СОДЕРЖАНИЕ

Номер 6, 2021

Структура и функционирование водных экосистем

Многолетние изменения основных показателей трофического состояния крупного равнинного водохранилища под влиянием климатической трансформации и сукцессионных процессов

Е. А. Шашуловская, С. А. Мосияш, И. Н. Далечина 547

Биология, морфология и систематика гидробионтов

Сравнительная морфология рода *Hydrocharis* L. (Hydrocharitaceae)

А. Н. Ефремов, В. С. Гришина, Ц. Тома, А. Местерхази, Э. Н. Чатчуанг 548

Морфология и видовой состав центрохелидных солнечников (Centroplasthelida) континентальной равнинной реки с градиентом солености

Е. А. Герасимова 563

Фитопланктон, фитобентос, фитоперифитон

Фитопланктон как показатель современного экологического состояния Новосибирского водохранилища

О. П. Баженова, В. В. Михайлов 564

Многолетняя динамика хлорофилла в планктоне различных участков крупного равнинного водохранилища

Н. М. Минеева 574

Зоопланктон, зообентос, зооперифитон

Таксономический и ценотический состав зооперифитона озер лесотундры (Западная Сибирь)

Т. А. Шарапова, А. А. Герасимова, В. И. Гонтарь, Е. С. Бабушкин, В. А. Глазунов, С. А. Николаенко, А. Г. Герасимов 586

Оценка уровня биоразнообразия пресноводных экосистем дельты р. Печоры по структурным показателям донных таксоценозов Cladocera, Copepoda и Oligochaeta

М. А. Батурина, Е. Б. Фефилова 597

Ихтиология

Особенности роста эндемичного *Aphanius marassentensis* в водохранилище Хирфанлы, Турция

Семра Бензер 598

Экологическая физиология и биохимия гидробионтов

Показатели кардиоактивности и оксидативного стресса моллюска *Anodonta cygnea* при краткосрочной соленосной тест-нагрузке как биомаркеры для оценки состояния организма и качества среды обитания

С. В. Холодкевич, Г. М. Чуйко, А. Н. Шаров, Т. В. Кузнецова, Д. С. Песня 599

Содержание метгемоглобина в крови костистых рыб: влияние факторов среды и естественных процессов в организме (обзор)
А. А. Солдатов 607

Сравнительные аспекты воздействия гипоксии и сероводорода на активность оксидоредуктаз в жабрах и мозге морского ерша *Scorpaena porcus*
И. В. Головина, Е. Э. Колесникова 619

Водная токсикология

Влияние выходов полиметаллических рудопроявлений на накопление ртути гидробионтами в речных экосистемах
М. И. Шаповалов, В. А. Гремячих, В. Т. Комов 628

Токсичность донных отложений Рыбинского водохранилища по многолетним данным биотестирования. Сообщение 1. Токсикологические исследования
И. И. Томилина, Р. А. Ложкина, М. В. Гапеева 640

Краткие сообщения

Слияние органов как модус их эволюции
М. В. Ястребов, И. В. Ястребова 651

Поражение микопаразитами ветвистоусого рачка *Daphnia cucullata* (Crustacea, Cladocera, Daphniidae) в оз. Плещеево (Ярославская обл., Россия)
Л. В. Воронин, С. М. Жданова 655

Минимальные концентрации катионов в воде, необходимые для поддержания ионного баланса между организмом ротана *Perccottus glenii* и внешней средой
В. И. Мартемьянов, А. С. Маврин, Л. А. Шуман 660

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 6, с. 547

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

УДК 504.455+556+574.583:581

МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ОСНОВНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ТРОФИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ КРУПНОГО РАВНИННОГО ВОДОХРАНИЛИЩА ПОД ВЛИЯНИЕМ КЛИМАТИЧЕСКОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ И СУКЦЕССИОННЫХ ПРОЦЕССОВ[1]

© 2021 г. Е. А. Шашуловская[a, *], С. А. Мосияш[a], И. Н. Далечина[a]

[a]*Саратовский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Саратов, Россия*

**e-mail: shash.elena2010@yandex.ru*

Поступила в редакцию 16.03.2021 г.
После доработки 17.05.2021 г.
Принята к публикации 31.05.2021 г.

По данным натурных наблюдений 2001–2019 гг. в Волгоградском водохранилище отмечены достоверные отрицательные тренды аллохтонного и общего органического вещества и минерального азота. Зимнее потепление привело к возрастанию объема вод, богатых органическим веществом гумусовой природы, в результате увеличилась цветность воды и содержание в ней железа. Усиление интенсивности биопродукционных процессов на фоне повышения температуры воды способствовало увеличению доли легкоокисляемых фракций органического вещества по сравнению с начальным периодом существования водоема. За первые два десятилетия XXI в. наметилась тенденция к упрощению сообщества фитопланктона наряду с отрицательным трендом суммарной биомассы и основных доминирующих групп (диатомовых, цианопрокариот и зеленых водорослей). Изменилось соотношение функциональных групп фитопланктона: снизилась доля диатомей при увеличении Cyanoprokaryota и миксотрофных фитофлагеллят. Уменьшились размерные характеристики, и изменился ход сезонной динамики биомассы от доминирования весеннего пика диатомовых водорослей к преобладанию летнего максимума цианопрокариот. Перестройка сообщества фитопланктона является следствием изменения режима биогенных элементов и органического вещества в результате климатической трансформации и сукцессионных процессов.

Ключевые слова: Волгоградское водохранилище, органическое вещество, биогенные элементы, фитопланктон, водный сток

DOI: 10.31857/S0320965221060164

Long-Term Changes in the Main Indicators of the Trophic State of the Large Plain Reservoir Under the Influence of Climatic Transformation and Successional Processes

E. A. Shashulovskaya[1, *], S. A. Mosiyash[1], and I. N. Dalechina[1]

[1]*Saratov Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Saratov, Russia*

**e-mail: shash.elena2010@yandex.ru*

According to field observations in 2001–2019 in the Volgograd Reservoir, significant negative trends in allochthonous and total organic matter and mineral nitrogen were noted. Winter warming led to an increase in the volume of waters rich in organic matter of a humic nature, which led to an increase in color and iron content. An increase in the intensity of bioproduction processes against the background of higher water temperature contributed to a growth in the proportion of easily oxidized fractions of organic matter in comparison with the initial period of the reservoir's existence. During the first two decades of the new century, there was a tendency towards simplification of the phytoplankton community, along with a negative trend in the total biomass and the main dominant groups - diatoms, cyanoprokaryotes and green algae. The ratio of the functional groups of phytoplankton changed: the proportion of diatoms decreased with a rise in Cyanoprokaryota and mixotrophic phytoflagellates. The dimensional characteristics declined and the course of the seasonal dynamics of biomass changed from the spring peak dominance of diatoms to the summer maximum of cyanoprokaryotes dominance. The restructuring of the phytoplankton community is a response to a change in the regime of biogenic elements and organic matter as a result of climatic transformation and successional processes.

Keywords: Volgograd Reservoir, organic matter, biogenic elements, phytoplankton, water runoff

[1] Полный текст статьи опубликован в английской версии журнала *Inland Water Biology*, 2021, Vol. 14, No. 6 и доступен на сайте по ссылке https://www.springer.com/journal/12212.

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 6, с. 548–562

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 581.4+581.8:582.539

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ РОДА *Hydrocharis* L. (Hydrocharitaceae)

© 2021 г. А. Н. Ефремов[a], *, В. С. Гришина[b], Ц. Тома[c], А. Местерхази[d], Э. Н. Чатчуанг[e]

[a]*Научный центр фундаментальных и прикладных проблем биоэкологии и биотехнологии Ульяновского государственного педагогического университета, Ульяновск, Россия*

[b]*Омский государственный педагогический университет, Омск, Россия*

[c]*Университет Казимира Великого, Быдгощ, Польша*

[d]*Дирекция национального парка Хортобадь, Дебрецен, Венгрия*

[e]*Национальный гербарий Камеруна Института сельскохозяйственных исследований, BP 1601 Яунде, Камерун*

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

Поступила в редакцию 09.03.2021 г.
После доработки 19.04.2021 г.
Принята к публикации 27.04.2021 г.

Проведено сравнительно-морфологическое исследование видов рода *Hydrocharis* L. На основе результатов кластерного анализа по 77 морфологическим признакам продемонстрирована обособленность *H. chevalieri* (De Wild.) Dandy от других представителей рода *Hydrocharis* L., морфологическая самостоятельность рода *Limnobium* Rich. и обоснованность объединения *Limnobium* и *Hydrocharis* в подсемейство Hydrocharitoideae Eaton. Важными диагностическими признаками для видов рода *Hydrocharis* являются: форма апекса, форма и размер листовой пластинки, пропорция крупноклеточной аэренхимы, длина черешка, размеры плодов и семян, толщина перикарпия. Выделены две группы розеточных вегетативно-подвижных биоморф: низкие одно(мало)летние свободноплавающие турионовые гидатофиты (*H. morsus-ranae* L., *H. dubia* (Blume) Backer) и средневысокие (одно)малолетние укореняющиеся гидрогелофиты (*H. chevalieri*).

Ключевые слова: Hydrocharis, *Limnobium*, Hydrocharitaceae, морфология, биоморфа, эпидерма, плод

DOI: 10.31857/S0320965221060048

ВВЕДЕНИЕ

Род *Hydrocharis* L. (Hydrocharitaceae Juss.) включает три географически изолированных вида: евразийско-североамериканский умеренный *Hydrocharis morsus-ranae* L., юговосточноазиатско-австралийский преимущественно субтропическо-тропический *H. dubia* (Blume) Backer и центральноафриканский экваториальный *H. chevalieri* (De Wild.) Dandy (Cook, Lüönd, 1982; Bean, 2011; Symoens, 2015; Wang et al., 2016; Sosef, 2017; Efremov et al., 2020). Морфологически и филогенетически *Hydrocharis* наиболее близок с родом *Limnobium* Rich., объединяющим два американских аллопатрических вида: *Limnobium laevigatum* (Humb. et Bonpl. ex Willd.) Heine. и *L. spongia* (Bosc) Steud (Cook, Lüönd, 1982; Cook, Urmi-König, 1983; Les et al., 2006; Chen et al., 2012). Клада *Hydrocharis* + *Limnobium* (соответствует подсемейству Hydrocharitoideae Eaton (Les et al., 2006)), имеющая плавающие биоморфы, дивергировала от основной части Hydrocharitaceae <55 млн лет назад. Род *Limnobium* обособился от древних *Hydrocharis* ~16 млн лет назад, что моложе известных ископаемых находок *Hydrocharis* (Les et al., 2006; Chen et al., 2012). Чен и др. (Chen et al., 2012) считают, что большое морфологическое сходство между двумя родами связано с короткой эволюционной историей *Limnobium*. Известно ≥10 вымерших видов рода *Hydrocharis*, распространенных исключительно на территории Евразии. Палеонтологические остатки *H. morsus-ranae* известны из эоцен-плиоцена; семена, сходные с *H. dubia,* встречаются в отложениях позднего сенона-палеоцена (Кац и др., 1965; Красилов, 1976; Mai, 1988; Carrión, Dupré, 1996; Никитин, 2007; Yao et al., 2011).

Подробные морфологические описания *Hydrocharis* и *Limnobium* были выполнены в рамках ревизий (Cook, Lüönd, 1982; Cook, Urmi-König, 1983; Lowden, 1992). Основное внимание исследователей уделено типовому виду *H. morsus-ranae*. Изучены общие сведения по анатомии и морфологии этого вида (Arber, 1920, 1922; Ancibor, 1979; Tomlinson, 1982; Кривохарченко и др., 1995) и некоторые частные вопросы (Cutter, 1964; Kaul, 1968, 1970; Catling, Dore, 1982; Seago et al., 1999; Toma, 2003, 2008; Петухова, 2008). Исследована морфология цветка и репродуктивная биология (Daumann, 1931, 1970; Kaul, 1968; Serbanescu-Jitar-

iu, 1972; Scribailo, Posluszny, 1984, 1985a, 1985b; Igersheim et al., 2001; Изместьева, Одинцова, 2010; Toma, 2013; Филоненко и др., 2014). Однако сведения по морфологии и биологии *H. dubia* (Shinobu, 1954; Den Hartog, 1957; Sun et al., 1997; Sun Chen J.-K. 1998; Haynes, 2001; Ru et al., 2015; Wang et al., 2016; Цыренова и др., 2018) и *H. chevalieri* (Symoens et al., 1984; Symoens, 2015; Sosef, 2017) остаются весьма ограниченными.

Hydrocharis dubia и *H. morsus-ranae* широко используются как декоративные растения, в связи с этим очень высок их потенциал инвазии. В некоторых регионах эти виды, наряду с *Limnobium laevigatum* и *L. spongia,* уже натурализовались, нанося существенный ущерб местным экосистемам (Catling et al., 2003; Bean, 2011; Zhu et al., 2018). Статус охраны видов рода *Hydrocharis* оценивается как не вызывающий опасения, хотя в регионах с активной хозяйственной деятельностью площадь местообитаний существенно сократилась, некоторые популяции сократились или исчезли (Efremov et al., 2020).

Цель работы – сравнительно-морфологическое исследование рода *Hydrocharis* на основе анализа релевантной информации о морфологии видов рода *Hydrochari*s и близкородственного рода *Limnobium*, включая установление основных диагностических признаков листа, системы побегов, плода и семени, оценивая при этом уровень адаптации биоморф к условиям среды обитания. Полученные нами базы данных, содержащие сведения по сравнительной морфологии *Hydrochari*s и *Limnobium* (Приложение, табл. 2S) и основные результаты морфометрии *Hydrochari*s (Приложение, табл. 3S), представляют полезный ресурс для дальнейших исследований видов сем. Hydrocharitaceae.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

География исследования. Основной объем морфологических исследований (общая морфология побега, морфология листа) проведен на образцах из различных частей ареала, охватывающих максимальный диапазон изменчивости (343 гербарных образца) (Приложение, табл. 3S). Для общей характеристики видов использованы материалы авторской базы данных, включающей сведения об изображениях 1947 гербарных образцов (Приложение, табл. 1S), для сравнительно-карпологических исследований – материал из коллекции ископаемых растений Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН.

Морфолого-анатомические исследования вегетативных органов, плодов и семян проведены для образцов, полученных из следующих географических районов: *H. morsus-ranae* – Восточная Европа (Россия: Саратовская, Московская области, Краснодарский, Ставропольский края, Республика Башкортостан; Польша: Малопольское воеводство), Западная Сибирь (Россия: Курганская, Тюменская, Омская, Кемеровская, Новосибирская области, Ханты-Мансийский автономный округ; Казахстан: Северо-Казахстанская, Восточно-Казахстанская области); *H. dubia* – Дальний Восток (Россия: Хабаровский край); *H. chevalieri* – Центральная Африка (Камерун: Восточная провинция). Исследование эпидермы листа проведено на следующем материале: *H. chevalieri* (Камерун: Восточная провинция), *H. dubia* (Россия: Хабаровский край) и *H. morsus-ranae* (Россия: Омская, Московская области, Республика Башкортостан).

Морфологические исследования. Методологической базой для исследования послужил сравнительно-морфологический подход (Серебрякова, 1972; Свириденко, 2000). Для описания эпидермы использована традиционная схема (Анели, 1975). При описании поверхности плода основное внимание уделено форме клеток, первичной и вторичной скульптуре поверхности (Boesewinkel, Bouman, 1984). Анализ проведен на живом и фиксированном (гербарном, фиксированном в 70%-ном этаноле) материале по традиционной схеме (O'Brien, McCully, 1981). Отдельные органы исследованы светлопольным методом с помощью микроскопов проходящего света "Микмед-2-1600", "Carl Zeiss Jena Jenamed 2" и стереомикроскопа "Микромед МС 2 Zoom. 2 CR", методом сканирующей электронной микроскопии с помощью электронного микроскопа "Hitachi 3500N". Фотосъемка проведена цифровыми камерами "Canon 6D" и "Canon PowerShot A640" с оптико-механическим адаптером. Срезы выполнены бритвой и с помощью ручного микротома "Euromex". В качестве фонового красителя использован метиленовый синий (O'Brien, McCully, 1981), для детализации гистологических комплексов – метод комбинированной окраски (Михальцов, 2012) (рис. 1–4).

Измерения эпидермы проводили при помощи программы "ImageJ" с фотоснимка после его предварительной подготовки и калибровки, морфометрический анализ остальных показателей проведен с использованием "IC Measure". Для измерений на гербарном материале (размеры листа) определен коэффициент изменения линейных размеров при высушивании (табл. 1, рис. 3).

Анализ данных. Для оценки морфологического сходства родов *Limnobium* и *Hydrocharis* использованы 77 ранжированных признаков (Приложение, табл. 1S), оценка проведена методом присоединения соседей с помощью программы Past ver. 2.17c (рис. 6). Статистическая обработка результатов включала проверку на нормальность распределения, описательную статистику, однофактор-

Таблица 1. Основные морфологические показатели вегетативных органов видов рода *Hydrocharis*

Показатель	*H. chevalieri*[a] (0.8 ± 0.1)	*H. dubia*[b] (0.7 ± 0.1)	*H. morsus-ranae*[c] (0.7 ± 0.1)
Число крупных центральных проводящих элементов и латеральных проводящих пучков в столоне	6–8 + 20–28	2–4 + 14–20	4 + 10–14
Число крупных и мелких проводящих пучков в черешке	7–9 + 20–28	3–5 +12–15	3 + 9–11
Пропорция воздухоносных полостей и межклетников, %			
в столоне	25 ± 5^{c}	33 ± 9^{c}	49 ± 7^{ab}
в черешке	52 ± 11^{c}	49 ± 10^{c}	67 ± 7^{ab}
Длина черешка, см	19 ± 7^{bc}	8 ± 3^{a}	7 ± 3^{a}
Ширина листовой пластинки, см	7 ± 2^{bc}	4 ± 1^{ac}	3 ± 1^{ab}
Длина листовой пластинки, см	7 ± 2^{bc}	3 ± 1^{ac}	2.1 ± 0.6^{ab}
Отношение длины листовой пластинке к ширине	1.0 ± 0.1^{bc}	0.8 ± 0.1^{ac}	0.7 ± 0.1^{ab}
Площадь листовой пластики, см^2	48 ± 36^{bc}	14 ± 10^{a}	8 ± 5^{a}
Доля площади крупноклеточной аэренхимы, %	0^{bc}	21 ± 10^{ac}	16 ± 12^{ab}
Угол апекса листовой пластинки	104 ± 25^{bc}	153 ± 13^{a}	155 ± 14^{a}
Коэффициент формы	1.1 ± 0.0^{bc}	1.2 ± 0.1^{ac}	1.3 ± 0.1^{ab}

Примечание. Измерения выполнены на гербарном материале. В скобках указаны коэффициенты усыхания листвой пластинки, определенные экспериментально. Здесь и в табл. 2 $^{a, b, c}$ – величины, статистически достоверно различающиеся при попарном сравнении с использованием критерия Тьюки ($p > 0.95$).

ный дисперсионный анализ с использованием критерия Тьюки. В качестве показателей описательной статистики приведены средние значения и стандартные отклонения.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Побеговая система и лист. В системе побегов видов рода *Hydrocharis* выделяются вегетативные (вегетативно-генеративные) ортотропные укороченные (розеточные) побеги, состоящие из 3–5(10) метамеров, с адвентивными корнями, несущие побеги (n + 2)-порядка и репродуктивные структуры, (1) и вегетативные плагиотропные удлиненные (столоны) с терминальными почками, развивающиеся из узлов ортотропных побегов (2).

Ортотропные побеги умеренно разветвленные у основания – n + 1...n + (5–6). *Hydrocharis morsus-ranae* и *H. dubia* имеют относительно короткие черешки, несущие плавающие на поверхности воды или торчащие (чаще у *H. dubia)* листовые пластинки. Листовые пластинки *H. chevalieri* в 2–4 раза больше, чем у остальных видов рода; у *H. dubia* в среднем в 2 раза больше, чем у *H. morsus-ranae*. Характерные признаки – угол апекса листовой пластинки, доля крупноклеточной аэренхимы, длина черешка, форма и размер листовой пластинки (табл. 1, рис. 1а–1к, рис. 5в, 5з).

Васкулатура столона представлена группой центральных крупных проводящих элементов, разделенных паренхимой, крупными латеральными и мелкими инвертированными латеральными проводящими пучками (рис. 2е–2з). В черешке имеются группа дугообразно расположенных крупных проводящих пучков и многочисленные равномерно распределенные мелкие (рис. 2а–2д). В пропорции воздухоносных полостей проявляется некоторая видоспецифичность (табл. 1). В паренхиме побега присутствуют идиобласты, вероятно, содержащие танин (Ancibor, 1979; рис. 2г, 5д).

У всех видов тип устьичного аппарата паращитный дисектный, замыкающие клетки чечевицевидные равноутолщенные, тип расстановки устьиц разнонаправленный. У *H. dubia* и *H. morsus-ranae* в небольшом количестве присутствуют гидропоты. У *H. chevalieri* основные клетки верхнего эпидермиса обладают слабоизвилистой клеточной стенкой, нижнего эпидермиса – более извилистой (рис. 2а, 2б). Напротив, у *H. dubia* и *H. morsus-ranae* основные клетки верхнего эпидермиса – более извилистые, а нижний эпидермис *H. morsus-ranae* имеет наиболее гладкие клеточные стенки (рис. 3в–3д). Значения коэффи-

Таблица 2. Основные морфологические показатели эпидермы видов рода *Hydrocharis*

Показатель	Тип эпидермы	Тип клетки	*H. chevalieri*[a]	*H. dubia*[b]	*H. morsus-ranae*[c]
Периметр клетки, мкм	Н	О	95 ± 34^{c}	100 ± 36^{c}	186 ± 57^{ab}
	Н	З	62 ± 5^{b}	82 ± 7^{a}	–
Диаметр клетки, мкм					
наибольший	В	З	24 ± 2^{c}	27 ± 3	27 ± 2^{a}
	Н	О	24 ± 7^{bc}	28 ± 8^{ac}	44 ± 10^{ab}
	Н	З	27 ± 2^{b}	36 ± 3^{a}	–
наименьший	Н	О	15 ± 5^{c}	15 ± 6^{c}	27 ± 7^{ab}
	Н	З	3.5 ± 0.5^{b}	4.3 ± 0.7^{a}	–
Коэффициент формы	В	З	0.50 ± 0.06^{bc}	0.41 ± 0.05^{a}	0.38 ± 0.05^{a}
	Н	З	0.46 ± 0.04^{b}	0.36 ± 0.05^{a}	–
Форма клеток	В	О	КС 1-го порядка	КС 1-го и 2-го порядка	КС 2-го порядка
	Н	О	КС 1–2-го порядка	КС 1-го порядка	ГС
Степень округлости	В	З	0.28 ± 0.04^{bc}	0.23 ± 0.04^{ac}	0.20 ± 0.04^{ab}
	Н	З	0.29 ± 0.04^{b}	0.24 ± 0.04^{a}	–
Плотность устьиц, экз./мм^2	В	–	80 ± 20^{b}	50 ± 10^{a}	70 ± 10
	Н	–	72 ± 8^{bc}	7 ± 3^{ac}	1 ± 1^{ab}

Примечание. Н – нижний эпидермис; В – верхний эпидермис; О – основные клетки эпидермы; З – замыкающие клетки устьиц; КС – кривостеночные; ГС – гнутостеночные.

Таблица 3. Основные морфологические характеристики плодов и семян видов рода *Hydrocharis*

Показатель	*H. chevalieri*	*H. dubia*	*H. morsus-ranae*
Размер плода, мм	13–15 ×15 × 3(10)	10–15 × 6–10 × 10	8–11 × 4–9 × 7
Толщина перикарпа, мкм	100	1200	500
Размер семени, мм	1.5 × 0.5	1.8 × 0.9	0.5 × 0.5
Толщина семенной кожуры, мкм	1	25	100
Размер выроста семенной кожуры, мкм	–	210 × 13	130 × 60
Тип выроста семенной кожуры семени	–	Трихомы	Слизистые клетки

Примечание. Измерения для *H. chevalieri* выполнены на сухом материале.

циента формы у всех видов выше у верхнего эпидермиса (клетки более округлые) по сравнению с клетками нижнего эпидермиса в среднем на 30% (табл. 2).

Плод и семя. Морфологические описания плодов типового *H. morsus-ranae* и *H. dubia* проведены ранее (Toma, 2008; Филоненко и др., 2014). Результаты сравнительного анализа приведены в табл. 3. Плод *H. dubia* сходен с *H. morsus-ranae*, многосемянный, с гладкой поверхностью, шестикамерный, с нерегулярными рубцами от разрушившихся элементов околоцветника на верхушке (табл. 3, рис. 4а, 4б). Семя с носиком длиной 450 мкм. На внешней поверхности семян имеются трихомы с набухающими в воде клеточными оболочками (табл. 3, рис. 4в, 4г).

