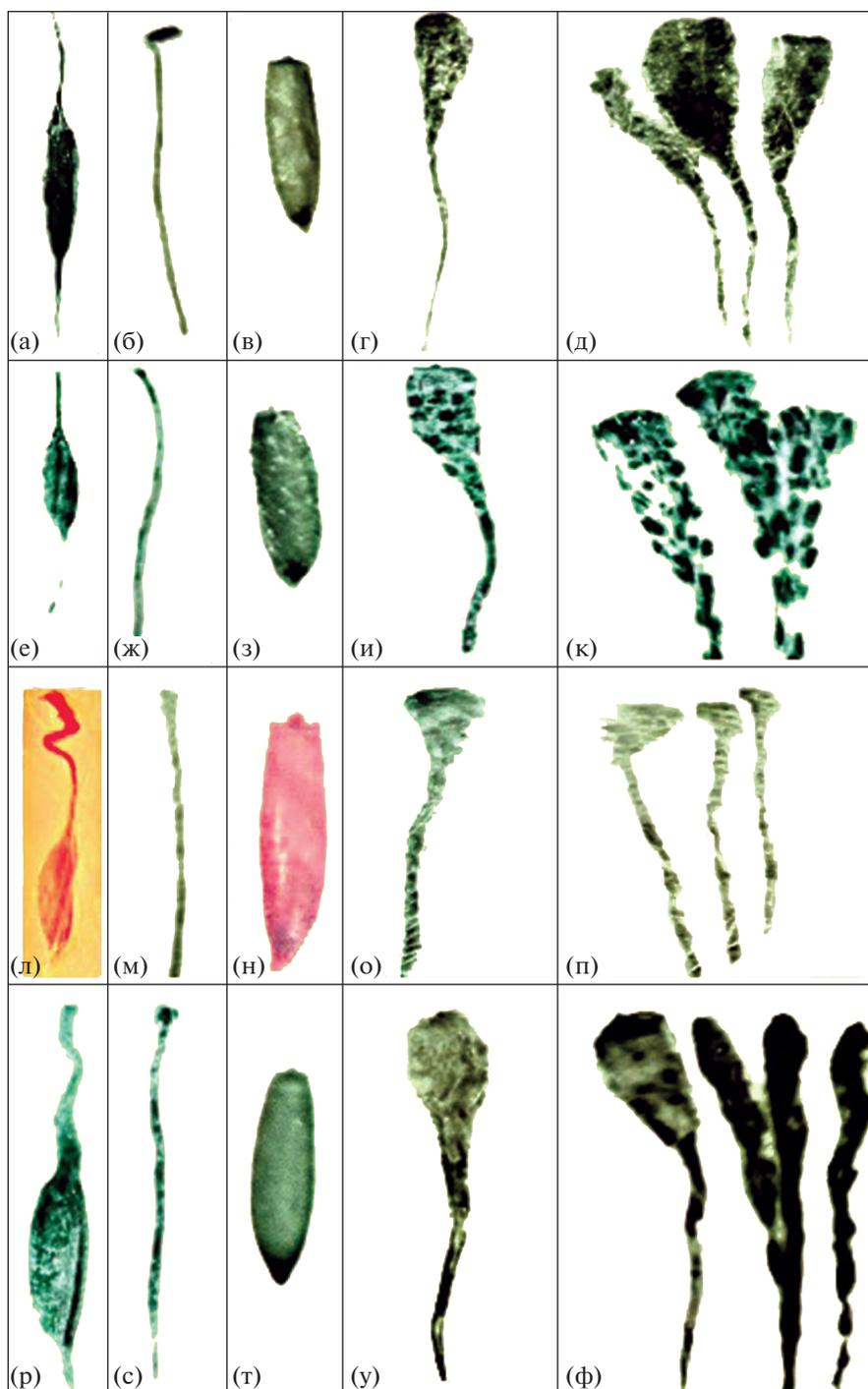


Рис. 1. Микрофотографии пестичных цветков *T. pontica* из четырех южных водных объектов: а, е, л, р – завязь, б, ж, м, с – прицветник, в, з, н, т – плодик, г, и, о, у – карподий, д, к, п, ф – пучки карподиев; а–д – Ростовская обл., р. Сухой Кагальник, е–к – Астраханская обл., дельта р. Волга, л–п – Ингушетия, временный водоем, р–ф – Чеченская Республика, р. Терек.