Плод *H. chevalieri* с сохраняющимися остатками чашелистиков, семена плотно упакованы по типу пчелиных сот, легко выпадают из гнезд. Перикарп многоклеточный, однородный. Поверхность экзокарпа со слабо выраженным ячеистым рисунком. Периклинальные стенки клеток складчатые, высокие, толстые антиклинальные стенки – до 10 мкм. Клетки экзокарпа квадратной или прямо-

Рис. 1. Морфологические особенности листа *Hydrocharis chevalieri* (а–в), *H. morsus-ranae* (г–е), *H. dubia* (ж–к): а – Камерун, Южный регион, 27 (номер соответствует образцу в Приложении, табл. 1S); б – Камерун, Отеле, 44; в – Камерун, Акок Бикеле, 34; г, е – Германия, Швайнфурт, 1817; д – Европа, 1947; ж – Новая Гвинея, 210; з – Китай, Юньнань, 221; и, к – Индия, Кашмир, 201.

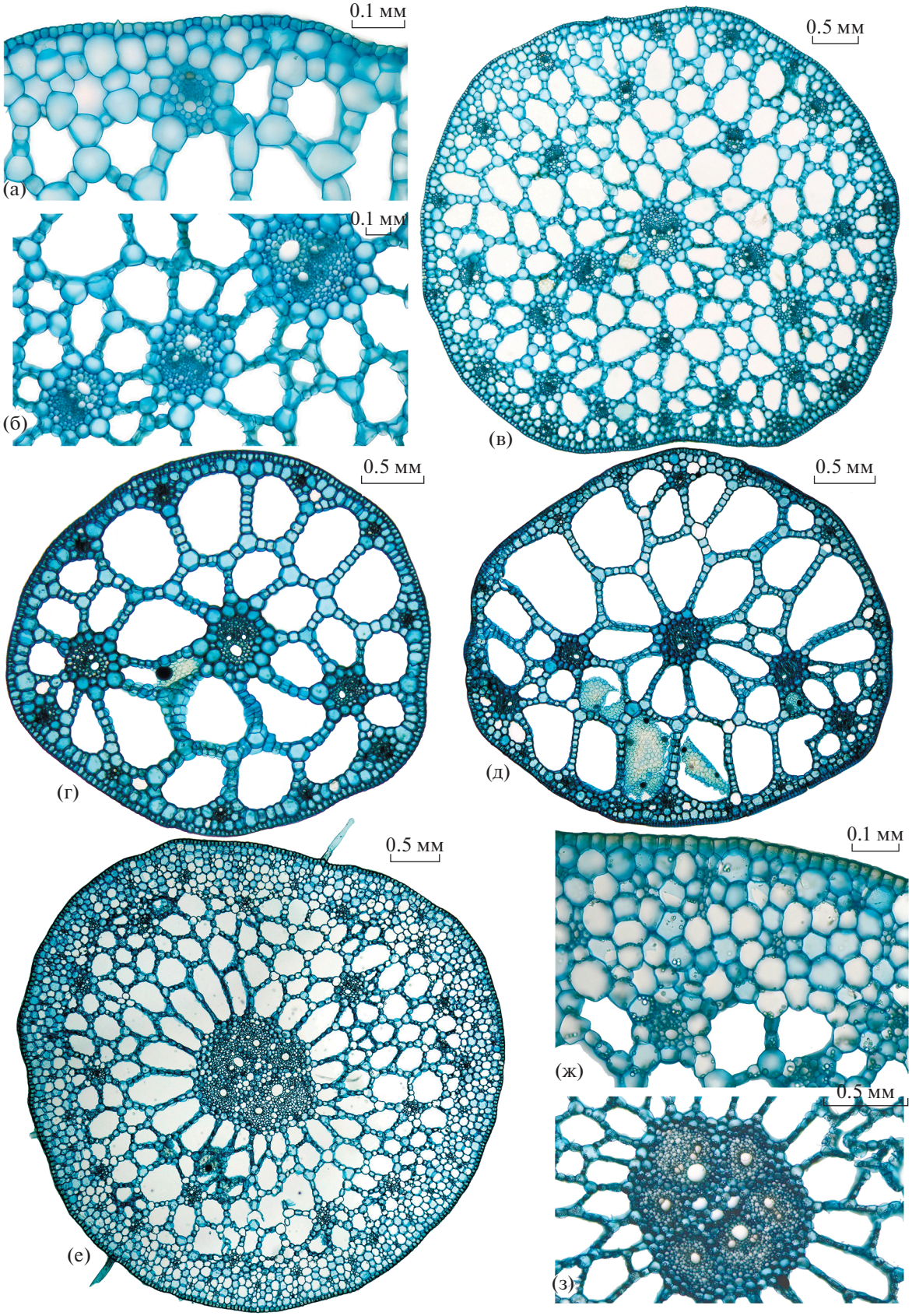

Рис. 2. Морфологические особенности черешка и столона *Hydrocharis*: *chevalieri* (а–в, е–з), *H. morsus-ranae* (г), *H. dubia* (д): а – латеральная зона черешка; б – медуллярная зона черешка; в, г, д – общий вид черешка; е – общий вид столона; ж – латеральная зона столона; з – медуллярная зона.

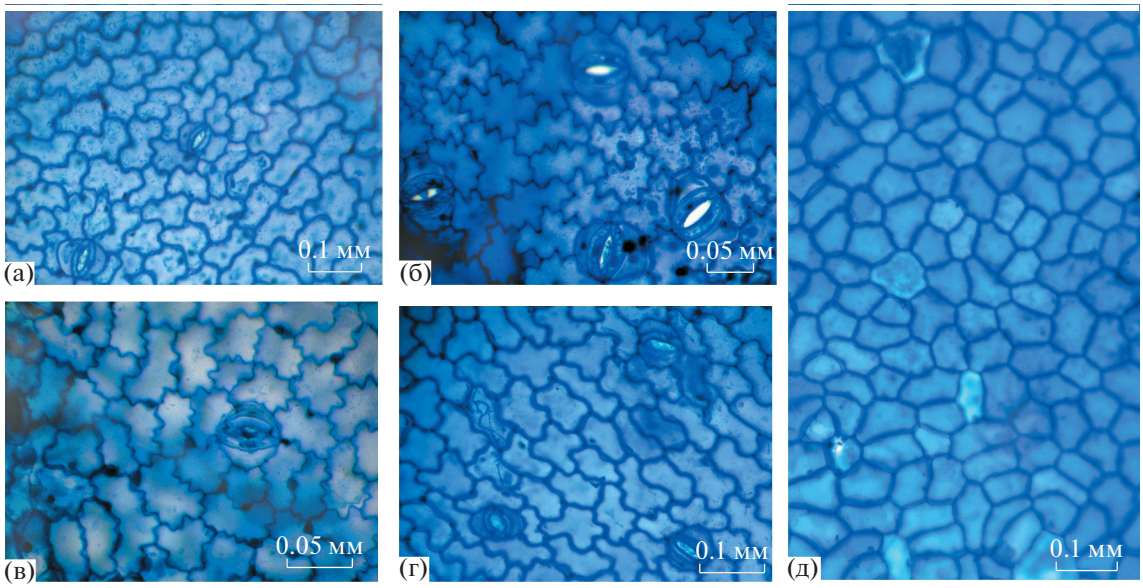

Рис. 3. Эпидермис листа *Hydrocharis chevalieri* (а, б), *H. dubia* (в, г) и *H. morsus-ranae* (д): а, в – верхний эпидермис; б, г, д – нижний эпидермис.

угольной формы, покрытые воскообразным веществом. Сухие семена *H. chevalieri* с гладкой поверхностью и четким ячеистым пяти- и шестигранным рисунком. Семенная кожура тонкая и однослойная (рис. 4ж–4л, табл. 3). Во влажном состоянии экзотеста *H. chevalieri* имеет одноклеточные выросты, продуцирующие слизь (Sosef, 2017), которые разрушаются при высушивании.

У *H. morsus-ranae* вся периклинальная клеточная стенка экзотесты удлиняется и образует слизистую клетку, на высушенных семенах остаются характерные ямки (рис. 5д). Вероятно, эти образования у *H. chevalieri* имеют иную природу и требуют специального изучения.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Вегетативные органы. Корневая система исследованных видов гомориза из кладогенных, мономорфных корней, ветвящихся (*H. dubia* и *H. chevalieri*) или нет (*H. morsus-ranae*), развивающихся на базальных метамерах ортотропных (у *H. chevalieri* и на плагиотропных) побегов, под основанием ассимилирующего листа (рис. 5б, 5г). У *H. morsus-ranae* и *H. dubia* корни 15–30(50) см длинной, с крупными корневыми волосками, молодые – фотосинтезирующие. Они погружены в воду, на мелководьях и у эфемерных наземных форм – в обводненный грунт. У *H. chevalieri* нефотосинтезирующие кладогенные корни до 30–60 см длиной, погружены в обводненный грунт (Cook, Lüönd, 1982; Sosef, 2017; данные авторов). Корневая меристема закрытого типа, трихобласты развиваются из проксимальных сестринских клеток, аэренхима лизигенная (для *H. morsus-ranae* отмечено Seago et al., 2005). У *H. dubia* волоски гидрокотиля формируются раньше первичного корня, рост которого останавливается при достижении 5 см (Ru et al., 2015).

В течение всего вегетационного периода в пазухе каждого второго листа закладываются пазушные почки. Пазушная почка ветвится и после начала роста кроющего листа, одна из почек развивается в столон, вторая не развивается или в ней развиваются зачатки цветков (соцветия) (Cook, Lüönd, 1982; Кривохарченко и др., 1995; данные авторов) (рис. 5б). Побеговая система формируется в результате регулярного и закономерного симподиального нарастания за счет вегетативно-генеративных побегов замещения (Петухова, 2008; Cutter, 1964).

Столоны *H. morsus-ranae* с чешуевидными листьями, удлиненным междоузлием первого метамера и укороченным второго, длиной до 0.3–0.5 м и толщиной 0.1–0.3 см (Кривохарченко и др., 1995; Петухова, 2008). Терминальные зачаточные побеги (почки) двух типов, подобно *Stratiotes aloides* L. (Ефремов, Свириденко, 2008; Петухова, 2008). Первый тип – это зимующие побеги (турионы), формирующиеся в конце вегетационного сезона или в неблагоприятных условиях, второй – формирующиеся в течение вегетационного сезона (побеги возобновления). Первые обеспечивают возобновление на следующий вегетационный сезон, вторые – горизонтальное разрастание. В не-

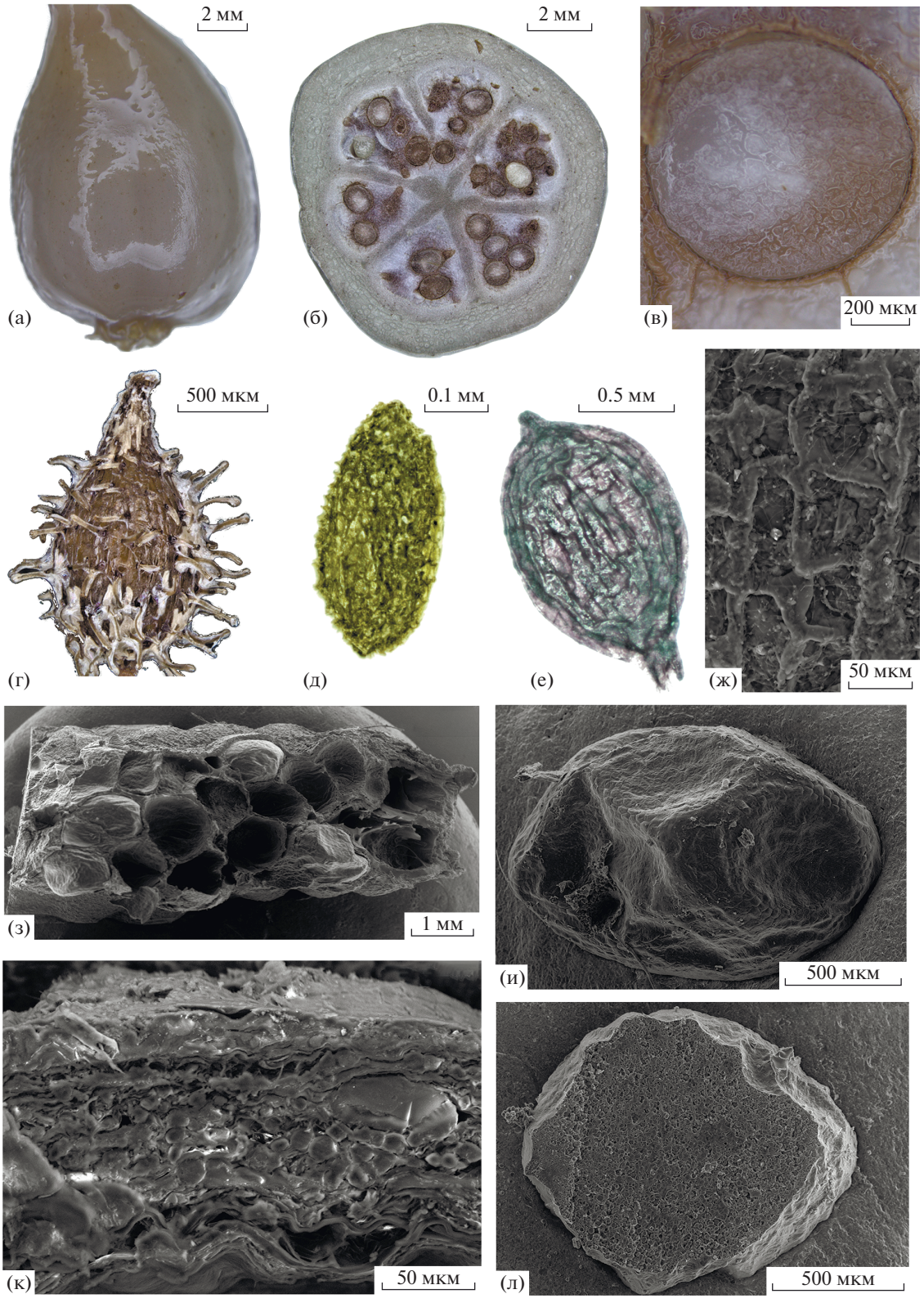

Рис. 4. Плод и семя *Hydrocharis dubia* (а–г), *H. morsus-ranae* (д, е) и *H. chevalieri* (ж–л): а – общий вид плода; б – поперечный срез плода; в, л – поперечный срез семени; г–е, и – общий вид семени (г – Хабаровский край, современный образец; д – Россия, Омская обл., Чернолучье-3, поздний плиоцен; е – Украина, Николаевская обл., Ак-Мечеть/Страшный, К433, верхний сармат; и – Камерун, современный образец); ж – скульптура экзокарпа; з – фрагмент поперечного среза плода; к – поперечный срез перикарпа.

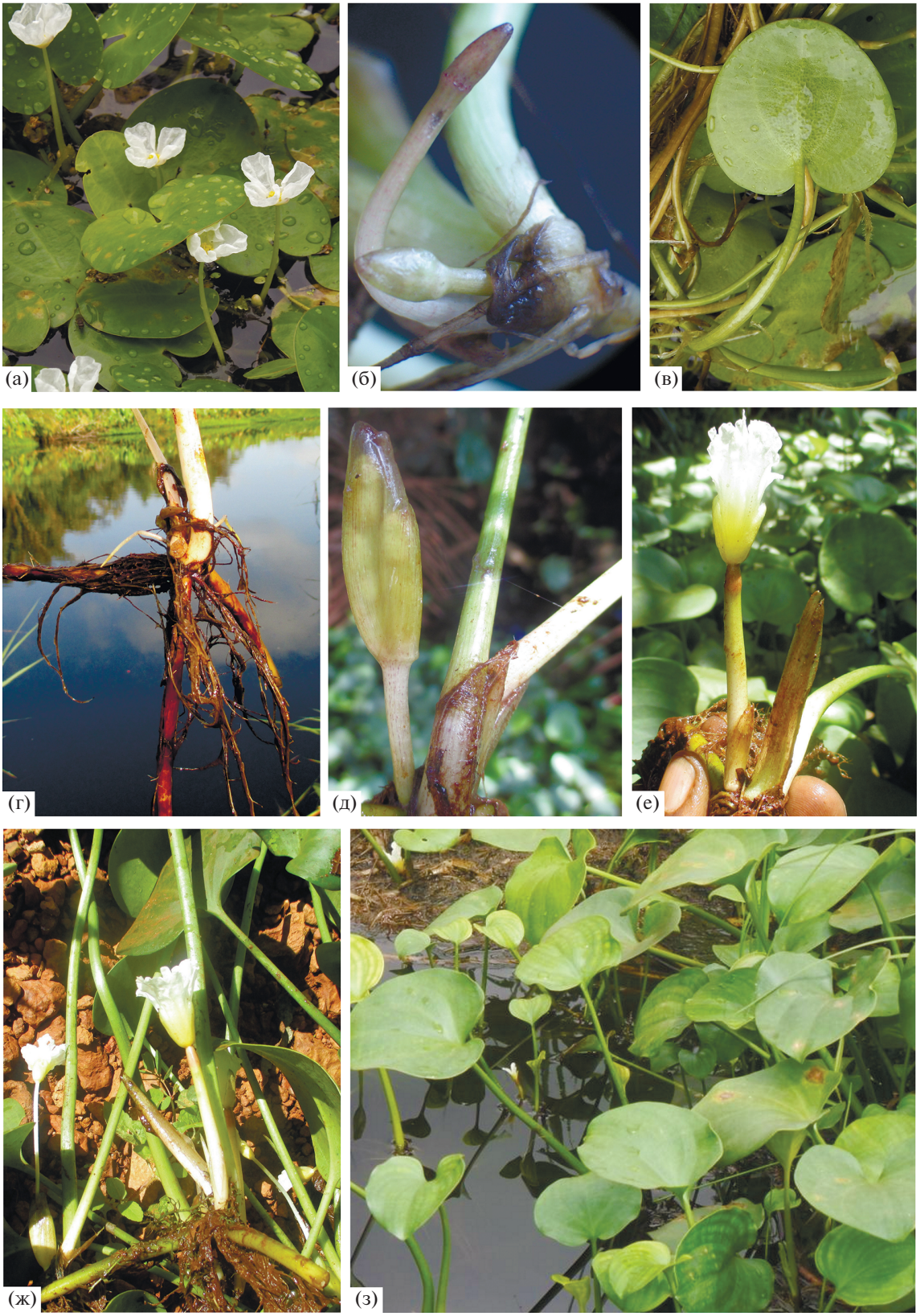

Рис. 5. Общая морфология *Hydrocharis dubia* (а–в) и *H. chevalieri* (г–з, фотографии J.-P. Ghogue и E. Ngansop Tchatchouang): а – рамета с тычиночными соцветиями; б, г – основание ортотропного побега; в – абаксиальная поверхность листовой пластинки; д – соцветие тычиночных цветков, бутонизация; е – редуцированное одноцветковое пестичное соцветие; ж – рамета с пестичным и тычиночными соцветиями; з – общий вид.

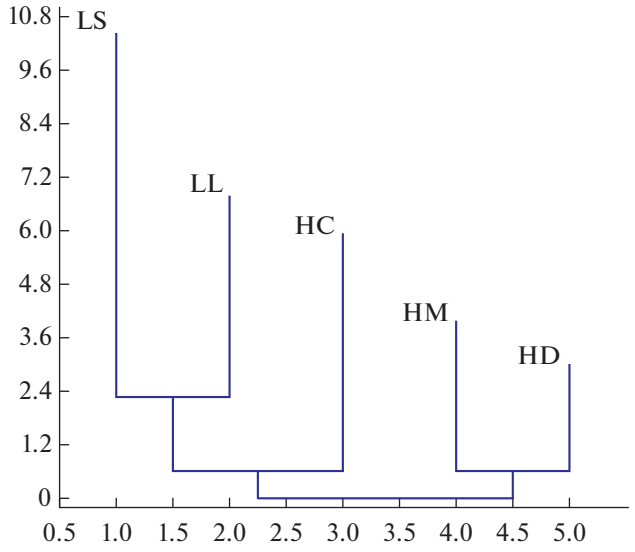

Рис. 6. Морфологическое сходство родов *Hydrocharis* и *Limnobium*. HM – *H. morsus-ranae*, HD – *H. dubia*, HC – *H. chevalieri;* LS – *L. spongia*; LL – *L. laevigatum*. В качестве меры сходства использовано Евклидово расстояние.

которых случаях у *H. morsus-ranae* формируются более крупные терминальные почки (турионы) на верхушках ортотропных побегов (Петухова, 2008). Столоны *H. chevalieri* до 1–2 м длиной и 1.5 см толщиной, несут адвентивные, крупные, выполняющие фиксирующую функцию корни и рассеянные по поверхности крупные трихомы.

Формирующиеся в период вегетации у *H. morsus-ranae* и *H. dubia* терминальные зачаточные побеги 10–18 × 3–8 мм, без периода покоя и отделительного слоя. В обследованных популяциях *H. morsus-ranae* и *H. dubia* число турионов на одном розеточном побеге составило 3–6. Турионы эллипсоидные, изредка изогнутые, заостренные, размером 6–7(9) × 2–3 мм (у *H. dubia* – 9–20 × 2–4 мм), с периодом покоя и отделительным слоем. Терминальные почки содержат 5–12 листовых зачатков и коллатеральные пазушные почки, иногда зачатки соцветий, покрыты плотными чешуевидными прилистниками (чешуями) и накапливают в осевой паренхиме значительное количество крахмала (Cook, Lüönd, 1982; Петухова, 2008; собственные данные). У *H. dubia* образование турионов происходит, вероятно, только на северной границе ареала. У *H. chevalieri* терминальные почки узкоэллиптические, 20–25 × 2–5 мм, погруженные в обводненный грунт или лежащие на поверхности (Symoens, 2015; Sosef, 2017).

Соцветия и энтомофильные цветки *Hydrocharis* относительно менее специализированы по сравнению с другими родами семейства (Kaul, 1970). Соцветия существенно короче листьев, погружены в воду, над поверхностью располагаются дистальные участки цветоножек и цветков. Ортотропный побег несет от одного до трех–пяти соцветий. У мужских растений соцветия 2–6(9)-цветковые (у *H. chevalieri* до 9, а у видов *Limnobium* до 25), цимозные. Цветоносы 1–6(20) см длиной (у *H. chevalieri* до 10–15), цветоножки – до 2–8(10) см (рис. 5а, 5ж). Покрывало образовано парой пленчатых неравноразмерных, сросшихся в основании брактей, 1–2.5 см длиной (до 4.5 см у *H. chevalieri*). Как правило, брактеоли отсутствуют у *H. morsus-ranae* и *H. dubia*, имеются по одной у *H. chevalieri*. Женские соцветия одно-, двухцветковые (у *Limnobium* одно-шестицветковые). Цветоносы до 0.2–1.0 см, цветоножки до 0.5–5 см длиной (у *H. chevalieri* до 12–15 см), брактея одна, более мелкая, чем в мужских соцветиях, или отсутствует (рис. 5е) (Kaul, 1970; Cook, Lüönd, 1982; Haynes, 2001; Symoens et al. 2015; Sosef, 2017; данные авторов).

Листорасположение спиральное. Листья в густых или немного расставленных розетках, числом 2–6. Листья простые, дорсовентральные, дифференцированные на черешок и пластинку, амфистоматические или гипостоматические (*H. morsus-ranae*) (табл. 2), край листовой пластинки цельный. Черешки *H. morsus-ranae* и *H. dubia* тонкие, плавающие, реже прямостоячие и несколько вздутые; 20–30 × 0.3–0.5 см. *H. chevalieri* имеет толстые, жесткие, прямостоячие черешки, до 50 × 0.5–1.0 см (Cook, Lüönd, 1982). Продолжительность жизни листа *H. dubia* достигает 13.2–18.7 сут. (Tsuchiya, 1989). В пазухах листьев развиты выделяющие слизь структуры (*squamulae intravaginales*).

Листовая пластинка от сердцевидной до почковидной или почти округлой формы, у *H. morsus-ranae* 1.2–6 × 3–6.3 см, у *H. dubia* более крупная – (2.5)3.3–7 × 3.1–8 см (Cook, Lüönd, 1982; Wang et al., 2016; данные авторов). Основание листа от закругленного до сердцевидного, у *H. dubia* часто усеченное. Апекс от округлого до широко заостренного, угол 140°–160°. У *H. morsus-ranae* крупноклеточная аэренхима в области средней жилки на абаксиальной поверхности развита относительно слабо (≤20(40)% площади) или отсутствует. У *H. dubia* она нередко формирует “подушечку” и занимает 10–30(60)% (рис. 1з, 1к, 5в); у видов *Limnodim* до 90%, “подушечка” сильно вздутая. Первичные жилки числом 4(6–9), заканчиваются у апекса. Наружные парные жилки широко изогнутые, берут начало около основания пластинки, и каждая расходится от средней под острым (*H. dubia*) или широко заостренным

(*H. morsus-ranae*) углом; поперечные жилки, восходящие под углом 70°–90°. Часть наружных пучков инвертирована. *H. morsus-ranae* имеет два свободных латеральных полупрозрачных, яйцевидных прилистника, *H. dubia*, как правило, один медианный, до 0.5–2.5(3) см длиной (Cook, Lüönd 1982; Haynes, 2001; Wang et al., 2016; собственные данные). У *H. chevalieri* листовая пластинка от яйцевидной до слабозакругленной или широкопочковидной, 4–13(25) × 3–13(15) см. Основание пластинки от округло-усеченного до глубоко сердцевидного, апекс часто заострен, угол 80°–120°. Первичные жилки числом 8–14(16), отходящие от нижней половины средней жилки, наружная пара образует острый угол со средней. Этот вид имеет один медианный прилистник до 5 см длиной (Symoens et al., 1984; Symoens, 2015; Sosef, 2017; данные авторов).

Для всех видов рода характерен единый план строения устьичного аппарата. Верхний эпидермис несет устьица, плотность устьиц на нижнем эпидермисе зависит от характера экспонирования листовой пластинки (табл. 2). Сходные данные получены Шинобу (Shinobu, 1954): у плавающих и воздушных листьев *H. dubia* количество устьиц в верхнем эпидермисе – 70–80 экз./мм^2, на нижнем эпидермисе у плавающих листьев – 0.8, у располагающихся в воздушной среде – 30 экз./мм^2. На ранних стадиях морфогенеза листа плотность устьиц достигает 380–400 экз./мм^2. Как и у остальных видов Hydrocharitaceae устьица парацитные с небольшим количеством аномоцитных, у *Hydrocharis* и *Stratiotes aloides* до 5–7% (Ancibor, 1979; данные авторов). Клетки абаксиальной поверхности более прямые, как у *Limnobium*, *Halophila* Thouras и *Ottelia* Pers. (Ancibor, 1979).

Количество проводящих элементов закономерно изменяется в зависимости от размера органа (табл. 1, рис. 2). Васкулатура *Hydrocharis* и *Limnobium* сходна, сосудистые пучки коллатеральные, крупные, расположены в центре, более мелкие – ближе к периферии. Ксилема образована кольцевидными, спиральными элементами или сетчатыми нелигнифицированными трахеидами, флоэма содержит ситовые трубки (Ancibor, 1979).

Генеративные органы. Цветки *Hydrocharis* однополые, женские обычно крупнее (рис. 5а, 5е, 5ж). Околоцветник с тремя свободными сегментами. Чашелистики яйцевидные, белые или зеленоватые, 5–11 × 3–5 см, в 1.5 раза короче лепестков. Лепестки почти округлые или широко обратнояйцевидные, лодочковидные, белые с желтым пятном в основании или желтоватые, иногда смятые (чаще у *H. dubia*), 9–15(19) × 5–10 см. Чашелистики *H. chevalieri* 8–10(16) × 4–5 мм, лепестки до 32 × 10–15 мм. Тычинки в четырех–шести кругах, тычиночные нити нерегулярно в основании сросшиеся, количество фертильных тычинок (до четырех кругов у *H. chevalieri,* у остальных – три) и стаминодиев варьируется в пределах вида. Пистиллодий с трехлопастными рыльцеподобными придатками, выполняющий функцию нектарника или несекретирующий. В женских цветках стаминодии, как правило, в двух кругах.

Завязь нижняя, одногнездная, обычно с шестью выступающими перегородками и многочисленными (50–60 в каждой карпелле) семязачатками, плацентация ламинальная диффузная, гипантий не выражен. Рылец 6, до 5 мм длинной, они разделены 1/4–2/3 (у *H. dubia* и *H. chevalieri* до 1/3–3/4) на две иногда неравные дорсовентральные лопасти, внутренние поверхности папиллезные (Cook, Lüönd 1982; Symoens, 1984; Igersheim et al., 2001; Изместьева, Одинцова, 2010; Symoens et al. 2015; Sosef, 2017). Гинецей *Limnobium* и *Hydrocharis* имеет общий план строения (Kaul, 1968): вентральные пучки располагаются около краев плодолистика, стенка плодолистика выступает к центру завязи и сливается своей абаксиальной поверхностью. Гинецей этих видов может быть рассмотрен как синкарпный (Scribailo, Posluszny, 1985b; Igersheim et al., 2001; Изместьева, Одинцова, 2010; Ru et al., 2015) или гемипаракарпный (Филоненко и др., 2014).

Плод от шаровидного до продолговато-эллиптического, ягодообразный (гексамерная гемипаракарпная ягода (Филоненко и др., 2014), 6–8 × × 10 мм (у *H. chevalieri* – 18–25 × 5–20 мм), заполненный слизистым содержимым (Cook, Lüönd, 1982; Symoens et al., 1984; Ru et al., 2015; Symoens, 2015; Sosef, 2017). Цветоножки женских цветков после цветения и оплодотворения изгибаются и погружаются вместе с созревающим плодом в воду или обводненный грунт. Высвобождение семян происходит при набухании слизей мезокарпия, при деструкции покровных тканей; разрыв перикарпия не имеет структурных предпосылок (Филоненко и др., 2014; Jacobs, McColl, 2011). У видов рода *Limnobium* плод – ягодообразная коробочка (Cook, Urmi-König, 1983).

Плод у *H. morsus-ranae, H. dubia* содержит 26–42(74) семян, у *H. chevalieri*, вероятно, 60–80. Семена широкоэллипсоидальные, мелкобугорчатые. У *H. morsus-ranae* семена 0.5–1.3 × 0.5–0.7 мм длиной, *H. dubia* – 1.4–2.0 × 0.5–0.7, у *H. chevalieri* 1.5–2.0 × 0.5. Семена лишены эндосперма, клетки эндотегмента неправильной формы, шероховатые, несколько ребристые. Экзотеста плотно

покрыта толстыми тупыми мягкими выростами со спиральными утолщениями, продуцирующими слизь. Эти структуры улучшают флотацию, облегчают прикрепление к поверхности тела животного и выполняют защитную функцию (Cook, Lüönd, 1982; Sun et al., 1997; Toma, 2013; Ru et al., 2015). Сырая масса семени *H. dubia* – 0.5 мг (Ru et al., 2015). При высыхании семена *Hydrocharis* теряют всхожесть (Zhao et al., 2017).

Ископаемые семена *H. morsus-ranae* отличаются несколько большим размером, они дорсовентральные, с коротким клювом, придатки экзотесты не всегда дифференцируются (рис. 4д, 4е).

Экобиоморфа. Подобно *Stratiotes aloides* и *Limnobium*, для видов *Hydrocharis* характерна ранняя специализированная морфологическая дезинтеграция и вегетативная подвижность (Cook, Lüönd, 1982; Cook, Urmi-König, 1983; Свириденко, 2000; Ефремов, Свириденко, 2008; Петухова, 2008). Ввиду базитонного ветвления зона обогащения находится на уровне, позволяющем максимально эффективно использовать ресурсы хорошо прогреваемой и освещенной водной толщи и/или обводненных грунтов. Виды рода *Hydrocharis* являются SR-стратегами, толерантно-рудеральный эколого-фитоценотип.

В пределах рода выделяются растения двух розеточных вегативно-подвижных биоморф. Первая группа объединяет вегетативно-одно(мало)летние, свободноплавающие, изредка укореняющиеся, розеточные, турионовые, низкие гидатофиты с плавающими или торчащими из воды листьями (*H. morsus-ranae* и *H. dubia*). Вторая группа представлена несколько морфологически обособленным *H. chevalieri* – вегетативно-(одно)малолетним, укореняющимся, розеточным, средневысоким гидрогелофитом с торчащими из воды листьями. Формирующиеся на подводных столонах (погруженных в грунт у *H. chevalieri,* рис. 5ж, 5з) терминальные почки двух типов: одни обеспечивают возобновление (турионы, не известны у *H. chevalieri*), другие – расселение (побеги возобновления).

Филогенетические связи. Результаты кластерного анализа демонстрируют существенное таксономическое различие между *H. chevalieri* и остальной частью рода *Hydrocharis,* а также морфологическую обособленность рода *Limnobium* (рис. 6). С учетом известных палеонтологических находок (подробнее у (Efremov et al., 2020)), вероятный центр видообразования рода *Hydrocharis* – бореально-субтропические районы Евразии.

Выводы. Наиболее существенные диагностические признаки рода *Limnobium,* отличающие его от *Hydrocharis*: хорошо развитая крупноклеточная аэренхима, занимающая большую часть абаксиальной поверхности листа; более короткие лопасти основания листовой пластинки; более острый угол между средней и первичными жилками; более многоцветковые соцветия; узкие лепестки, которые лишь немного длиннее чашелистиков или вообще отсутствуют; длинные лопасти рылец, превышающие сегменты околоцветника (Catling, Dore, 1982; Cook, Urmi-König, 1983; данные авторов). Важные диагностические признаки для видов рода *Hydrocharis*: форма апекса, форма и размер листовой пластинки, пропорция крупноклеточной аэренхимы, длина черешка, размеры плодов и семян, толщина перикарпия. Побеговая система *Hydrocharis* симподиальная, состоящая из одно(мало)летних моноподиальных побегов главного и подчиненных порядков. Геометрия клеток эпидермы и плотность устьиц связаны с особенностями экспонирования листовой пластинки. В пределах рода наблюдаются некоторые различия в размере и структуре плодов, толщине перикарпия, размере и структуре семян.

Виды рода *Hydrocharis* имеют розеточные вегативно-подвижные биоморфы, однотипность плана строения свидетельствует о направленности отбора признаков условиями среды, а также демонстрирует ограниченные возможности морфологических перестроек. Формирование побеговых систем итеративного ветвления повышает степень автономности. Полученные результаты свидетельствуют о существенных морфологических различиях между *Hydrocharis chevalieri* и филогенетически близкими *H. morsus-ranae* и *H. dubia.*

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Б.Ф. Свириденко (Омский государственный педагогический университет, г. Омск) и А.В. Филоненко (исследователь, г. Москва) и рецензентам за обсуждение рукописи, кураторам гербариев (Приложение, табл. 1S) за неоценимую помощь в работе, П.Д. Тропининой и А.В. Хвалю (Ботанический институт им В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург) за содействие в работе с палеонтологической коллекцией, J.-P. Ghogue (исследователь, Яунде) за помощь в сборе живого материала и за фотографии *H. chevalieri*, С.Ф. Фунниковой (исследователь, г. Хабаровск) за помощь в сборе материала *H. dubia*. Авторы признательны А.И. Михальцову (Детский эколого-биологический центр, г. Омск) за помощь с изготовлением микропрепаратов и микрофотографий.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа проведена за счет собственных средств авторов.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

Таблица 1S. Гербарные образцы видов рода *Hydrocharis*.

Таблица 2S. Сравнительная морфология *Hydrocharis* и *Limnobium*.

Таблица 3S. Морфометрия *Hydrocharis* (основные характеристики).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анели Н.А. 1975. Атлас эпидермы листа. Тбилиси: Мецниереба.

Ефремов А.Н., Свириденко Б.Ф. 2008. Экобиоморфа телореза обыкновенного *Stratiotes aloides* L. (Hydrocharitaceae) в Западносибирской части ареала // Биология. внутр. вод. № 3. С. 29.

Кац Н.Я., Кац С.В., Кипиани М.Г. 1965. Атлас и определитель плодов и семян, встречающихся в четвертичных отложениях СССР. Москва: Наука.

Красилов В.А. 1976. Цагаянская флора Амурской области. Москва: Наука.

Кривохарченко И.С., Жмылев П.Ю., Белякова Г.А. 1995. Водокрас лягушачий // Биологическая флора Московской области. Вып. 11. Москва: Аргус. С. 56

Изместьева С.В., Одинцова А.В. 2010. Сравнительная морфология гинецея *Stratiotes aloides* L. и *Hydrocharis morsus-ranae* L. (Hydrocharitaceae) // Біологічні Студії. Т. 4(1). С. 115.

Михальцов А.Н. 2012. Модификация нового метода полихромной окраски тканей растения // Природные ресурсы, биоразнообразие и перспективы естественнонаучного образования. Омск: Изд-во ООО “Омскбланкиздат”. С. 57.

Никитин В.П. 2007. Палеокарпология и стратиграфия палеогена и неогена Азиатской России. Новосибирск: Гео.

Петухова Д.Ю. 2008. Биоморфология столонно-розеточных гидрофитов: Дис. канд. биол. наук: 03.00.05. Киров: Вятский государственный гуманитарный университет.

Серебрякова Т.И. 1972. Учение о жизненных формах растений // Итоги науки и техники. Серия Ботаника. Т. 1. С. 84.

Свириденко Б.Ф. 2000. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. Омск: Изд-во Омского государственного педагогического университета.

Филоненко А.В., Ефремов А.Н., Тома Ц. 2014. К вопросу о структуре гинецея и плода представителей род *Hydrocharis* L. (Hydrocharitaceae) // Карпология и репродуктивная биология высших растений. Москва: ООО “Астра-Полиграфия”. С. 144.

Цыренова Д.Ю., Варфоломеева А.С., Горошко Ю.М. 2018. Микроморфология водокраса сомнительного *Hydrocharis dubia* (Blume) Backer (Hydrocharitaceae) с Дальнего Востока России // Биология внутр. вод. № 3. С. 31. https://doi.org/10.31857/S0320965220050137

Arber A. 1920. Water plants: a study of aquatic angiosperms. Cambridge: University Press.

Arber A. 1922. Studies on intrafasicular cambium in monocotyledons // Ann. Bot. V. 36. P. 251.

Ancibor E. 1979. Systematic anatomy of vegetative organs of the Hydrocharitaceae // Bot. J. Linn. Soc. V. 78. P. 237.

Bean A.R. 2011. *Hydrocharis dubia* (Blume) Backer (Hydrocharitaceae) is an alien species in Australia // Austrobaileya. V. 8. P. 435.

Boesewinkel F.D., Bouman F. 1984. The seed: structure // Embryology of Angiosperms. Berlin: Springer. P. 567.

Carrión J.S., Dupré M. 1996. Late Quaternary vegetational history at Navarrés, Eastern Spain. A two-core approach // New Phytologist. V. 134. P. 177.

Catling P.M., Dore W.G. 1982. Status and identification of *Hydrocharis morsus-ranae* and *Limnobium spongia* (Hydrocharitaceae) in Northeastern North America // Rhodora. V. 84(840). P. 523.

Catling P.M., Mitrow G., Haber E. et al. 2003. The biology of Canadian weeds. 124. *Hydrocharis morsus-ranae* L. // Can. J. Plant Sci. V. 83. P. 1001.

Chen L.-Y., Chen J.-M., Gituru R., Wang Q.-F. 2012. Generic phylogeny, historical biogeography and character evolution of the cosmopolitan aquatic plant family Hydrocharitaceae // BMC Evol. Biol. V. 12(30). https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-30

Cook C.D.K., Lüönd R. 1982. A revision of the genus *Hydrocharis* (Hydrocharitaceae) // Aquat. Bot. V. 14. P. 177. https://doi.org/10.1016/0304-3770(82)90097-3

Cook C.D.K., Urmi-König K. 1983. A revision of the genus *Limnobium* including *Hydromystria* (Hydrocharitaceae). Aquat. Bot. V. 17. P. 1. https://doi.org/10.1016/0304-3770(83)90015-3

Cutter E.G. 1964. Observations on leaf and bud formation in *Hydrocharis morsus-ranae* // Am. J. Bot. V. 51(3). P. 318. https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1964.tb06637.x

Daumann E. 1931. Zur phylogenie der Diskusbildung. Beiträge zur Kenntnis der Nektarie II. (*Hydrocharis, Sagittaria, Sagina*) // Beih. Bot. Zentralblatt. V. 48. P. 183.

Daumann E. 1970. Das Bliitennektarium der Monocotyledonen unter besonderer Berficksichtung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung // Feddes Repert. Spec. Nov. Veg. V. 80. P. 463.

Den Hartog C. 1957. Hydrocharitaceae // Flora Malesiana. V. 5. P. 401.

Efremov A.N., Grishina V.S., Kislov D.E. et al. 2020. The genus *Hydrocharis* L. (Hydrocharitaceae): distribution features and conservation status // Botanica Pacifica. A

J. Plant Sci. and Conserv. V. 9(2). P. 83. https://doi.org/10.17581/bp.2020.09215

Jacops S.W.L., McColl K.A. 2011. Hydrocharitaceae // Wilson A. (ed.) Flora of Australia. V. 39. Alismatales to Arales. Department of Sustainability, Environment, Water, Population and Communities. ABRS/CSIRO, Melbourne, Australia.

Haynes R.R. 2001. Hydrocharitaceae // Flora of Thailand. Bangkok. V. 7. P. 365.

Igersheim A., Buzgo M., Endress P.K. 2001. Gynoecium diversity and systematics in basal monocots // Bot. J. Linn. Soc. V. 136. P. 1. https://doi.org/10.1006/bojl.2000.0424

Kaul R.B. 1968. Floral morphology and phylogeny in the Hydrocharitaceae // Phytomorphology, V. 18. P. 13.

Kaul R.B. 1970. Evolution and adaptation of inflorescences in the Hydrocharitaceae // Am. J. Bot. V. 57. P. 708.

Les D.H., Moody M., Soros C.L. 2006. A reappraisal of phylogenetic relationships in the monocotyledon family Hydrocharitaceae (Alismatidae) // Aliso. V. 22. P. 211.

Lowden R.M. 1992. Floral variation and taxonomy of *Limnobium* L. C. Richard (Hydrocharitaceae) // Rhodora. V. 94(878). P. 111.

Mai D.H., Walther H. 1988. Die pliozänen Floren von Thüringen // Quartärpaläontologie. V. 7. P. 55.

O'Brien T.P., McCully M.E. 1981. The study of plant structure: principles and selected methods. Melbourne: Termarcarphi Pty.

Ru J., M. Liu, Cheng X., Wang C. 2015. The morphological study of the fruit, seed and seedling of *Hydrocharis dubia* (Hydrocharitaceae) // Pak. J. Bot. V. 47. P. 1467.

Scribailo R.W., Posluszny U. 1984. The reproductive biology of *Hydrocharis morsus-ranae*. I. Floral biology // Can. J. Bot. V.62(12). P. 2779. https://doi.org/10.1139/b84-370

Scribailo R.W., Posluszny U. 1985a. The reproductive biology of *Hydrocharis morsus-ranae*. II. Seed and seedling morphology // Can. J. Bot. V. 63. P. 492.

Scribailo R.W., Posluszny U. 1985b. Floral Development of *Hydrocharis morsus-ranae* (Hydrocharitaceae) // Am. J. Bot. V. 72 (10). P. 1578. https://doi.org/10.2307/2443308

Seago J.L. Jr., Peterson C.A., Enstone D.E. 1999. Cortical ontogeny in roots of the aquatic plant, *Hydrocharis morsus-ranae* L. // Can. J. Bot. V. 77(1). P. 113. https://doi.org/10.1139/b98-210

Seago J.L., Jr., Marsh L.C., Stevens K.J. et al. 2005. A re-examination of the root cortex in wetland flowering plants with respect to aerenchyma // Ann. Bot. V. 96. P. 565.

Serbanescu-Jitariu G. 1972. Contributions a connaissance du fruit et de la germination de quelques representants da la famille des Hydrocharitaceae // Bull. de la Société D'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord. V63 (1–2). P. 19.

Shinobu R. 1954. Studies on the stomata of *Hydrocharis* // Bot. Mag., Tokyo. V. 67. P. 73.

Sosef M.S.M. 2017. Hydrocharitaceae // Flore du Gabon. V. 50: Anacardiaceae, Hydrocharitaceae, Piperaceae. Leiden: Joseph Margraf. P. 52.

Symoens J.-J. 2015. Hydrocharitaceae // Flore d'Afrique Centrale. Meise: Jardin botanique Meise.

Symoens J.-J., Villiers J.-F., Satabie B. 1984. Flore du Cameroun. V. 26: Alismatidées. Yaoundé: Flagellariacées. P. 38.

Sun K., Chen J.-K. 1998. Micromorphological study of fruit coats of Hydrocharitaceae from China // Chinese Bulletin of Botany. V. 15(01). P. 63.

Sun K., Wang Q.-F., Chen J.-K. 1997. Micromorphological characters of seed coats of Chinese Hydrocharitaceae and their systematic significance // J. Syst. Evol. V. 35(5). P. 445.

Tsuchiya T. 1989. Growth and biomass turnover of *Hydrocharis dubia* L. cultured under different nutrient conditions // Ecol. Res. V. 4. P. 157.

Toma C. 2003.The development of *Hydrocharis morsus-ranae* fruit. XI International Conference on Plant Embryology. Plant Reproduction: from Mendel to Molecular Biology. Brno. Czech Republic.

Toma C. 2008. Studium karpologiczne gatunków z podklasy Alismatidae (rząd Helobiae) występujących w Polsce // Prace Zakładu Taksonomii Roślin Uniwersytetu im. A. Mickiewicza w Poznaniu. 17. Poznań: Bogucki Wydawnictwo Naukowe.

Toma C. 2013. Reproduction of *Hydrocharis morsus-ranae* taxa in an oxbow lake of the River Vistula // Limnological Review. V. 13(3) P. 171. https://doi.org/10.2478/limre-2013-0019

Tomlinson P.B. 1982. Helobiae (Alismatidae). V. VII // C.R. Metcalfe (Ed.) Anatomy of Monocotyledons. Oxford: Clarendon Press.

Yao Y.-F., Bruch A.A., Mosbrugger V., Li C.-S. 2011. Quantitative reconstruction of Miocene climate patterns and evolution in Southern China based on plant fossils // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. V. 304. P. 291. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.04.012

Zhao S., Huang W., Jiang H. et al. 2017. *Hydrocharis dubia* seeds maintain high seed vigor in ambient wet storagecondition through scavenging hydrogen peroxide by antioxidant systems // Aquat. Bot. V. 143. P. 18. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2017.08.001

Zhu B., Ottaviani C.C., Naddafi R., Dai Z., Du, D. 2018. Invasive European frogbit (*Hydrocharis morsus-ranae* L.) in North America: an updated review 2003–16 // J. Plant Ecol. V. 11(1). P. 17. https://doi.org/10.1093/jpe/rtx031

Wang Q., Guo Y., Haynes R.R., Hellquist C.B. 2016. Hydrocharitaceae // Flora of China. http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=10426 (10 February 2021).

Comparative Morphology of the Genus *Hydrocharis* L. (Hydrocharitaceae)

A. N. Efremov[1, *], V. S. Grishina[2], C. Toma[3], A. Mesterházy[4], and E. N. Tchatchouang[5]

[1]*Research Center for Fundamental and Applied Problems of Bioecology and Biotechnology, Ulyanovsk State Pedagogical University, Ulyanovsk, Russia*

[2]*Omsk State Pedagogical University, Omsk, Russia*

[3]*Kazimierz Wielki University, Bydgoszcz, Poland*

[4]*Directorate of Hortobágy National Park, Debrecen, Hungary*

[5]*National Herbarium of Cameroon, Agricultural Research Institute, Yaounde, Cameroon*

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

A comparative morphological study of species of the genus *Hydrocharis* L. was carried out. Based on the results of cluster analysis for 77 morphological characters the isolation of *H. chevalieri* (De Wild.) Dandy from other members of the genus *Hydrocharis*, the morphological autonomy of the genus *Limnobium* Rich. and the validity of combining *Limnobium* and *Hydrocharis* into the subfamily Hydrocharitoideae Eaton. were demonstrated. Important diagnostic features for species of the genus *Hydrocharis* are the shape of apex, the shape and size of leaf blade, the proportion of honey-comb aerenchyma, the length of petiole, the size of fruits and seeds, and the thickness of pericarpium. Two groups of rosette vegetatively mobile biomorphs defined: low annual(oligoennial) free-floating turioniferous hydatophytes (*H. morsus-ranae* L., *H. dubia* (Blume) Backer) and medium-high annual(oligoennial) rooting hydrohelophytes (*H. chevalieri* (De Wild.) Dandy).

Keywords: Hydrocharis, *Limnobium*, Hydrocharitaceae, morphology, biomorph, epidermis, fruit

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 6, с. 563

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 593.13

МОРФОЛОГИЯ И ВИДОВОЙ СОСТАВ ЦЕНТРОХЕЛИДНЫХ СОЛНЕЧНИКОВ (Centroplasthelida) КОНТИНЕНТАЛЬНОЙ РАВНИННОЙ РЕКИ С ГРАДИЕНТОМ СОЛЕНОСТИ[1]

© 2021 г. Е. А. Герасимова[a, b, *]

[a]*Институт клеточного и внутриклеточного симбиоза, Уральское отделение Российской академии наук, Оренбург, Россия*

[b]*Лаборатория AquaBioSafe, Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия*

***e-mail: ea-ermolenko@yandex.ru*

Поступила в редакцию 19.04.2021 г.
После доработки 17.05.2021 г.
Принята к публикации 26.06.2021 г.