метить, что рафиды присутствуют на всех элементах цветка исследованных образцов. Однако, их несколько меньше в цветках из рек Сухой Кагальник и Терек, чем из дельты р. Волга. Растения из временного водоема в Ингушетии выделяются по

извилистому столбику и извилистым ножкам у деградированных цветков (рис. 1о, 1п), по этому признаку они ближе к типовому образцу, чем остальные. Прицветнички одинакового строения у растений всех исследованных популяций. Они с

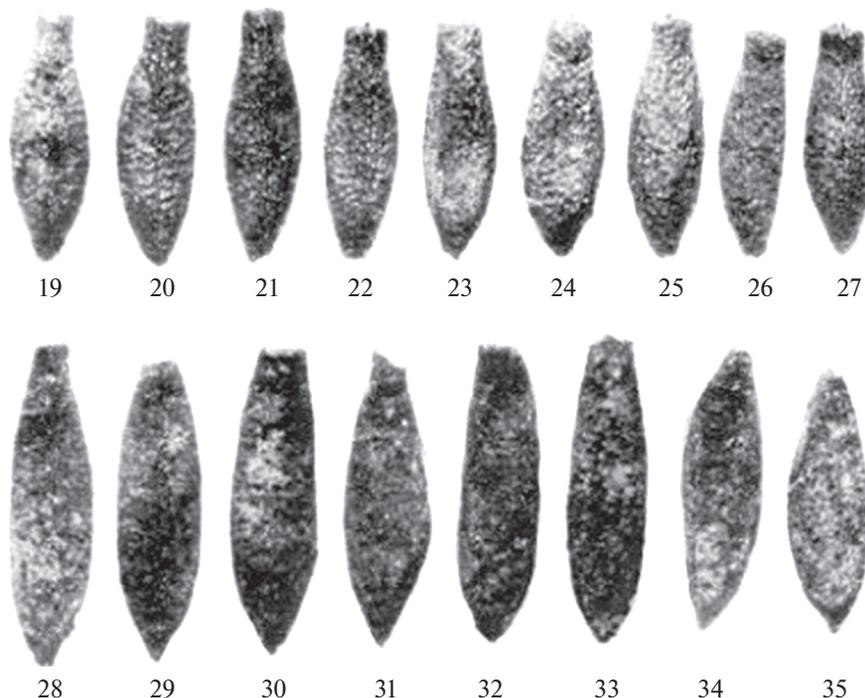


Рис. 2. Ископаемые семена (по: Дорофеев, 1982): верхний ряд (19–27) – *T. lipetskiana* Doroff, Липецкая обл., с. Даньшино, р. Дон; нижний ряд (28–35) – *T. tanaitica* Doroff., Ростовская обл., станица Богаевская, р. Дон.

рафидами и расширены в верхней части (рис. 1б, 1ж, 1м, 1с).

Семена *T. pontica* из всех водных объектов (рис. 1в, 1з, 1н, 1т) имели скульптуру в виде узкопродолговатых ячеек с неглубокими пленчатыми стенками, она соответствовала скульптуре околоплодника. Созревшие семена, высыпаясь из околоплодника, были свободны, т.е. не образовывали “летучки” из волосков гинофора. Этот интересный факт не отмечен у типового образца (Клоков, Краснова, 1972). Возможно, эцезис исследованных *T. pontica*, в силу сложившихся обстоятельств, происходил в пространственном, экологическом и биологическом отношении на территории Приазовской, Прикубанской и Терско-Кумской низменностей (Восточная Европа), которые образовались в разные историко-геологические периоды кайнозоя. Признак древний и малоисследованный. При сравнении с семенами ископаемых растений (рис. 2) (Дорофеев, 1982) оказалось, что исследованные нами семена по форме близки к таковым третичных видов *T. lipetskiana* Doroff. (Липецкая обл., с. Даньшино, р. Дон) и *T. tanaitica* Doroff. (Ростовская обл., станица Богаевская, р. Дон).