Настоящая статья расширяет предыдущие исследования, посвященные видовому составу и морфологии центрохелидных солнечников в континентальных соленых и солоноватых водах России. Тринадцать видов солнечников и одна форма *Heterophrys*-подобных организмов (ГПО) континентальной равнинной реки Тузлукколь с градиентом солености (0.6–22 ppt) исследованы с помощью сканирующей электронной микроскопии. Шесть видов *Pterocystis foliacea*, *Raineriophrys raineri*, *Choanocystis perpusilla*, *Choanocystis* aff. *pelagica*, *Acanthocystis nichollsi*, *Acanthocystis turfacea* и один ГПО выявлены в реке Тузлукколь впервые. Семь других видов, *Raineriophrys erinaceoides*, *Acanthocystis astrakhanensis*, *Acanthocystis dentata*, *Acanthocystis myriospina*, *Acanthocystis pectinata* и *Acanthocystis taurica*, обнаружены повторно в точках отбора проб с более низкими или более высокими значениями солености. Виды *Choanocystis* aff. *pelagica* и *Acanthocystis nichollsi* впервые найдены в континентальных солоноватых водах России. Список видов центрохелид, известных из солоноватых вод по всему миру, включает 29 видов, России – 20 видов, включая 3 вида, *Raineriophrys raineri*, *Choanocystis* aff. *pelagica* и *Acanthocystis nichollsi*, новых для континентальных солоноватых вод России. Обсуждается вопрос о слабой изученности центрохелид в континентальных солоноватых водах.

Ключевые слова: центрохелидные солнечники, морфология, чешуйки, видовой состав, соленая река

DOI: 10.31857/S0320965221060061

Morphology and Species Composition of Centrohelid Heliozoans (Centroplasthelida) from the Continental Lowland River with Salinity Gradient

E. A. Gerasimova[1, 2, *]

[1]*Institute for Cellular and Intracellular Symbiosis, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Center of Shared Scientific Equipment "Persistence of Microorganisms", Orenburg, Russia*

[2]*AquaBioSafe Laboratory, University of Tyumen, Tyumen, Russia*

***e-mail: ea-ermolenko@yandex.ru*

Abstract—This paper expands the previous research devoted to species composition and morphology of centrohelid heliozoans in continental saline and brackish waters of Russia. Thirteen centrohelid heliozoans and one form of *Heterophrys*-like organism (HLO) from the continental Tuzlukkol' River with salinity gradient (0.6–22 ppt) were described using scanning electron microscopy. Six species, *Pterocystis foliacea*, *Raineriophrys raineri*, *Choanocystis perpusilla*, *Choanocystis* aff. *pelagica*, *Acanthocystis nichollsi*, *Acanthocystis turfacea,* and one HLO were revealed in the Tuzlukkol' River for the first time. The other seven species, *Raineriophrys erinaceoides*, *Acanthocystis astrakhanensis*, *Acanthocystis dentata*, *Acanthocystis myriospina*, *Acanthocystis pectinata*, and *Acanthocystis taurica,* have been re-detected in sampling sites with lower or higher salinity levels. The species *Choanocystis* aff. *pelagica* and *Acanthocystis nichollsi* were revealed in continental brackish waters of Russia for the first time. The species list of centrohelids in brackish waters worldwide includes 29 species, and in Russia – 20 species, including three species, *Raineriophrys raineri*, *Choanocystis* aff. *pelagica*, and *Acanthocystis nichollsi*, which are new for continental brackish waters of Russia. The question of poorly-studied continental brackish-water centrohelids is discussed.

Keywords: centrohelid heliozoa, morphology, scale, species composition, saline river

[1] Полный текст статьи опубликован в английской версии журнала *Inland Water Biology*, 2021, Vol. 14, No. 6 и доступен на сайте по ссылке https://www.springer.com/journal/12212.

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 6, с. 564–573

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС, ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 581.526.325:502.51(282.256.138)

ФИТОПЛАНКТОН КАК ПОКАЗАТЕЛЬ СОВРЕМЕННОГО ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ НОВОСИБИРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2021 г. О. П. Баженова[a], *, В. В. Михайлов[b]

[a]*Омский государственный аграрный университет им. П.А. Столыпина, Омск, Россия*

[b]*Омский Аграрный научный центр, Омск, Россия*

**e-mail: olga52@bk.ru*

Поступила в редакцию 28.08.2020 г.
После доработки 15.01.2021 г.
Принята к публикации 24.02.2021 г.

По материалам исследований летнего фитопланктона в 2016–2018 гг. дана оценка экологического состояния Новосибирского водохранилища. Идентифицировано 292 видовых и внутривидовых таксона из 8 отделов, основу видового богатства создают диатомовые и зеленые водоросли. Впервые в водохранилище найдено 96 видовых и внутривидовых таксонов. Охарактеризован доминирующий комплекс фитопланктона, его изменения в межгодовом аспекте по продольной оси водоема. Трофический статус водохранилища в целом соответствует эвтрофной категории вод. Анализ структурных показателей фитопланктона и изменений доминирующего комплекса по сравнению с концом XX в. показал, что в водохранилище наблюдается ускорение процесса антропогенного эвтрофирования.

Ключевые слова: фитопланктон, видовой состав, доминирующий комплекс, трофический статус, Новосибирское водохранилище

DOI: 10.31857/S0320965221050028

ВВЕДЕНИЕ

Новосибирское водохранилище – крупнейший искусственный водоем Западной Сибири, расположенный в верхнем течении р. Обь – служит основным источником водоснабжения г. Новосибирска и имеет большое значение в других направлениях экономики региона. Площадь акватории водоема составляет 1089 км^2, длина ~180 км, средняя глубина 8.2 м (Ермолаева и др., 2019). Высокая степень проточности водохранилища обусловливает транзитный характер многих протекающих в нем процессов, активно продолжается трансформация структуры и функционирования всех компонентов экосистемы (Многолетняя..., 2014).

Фитопланктон как первое звено трофической цепи водоемов имеет высокую значимость в оценке их экологического состояния. Исследования фитопланктона позволяют выявить современное состояние водоемов и дать прогноз его изменениям. Количественные оценки, связанные с развитием фитопланктона, по-прежнему считаются приоритетными среди биологических показателей (Корнева, 2014).

Фитопланктон Новосибирского водохранилища изучали с момента его создания (1957 г.), что позволяет провести анализ изменений в многолетнем аспекте. С 2007 г. уровень развития фитопланктона водохранилища оценивали по концентрации хлорофилла *a* (Кириллова, Котовщиков, 2009) и данным дистанционного зондирования (Многолетняя..., 2014), оценку же состояния экосистемы водоема по структурным показателям фитопланктона не проводили. В конце XX в. был дан прогноз о стабилизации процесса эвтрофирования в водохранилище из-за особенностей гидрологического режима, в основном высокой проточности и интенсивности водообмена (Куксн, Чайковская, 1985; Многолетняя..., 2014).

Возрастание антропогенной нагрузки в целом в Обь-Иртышском бассейне (Пузанов и др., 2017) и климатические изменения (температуры, осадков и водности летних месяцев) в регионе (Савкин, Двуреченская, 2018; Савкин и др., 2018) привели в XXI в. к ухудшению качества его вод (Михайлов, Баженова, 2019).

Сокращения. ВВТ – видовые и внутривидовые таксоны; *DF* – частота доминирования; *pF* – частота встречаемости; *Dt* – порядок доминирования.

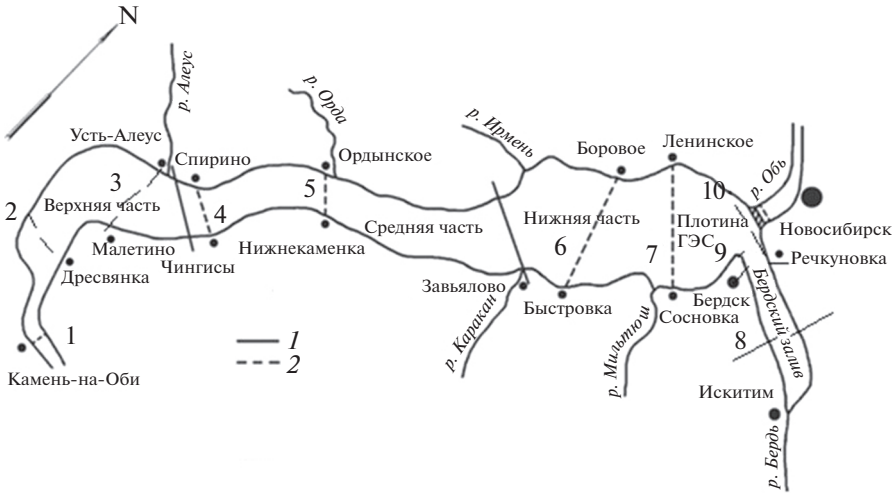

Рис. 1. Карта-схема расположения гидробиологических створов Новосибирского водохранилища: 1 – Камень-на-Оби, 2 – Дресвянка, 3 – Малетино, 4 – Спирино–Чингисы, 5 – Ордынское–Нижнекаменка, 6 – Боровое–Быстровка, 7 –Ленинское–Сосновка, 8 – Бердский залив, Агролес, 9 – Бердский залив, Речкуновка, 10 – верхний бьеф плотины Новосибирской ГЭС. *1* – граница между участками водохранилища, *2* – точки отбора проб.

Цель работы – оценить современное экологическое состояние Новосибирского водохранилища по структурным показателям фитопланктона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В статье использованы материалы обработки 160 количественных и 10 качественных проб фитопланктона Новосибирского водохранилища, отобранных в июле–августе 2016–2018 гг. на 10 створах, равномерно расположенных по акватории (рис. 1).

Известно, что данные биомониторинга, полученные в летний сезон, наиболее репрезентативно отражают экологическое состояние водных объектов, поскольку в это время их ценозы развиты наиболее полно, а самоочищение протекает с наибольшей интенсивностью (Федоров, Капков, 2000).

Количественные пробы фитопланктона объемом 0.5 л отбирали батометром на трех точках створа: середина, левый и правый берега. В пелагиали пробы собирали на середине водоема из поверхностного слоя воды, у дна и на различных глубинах фотического слоя: 0.5S, 1S, 2S (S – прозрачность воды по диску Секки), в прибрежье – из поверхностного слоя воды. Пробы фиксировали формалином и концентрировали осадочным методом. Численность клеток водорослей учитывали в счетной камере Горяева объемом 0.9 мм^3 в двух повторностях, используя световые микроскопы “Микмед-1” и “Euler Professor 770T”. Численность водорослей в 1 л вычисляли по формуле, приведенной в (Садчиков, 2003). Биомассу рассчитывали счетно-весовым методом, исходя из численности и объема клеток, определяемых по формулам геометрического подобия (Кольцова, 1970).

Таксономический список фитопланктона составлен с учетом современных систематических сводок (Крахмальный, 2011; Волошко, 2017; Guiry, Guiry, 2020). Идентификацию видов диатомовых водорослей проводили по фотографиям створок, полученным с помощью сканирующего электронного микроскопа “Hitachi S 3400N” в Институте водных и экологических проблем Сибирского отделения РАН и в постоянных препаратах. Для освобождения клеток диатомей от протопласта применяли метод холодного сжигания (Методика..., 1975). Постоянные препараты, помещенные в анилиноформальдегидную смолу (Эльяшев, 1957), исследовали в световом микроскопе “Euler Professor 770T” с использованием масляной иммерсии (×2500).

Выделение доминирующих видов проводили по численности, согласно рекомендациям для эвтрофированных водных объектов (Михеева, 1992). К доминантам относили виды, численность которых была ≥10% общей численности (Корнева, 2009), для них рассчитывали *pF*, *DF* и *Dt* (Макаревич, 1966; Кожова, 1970; Горбулин, 2012).

Флористическое сходство доминирующего комплекса фитопланктона из разных участков водоема оценивали по коэффициенту Серенсена (*Kc*) (Мэгарран, 1992), трофический статус – по биомассе фитопланктона (Оксиюк и др., 1993; Китаев, 2007). Вычисляли средние показатели численности и биомассы и дисперсию средней. Значимость различий оценивали на основании непараметрического критерия Манна–Уитни (Лакин,

1990; Пузаченко, 2004). В работе обсуждали величины, достоверные при $p \le 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

За время исследований в летнем фитопланктоне Новосибирского водохранилища идентифицировано 292 ВВТ из 8 отделов: Cyanoprokaryota – 18, Dinophyta – 3, Chrysophyta – 10, Xanthophyta – 6, Euglenophyta – 20, Bacillariophyta – 149, Chlorophyta – 77, Charophyta – 9. Превалирующее значение в таксономической структуре принадлежит Bacillariophyta (51.0%) и Chlorophyta (26.4%), доля остальных отделов колеблется в пределах 1–7%. Впервые в водохранилище идентифицировано 96 ВВТ, в том числе: Cyanoprokaryota – 1, Dinophyta – 1, Chrysophyta – 4, Xanthophyta – 3, Euglenophyta – 5, Bacillariophyta – 54, Chlorophyta – 22, Charophyta – 6.

В составе диатомовых водорослей по видовому богатству лидируют пеннатные диатомеи (135 ВВТ), но в формировании численности и биомассы фитопланктона ведущее место занимают центрические (14 ВВТ). Диатомовые водоросли формируют основную часть численности и биомассы фитопланктона в русловой части водоема, в Бердском заливе их участие гораздо меньше, что обусловливает снижение доли диатомей в структуре фитопланктона в среднем по водохранилищу (табл. 1).

Зеленые водоросли занимают второе место по значимости в формировании видового богатства и обилия фитопланктона водохранилища. В русловой части они создают до трети общей численности и биомассы фитопланктона. В Бердском заливе, где летом наблюдается “цветение” воды цианопрокариотами, участие Chlorophyta в создании обилия фитопланктона гораздо ниже (табл. 1).

Во всех частях водохранилища, исключая Бердский залив, в доминирующий комплекс из отдела Chlorophyta входит *Mucidosphaerium pulchellum* (Wood) Bock, Proschold et Krenitz, в Бердском заливе – только *Phacotus lenticularis* (Ehr.) Dies. Впервые отмечена массовая вегетация *Chlamydomonas* Ehr. sp., *Chlorococcum* Menegh. sp., *Ulothrix zonata* (Weber et Mohr) Kütz.

Видовое богатство цианопрокариот невелико, но они играют заметную роль в формировании численности и биомассы фитопланктона, занимая третье место по водохранилищу и первое – в Бердском заливе. Многие виды цианопрокариот являются доминантами с начала существования водохранилища и по настоящее время. Впервые по всей акватории водохранилища отмечено массовое развитие безгетероцистных цианопрокариот *Anathece clathrata* (West et G.S. West) Komárek, Kastovsky et Jezberová, *Planktolyngbya limnetica* (Lemm.) Komárk.-Legn. et Cronb., *Woronichinia compacta* (Lemm.) Komárek et Hindák, *Snowella lacustris* (Chodat) Komárek et Hindák, *Phormidium* Kütz. ex Gomont sp. Впервые найденная в водохранилище *Aphanocapsa holsatica* (Lemm.) Cronb. et Komárek в годы исследований входила в доминирующий комплекс во всех частях водоема.

Из других отделов водорослей в планктоне водохранилища впервые отмечено массовое развитие *Spirogyra* Link sp. (Charophyta), доминирующей в 2017 г. в верхней части, в 2016–2017 гг. – в средней и нижней частях водоема.

Численность и биомасса летнего фитопланктона в межгодовом аспекте характеризуются значительными колебаниями по продольной оси водохранилища (табл. 1). Наименьшие пределы колебаний обилия фитопланктона характерны для нижней озеровидной части водоема, где низкая скорость течения благоприятствует развитию фитопланктоценоза. Особое место занимает Бердский залив, здесь отмечены максимальные показатели численности и биомассы фитопланктона за счет *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Bornet et Flahault.

Доминирующий комплекс летнего фитопланктона Новосибирского водохранилища богат и разнообразен, в него входит 21 вид, в том числе: Cyanoprokaryota (11 видов), Bacillariophyta (4), Chlorophyta (5), Charophyta (1) (табл. 2).

В составе доминирующего комплекса в 2016–2018 гг. отмечено 11 видов, входивших в него с начала заполнения водохранилища. Впервые в число доминантов вошли 10 видов, в том числе: Cyanoprokaryota – 6, Chlorophyta – 3, Charophyta – 1.

Высокая встречаемость ($pF = 70–100$) в доминирующем комплексе по всей акватории водохранилища отмечена для *Dolichospermum flos-aquae*, *Planktolyngbya limnetica*, *Aulacoseira granulata*, *Nitzschia graciliformis* Lange-Bertalot et Simonsen, *Stephanodiscus hantzschii, Chlorococcum* sp., *Chlamydomonas* sp. и *Ulothrix zonata*. Максимальные показатели встречаемости, порядка и частоты доминирования были характерны для *Aulacoseira granulata* ($pF = 100$, $Dt = 78$, $DF = 78$), второе и третье место по значимости этих показателей занимают *Aphanizomenon flos-aquae* ($pF = 58$, $Dt = 43.6$, $DF = 25.3$) и *Stephanodiscus hantzschii* ($pF = 100$, $Dt = 32.7$, $DF = 32.7$). Высокий порядок доминирования при низкой/средней встречаемости и частоте доминирования имеют *Aphanocapsa holsatica* ($Dt = 44.4$) и *Snowella lacustris* ($Dt = 39.4$). Остальные доминанты, даже при высокой встречаемости, отличаются низкими показателями частоты и порядка доминирования.

Доминирующий комплекс летнего фитопланктона различных частей водохранилища в 2016–2018 гг. имеет высокое флористическое сходство при продвижении от его верхней части к

Таблица 1. Численность и биомасса летнего фитопланктона Новосибирского водохранилища в 2016–2018 гг.

Часть водохранилища	Общая численность, млн кл./л	Общая биомасса, г/м^3	Cyanoprokaryota	Euglenophyta	Bacillariophyta	Chlorophyta	Прочие
			2016 г.				
Верхняя	2.20 ± 0.18	0.91 ± 0.06	17.9 ± 6.2 19.8 ± 6.9	2.7 ± 0.6 3.0 ± 1.7	54.0 ± 4.7 63.1 ± 4.8	24.6 ± 1.1 12.6 ± 1.1	0.9 ± 0.3 1.5 ± 1.1
Средняя	2.54 ± 0.78	1.76 ± 0.34	28.8 ± 0.5 3.7 ± 1.5	2.5 ± 0.4 10.5 ± 1.0	31.6 ± 5.4 53.8 ± 0.9	35.7 ± 5.8 30.2 ± 2.3	0.7 ± 0.3 1.8 ± 0.7
Нижняя	5.31 ± 1.18	2.38 ± 0.60	27.4 ± 5.6 2.2 ± 0.1	1.2 ± 0.2 2.7 ± 0.4	49.4 ± 4.9 78.2 ± 2.2	18.5 ± 3.9 15.8 ± 2.0	0.2 ± 0.1 1.1 ± 0.5
Бердский залив	27.46 ± 20.49	15.30 ± 12.01	74.2 ± 11.6 73.2 ± 13.0	0.9 ± 0.3 1.0 ± 0.2	14.2 ± 6.5 16.3 ± 9.8	10.3 ± 4.8 8.3 ± 3.5	0.5 ± 0.1 1.2 ± 0.4
По водохранилищу	9.38 ± 5.25	5.09 ± 3.42	37.1 ± 12.6 24.7 ± 16.6	1.8 ± 0.4 4.3 ± 2.1	37.3 ± 9.1 52.8 ± 13.2	22.3 ± 5.3 16.8 ± 4.7	0.6 ± 0.1 1.4 ± 0.2
			2017 г.				
Верхняя	10.50 ± 0.46	4.54 ± 0.20	9.2 ± 1.5 6.2 ± 2.4	3.4 ± 0.2 1.7 ± 0.2	47.8 ± 3.2 58.0 ± 4.7	39.7 ± 2.3 33.4 ± 2.7	0.2 ± 0.0 0.5 ± 0.1
Средняя	7.78 ± 3.09	5.41 ± 2.20	13.1 ± 3.0 1.1 ± 0.1	2.6 ± 0.1 3.6 ± 0.2	50.8 ± 4.1 64.2 ± 5.8	34.7 ± 1.6 24.1 ± 3.8	0.2 ± 0.1 0.6 ± 0.2
Нижняя	5.78 ± 1.13	3.27 ± 0.58	38.9 ± 1.0 2.2 ± 0.2	2.4 ± 0.1 6.5 ± 1.0	34.6 ± 2.7 65.4 ± 2.8	23.3 ± 3.0 23.0 ± 2.2	0.9 ± 0.1 2.8 ± 0.2
Бердский залив	44.42 ± 18.38	22.14 ± 9.76	85.6 ± 1.1 73.5 ± 3.0	0.8 ± 0.1 1.4 ± 0.2	3.4 ± 0.4 4.5 ± 1.0	10.2 ± 0.7 19.6 ± 2.0	0.3 ± 0.0 0.7 ± 0.1
По водохранилищу	17.12 ± 9.15	5.42 ± 1.54	45.9 ± 18.4 25.6 ± 17.8	1.9 ± 0.5 3.9 ± 1.2	29.6 ± 12.0 44.7 ± 14.6	22.7 ± 6.2 22.2 ± 3.0	0.4 ± 0.2 1.4 ± 0.6
			2018 г.				
Верхняя	4.54 ± 0.77	3.53 ± 0.64	14.0 ± 2.2 0.8 ± 0.1	4.4 ± 0.4 4.8 ± 0.4	47.9 ± 2.2 73.7 ± 3.5	27.6 ± 3.2 19.4 ± 3.2	6.1 ± 1.4 1.4 ± 0.1
Средняя	4.00 ± 1.01	3.73 ± 1.00	7.3 ± 1.0 0.3 ± 0.0	4.0 ± 1.0 3.6 ± 0.4	60.0 ± 0.3 80.6 ± 2.4	23.4 ± 0.1 13.4 ± 0.9	5.4 ± 0.2 2.2 ± 1.0
Нижняя	2.85 ± 0.29	2.28 ± 0.03	19.2 ± 5.2 1.0 ± 0.3	4.2 ± 0.4 6.1 ± 1.6	44.4 ± 6.3 64.6 ± 5.2	29.0 ± 2.5 25.0 ± 3.4	3.2 ± 1.1 3.3 ± 0.6
Бердский залив	38.92 ± 16.34	7.43 ± 2.40	84.6 ± 3.3 37.5 ± 8.5	0.8 ± 0.0 12.4 ± 1.4	4.4 ± 0.0 19.9 ± 3.1	8.7 ± 2.0 26.3 ± 5.8	1.5 ± 0.4 3.8 ± 1.0
По водохранилищу	12.58 ± 7.61	4.24 ± 0.96	31.3 ± 15.5 9.9 ± 8.0	3.4 ± 0.8 6.7 ± 1.7	39.1 ± 10.4 58.0 ± 13.3	22.2 ± 4.0 21.0 ± 2.6	4.1 ± 0.9 2.7 ± 0.5

Примечание: Над чертой – доля отделов в общей численности, под чертой – в общей биомассе.

нижней, за исключением Бердского залива в 2017–2018 гг. Коэффициент флористического сходства доминирующего комплекса в Бердском заливе в сравнении с другими частями водохранилища значительно колеблется в разные годы исследований. Наибольшее сходство отмечено в 2016 г., наименьшее – в 2018 г. (табл. 3).

В Бердском заливе доминирующий комплекс фитопланктона отличается высоким постоянством состава, его формируют, в основном, цианопрокариоты, виды из других отделов входили в него только дважды – *Aulacoseira granulata* в 2016 г. и *Phacotus lenticularis* в 2017 г.

Трофический статус водохранилища, согласно комплексной экологической классификации качества поверхностных вод суши (Оксиюк и др., 1993) соответствует эвтрофной категории вод, по классификации Китаева (2007) – α-эвтрофной (табл. 4). Более существенные различия отмечены при применении указанных классификаций для

Таблица 2. Доминирующий комплекс летнего фитопланктона в разных частях Новосибирского водохранилища в 2016–2018 гг.

2016 г.	2017 г.	2018 г.
	Верхняя	
Aphanizomenon flos-aquae	*A. flos-aquae*	*A. flos-aquae*
Microcystis aeruginosa	*Phormidium* sp.	*Aphanocapsa holsatica*
Planktolyngbya limnetica	*P. limnetica*	*Woronichinia compacta*
Aulacoseira granulata	*A. granulata*	*A. granulata*
Nitzschia graciliformis	*S. hantzschii*	*S. hantzschii*
Stephanodiscus hantzschii	*Ulothrix zonata*	*M. pulchellum*
Mucidosphaerium pulchellum	*Spirogyra* sp.	
	Средняя	
A. flos-aquae	*A. holsatica*	*Anathece clathrata*
A. holsatica	*A. granulata*	*P. limnetica*
P. limnetica	*S. hantzschii*	*W. compacta*
A. granulata	*U. zonata*	*A. granulata*
M. pulchellum	*Spirogyra* sp.	*Asterionella formosa*
Spirogyra sp.		*S. hantzschii*
		M. pulchellum
	Нижняя	
A. flos-aquae	*Anabaena* sp.	*A. holsatica*
A. holsatica	*A. clathrata*	*Dolichospermum*
P. limnetica	*A. flos-aquae*	*flos-aquae*
A. granulata	*A. holsatica*	*P. limnetica*
Chlamydomonas sp.	*Phormidium* sp.	*Snowella lacustris*
Spirogyra sp.	*W. compacta*	*A. granulata*
	A. granulata	*S. hantzschii*
	S. hantzschii	*Chlorococcum* sp.
	M. pulchellum	*M. pulchellum*
	Spirogyra sp.	
	Бердский залив	
A. flos-aquae	*A. flos-aquae*	*A. flos-aquae*
A. holsatica	*A. holsatica*	*A. holsatica*
D. flos-aquae	*D. flos-aquae*	*D. flos-aquae*
M. aeruginosa	*Phormidium* sp.	*D. scheremetieviae*
P. limnetica	*Phacotus lenticularis*	*P. limnetica*
A. granulata		*Phormidium* sp.

оценки трофности различных частей водоема. Согласно комплексной экологической классификации, летом 2016–2018 гг. трофический статус в верхней и средней частях водохранилища возрастал от мезотрофного до эвтрофного, в нижней части водоема всегда соответствовал эвтрофному. Отмечаемая в 2016 г. неоднородность трофности различных участков водохранилища в 2018 г. сглаживалась. По классификации С.П. Китаева (2007), трофность вод колебалась от олиготрофной в верхней части до β-мезотрофной в нижней. Трофность вод Бердского залива оценивалась как α-β-эвтрофная, что ниже, чем по комплексной экологической классификации (см. табл. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

При сравнении наших данных с исследованиями прежних лет (Куксн, 1965; Куксн и др., 1972; Генкал, Левадная, 1980; Науменко, 1995; Генкал, Романов, 2012; Многолетняя..., 2014) установлено, что видовое богатство фитопланктона Новосибирского водохранилища возросло на 30 ВВТ или на 11.4% от предыдущего значения (262 ВВТ), впервые в водохранилище найдено 96 новых ВВТ.

Таблица 3. Степень флористического сходства (%) различных частей Новосибирского водохранилища по составу доминирующих комплексов фитопланктона летом 2016–2018 гг.

Часть водохранилища	2016	2017	2018
Верхняя–средняя	62	67	46
Верхняя–нижняя	46	59	57
Средняя–нижняя	67	53	53
Верхняя–Бердский залив	46	50	33
Средняя–Бердский залив	67	20	15
Нижняя–Бердский залив	67	40	29

Увеличение видового богатства и значительная доля (32.9%) новых для водоема ВВТ свидетельствуют об интенсивно идущей сукцессии фитопланктона. При исследовании фитопланктона рек Волги (Охапкин, 1997) и Иртыша (Баженова, 2005; Bazhenova, Gulchenko, 2017) установлено, что высокая скорость сукцессии его видового состава наблюдается при ускорении процесса антропогенного эвтрофирования их экосистем.

В исследованиях фитопланктона ведущее место по значимости занимает выделение и анализ комплекса доминирующих видов. Еще в начале XXI века для доминирующего комплекса фитопланктона Новосибирского водохранилища была характерна стабильность видового состава (Многолетняя..., 2014). На современном этапе существования водоема в доминирующий комплекс по-прежнему входили все виды-доминанты, установленные в предшествующих исследованиях, но по сравнению с 1995 г., его состав увеличился почти в 2 раза – с 11 до 21. Процесс расширения состава доминирующего комплекса фитопланктона за счет цианопрокариот, в том числе безгетероцистных, наблюдается во многих водохранилищах в процессе их многолетнего существования: в бассейне рек Волги (Корнева, 2015), Иртыша (Сукцессии..., 2010), Ангары (Кожова, Башарова, 1984), Енисея (Кожевникова, 2001). По всей акватории водохранилища отмечены высокие показатели доминирования в фитопланктоне видов, служащих при массовом развитии признанными индикаторами антропогенного эвтрофирования – *Dolichospermum flos-aquae*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Aphanocapsa holsatica*, *Aulacoseira granulata*, *Stephanodiscus hantzschii* (Трифонова, 1990; Анциферова, 2005; Баженова, 2005).

Для современного этапа развития фитопланктона в Новосибирском водохранилище характерно массовое развитие по всей акватории безгетероцистных цианопрокариот (*Aphanocapsa holsatica, Anathece clathrata*, *Phormidium* sp., *Planktolyngbya limnetica*, *Snowella lacustris*, *Woronichinia compacta*). Установлено, что это явление наблюдается на заключительных стадиях олиго-эвтрофной сукцессии и свидетельствует об увеличении трофиче-

Таблица 4. Категория трофности Новосибирского водохранилища летом 2016–2018 гг.

Часть водохранилища	Биомасса фитопланктона, г/м^3	Категория трофности	
		по: (Оксиюк и др., 1993)	по: (Китаев, 2007)
2016 г.			
Верхняя	0.91 ± 0.06	Мезотрофная	Олиготрофная
Средняя	1.76 ± 0.34	Та же	α-мезотрофная
Нижняя	2.38 ± 0.60	Эвтрофная	β-мезотрофная
Бердский залив	15.30 ± 12.01	Политрофная	β-эвтрофная
В среднем по водохранилищу	5.09 ± 3.42	Эвтрофная	α-эвтрофная
2017 г.			
Верхняя	4.54 ± 0.46	Эвтрофная	α-эвтрофная
Средняя	5.41 ± 2.20	Та же	Та же
Нижняя	3.27 ± 0.58	»	β-мезотрофная
Бердский залив	10.33 ± 4.08	Политрофная	β-эвтрофная
В среднем по водохранилищу	5.89 ± 1.54	Эвтрофная	α-эвтрофная
2018 г.			
Верхняя	3.53 ± 0.64	Эвтрофная	β-мезотрофная
Средняя	3.73 ± 1.00	Та же	Та же
Нижняя	2.28 ± 0.03	»	»
Бердский залив	7.43 ± 2.40	»	α-эвтрофная
В среднем по водохранилищу	4.24 ± 0.96	Эвтрофная	Та же

ского статуса вод (Корнева, 2015; Корнева, Глущенко, 2020).

Присутствие в доминирующем комплексе фитопланктона случайно-планктонных нитчатых водорослей *Ulothrix zonata* и *Spirogyra* sp. связано с их массовой вегетацией в прибрежной мелководной зоне, откуда они попадают в планктон из-за перемешивания поверхностных и глубинных вод, вызванного высокой проточностью водохранилища и ветро-нагонными явлениями. Вхождение в состав доминантов нитчатых водорослей имеет особое значение для оценки современного состояния экосистемы Новосибирского водохранилища. Известно, что массовое развитие нитчатых зеленых водорослей в прибрежных зонах водоемов служит характерным признаком и одним из последствий эвтрофирования, а если оно появилось и развивается в течение относительного короткого отрезка времени, как в нашем случае, то это становится специфичным для антропогенного эвтрофирования (Россолимо, 1975). Как яркий пример последних лет можно привести массовую вегетацию спирогиры в некоторых районах оз. Байкал. Одной из причин этого явления в оз. Байкал был сброс неочищенных сточных вод, богатых соединениями азота и фосфора. Авторы (Тимошкин и др., 2014) связывают массовую вегетацию спирогиры с началом эвтрофирования участков прибрежной зоны оз. Байкал, приуроченных к ряду населенных пунктов.

Высокое флористическое сходство доминирующего комплекса летнего фитопланктона на разных участках водохранилища свидетельствует о значительной однородности его состава по всей акватории водоема, исключая Бердский залив. В многолетнем аспекте происходит распространение цианопрокариот, входящих в доминирующий комплекс фитопланктона, на верхнюю часть водохранилища, что также вызвано ускорением процесса эвтрофирования водохранилища из-за повышения уровня антропогенной нагрузки в бассейне р. Оби (Пузанов и др., 2017).

Значительные межгодовые колебания численности и биомассы летнего фитопланктона по продольной оси Новосибирского водохранилища вызваны возрастающим уровнем эвтрофирования. Это отмечено нами уже в верхней речной части водоема, где ранее (Многолетняя..., 2014) наблюдали стабильность показателей обилия фитопланктона. Указанное явление характерно для ряда водохранилищ, в которых зарегистрирован прогрессирующий характер антропогенного воздействия: Бухтарминского, расположенного в верхнем течении р. Иртыш (Баженова, 2005; Сукцессии..., 2010), Красноярского (Гольд и др., 1998), ангарских (Воробьева, 1995). Как указывает Л. Г. Корнева (2015), в трендах многолетней динамики отдельных структурных компонентов фитопланктона в ходе эвтрофирования наблюдается значительное сходство, что свидетельствует об однонаправленности этих изменений в различных водохранилищах крупных рек, расположенных в разных природно-климатических зонах.

Трофический статус Новосибирского водохранилища постепенно возрастал с начала его заполнения. В годы заполнения (1957–1959 гг.) по показателям развития фитопланктона оно характеризовалось как олиго-мезотрофное. После 22 лет существования водохранилища его трофический статус не изменился (Куксн, Чайковская, 1985). С 1981 по 2007 гг. по среднему содержанию хлорофилла *a* водоем большую часть года оставался мезотрофным, в 2007–2018 гг. статус повысился до эвтрофной категории. При продвижении по продольной оси водохранилища трофность водоема в верхней и средней частях соответствовала мезотрофному уровню, в нижней части повышалась до эвтрофного, достигая политрофного или гипертрофного в Бердском заливе (Кириллов, Чайковская, 1985; Кириллова, Котовщиков, 2009; Котовщиков, Яныгина, 2018). Эти данные согласуются с оценкой трофического статуса водохранилища по биомассе фитопланктона согласно комплексной экологической классификации (Оксиюк и др., 1993). Применение классификации трофности вод по Китаеву (2007) дает более низкую оценку трофического статуса различных частей Новосибирского водохранилища – от олиготрофной категории верхней части в 2016 г. до α- и β-эвтрофной в Бердском заливе. По мнению Корневой (2015), разница в полученных результатах могла заключаться в различной трактовке уровня трофии вод, которую можно оценивать по разным критериям.

Выводы. Летом 2016–2018 гг. в фитопланктоне Новосибирского водохранилища выявлено 292 видовых и внутривидовых таксона водорослей из восьми отделов. Основу видового богатства формировали диатомовые (51.0%) и зеленые (26.4%) водоросли, доля остальных отделов колебалась в пределах 1–7%. По сравнению с концом XX века, отмечены возрастание (на 11.4%) видового богатства фитопланктона и значительная доля (32.9%) новых для водоема ВВТ.

Доминирующий комплекс фитопланктона формировал 21 вид, преобладали цианопрокариоты (11 видов). С конца XX века состав доминирующего комплекса увеличился почти в 2 раза – с 11 до 21. Впервые в состав доминантов вошли нитчатые зеленые (*Ulothrix zonata*) и харовые (*Spirogyra* sp.) водоросли. По всей акватории водохранилища зарегистрированы высокие показатели доминирования видов-индикаторов антропогенного эвтрофирования (*Dolichospermum flos-aquae*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Aphanocapsa holsatica*, *Aulacoseira granulata*, *Stephanodiscus hantzschii)* и наблюдается

массовое развитие безгетероцистных цианопрокариот (*Aphanocapsa holsatica*, *Anathece clathrata*, *Phormidium* sp., *Planktolyngbya limnetica*, *Snowella lacustris*, *Woronichinia compacta*). Отмечено высокое флористическое сходство доминирующего комплекса при продвижении от верхней части к нижней, за исключением Бердского залива. Трофический статус водоема постепенно возрастал от олиго-мезотрофного в начале заполнения и до эвтрофного в настоящее время. Прогнозы стабилизации темпов антропогенного эвтрофирования Новосибирского водохранилища, данные в конце XX века, не оправдались. Интенсивная сукцессия видового состава фитопланктона, возрастание количества доминирующих видов и преобладание в их составе цианопрокариот, увеличение обилия нитчатых водорослей и безгетероцистных цианопрокариот по сравнению с концом XX века обусловлены ускорением процесса антропогенного эвтрофирования Новосибирского водохранилища, вызванного возросшим антропогенным воздействием в бассейне реки Оби и изменениями климата.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках проекта Института водных и экологических проблем СО РАН “Пространственно-временная организация водных экосистем и оценка влияния природных и антропогенных факторов на формирование гидробиоценозов и качество поверхностных вод бассейна Оби и Обь-Иртышского междуречья”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анциферова Г.А. 2005. Биоиндикация в геоэкологии: об эвтрофировании межледниковых, голоценовых и современных поверхностных водных экосистем бассейна Верхнего Дона // Вестник Воронеж. ун-та. Геология. № 1. С. 240.

Баженова О.П. 2005. Фитопланктон Верхнего и Среднего Иртыша в условиях зарегулированного стока. Омск: Изд-во Омского гос. аграрного ун-та.

Волошко Л.Н. 2017. Золотистые водоросли водоемов Севера России. Санкт-Петербург: Реноме.

Воробьева С.С. 1995. Фитопланктон водоемов Ангары. Новосибирск: Наука. Сибирская издат. фирма РАН.

Генкал С.И., Левадная Г.Д. 1980. Новые данные к флоре диатомовых водорослей реки Оби // Новости систематики низших растений. С. 3.

Генкал С.И., Романов Р.Е. 2012. Центрические диатомовые (Centrophyceae, Bacillariophyta) водотоков и водоемов юго-востока Западно-Сибирской равнины и Приполярного Урала // Сиб. экол. журн. № 4. С. 541.

Гольд З.Г., Мучкина Е.Я., Грабовенко И.С. и др. 1998. Динамика состояния экосистемы глубоководного водоема в условиях прогрессирующего антропогенного воздействия (на примере Красноярского водохранилища) // Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования: Матер. науч. чтений, посвященных памяти проф. Б.Г. Иоганзена. Томск: ООО Дельтаплан. С. 320.

Горбулин О.С. 2012. Комплексы доминантных форм фитопланктона разнотипных водоемов // Альгология. № 3. С. 303.

Ермолаева Н.И., Зарубина Е.Ю., Баженова О.П. и др. 2019. Влияние абиотических и трофических факторов на суточную горизонтальную миграцию зоопланктона в литоральной зоне Новосибирского водохранилища // Биология внутренних вод. Т. 53. № 4(1). С. 50. https://doi.org/10.1134/S0320965219040053

Кириллов В.В., Чайковская Т.С. 1985. Пигментные характеристики фитопланктона Новосибирского водохранилища // Комплексные исследования Новосибирского водохранилища. Москва: Гидрометеоиздат. С. 84.

Кириллова Т.В., Котовщиков А.В. 2009. Растительные пигменты как показатели экологического состояния Новосибирского водохранилища // Мир науки, культуры, образования. № 1. С. 26.

Китаев С.П. 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН.

Кожевникова Н.А. 2001. Видовая структура фитопланктона Красноярского водохранилища (1977–2000 гг.) // Современные проблемы гидробиологии Сибири: Тезисы докл. Всерос. конф. Томск. С. 48.

Кожова О.М. 1970. Формирование фитопланктона Братского водохранилища // Формирование природных условий и жизни Братского водохранилища. Москва: Наука. С. 26.

Кожова О.М., Башарова Н.И. 1984. Продуктивность ангарских водохранилищ // Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. Москва: Наука. С. 175.

Кольцова Т.И. 1970. Определение объема и поверхности фитопланктона // Научные доклады высшей школы. Сер. биол. № 6. С. 114.

Корнева Л.Г. 2009. Формирование фитопланктона водоемов бассейна Волги под влиянием природных и антропогенных факторов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург.

Корнева Л.Г. 2014. Биологические последствия эвтрофирования // Розенберг Г.С. и др. Экологический мониторинг. Часть VIII. Современные проблемы мониторинга пресноводных экосистем. Нижний Новгород: Изд-во Нижегородского гос. ун-та. С. 113.

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

Корнева Л.Г., Глущенко Г.Ю. 2020. Состав и сезонная сукцессия фитопланктона Таганрогского залива

Азовского моря и нижнего течения р. Дон в условиях изменяющегося климата // Биология внутренних вод. № 1. С. 18. https://doi.org/10.31857/S032096522001009X

Котовщиков А.В., Яныгина Л.В. 2018. Пространственная неоднородность содержания хлорофилла *a* в Новосибирском водохранилище // Известия Алтайского отделения Русского географического общества. № 3. С. 46.

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

Куксн М.С. 1965. Фитопланктон Новосибирского водохранилища и его формирование: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск.

Куксн М.С., Чайковская Т.С. 1985. Межгодовые колебания видового состава и биомассы фитопланктона Новосибирского водохранилища // Комплексные исследования Новосибирского водохранилища. Москва: Гидрометеоиздат. С. 76.

Куксн М.С., Левадная Г.Д., Попова Т.Г. и др. 1972. Водоросли Оби и ее поймы // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Ч. 2 (4). Новосибирск: Наука. С. 3.

Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. Москва: Высшая школа.

Макаревич В.Н. 1966. Голландские методы учета обилия видов по де Фризу в сравнении с другими методами определения участия видов в луговых травостоях // Бот. журн. № 2. С. 293.

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

Михайлов В.В., Баженова О.П. 2019. Оценка качества вод Новосибирского водохранилища по показателям развития фитопланктона, обилие и особенности его распределения // Вестник Оренбургского гос. пед. ун-та. № 1(29). С. 11. https://doi.org/10.32516/2303-9922.2019.29.2S

Михеева Т.М. 1992. Структура и функционирование фитопланктона при эвтрофировании вод: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Минск.

Многолетняя динамика водно-экологического режима Новосибирского водохранилища. 2014. Новосибирск: Изд-во СО РАН.

Мэгарран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. Москва: Мир (*Magurran A.* 1983. Ecological diversity and its measurement. London-Sydney: CROOM HELM Royal Society University Research Fellow University College of North Wales).

Науменко Ю.В. 1995. Водоросли фитопланктона реки Оби. Новосибирск: Препринт.

Оксиюк О.П., Жукинский В.Н., Брагинский П.Н. и др. 1993. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиол. журн. Т. 29. № 4. С. 62.

Охапкин А.Г. 1997. Структура и сукцессия фитопланктона при зарегулировании речного стока (на примере р. Волги и ее притоков): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург.

Пузанов А.В., Безматерных Д.М, Винокуров Ю.И. и др. 2017. Современное состояние водных ресурсов и водохозяйственного комплекса Обь-Иртышского бассейна // Водные и экологические проблемы Сибири и Центральной Азии: Труды III Всероссийской научной конференции с международным участием. Барнаул: ООО Пятьплюс. Т. 1. С. 3.

Пузаченко Ю.Г. 2004. Математические методы в экологических и географических исследованиях. Москва: Academia.

Россолимо Л.Л. 1975. Антропогенное эвтрофирование водоемов // Итоги науки и техники. ВИНИТИ АН СССР. Общая экология. Биогеоценология. Гидробиология. Т. 2. Москва. С. 8.

Савкин В.М., Двуреченская С.Я. 2018. Влияние многолетнего комплексного использования водных ресурсов на экосистему Новосибирского водохранилища // Вода и экология: проблемы и решения. № 1. С. 71.

Савкин В.М., Двуреченская С.Я., Кондакова О.В. 2018. Грани гидрологии при современном использовании стока Верхней Оби // Третьи Виноградовские чтения. Грани гидрологии: Сборник докладов международной научной конференции памяти Ю.Б. Виноградова, 28–30 марта 2018 г. Санкт-Петербург: Изд-во Наукоемкие технологии. С. 781.

Садчиков А.П. 2003. Методы изучения пресноводного фитопланктона: методическое руководство. Москва: Университет и школа.

Сукцессии биоценозов Бухтарминского водохранилища. 2009. Омск: Изд-во Омского гос. аграрного ун-та.

Тимошкин О.А., Бондаренко Н.А., Волкова Е.А и др. 2014. Массовое развитие зеленых нитчатых водорослей родов *Spirogyra* и *Stigeoclonium* (Chlorophyta) в прибрежной зоне Южного Байкала // Гидробиол. журн. Т. 50. № 5. С. 15.

Трифонова И.С. 1990. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Ленинград: Наука.

Федоров В.Д., Капков В.И. 2000. Руководство по гидробиологическому контролю качества природных вод. Москва: Христианское изд-во.

Эльяшев А.А. 1957. О простом способе приготовления высокопреломляемой среды для диатомового анализа // Труды НИИ геологии Арктики. № 4. С. 74.

Bazhenova O.P., Gulchenko Ya.I. 2017. Long-Term Succession of the Phytoplankton of the Irtysh River Middle Flow (Omsk, Russia) // Intern. J. Algae. V. 19. № 1. P. 85. https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v19.il.80

Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. 2020. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. http://www.algaebase.org (дата обращения 20.02.2021).

Phytoplankton as an Indicator of the Modern Ecological State of the Novosibirsk Reservoir

O. P. Bazhenova[1, *] and V. V. Mikhailov[2]

[1] *Stolypin Omsk State Agrarian University, Omsk, Russia*

[2] *Omsk Agricultural Research Center, Omsk, Russia*

**e-mail: olga52@bk.ru*

Based on the materials of summer phytoplankton studies in 2016–2018, an assessment of the ecological state of the Novosibirsk reservoir is given. A total of 292 species and intraspecific taxa (SIT) from 8 divisions were identified, the basis of the species richness is formed by diatoms and green algae. For the first time, 96 SIT were found in the reservoir. The dominant phytoplankton complex and its changes in the interannual aspect along the longitudinal axis of the reservoir are characterized. The trophic status of the reservoir generally corresponds to the eutrophic category of water. Analysis of the structural indicators of phytoplankton and changes in the dominant complex in comparison with the end of the 20th century showed that the process of anthropogenic eutrophication is accelerating in the reservoir.

Keywords: phytoplankton, species composition, dominant complex, trophic status, Novosibirsk Reservoir

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 6, с. 574–585

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС, ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 574.583(28):581

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ХЛОРОФИЛЛА В ПЛАНКТОНЕ РАЗЛИЧНЫХ УЧАСТКОВ КРУПНОГО РАВНИННОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2021 г. Н. М. Минеева*

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

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

Поступила в редакцию 12.01.2021 г.
После доработки 03.06.2021 г.
Принята к публикации 21.06.2021 г.

По данным натурных наблюдений 2009–2019 гг. рассматривается сезонная и многолетняя динамика хлорофилла на шести стандартных станциях Рыбинского водохранилища. Определение хлорофилла выполнено флуоресцентным методом. Среднее для станций содержание ΣХл изменялось от минимальных 3.5–10.8 до максимальных 16.9–40.5 мкг/л в отдельные годы и от 12.0 на ст. 5 (Средний Двор) до 21.6 мкг/л на ст. 2 (Молога) в среднем за весь период. Сезонная динамика ΣХл характеризуется весенним, летним и, в отдельные годы, осенним максимумами. При однотипной сезонной динамике сезонный ход ΣХл на станциях в разной степени скоррелирован в годы наблюдения и чаще всего изменяется синхронно на соседних участках. Существенные различия количества хлорофилла на станциях прослеживаются при съемках, выполненных в течение одних суток, и обусловлены сложной гидрологической структурой водохранилища, активными динамическими процессами, а в весенний период – еще и режимом прогрева. Наличие устойчивых крупных циркуляционных зон сглаживает пространственные различия хлорофилла, среднесезонные концентрации которого в годы со средней водностью достоверно не различаются на всех шести станциях, а в экстремально многоводные годы – на четырех станциях Главного плеса. Тесная корреляционная связь в многолетней динамике выявлена для средних за вегетационный сезон концентраций ΣХл на станциях. Результаты работы подтверждают надежность полученных данных для оценки экологического состояния Рыбинского водохранилища.

Ключевые слова: хлорофилл, фитопланктон, стандартные станции, многолетние наблюдения, Рыбинское водохранилище

DOI: 10.31857/S0320965221060127

ВВЕДЕНИЕ

Роль фитопланктона в функционировании пресноводных экосистем и формировании их биологической продуктивности хорошо известна. Развитие водорослей определяет кормовую базу, продукционный потенциал биотопов и экологическое состояние водных объектов (Винберг, 1960; Китаев, 2007). К наиболее актуальным аспектам исследований фитопланктона относится изучение его пространственной и временной динамики, а также экологических факторов, с которыми непосредственно связанно развитие сообщества (Padisák, 2004). При изучении автотрофного звена водных экосистем широко используют фотосинтетические пигменты – универсальные эколого-физиологические характеристики развития и фотосинтетической активности водорослей, обладающие высокой информативностью. Определение пигментов служит полезным инструментом для исследования длительных трендов в развитии фитопланктона и оценки состояния пресных, морских и океанических вод. Многолетние ряды наблюдений получены для многих водоемов мира (Ruggiu et al., 1998; Kangur et al., 2002; Chen et al., 2003; Babanazarova, Lyashenko, 2007; Mendesab et al., 2011; Canfield et al., 2018; Lamont et al., 2019; Gao et al., 2020 и др.).