Рассмотренные нами восточные популяции *T. pontica*, по сравнению с западными, формировались в ксерофитных условиях. Пестичные цветки у них содержат большое количество рафидов, а карподии многочисленнее, чем у западных попу-

ляций. Выявленная схожесть по форме семян исследованных растений с семенами ископаемых видов *T. lipetskiana* и *T. tanaitica*, произраставших на литоральных Сарматского моря, подтвердила ранее высказанное нами предположение о миоцен-плиоценовом возрасте *T. pontica* и отнесение ее к древней литоральной группе, населявшей прибрежья Сарматского озера-моря.

Выводы. Сравнительный морфологический анализ пестичных цветков *T. pontica* из четырех водных объектов юга России показал совпадение большинства признаков с типовым описанием *T. pontica*. Однако, выявлены и некоторые различия – по скульптуре поверхности пестичной части (популяция из Ростовской обл.); по форме карподиев, спиральным ножкам завязи и наличию пучков карподиев (Ингушетия); по многочисленным пигментам (рафидам) у растений из дельты р. Волги). Уточнены исторические характеристики вида в изменившихся современных условиях – в изоляции от морских бассейнов находки *T. pontica* на юге России позволили расширить ареал вида в восточном направлении до 48°.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны А.Н. Ефремову, постоянному “дарителю” гербарных сборов по роду *Typha*, за присланный им гербарный материал из Республики Ингушетия.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А18-118012690095-4 при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований – проект № 22-22-22222, тема № 0122-2015-0002 “Систематика, разнообразие и филогения водных автотрофных организмов России и других регионов мира” и проект № 18-05-80022 “Реконструкция и изменение палеоландшафтов в эпоху голоцена под влиянием природных и антропогенных процессов на примере акватории Таганрогского залива и прилегающего участка дельты Дона”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дорофеев П.И. 1982. К систематике третичных *Typha* // Палеокарпологические исследования кайнозоя. Минск: Наука и техника. С. 5.

Клоков В.М., Краснова А.Н. 1972. Заметка об украинских рогозах (*Typha* L.) // Украинский ботанический журнал. Киев: Наукова думка. Т. 29. № 6. С. 687.

Краснова А.Н. 2016. Аномалии рогозов (*Typha* L., *Typhaceae*) в малом антропогенном водоеме бассейна Верхней Волги // Биол. внутр. вод. № 3. С. 73–78. <https://doi.org/10.7868/S032096521603013X>

Краснова А.Н. 2018. Конвергенция в гидрофильном роде *Typha* L. трансформированных водоемах Европейской России // Биол. внутр. вод. № 3. С. 103–106. <https://doi.org/10.1134/S0320965218030245>

Победимова Е.Г. 1949. О новых видах рода *Typha* // Ботанические материалы Гербария Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР. Ленинград: Бот. Ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Т. 11. С. 3.

Feature of Morphology of Pistillate Flowers of *Typha pontica* Klok. fil. & A. Krasnova (*Typha*) (*Typhaceae*) in Water Bodies in the South of Russia

A. N. Krasnova^{1, *} and T. N. Polshina²

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: krasa@ibiw.ru

The results of the comparative and morphological analysis of pistillate flowers of *Typha pontica* from four water bodies in the south of Russia are presented. Typical morphological features of pistillate flowers of the species are established. Differences have been found in the structure of the pistillate flower of *T. pontica* during formation of the surface of the pistillate part of the inflorescence and in the shape and sculpture of the fruit (seed). The range of distribution of the species has been broadened. It is suggested that the studied populations of *T. pontica* have originated from littoral Sarmatian transformed species reduced as a result of water drop of the Sarmatian Sea.

Keywords: *Typha pontica*, pistillate flower, comparative and morphological analysis, south of Russia, Sarmatian Sea