Сокращения: $Хл_{Bac}$ – хлорофилл *a* диатомовых водорослей; $Хл_{Chl}$ – хлорофилл *a* зеленых водорослей; $Хл_{Cyan}$ – хлорофилл *a* цианопрокариот; ΣХл *a* – суммарный хлорофилл *a*; C_v – коэффициент вариации; H_{mix} – глубина перемешивания; n – число наблюдений; p – уровень значимости; r – коэффициент корреляции; $r_{0.05}$ – табличное значение r при $p < 0.05$; R^2 – коэффициент детерминации; t – критерий Стьюдента; Z_C – прозрачность, измеренная диском Секки; $Z_{Хл}$ – прозрачность, рассчитанная по содержанию хлорофилла; Z_{eu} – глубина эвфотной зоны.

Исследования растительных пигментов в воде Рыбинского водохранилища проводят в Институте биологии внутренних вод РАН с середины XX в. (Фитопланктон..., 1999; Экологические..., 2001; Структура..., 2018). Обширные данные, полученные стандартным спектрофотометрическим методом (SCOR-UNESCO, 1966), с 2009 г. дополняются флуоресцентной диагностикой (Минеева, 2016; Минеева, Семадени, 2020), позволяющей проводить определение хлорофилла непосредственно в природной воде, оценивать ряд характеристик фитопланктона без воздействия на его целостность и оперативно анализировать большой объем материала. Все эти годы исследования проводят на шести постоянных станциях, используя полученные данные как основу для анализа состояния и сукцессионных изменений экосистемы водохранилища. В этой связи важно знать, в какой степени сопряжено развитие фитопланктона различных участков акватории и как оно отражает ситуацию в водоеме в целом. Сравнительный анализ сезонной и многолетней динамики хлорофилла на стандартных станциях Рыбинского водохранилища определил цель настоящей работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собран на шести станциях Волжского и Главного плесов Рыбинского водохранилища в течение вегетационных сезонов 2009–2019 гг. с периодичностью 1–2 раза в месяц. Пробы отбирали метровым батометром Элгморка из слоев водной толщи 0–2, 2–6 и 6 м – дно. В работе использовано среднее для этих слоев содержание хлорофилла, которое определяли флуоресцентным методом (Гольд и др., 1986). Метод позволяет оценивать суммарное количество пигмента (ΣХл) по его содержанию у основных представителей пресноводного фитопланктона – цианопрокариот ($Хл_{Cyan}$), диатомовых ($Хл_{Bac}$) и зеленых ($Хл_{Chl}$) водорослей. Флуоресценцию хлорофилла измеряли на стационарном флуориметре ПФЛ-3004, изготовленном в Красноярском госуниверситете. Процедура анализа описана ранее, результаты флуоресцентного определение хлорофилла хорошо совпадают с результатами стандартного спектрофотометрического метода (Минеева, 2016).

На всех станциях измеряли прозрачность, температуру и цветность воды. Для оценки вклада фитопланктона в суммарное количество взвешенного вещества использовали соотношение прозрачности, измеренной диском Секки (Z_C) и рассчитанной по содержанию хлорофилла ($Z_{Хл}$) ($Z_{Хл} = 5.7\,ΣХл^{-0.44}$ (Бульон, 1985)). Для характеристики светового статуса водорослей вычисляли глубину эвфотной зоны (Z_{eu}), превышающую Z_C в 2.6 раза (Минеева, 2009), а также соотношение Z_{eu} и слоя перемешивания H_{mix}, за который в условиях гомотермии принимали глубину станций.

При статистической обработке данных для расчета средних показателей, их погрешностей, корреляционного, регрессионного и дисперсионного анализа, построения графиков использовали стандартные программные пакеты для персонального компьютера. Для оценки тесноты связи между переменными рассчитывали коэффициент ранговой корреляции Спирмена.

Рыбинское водохранилище, третья ступень волжского каскада, – крупный относительно мелководный водоем замедленного водообмена (средний коэффициент условного водообмена 1.9 год$^{-1}$), расположенный в подзоне южной тайги (58°00′–59°05′ с.ш., 37°28′–39°00′ в.д.). При площади зеркала 4500 км^2 и средней глубине 5.6 м их соотношение (~800) свидетельствует о высокой степени открытости водоема (Китаев, 2007). Акваторию водохранилища подразделяют на четыре разнородных участка (плеса), занятых водными массами со специфическими гидрофизическими и гидрохимическими характеристиками. Три плеса расположены по затопленным руслам основных притоков – рек Волга, Молога и Шексна. Речные воды постепенно трансформируются в водную массу собственно водохранилища, которая заполняет озеровидную центральную часть – Главный плес, составляющий ~70% общей площади (Рыбинское..., 1972).

Годы наблюдения в многолетнем ряду в целом характеризовались как теплые, но существенно различались погодными особенностями (Структура..., 2018). Температура воды в мае–октябре 2016–2019 гг. близка к средней многолетней (13.6°C), а в 2009–2015 гг. превышала средние показатели. Максимальная летняя температура воды в основном была 20–24°C, достигая аномально высоких значений 25–27°C в 2010 и 2018 гг. По условиям водности 10 из 11 лет наблюдения относились к многоводным с объемом притока, существенно превосходящим норму в 2017 г., а в экстремально маловодном 2014 г. приток резко сократился. Уровень водохранилища превышал отметку НПУ 101 м БС в 2009–2012, 2016 и 2017 гг. и был очень низким в 2014 г. (http://www.rushydro.ru/hydrology/informer/?date).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Стандартные станции охватывают основную часть акватории Рыбинского водохранилища (рис. 1) и отражают переход речных вод в водную массу водохранилища. Более глубокие станции расположены на затопленных руслах рек Волги (ст. 1, 2), Шексны (ст. 5) и Мологи (ст. 6), ст. 3, 4 – в центральной части Главного плеса с глубиной, близкой к средней для водохранилища. Средние

за период исследования гидрологические и гидрохимические показатели на станциях характеризуются близкими величинами (табл. 1). На общем фоне более высокой температурой, прозрачностью, минерализацией и содержанием биогенных веществ выделяется ст. 1, принимающая воды Иваньковского и Угличского водохранилищ и сохраняющая проточные условия. Минимальная прозрачность отмечена на ст. 6, которой достигают наиболее окрашенные и наименее минерализованные моложские воды, а самое высокое содержание общего азота из-за вероятного влияния Череповецкого промышленного комплекса – на ст. 5. Средняя глубина фотосинтезирующего слоя ~3 м и уступает глубине перемешивания в 4.1–4.9 раза на русловых станциях и в 2.1–2.7 раза на станциях поймы. Отношение $Z_C/Z_{Хл}$, которое значительно < 1, свидетельствует о невысоком вкладе водорослей в общее содержание взвешенного вещества (табл. 1). Коэффициенты вариации перечисленных показателей ≤35%.

Рис. 1. Карта-схема Рыбинского водохранилища с расположением станций наблюдения. Цифры – номера станций (Коприно, Молога, Наволок, Измайлово, Средний Двор, Брейтово – 1–6 соответственно), линии – границы плесов.

Содержание ΣХл на всех станциях изменяется от <1 до 50–130 мкг/л, средние для отдельных лет величины соответственно от минимальных 3.5–10.8 до максимальных 16.9–40.5 мкг/л, осредненные за весь период наблюдения показатели – от 12.0 до 21.6 мкг/л (табл. 2).

Самыми низкими концентрациями ΣХл характеризуется ст. 5, самыми высокими – ст. 2. На каждой станции отмечена значительная вариабельность ΣХл при коэффициентах вариации C_v ~ 100% в Волжском плесе и 74–90% в Главном. Судя по частоте встречаемости, на ст. 1, 3, 5 преобладают концентрации ΣХл < 10 мкг/л, типичные для мезотрофных вод, на ст. 2, 4, 6 – концентрации 10–30 мкг/л, типичные для эвтрофных условий. Величины >30 мкг/л составили небольшую часть общей выборки (7–12%) в Главном плесе и более заметную долю (23%) в Волжском плесе на ст. 2 (рис. 2). В отдельные сроки наблюдения содержание ΣХл в разной степени менялось по акватории водохранилища. Чаще всего (в 62% случаев по данным 91 съемки) максимальная

Таблица 1. Характеристика стандартных станций Рыбинского водохранилища

Показатель	Коприно (1)	Молога (2)	Наволок (3)	Измайлово (4)	Средний двор (5)	Брейтово (6)
Координаты с.ш.	58°04.23′	58°12.47′	58°22.38′	58°27.44′	58°30.31′	58°19.20′
в.д.	38°17.56′	38°27.34′	38°23.22′	38°28.47′	38°21.01′	37°56.58′
Глубина, м	11.6 ± 0.1	12.9 ± 0.1	7.5 ± 0.1	5.9 ± 0.1	13.1 ± 0.2	12.2 ± 0.1
Температура, °С	16.1 ± 0.5	15.4 ± 0.6	15.1 ± 0.6	15.2 ± 0.6	15.2 ± 0.6	16.0 ± 0.6
Z_C, м	1.19 ± 0.04	1.15 ± 0.04	1.12 ± 0.03	1.13 ± 0.03	1.13 ± 0.03	1.02 ± 0.03
Цветность, град	55 ± 2	55 ± 2	57 ± 2	55 ± 1	55 ± 1	68 ± 3
Z_{eu}, м	3.0 ± 1.0	3.0 ± 1.8	2.9 ± 1.6	2.9 ± 1.3	2.9 ± 1.3	2.6 ± 1.3
H_{mix}/Z_{eu}, отн. ед.	4.1 ± 0.1	4.7 ± 0.1	2.7 ± 0.1	2.1 ± 0.1	4.8 ± 0.2	4.9 ± 0.1
$Z_C/Z_{Хл}$, отн. ед.	0.54 ± 0.24	0.66 ± 0.28	0.57 ± 0.19	0.61 ± 0.19	0.54 ± 0.22	0.54 ± 0.23
Общий азот, мг/л*	0.95	0.98	0.76	0.79	1.08	0.83
Общий фосфор, мкг/л*	95	62	50	54	60	60
Минерализация, мг-экв./л**	4.88	4.54	4.48	4.50	4.47	4.29

Примечание. Приведены средние величины за период наблюдения со стандартной ошибкой. В скобках – номера станций.
* Средние за 2008–2013.
** 2004–2013 гг. по: (Структура..., 2018).

Таблица 2. Содержание хлорофилла на стандартных станциях Рыбинского водохранилища в 2009–2019 гг.

Номер станции	ΣХл	$Хл_{Cyan}$		$Хл_{Bac}$		$Хл_{Chl}$	
	мкг/л	мкг/л	%	мкг/л	%	мкг/л	%
1	15.3 ± 1.7 (104)	8.5 ± 1.3 (151)	55.6	6.4 ± 0.9 (137)	41.8	0.4 ± 0.1 (148)	2.6
2	21.6 ± 2.1 (95)	12.2 ± 1.4 (112)	56.5	8.8 ± 1.3 (142)	40.7	0.6 ± 0.2 (284)	2.8
3	14.6 ± 1.4 (89)	10.1 ± 1.3 (117)	69.2	4.1 ± 0.7 (165)	28.1	0.4 ± 0.1 (181)	2.7
4	15.5 ± 1.2 (75)	11.2 ± 1.1 (94)	72.2	3.9 ± 0.6 (141)	25.2	0.4 ± 0.1 (146)	2.6
5	12.0 ± 0.9 (74)	8.9 ± 0.9 (98)	74.2	2.9 ± 0.3 (100)	24.2	0.3 ± 0.0 (128)	2.6
6	15.3 ± 1.3 (80)	9.7 ± 1.2 (113)	63.4	5.3 ± 0.5 (83)	34.6	0.4 ± 0.1 (136)	2.5

Примечание. Приведены средние величины со стандартной ошибкой. В скобках – коэффициент вариации, %. Номера станций в соответствии с табл. 1.

и минимальная величины различались в 2–5 раз, реже (29%) – в 6–10 раз, в 9% случаев более существенно.

Содержание хлорофилла основных отделов водорослей также характеризуется широким диапазоном значений (табл. 2). Коэффициенты вариации $Хл_{Cyan}$, $Хл_{Bac}$ и $Хл_{Chl}$ за небольшим исключением >100%. Среднее для станций количество $Хл_{Cyan}$ меняется от 8.5 до 12.2 мкг/л, $Хл_{Bac}$ – от 2.9 до 8.8 мкг/л, $Хл_{Chl}$ представлен сходными низкими величинами. Максимальные значения всех перечисленных показателей получены на ст. 2. Содержание $Хл_{Cyan}$ и $Хл_{Bac}$ определяет общее количество хлорофилла, составляя в среднем 55.6–74.4 и 24.2–41.8% его суммарного фонда (табл. 2). Этот вклад меняется в межгодовом и сезонном аспекте. Существенную (>90%) часть фонда ΣХл весной и поздней осенью может составлять $Хл_{Bac}$, а в летние месяцы и в начале осени – $Хл_{Cyan}$, сезонная динамика которых не скоррелирована (Минеева, Семадени, 2020).

При значительном диапазоне концентраций ΣХл их распределение в сезонном цикле в годы исследования ассиметрично на всех станциях. Это отражают планки погрешностей на диаграммах размаха, а также медианы, которые отличаются от среднего арифметического в 1.3–1.5 раза (рис. 3, табл. 2). Выброс данных за пределы нижнего 25% квартиля в большинстве случаев невелик и наиболее заметен только в 2013 г. на ст. 1–4 и 6, в 2014 г. на ст. 2. Выброс за пределы верхнего 75%-ного квартиля гораздо существеннее, особенно на ст. 1, 3, 4, 6 в 2011 г., на ст. 1–3, 5, 6 в 2013 г. и на ст. 1, 3–6 в 2018 г.

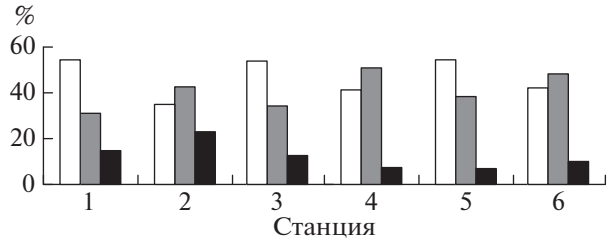

Рис. 2. Частота встречаемости концентраций хлорофилла (ΣХл) на стандартных станциях Рыбинского вдхр. в 2009–2019 гг. (% общего числа наблюдений *n*). □ – <10; ■ – 10–30; ■ – >30 мкг/л. На ст. 1, 2 – *n* = 276, ст. 3, 5, 6 – *n* = 269, ст. 4 – *n* = 176.

Сезонная динамика хлорофилла характеризуется чередованием подъемов и спадов. Весенний максимум ΣХл со средними за весь период наблюдения концентрациями 24–34 мкг/л на станциях 1–4 и 13–14 мкг/л на ст. 5, 6 формируется в мае при температуре воды от 15.3°С на ст. 1 до 6.8°С на ст. 5 (рис. 4). На всех шести станциях одновременно он отмечен только в 2012 г., на двух станциях Волжского плеса и ст. 6 – также в 2013, 2015, 2016, 2018 гг., на двух-трех станциях центральной части – в 2016, 2017, 2019 гг. В ряде случаев весной зафиксированы и низкие (3–5 мкг/л) концентрации ΣХл. Они наблюдались на всех станциях в 2010 г., на центральных – в 2015 г., в южной и западной части в 2017 г. и на самой северной ст. 5 в 2013, 2015, 2018 гг. Температура воды в эти периоды в основном составляла 5.5–10.1°С, а в 2010 г. в центре водохранилища – ~3°С. Ранним летом в июне при температуре 16–17°С содержание ΣХл снижалось до 9–11 мкг/л на ст. 1, 2, 6 и до 7–8 мкг/л на остальных участках.

В период прогрева до 20°С и выше в июле–августе формируется летний максимум фитопланктона со средними за все годы концентрациями ΣХл 35–40 мкг/л на ст. 1, 2, 6 и 26–30 мкг/л на ст. 3–5. Летний максимум в основном превалирует в сезонном цикле, но в отдельные годы (чаще в 2016–2019 гг.) уступает весеннему, а в 2009, 2017 и 2019 гг. летний подъем не наблюдался (рис. 4). В конце лета – начале осени при начавшемся выхолаживании водной массы содержание пигмента сначала снижается незначительно, а при температуре воды ниже 10°С достигает минимальных величин 2–7 мкг/л. Однако поздней осенью могут наблюдаться и высокие показатели: в октябре 2014 г. – 23 и 41 мкг/л в Волжском плесе при тем-

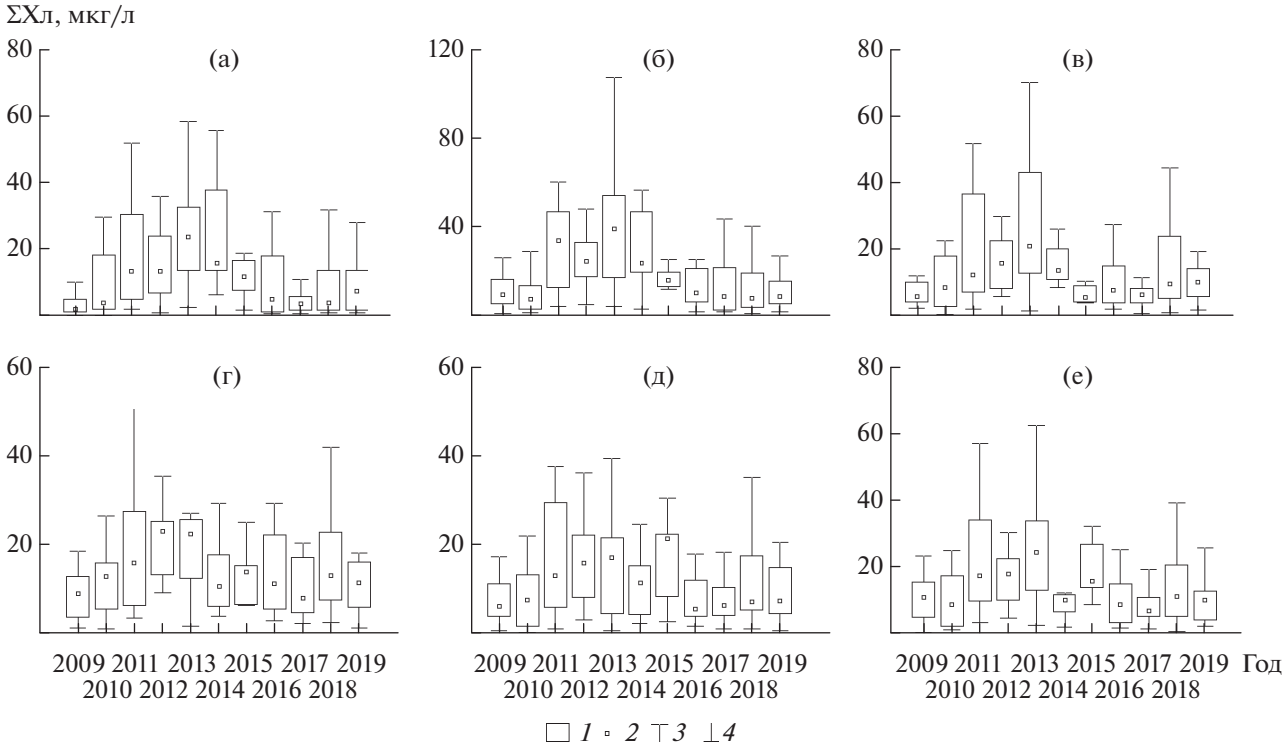

Рис. 3. Диаграммы размаха концентраций хлорофилла на станциях 1–6 (а–е, соответственно) в 2009–2019 гг. *1* – границы 25%-ного и 75%-ного квартилей, *2* – медиана, *3* – максимум, *4* – минимум.

пературе 7–10°С, в октябре 2018 г. – 10–15 мкг/л при такой же температуре на ст. 2, 3, 5, а на ст. 4 в ноябре при 3.6°С.

В целом на всех станциях наблюдается однотипная сезонная динамика фитопланктона, которая характеризуется сменой подъемов и спадов ΣХл. Однако эти явления происходят не синхронно, и изменение ΣХл на станциях в течение вегетационного сезона в разной степени сопряжено в годы наблюдения. Максимальное число достоверных связей (8–10 из 15 возможных для каждого года) выявлено в 2010, 2012 и 2018 гг., минимальное (3 и 1) – в 2009 и 2017 гг., промежуточное (5–7) в остальные годы, а самое большое количество высоких коэффициентов корреляции >0.7 (9 из 10) – в 2018 г. Чаще всего (в 5–7 случаях из 11 лет наблюдения) сезонный ход хлорофилла скоррелирован на сопредельных (соседних) участках водохранилища, о чем свидетельствуют достоверные коэффициенты корреляции, которые получены для ст. 2 и ст. 3, 6; для ст. 3 и ст. 4, 5, 6 (табл. 3).

При отсутствии устойчивой синхронной сезонной динамики хлорофилла на разных участках водохранилища, результаты кластерного анализа показывают достаточно тесную связь количественного развития фитопланктона на станциях в годы исследования (рис. 5). Единый кластер чаще всего образуют станции Главного плеса (в 2010–2012, 2017, 2019 гг. – все, в 2013–2015 – ст. 3–5), расположенные в центральной части водохранилища и только в 2010 г. – две станции Волжского плеса. Распространена ситуация, когда особняком отстоит одна станция, в основном – ст. 1, а также ст. 2, 4, 6; ст. 2 часто примыкает к станциям центральной части водохранилища; в 2013 и 2015 гг. с волжскими станциями объединяется ст. 6.

Несмотря на специфику сезонной динамики и количественного развития фитопланктона на разных участках водохранилища, результаты дисперсионного анализа демонстрируют отсутствие значимых различий содержания ΣХл на станциях для всех лет наблюдения (табл. 4). Различия выявляются лишь в 2009 и 2017 гг. при контрастных концентрациях ΣХл на станциях Волжского плеса, но становятся незначимыми при исключении этих станций из расчетов. Сравнение средних за вегетационный сезон концентраций ΣХл на станциях показывает наличие тесной связи между ними в многолетней динамике. Лишь в трех случаях коэффициенты корреляции <0.70 (табл. 5). Содержание ΣХл на ст. 1 объясняет 76% вариации среднего показателя для водохранилища, на ст. 2 и ст. 6 – 85 и 88%, на ст. 3–5 – 53–59%.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В зависимости от особенностей водного объекта определяющими факторами развития гидро-

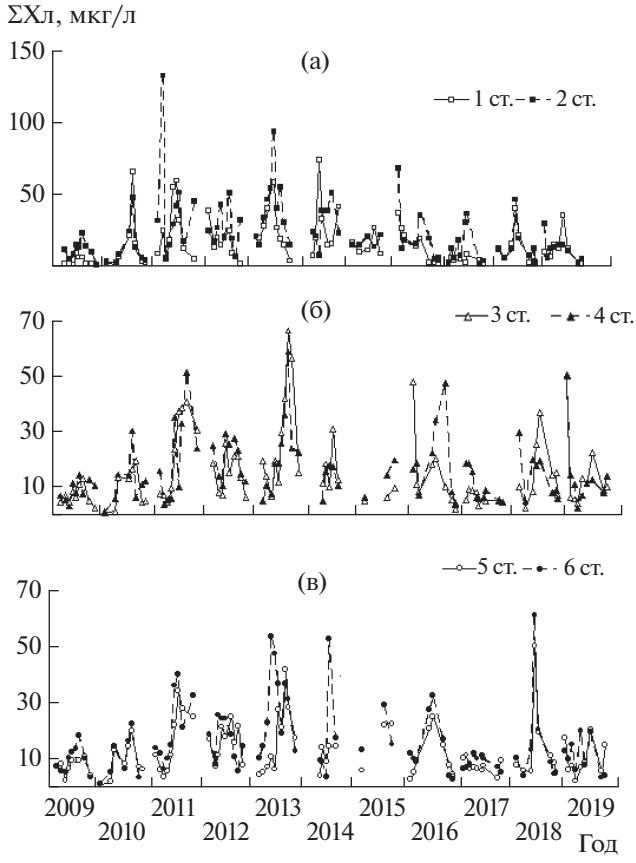

Рис. 4. Сезонная динамика хлорофилла на стандартных станциях Рыбинского водохранилища в 2009–2019 гг: а – станции 1, 2; б – ст. 3, 4; в – ст. 5, 6.

бионтов могут быть физические, химические или биотические (Chen et al., 2003; Reynolds, 2006; Yang et al., 2016). Фитопланктон Рыбинского водохранилища не испытывает дефицита биогенных веществ (Минеева и др., 2021), сезонные изменения которых происходят в пределах естественных колебаний и свидетельствуют о стабилизации их режима в последние 40 лет (Степанова и др., 2013). Стандартные станции расположены на морфометрически разнородных участках. При сходстве средних многолетних гидрооптических показателей (табл. 1) прозрачность, цветность и глубина эвфотной зоны значительно меняются в течение вегетационного сезона (Минеева, 2009), и фактически фитопланктон станций обитает при различающихся гидрооптических условиях. Именно световой режим оказывает существенное влияние на развитие и продуктивность альгоценозов и становится лимитирующим фактором при достаточной обеспеченности водорослей биогенным питанием и/или при низкой прозрачности воды (Kalff, 2002; Nascimento Moura et al., 2012; Burson et al., 2018). Световой режим, характеристикой которого служит прозрачность (Довгий, 1977), относится к числу основных факторов, влияющих на многолетнюю динамику фитопланктона Рыбинского водохранилища (Mineeva, 2021).

Соотношение зоны перемешивания (в условиях гомотермии – глубины станции) и эвфотной зоны свидетельствует о разном световом статусе водорослей (доступности для них световой энергии). Для всех без исключения наблюдений это соотношение существенно больше единицы, и ситуация, при которой альгоценоз постоянно находился бы в освещенном слое ($H_{mix}/Z_{eu} = 1$) (Bormans et al., 2005), не выявлена ни на одной станции. Прозрачность воды в Рыбинском водохранилище в основном определяется общим количеством взвешенного вещества, в составе которого доля водорослевой компоненты невелика (отношение $Z_C/Z_{Хл} < 1$) (Минеева, 2009). Поступление взвеси происходит при взмучивании донных отложений в результате ветрового воздействия, которому часто подвергается открытая акватория крупного мелководного водоема. Взмучивание донных отложений меняет не только подводный световой климат, но также и концентрацию питательных веществ (Öterler et al., 2015), обеспечивая их дополнительное поступление в толщу воды. Следовательно, погодные условия (ветровое воздействие) могут быть одним из факторов, влияющих на развитие фитопланктона и, соответственно, вариации трофического статуса водохранилища.

Рыбинское водохранилище – водоем со сложной гидрологической структурой, в котором присутствуют водные массы различного генезиса со специфическими физическими и химическими показателями. К особенностям гидродинамики водохранилища относится наличие ветровых и стоковых течений, а также циркуляционных зон. Морфометрические и морфологические характеристики водоема, взаимодействие водных масс, гидрологические процессы влияют на пространственное распределение организмов (Бакастов, Литвинов, 1971; Рыбинское..., 1972; Литвинов, Ривьер, 1991; Экологические..., 1993). Сложная гидрологическая структура обусловливает макромасштабную неоднородность горизонтального распределения фитопланктона, с которой связано формирование полей с различной продуктивностью и трофностью (Экологические..., 1993; Структура..., 2018). В результате прослеживаются существенные различия количества хлорофилла на станциях при съемках, выполненных в течение одних суток. Аналогичная разница для участков, удаленных друг от друга на расстояние, сопоставимое с расположением стандартных станций Рыбинского водохранилища, отмечена для ряда озер и водохранилищ (Antenucci et al., 2005; Bormans et al., 2005; Rakočević, 2012; Yang et al., 2020).

Пространственная неоднородность указывает на различие факторов, контролирующих рост фи-

топланктона и ход его сезонной сукцессии на разных участках, что присуще мелководным водоемам с большой площадью акватории (Wetzel, 2001). Локальные погодные условия (поступление солнечной радиации, скорость и направление ветра) в пределах большой акватории могут различаться даже при сходной синоптической ситуации в регионе, а пятнистость фитопланктона – быть результатом пространственных вариаций биологических процессов (роста, выедания, регулируемой плавучести, вертикальных миграций) или адвективного переноса (Wiedner et al., 2002; Reynolds, 2006).

Распределение планктона в Рыбинском водохранилище регулируется наличием крупных циркуляционных зон и более мелких разнонаправленных круговоротов (Буторин и др., 1982; Экологические..., 1993). Согласно наблюдениям и расчетам, перемещение скоплений зоопланктона в водохранилище по направлению интегрального переноса может достигать 7–9 км за месяц с учетом двухслойного течения и быть на порядок больше без учета последнего (Бакастов, Литвинов, 1971). Диаметр скоплений зоопланктона оценивается в 10–12 км, что сопоставимо с размерами ядер основных циркуляционных зон. Наибольшая неоднородность в распределении планктона наблюдается при длительной штилевой погоде (Литвинов, Ривьер, 1991). Циркуляционные потоки, возникающие под действием ветра и рельефа дна, могут выносить в открытую часть скопления водорослей, занесенных на мелководья сгонно-нагонным ветровым воздействием (Экологические..., 1993), что часто наблюдается при массовой вегетации цианопрокариот. Из шести стандартных станций ближе к берегу расположены ст. 4, 6, на которых летний подъем хлорофилла может быть связан с ветровым нагоном. Исходя из схемы интегральной циркуляции вод (Буторин и др., 1982), можно предположить, что ст. 3 находится в зоне взаимодействия трех крупных циркуляционных образований, а ст. 5 – в центре антициклонального вихря в северной части Главного плеса. По-видимому, циркуляционные процессы сглаживают пространственную неоднородность фитопланктона, и содержание хлорофилла на сопредельных участках водохранилища часто скоррелировано. В годы со средней водностью крупные циркуляционные зоны довольно устойчивы в течение вегетационного периода, но могут быть нарушены в экстремальные по водности годы (Буторин и др., 1982). Вероятно, наличие этих зон нивелировало и делало незначимым различия среднесезонных концентраций хлорофилла на станциях в течение девяти из 11 лет наблюдения. Достоверные различия выявлены в 2009 и 2017 гг., первый год из которых на общем фоне характеризовался повышенной, второй – экстремальной водностью с объемом притока в мае–октябре 18.47 и 23.0 км^3 соответственно (Mineeva, 2021). В эти годы сезонный ход хлорофилла на станциях скоррелирован слабо.

Таблица 3. Годы наблюдения, в которые получены достоверные коэффициенты корреляции между содержанием хлорофилла на станциях Рыбинского водохранилища

Станции	Годы наблюдения
1–2	**2010, 2013,** 2016, **2018**
1–3	2010, 2011, 2016, 2018
1–4	**2010**
1–5	**2018**
1–6	2012, 2013, **2015, 2018**
2–3	2010, **2012,** 2014, 2015, **2016, 2018, 2019**
2–4	**2010,** 2012, **2015,** 2019
2–5	2010, 2012, 2014, **2018**
2–6	**2009, 2012,** 2013, 2014, **2018**
3–4	2010, **2011, 2012,** 2013, 2015, **2019**
3–5	2010, **2011,** 2012, **2013,** 2014, **2015, 2018,** 2019
3–6	2009, **2010,** 2011, 2012, **2014,** 2017, **2018**
4–5	2011, **2013, 2015**
4–6	2016
5–6	2009, **2011,** 2014, 2015, **2016, 2018,** 2019

Примечание. $r = 0.5–0.7$, жирный шрифт — $r > 0.7$, $r_{0.05} = 0.5$.

Таблица 4. Результаты сравнения средних за вегетационный сезон концентраций хлорофилла на стандартных станциях Рыбинского водохранилища в годы исследования с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA)

Год	Станции	*SS*	*df*	*F*	*p*
2009	1–6	1090	53	3.53	0.008
	3–6	472	35	0.97	0.420
2010	1–6	6694	46	0.27	0.928
2011	1–6	24068	53	1.48	0.213
2012	1–6	4820	53	1.95	0.103
2013	1–6	20092	59	1.87	0.116
2014	1–6	8154	33	1.55	0.206
2015	1–6	988	21	1.29	0.316
2016	1–6	9928	53	0.59	0.706
2017	1–6	2167	53	2.51	0.049
	3–6	471	35	1.86	0.156
2018	1–6	8504	53	0.08	0.996
2019	1–6	5383	53	0.33	0.891

Примечание. *SS* – сумма квадратов отклонений, *df* – число степеней свободы, *F* – критерий Фишера, критическое $F > 2.41$, *p* – уровень значимости.

Среднесезонные концентрации хлорофилла за 11-летний период различались в 2.6–4.7 раза на

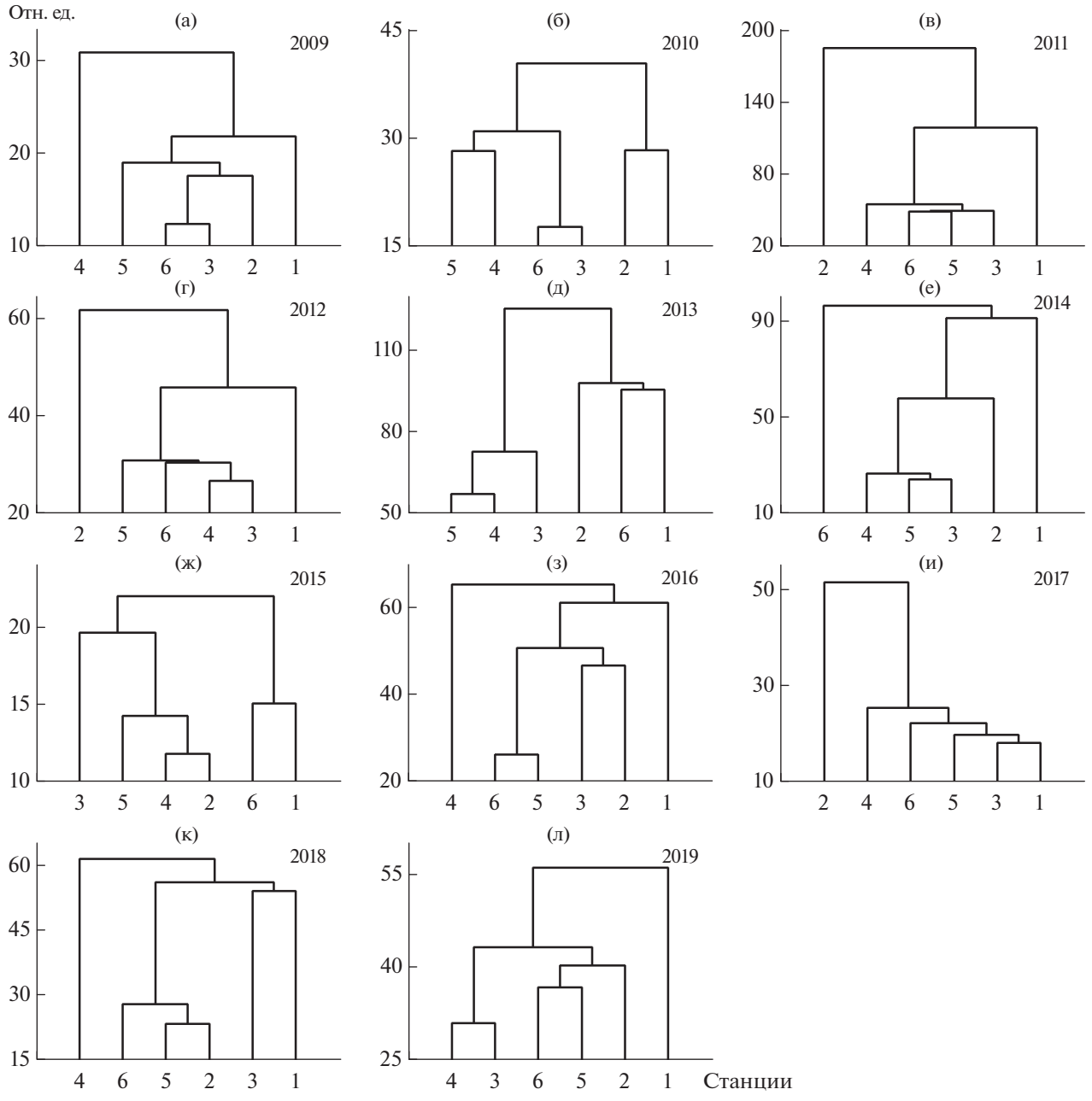

Рис. 5. Дендрограмма сходства стандартных станций Рыбинского водохранилища по содержанию хлорофилла в 2009–2019 гг. (а–л). По оси ординат – евклидово расстояние, по оси абсцисс – номера станций.

ст. 2–6 и в 8 раз на ст. 1. Этот участок Волжского плеса, с точки зрения гидрологии, рассматривается как большой залив, где в зависимости от направления ветра происходит или аккумуляция, или рассеяние водорослей (Поддубный и др., 1990). При неравномерном распределении фитопланктона по акватории водохранилища максимальным его обилием (биомассой, количеством ΣХл и хлорофилла основных отделов водорослей) традиционно характеризуется ст. 2 (Структура..., 2018), которая расположена на границе Волжского и Главного плесов и представляет собой зону экотона. Известно, что в зонах трансформации и смешения водных масс в пресноводных и морских экосистемах происходит интенсификация физико-химических и биологических процессов, повышение биомассы, численности и видового разнообразия гидробионтов (Экологические..., 1993; Крылов и др., 2010; Сахарова, 2017; Cadier et al., 2017). Самые низкие концентрации хлорофилла отмечены на ст. 5, расположенной севернее остальных.

Таблица 5. Коэффициент корреляции между средними за вегетационный сезон концентрациями хлорофилла на стандартных станциях

Станция	Коприно	Молога	Наволок	Измайлово	Средний двор	Брейтово
Коприно	1.00	–	–	–	–	–
Молога	0.92	1.00	–	–	–	–
Наволок	0.75	0.73	1.00	–	–	–
Измайлово	0.55	0.71	0.77	1.00	–	–
Средний двор	0.69	0.76	0.59	0.77	1.00	–
Брейтово	0.80	0.85	0.72	0.75	0.95	1.00

Примечание. $n = 11$, $r_{0.05} = 0.52$.

Сезонное развитие планктона – ежегодно повторяющийся процесс, испытывающий влияние внешних факторов и внутренних взаимодействий (Reynolds, 2006). В больших неглубоких водоемах, представляющих собой активную динамичную среду, ход сезонной сукцессии фитопланктона подвержен частому нарушающему внешнему воздействию (Honti et al., 2007, Sommer et al., 2012; Yang et al., 2016), к которому относится ветровое перемешивание (Bormans et al., 2005; Nascimento Moura et al., 2012), а в водохранилищах еще и работа гидросооружений. Сезонный ход хлорофилла в Рыбинском водохранилище соответствует классической модели (Sommer et al., 2012) и характеризуется двумя–тремя подъемами. Однако сроки их наступления, продолжительность и концентрации хлорофилла на станциях меняются не только в годы с разными погодными условиями, но не всегда синхронны в один и тот же год (Минеева, 2016; Минеева, Семадени, 2020). Вероятные причины этого обсуждены выше. Развитие весеннего сообщества связано еще и с режимом прогрева, что подтверждается разницей сроков наступления максимумов хлорофилла на станциях и температурой воды, при которой эти максимумы формируются и которая в Волжском плесе выше, чем в Главном (Минеева, 2004).

При отсутствии синхронной динамики фитопланктона на разных участках водохранилища локальные низкие, (чаще высокие) концентрации хлорофилла определяют их ассиметричное распределение в сезонном цикле. Выбросы за пределы верхнего 75%-ного квартиля на диаграммах размаха (рис. 3) обусловлены сезонными максимумами фитопланктона – высокими концентрациями $Хл_{Cyan}$ в летне-осенний период, $Хл_{Bac}$ весной и поздней осенью. Наиболее выраженные сезонные пики $Хл_{Cyan}$ и $Хл_{Bac}$ наблюдали в водохранилище в 2011, 2013 и 2018 гг. (Mineeva, 2021), т.е. в годы с большим размахом ΣХл. При низких концентрациях одного из этих компонентов разброс ΣХл уменьшается.

Средние концентрации ΣХл на станциях в основном соответствовали мезотрофной категории в 2009 и 2017 гг., умеренно эвтрофной в 2010 и 2019 гг., эвтрофной в 2011–2014 и 2018 гг., а на ст. 2 в 2011 и 2013 гг. – гипертрофной. В 2015 и 2016 гг. трофический статус участков менялся от мезотрофного до эвтрофного. Межгодовые вариации хлорофилла в зависимости от гидроклиматических условий выявлены для водоемов разных регионов. В высоко эвтрофных они не выходят за пределы своей категории трофности (Babanazarova, Lyashenko, 2007; Rusanov et al., 2020), в умеренно эвтрофных, включая Рыбинское водохранилище, в разные годы наблюдаются величины, присущие разным трофическим типам (Kangur et al., 2002; Минеева, 2016; Минеева, Семадени, 2020).

Оценка внешнего влияния на развитие фитопланктона водохранилища осложняется наличием трудно учитываемых или неконтролируемых факторов, о чем косвенно свидетельствует существенная разница между средними за вегетационный сезон концентрациями хлорофилла и их медианам. В действительности развитие биологических сообществ искусственных водоемов испытывает влияние не только локальных погодных условий и климата, но и режима работы гидросооружений. Максимальное развитие фитопланктона отмечается в маловодные годы при штилевой погоде, повышенных инсоляции и температуре воды, минимальное – при противоположных условиях (Пырина, 2000; Пырина и др., 2006). В отдельные годы (2009, 2010, 2014, 2015, 2018 гг.) выявлена умеренная положительная связь сезонной динамики ΣХл с температурой воды. Для средних за вегетационный сезон концентраций ΣХл прослеживается положительная зависимость от температуры и показателя солнечной активности – чисел Вольфа, а факторами, ограничивающим развитие фитопланктона, выступают условия водности (большое количество осадков и объем притока, высокий уровень воды) (Mineeva, 2021). Поскольку годы исследования различались погодными условиями и водностью, то, вероятно, ведущими становились и разные факторы, определившие специфику развития и сезонной динамики фитопланктона на отдельных участках во-

дохранилища. В результате станции наблюдения по-разному сгруппированы на дендрограммах в годы исследования (рис. 5). Тем не менее, отсутствие значимой разницы содержания ΣХл на станциях, а также тесная корреляционная связь средних за вегетационный сезон величин в многолетней динамике подтверждают надежность полученных данных для оценки экологического состояния Рыбинского водохранилища.

Выводы. Содержание хлорофилла на стандартных станциях Рыбинского водохранилища характеризуется широким диапазоном и значительной вариабельностью величин. Сезонный ход хлорофилла на всех станциях представлен двумя–тремя подъемами, сроки наступления которых, продолжительность и концентрации пигмента меняются не только в годы с разными погодными условиями, но не всегда синхронны в один и тот же год. Существенные различия количества хлорофилла на станциях прослеживаются при съемках, выполненных в течение суток, и обусловлены сложной гидрологической структурой водохранилища, активными динамическими процессами, а в весенний период – еще и режимом прогрева. Наличие устойчивых крупных циркуляционных зон сглаживает различия пространственно-временной динамики хлорофилла, среднесезонные концентрации которого в годы со средней водностью достоверно не различаются на всех стандартных станциях, а в экстремально многоводные годы – на станциях Главного плеса. Отсутствие значимой разницы среднесезонного содержания ΣХл на станциях в годы наблюдения, а также тесная корреляционная связь средних за вегетационный сезон величин в многолетнем аспекте подтверждают надежность полученных данных для оценки экологического состояния Рыбинского водохранилища.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне признателен Т.П. Зайкиной (Институт биологии внутренних вод РАН) за сбор полевого материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 121051100099-5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бакастов С.С., Литвинов А.С. 1971. Опыт расчета горизонтального переноса сообществ планктона // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. Вып. 22(25). С. 217.

Бульон В.В. 1985. Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ленинград: Зоол. ин-т АН СССР.

Буторин Н.В., Литвинов А.С., Фомичев И.Ф., Поддубный С.А. 1982. Горизонтальная циркуляция вод в Рыбинском водохранилище и возможные ее изменения при перераспределении стока // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. Ленинград: Наука. Вып. 43(46). С. 150.

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

Гольд В.М., Гаевский Н.А., Шатров И.Ю. и др. 1986. Опыт использования флуоресценции для дифференциальной оценки содержания хлорофилла *a* у планктонных водорослей // Гидробиол. журн. Т. 22. № 3. С. 80.

Довгий Т.Н. 1977. Подводная солнечная радиация на Байкале. Новосибирск: Наука.

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

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

Крылов А.В., Цветков А.И., Малин М.И. и др. 2010. Сообщества гидробионтов и физико-химические параметры устьевой области притока равнинного водохранилища // Биол. внутр. вод. № 1. С. 65. https://doi.org/10.1134/S1995082910010086

Литвинов А.С., Ривьер И.К. 1991. Влияние гидрологических процессов на распределение зоопланктона в Рыбинском водохранилище // Вод. ресурсы. № 6. С. 73.

Минеева Н.М. 2004. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. Москва: Наука.

Минеева Н.М. 2009. Первичная продукция планктона в водохранилищах Волги. Ярославль: Принтхаус.

Минеева Н.М. 2016. Сезонная и межгодовая динамика хлорофилла в планктоне Рыбинского водохранилища по данным флуоресцентной диагностики // Тр. Ин-та биол. внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 76(78). С. 75.

Минеева Н.М., Семадени И.В. 2020. Сезонная и межгодовая динамика хлорофилла в планктоне Рыбинского водохранилища (2015–2019 гг.) // Тр. Ин-та биол. внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 92(95). С. 12.

Минеева Н.М., Степанова И.Э., Семадени И.В. 2021. Биогенные элементы и их роль в развитии фитопланктона водохранилищ Верхней Волги // Биол. внутр. вод. № 1. С. 24. https://doi.org/5221010095 https://doi.org/10.31857/S032096

Поддубный С.А., Корнева Л.Г., Минеева Н.М. 1990. Влияние горизонтальной циркуляции вод на распределение фитопланктона в Рыбинском водохранилище // Вод. ресурсы. № 2. С. 148.

Пырина И.Л. 2000. Многолетняя динамика и цикличность межгодовых колебаний содержания хлорофилла в Рыбинском водохранилище // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Матер. междунар. науч. конф. Минск: Белорус. гос. ун-т. С. 375.

Пырина И.Л., Литвинов А.С., Кучай Л.А. и др. 2006. Многолетние изменения первичной продукции фитопланктона в Рыбинском водохранилище в

связи с действием климатических факторов // Состояние и проблемы продукционной гидробиологии. Москва: КМК. С. 38.

Рыбинское водохранилище и его жизнь. 1972. Ленинград: Наука.

Сахарова Е.Г. 2017. Фитопланктон экотонных зон Рыбинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок.

Степанова И.Э., Бикбулатова Е.М., Бикбулатов Э.С. 2013. Закономерности динамики содержания биогенных элементов в водах Рыбинского водохранилища за годы его существования // Вода: химия и экология. № 1. С. 15. https://doi.org//watchemec.ru/article/25349

Структура и функционированием экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. 2018. Москва: РАН.

Фитопланктон Волги. Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. 1999. Тольятти: Самар. науч. центр РАН.

Экологические проблемы Верхней Волги. 2001. Ярославль: Ярослав. гос. тех. ун-т.

Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов. 1993. Санкт-Петербург: Гидрометеоиздат.

Antenucci J.P., Ghadouani A., Burford M.A. Romero J.R. 2005. The long-term effect of artificial destratification on phytoplankton species composition in a subtropical reservoir // Freshwater Biol. V. 50. № 6. P. 1081. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01374.x

Babanazarova O.V., Lyashenko O.A. 2007. Inferring long-term changes in the physical–chemical environment of the shallow, enriched Lake Nero from statistical and functional analyses of its phytoplankton // J. Plankton Res. V. 29. № 9. P. 747. https://doi.org/10.1093/plankt/fbm055

Bormans M., Ford P.W., Fabbro L. 2005. Spatial and temporal variability in cyanobacterial populations controlled by physical processes // J. Plankton Res. V. 27. № 1. P. 61.

Burson A., Stomp M., Greenwell E. et al. 2018. Competition for nutrients and light: testing advances in resource competition with a natural phytoplankton community // Ecology. V. 99. № 5. P. 1108. https://doi.org/10.1002/ecy.2187

Cadier M., Sourisseau M., Gorgues T. et al. 2017. Assessing spatial and temporal variability of phytoplankton communities' composition in the Iroise Sea ecosystem (Brittany, France): A 3D modeling approach: Part 2: Linking summer mesoscale distribution of phenotypic diversity to hydrodynamism // J. Marine Systems. V. 169. May. P. 111. https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2017.01.004

Canfield D.E., Bachmann R.W., Hoyer M.V. 2018. Long-term chlorophyll trends in Florida lakes // J. Aquat. Plant Manage. V. 56. P. 47.

Chen Y., Qin B., Teubner K., Dokulil M.T. 2003. Long-term dynamics of phytoplankton assemblages: *Microcystis*-domination in Lake Taihu, a large shallow lake in China // J. Plankton Res. V. 25. № 1. P. 445. https://doi.org/10.1093/plankt/25.4.445

Gao N., Ma Y., Zhao M. et al. 2020. Quantile analysis of long-term trends of near-surface chlorophyll-a in the Pearl River plume // Water. V. 12. № 6. P. 1662. https://doi.org/10.3390/w12061662

Honti M., Istvanovics V., Osztoics A. 2007. Stability and change of phytoplankton communities in a highly dynamic environment – the case of large, shallow Lake Balaton (Hungary) // Hydrobiologia. V. 581. P. 225. https://doi.org/10.1007/s10750-006-0508-2

Kalff J. 2002. Limnology. Inland Water Ecosystems. Upper Saddle River. N.Y.: Prentice Hall.

Kangur K., Milius A., Mols T. et al. 2002. Lake Peipsi: Changes in nutrient elements and plankton communities in the last decade // Aquat. Ecosyst. Health Manage. V. 5. № 3. P. 363. https://doi.org/10.1080/14634980290001913

Lamont T., Barlow R.G., Brewin R.J.W. 2019. Long-term trends in phytoplankton chlorophyll *a* and size structure in the Benguela upwelling system // JGR Oceans. V. 124. № 2. P. 1170. https://doi.org/10.1029/2018JC014334

Mendesab C.R., Saa C., Vitorinoc J. et al. 2011. Spatial distribution of phytoplankton assemblages in the Nazaré submarine canyon region (Portugal): HPLC-CHEMTAX approach // J. Marine System. V. 87. № 1. P. 90. https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2011.03.005

Mineeva N.M. 2021. Long-term dynamics of photosynthetic pigments in plankton of the large plain reservoir // Biosystem Diversity. V. 29. № 1. P. 10. https://doi.org/10.15421/012102

Nascimento Moura A., Nascimento E.C., Dantas E.W. 2012. Temporal and spatial dynamics of phytoplankton near farm fish in eutrophic reservoir in Pernambuco, Brazil // Rev. Biol. Trop. V. 60. № 2. P. 581.

Öterler B., Albay M., Çamur-Elipek B. et al. 2015. Spatial and temporal distribution of phytoplankton in Lake Gala (Edirne/Turkey) // Trakya University Journal of Natural Sciences. V. 16. № 2. P. 71. https://doi.org/dergipark.ulakbim.gov.tr/trkjnat/index

Padisák J. 2004. Phytoplankton // The Lakes Handbook 1. Limnology and Limnetic Ecology. Oxford: Blackwell Science Ltd. P. 251.

Rakočević J. 2012. Spatial and temporal distribution of phytoplankton in Lake Skadar // Arch. Biol. Sci., Belgrade. V. 64. № 2. P. 585. https://doi.org/10.2298/ABS1202585R

Reynolds C.S. 2006. The Ecology of Phytoplankton. Cambridge: University Press.

Ruggiu D., Morabito G., Panzani P., Pugnetti A. 1998. Trends and relations among basic phytoplankton characteristics in the course of the long-term oligotrophication of Lake Maggiore (Italy) // Hydrobiologia. V. 369/370. P. 243.

Rusanov A., Trifonova I., Ignatyeva N., Pavlova O. 2020. Long-term changes in phytoplankton and macrophyte communities in an eutrophic shallow reservoir and prospects for its restoration // Oceanological and Hydrobiological Studies. V. 49. Iss. 2. P. 168. https://doi.org/10.1515/ohs-2020-0016

SCOR-UNESCO Working Group 17. 1966. Determination of photosynthetic pigments in sea water // Monographs on Oceanographic Methodology. Montreux: UNESCO. P. 9.

Sommer U., Adrian R., De Senerpont Domis L. et al. 2012. Beyond the plankton ecology group (PEG) model: Mechanisms driving plankton succession // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. V. 43. P. 429. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160251

Wetzel R.G. 2001. Limnology. Lake and River Ecosystems. San Diego: Acad. Press.

Wiedner C., Nixdorf B., Heinze R. et al. 2002. Regulation of Cyanobacteria and microcystin dynamics in polimictic shallow lakes // Archiv für Hydrobiologie. V. 155. P. 383.

Yang M., Xia J., Cai W. et al. 2020. Seasonal and spatial distributions of morpho-functional phytoplankton groups and the role of environmental factors in a subtropical river-type reservoir // Water Sci. Technol. V. 82. № 11. P. 2316. https://doi.org/10.2166/wst.2020.489

Yang Y., Pettersson K., Padisák J. 2016. Repetitive baselines of phytoplankton succession in an unstably stratified temperate lake (Lake Erken, Sweden): a long-term analysis // Hydrobiologia. V. 764. Iss. 1. P. 211. https://doi.org/10.1007/s10750-015-2314-1

Long-Term Dynamics of Chlorophyll in Plankton of Different Sites in a Large Plain Reservoir

N. M. Mineeva*

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

On the basis of field observations in 2009–2019, seasonal and long-term dynamics of chlorophyll at six standard stations of the Rybinsk Reservoir is considered. Fluorescence method was used for determination of chlorophyll. The average chlorophyll content at stations varied from the minimum 3.5–10.8 to the maximum 16.9–40.5 μg/L in different years and from 12.0 at st. 5 (Sredny Dvor) up to 21.6 μg/L at st. 2 (Mologa) on average for the entire period. Seasonal dynamics of chlorophyll is characterized by spring, summer and, in some years, autumn maximum. With the same type of seasonal dynamics, the change in chlorophyll at the stations is to varying degrees coupled in the years of observation and is most often correlated in neighboring areas. Significant differences in the amount of chlorophyll at the stations are observed during surveys carried out within one day, and are due to the complex hydrological structure of the reservoir, active dynamic processes, and in the spring, also by the heating regime. The presence of stable large circulation zones smoothes out the spatial differences of chlorophyll, the average seasonal concentrations of which do not differ significantly at all six stations in years with an average water content, and at four stations of the Main Reach in extremely high-water years. A close correlation in long-term dynamics was revealed for the average chlorophyll concentrations for the growing season at six stations, as well as at each station and the reservoir as a whole. The results of the work confirm the reliability of the data obtained for assessing the ecological state of the Rybinsk Reservoir.

Keywords: chlorophyll, phytoplankton, standard stations, long-term observations, Rybinsk Reservoir

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 6, с. 586–596

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.586

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ И ЦЕНОТИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЗООПЕРИФИТОНА ОЗЕР ЛЕСОТУНДРЫ (ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ)

© 2021 г. Т. А. Шарапова[a, *], А. А. Герасимова[a], В. И. Гонтарь[b], Е. С. Бабушкин[a, c], В. А. Глазунов[a], С. А. Николаенко[a, d], А. Г. Герасимов[e]

[a] *Институт проблем освоения Севера, Тюменский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук, Тюмень, Россия*

[b] *Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия*

[c] *Сургутский государственный университет, Сургут, Россия*

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

[e] *Тюменский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Тюмень, Россия*

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

Поступила в редакцию 27.01.2021 г.
После доработки 11.02.2021 г.
Принята к публикации 24.02.2021 г.

Приведены данные по таксономическому и ценотическому составу зооперифитона озер лесотундры. Таксономический состав включал 120 низших определяемых таксонов, наибольшего богатства достигала группа насекомых. Выделены сообщества восьми типов, из них в пойменных озерах найдено семь, в непойменных – пять. Наиболее часто встречались сообщества с доминированием личинок хирономид. Максимальная биомасса отмечена в сообществах с доминированием колониальных беспозвоночных – мшанок и губок (ядрами консорций).

Ключевые слова: зооперифитон, таксономический состав, сообщества, озера, лесотундра, Западная Сибирь

DOI: 10.31857/S032096522105020X

ВВЕДЕНИЕ

Несмотря на длительный, почти двухсотлетний период изучения пресноводных организмов Субарктики и Арктики в Западной Сибири (Middendorff, 1851; Westerlund, 1877, 1887, 1897; Annandale, 1915; Lindholm, 1919; Бурмакин, 1941; Иоффе, 1947; Лещинская, 1962; Полымский, 1971; Кузикова, 1989; Степанов, 2008, 2016, 2018; Степанова и др., 2010; Палатов, Чертопруд, 2012; Андреева и др., 2020; Бабушкин, 2020 и др.), состав и структура сообществ гидробионтов изучены недостаточно, сведения о биоте многих водоемов, водотоков, речных бассейнов и даже крупных районов неполны. Исследования зооперифитона Западной Сибири ведутся в течение последних трех десятилетий (Шарапова, 2007, 2012 и др.). Наиболее хорошо изучен зооперифитон водотоков от тундровой до лесостепной зон (Шарапова, 2012; Sharapova, Babushkin, 2013 и др.). Водоемы в этом отношении менее исследованы (Шарапова, Абдуллина, 2004; Шарапова, Бабушкин, 2019), в их числе преимущественно озера южной части региона. Зооперифитон озер Субарктики и Арктики Западной Сибири мало изучен, некоторые сведения о составе и структуре зооперифитона в водоемах отдельных районов этих природных зон опубликованы ранее (Шарапова, Абдуллина, 2004; Шарапова, Абдуллина, 2004).

Цель работы – пополнение сведений о таксономическом и ценотическом составе зооперифитона озер лесотундры Западной Сибири на основании новых полученных данных.

Сокращения: НОТ – низшие определяемые таксоны.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Западно-сибирская лесотундра, по сравнению с европейской и восточно-сибирской, отличается большей заболоченностью и более южным географическим положением. Рассматриваемый район характеризуется холодной продолжительной зимой и коротким летом (60–65 сут) с поздними весенними заморозками (Рихтер, 1963; Ильина и др., 1985; Швер, 1991).

При проведении исследования использована классификация водных объектов, разработанная и применяемая в Западной Сибири (Иоганзен и др., 1981; Павлов, Мочек, 2006). В соответствии с ней, пойменными озерами считаются различные по происхождению и строению водоемы, расположенные в пределах речных пойм. Непойменные озера – это водоемы за пределами речных пойм, на водоразделах, так же различные по строению и происхождению. Первую группу озер объединяет связь с реками, они с различной периодичностью бывают заливаемы речными водами во время паводков и половодий. Вторая группа характеризуется постоянством состава и факторов среды, она почти не испытывают влияние рек. Более подробная характеристика озер дана в специальной литературе (Рихтер, 1963; Водогрецкий и др., 1973).

Экспедиционные исследования зооперифитона озер лесотундры Западной Сибири проводили в 2013–2016 гг. Пробы отбирали в 18 непойменных и 8 пойменных озерах Приуральского р-на (Западный участок – территория Полуйского заказника), Пуровского р-на (Центральный участок – окрестности пос. Самбург) и Тазовского р-на (Восточный участок – окрестности пос. Тазовский и пос. Газ-Сале) Ямало-Ненецкого автономного округа, между 66°01′ и 68°28′ с.ш., 67°31′ и 78°50′ в.д.

Пойменные озера относятся к бассейнам рек Полуй, Пур и Таз. Сборы проводили в конце июля – начале августа при температуре воды в озерах от +13 до +25°С. Обследовали типичные для зоны озера – небольшие (площадь ≤10 км^2, мелкие (глубина ≤3 м), безымянные. На территории Субарктики и Арктики в Западной Сибири преобладают небольшие озера (площадь ≤50 км^2), на них приходится 94% всех озер (Румянцев и др., 2005). Вода озер ультрапресная, слабоминерализованная, мягкая, относится преимущественно к гидрокарбонатному классу (Кремлева и др., 2013; Кононова и др., 2016). Основным субстратом для сбора зооперифитона была затопленная древесина ив, берез и ольховника, реже – макрофиты, преимущественно осоки. Пробы зооперифитона отбирали с субстратов, учитывая их площадь (Шарапова, 2007), с глубины 0.3–0.5 м. Все пробы фиксировали 4%-ным формалином. Не определяли до вида олигохет, нематод, турбеллярий, остракод, водных клещей, тардиград и личинок мокрецов.

В работе для указания на какую-либо конкретную общность организмов зооперифитона использован термин “сообщество”, вместе с ним и в том же значении прилагательное “ценотический”, поскольку ценоз – это любое сообщество организмов (Гиляров, 1986). Термин “ценотический состав” использовался для обозначения совокупности различных типов сообществ зооперифитона.

По отношению к выделению сообществ водных беспозвоночных наиболее распространены два подхода: биотопический – по приуроченности к определенному биотопу и биономический – по тем или иным биономическим показателям, связанным со структурой доминирования видов (Баканов, 2005; Палатов, Чертопруд, 2012; Плигин, 2012). На протяжении ряда последних лет российскими учеными развивается направление, комбинирующее эти подходы (Chertoprud, 2011; Палатов, Чертопруд, 2012; Chertoprud, Palatov, 2013; Палатов и др., 2016; Chertoprud et al., 2018; 2020 и др.). При анализе результатов настоящего исследования авторы выделяли сообщества зооперифитона с учетом доминирующей по биомассе таксономической группы водных беспозвоночных. Таксономическую группу, с биомассой >22% общей биомассы сообщества, считали доминирующей, к субдоминантам относили таксоны с долей по биомассе 6–22% (Баканов, 2005). Основные таксоны доминирующей группы определяли по наибольшей встречаемости.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Таксономический состав. В составе зооперифитона озер лесотундры Западной Сибири выявлено 120 НОТ (Баканов, 1997) водных беспозвоночных, в их числе: пресноводные губки (3 вида), гидры, мшанки (7), плоские, круглые и кольчатые черви, пиявки (4), моллюски (6), низшие ракообразные, водные клещи, ногохвостки (2) и насекомые. В группе насекомых найдены представители отрядов сетчатокрылых (2), большекрылых, ручейников (10 видов), водных жуков (3), поденок (4) и двукрылых, включающих семейство земноводных комаров, мокрецов и хирономид (60 видов) (табл. 1). Существенных различий в количестве НОТ пойменных и непойменных озер не выявлено.

Колониальные беспозвоночные представлены пресноводными мшанками и губками. Большой интерес представляет определение их встречаемости и распределения в озерах лесотундры. На Западном участке изученной территории найдено два вида губок: *Spongilla lacustris* L. и *Ephydatia muelleri* (Lieb.). Наиболее часто встречалась *S. lacustris* (28%), о присутствии в водоемах *Ephydatia muelleri* свидетельствуют найденные геммулы. Максимальная биомасса *Spongilla lacustris* на субстратах (0.88 г/м^2) отмечена в непойменном озере, средняя биомасса невелика. В озерах Центрального участка выявлено максимальное богатство губок – все три вида (табл. 1). Наибольшая встречаемость отмечена в непойменных озерах у *S. lacustris* (28%) и *Ephydatia muelleri* (20% встречаемости). *Ephydatia fluviatilis* (L.) (3%) обнаружена

Таблица 1. Таксономический состав зооперифитона озер лесотундры Западной Сибири

Таксон	Участок						Всего по участкам	
	Западный		Центральный		Восточный			
	ПО (n = 3)	НпО (n = 3)	ПО (n = 2)	НпО (n = 5)	ПО (n = 3)	НпО (n = 10)	ПО (n = 8)	НпО (n = 18)
Porifera	2	2	2	3	–	2	2	3
Hydroidea	1	1	1	1	1	1	1	1
Naididae	1	1	1	1	1	1	1	1
Tubificidae	–	1	–	1	1	1	1	1
Turbellaria	1	1	1	1	1	1	1	1
Nematoda	1	1	1	1	1	1	1	1
Hirudinea	4	2	–	1	–	1	4	2
Mollusca	2	1	2	1	3	–	5	2
Bryozoa	3	2	1	4	3	6	5	7
Gammaridae	–	–	–	–	–	1	–	1
Cladocera	1	1	1	2	1	2	1	2
Harpacticidae	1	–	–	–	–	1	1	1
Ostracoda	1	1	1	1	1	1	1	1
Hydracarina	1	1	1	1	1	1	1	1
Collembola	–	2	–	1	–	1	–	2
Neuroptera	–	–	–	1	–	1	–	2
Megaloptera	–	–	1	–	–	1	1	1
Trichoptera	3	1	1	2	2	5	5	7
Coleoptera	1	1	–	1	2	1	3	3
Ephemeroptera	1	2	–	2	–	–	1	4
Chironomidae	20	16	11	26	42	23	36	52
Прочие Diptera	2	1	1	2	1	1	2	2
Итого НОТ	46	38	26	53	61	53	73	98

Примечание. ПО – пойменные озера; НпО – непойменные озера; n – число обследованных озер; "–" – таксон не встречен.

в непойменном озере, биомасса колонии достигала 21.36 г/м^2. На Восточном участке лесотундры в пойменных озерах колонии губки не найдены, геммулы губки *Spongilla lacustris* обнаружены в пробах только из одного озера. В непойменных озерах зарегистрированы два вида – наиболее часто *Ephydatia muelleri* (32% встречаемости) и реже *Spongilla lacustris* (24%). Максимальная биомасса колонии *Spongilla muelleri* отмечена в непойменных озерах Тазовского р-на (757.61 г/м^2).

Из мшанок на Восточном участке обнаружено семь видов мшанок – *Paludicella articulata* (Ehrenb.), *Fredericella sultana* (Blumenbach), *Cristatella mucedo* Cuvier, *Hyalinella punctata* (Hancock), *Plumatella fruticosa* Allman, *Pl. emarginata* Allman и новый для науки вид *Pl.* sp. n. (в настоящее время готовится описание) (рис. 1). Чаще всего *Hyalinella punctata* (58%) и *Paludicella articulata* (25%) встречались в непойменных озерах, *Plumatella emarginata* (25%) – в пойменных озерах. *Fredericella sultana* (25%) и статобласты *Cristatella mucedo* (8%) найдены только в непойменных озерах. Максимальные биомассы колоний (1316.58–3223.11 г/м^2) отмечены и в пойменных, и в непойменных озерах у мшанки *Plumatella* sp. n.

На Западном участке обнаружено четыре вида мшанок (табл. 1), средние показатели их биомассы невелики, встречаемость невысока (11–14%). В озерах Центрального участка так же найдено четыре вида мшанок. Наиболее часто наблюдали *Hyalinella punctata* (33%), только в непойменных озерах присутствовали небольшие колонии *Paludicella articulata* (13%) и *Cristatella mucedo* (20%), наиболее высокая встречаемость отмечена у *Plumatella fruticosa* (40%). Колонии всех видов имели небольшие размеры. В непойменных озерах биомасса самой крупной мшанки *Hyalinella punctata* изменялась от 0.06 до 0.18 г/м^2.

Рис. 1. Мшанка *Plumatella* sp. n. из пойменного (а, б) и непойменного (в) озера.

Пиявки обнаружены в 33% обследованных озер и представлены широко распространенными видами – *Erpobdella octoculata* (L.), *Helobdella stagnalis* (L.), *Glossiphonia complanata* (L.) и *Alboglossiphonia hyalina* (Müll.). Наибольшее видовое богатство пиявок отмечено в озерах Западного участка лесотундры. В группе моллюсков зарегистрированы невысокие видовое богатство (6 видов) и встречаемость (найдены в 29% исследованных озер) – это лишь 16% числа видов, выявленных в перифитоне Западной Сибири (Шарапова, 2007). Моллюсков представляли широко распространенные виды гастропод, относящиеся к родам *Radix*, *Ampullaceana*, *Gyraulus* и *Lamorbis*. Из ракообразных постоянно присутствовали в зооперифитоне рачки *Sida crystallina* (Müll.) и *Eurycercus lamellatus* Mull., Harpacticidae и Ostracoda, а также представители рода *Gammarus*, молодые особи которого встречены в одном из озер Тазовского р-на, в зооперифитоне озер Приуральского и Тазовского р-нов найдены в небольшом количестве коллемболы *Sminthurides aquaticus* Bourlet и *Isotoma viridis* Bourlet.

Наибольшее таксономическое богатство выявлено среди насекомых (33% всего числа видов насекомых зооперифитона Западной Сибири), представленных отрядами Neuroptera, Megaloptera, Trichoptera, Coleoptera, Ephemeroptera и Diptera (с семействами Dixidae, Ceratopogonidae и Chironomidae). В отряд Neuroptera входили два вида рода *Sisyra*, обитающие на пресноводных губках – известными ранее *S. fuscata* (Fabr.) и впервые встреченными в зооперифитоне Западной Сибири личинками *S. terminalis* Curt. Представители отряда Megaloptera в перифитоне встречались редко, их личинки обычны для бентоса. Найден обычный для севера Западной Сибири вид *Sialis sordida* Klingstedt. Отмечены еди-

ничные находки водных жуков, которые были представлены личиночной и имагинальной стадиями родов *Haliplus*, *Gyrinus* и сем. Dityscidae. Немногочисленные личинки поденок *Baetis vernus* Curtis, *Cloen* (*Procloen*) *pennulatum* (Eaton), *Caenis horaria* L. и *Paraleptophlebia submarginata* Steph. чаще присутствовали в озерах Западного и Центрального участков района исследований. В зооперифитоне озер найдены личинки ручейников из семейств Polycentropodidae (*Cyrnus flavidus* McL. и *Plectrocnemia conspersa* (Curtis)), Hydroptilidae (*Oxyethira costalis* Eaton и *Agraylea multipunctata* Curt.), Brachycentridae (впервые в зооперифитоне найден *Micrasema* gr. *gelidum*), Limnephilidae (*Limnephilus borealis* (Zett.) и *L. bipunctatus* Curtis), Leptoceridae (*Athripsodes annulicornis* (Steph.), *Athripsodes* sp. и *Ceraclea senilis* (Burmeister).

Из отряда двукрылых отмечены мелкие личинки сем. Ceratopogonidae, редко встречающиеся личинки сем. Dixidae (*Dixella luctuosa* (Peus) и личинки хирономид – постоянный компонент зооперифитона с наибольшим видовым богатством. Семейство Chironomidae представляли три подсемейства: Tanypodinae (2 вида), Chironominae (31) и Orthocladiinae (25). В состав личинок хирономид входили широко распространенные виды. Высокое видовое богатство отмечено в родах *Glyptotendipes* (7 видов) и *Polypedilum* (6), обнаружены редкие для территории виды *Zavreliella marmorata* (Van der Wulp) и *Xenochironomus xenolabis* (Kieff.).

Ценотический состав. В зооперифитоне обследованных озер доминировали по биомассе представители восьми таксонов: олигохеты, губки, мшанки, пиявки, гидры, брюхоногие моллюски, личинки ручейников и хирономид. Наиболее часто встречались сообщества с доминированием личинок хирономид (53% проб), реже – с доминированием губок (14%), мшанок (13%) и олигохет (9%), наиболее редко – с доминированием гидр (3%), брюхоногих моллюсков (3%), личинок ручейников (3%) и пиявок (2%).

Сходная встречаемость отмечена в пойменных и непойменных озерах у сообществ хирономид (46–54%), мшанок (12–13%) и ручейников (3–6%). Сообщества с доминированием губок встречались в непойменных озерах в 3 раза чаще, чем в пойменных. Только в непойменных озерах найдены сообщества с доминированием олигохет. В противоположность им, только в пойменных озерах роль доминанта играли гидры, пиявки и брюхоногие моллюски. Показатели развития зооперифитона в сообществах разного типа приведены в табл. 2.

В сообществах с доминированием личинок хирономид в непойменных озерах наибольшую роль играли *Endochironomus impar*, *E. albipennis*, *Cricotopus* gr. *silvestris*, *Dicrotendipes nevrosus*, *Stenochironomus gibbus*, *Glyptotendipes gripekoveni*. В сообществах хирономид в пойменных озерах доминировали личинки рода *Glyptotendipes* (*G. viridis* Macquart, *G. glaucus* (Meigen) и *G. mancunianus* Edw.), а также *Endochironomus impar*, *Dicrotendipes nevrosus*, *Cricotopus* gr. *silvestris*. Сходство между составом доминирующих форм хирономид пойменных и непойменных озер по индексу Серенсена достигает 61%.

Численность, биомасса и число НОТ этих сообществ в пойменных и непойменных озерах изменялись в широких пределах (табл. 2), средние значения этих показателей близки, за исключением биомассы, которая в непойменных озерах была ниже в 2 раза. Роль субдоминантов по биомассе играли мелкие колонии губок и мшанок, гидры, пиявки, но преимущественно олигохеты сем. Naididae.

В зооперифитоне всех обследованных озер лесотундры в сообществах губок в качестве доминанта наиболее часто встречалась *Spongilla lacustris* (50% всех сообществ с доминированием губок), реже – *Ephydatia muelleri* (38%). Для этого типа сообществ характерны абсолютное доминирование губок, высокие значения биомассы, численности и числа НОТ (табл. 2). На губках, кроме видов, с ними ассоциированных (*Sisyra terminalis* и *Sisyra fuscata*, *Ceraclea senilis*, *Xenochironomus xenolabis*) обитали гидры, мшанки, наидиды, пиявки, турбеллярии, нематоды, моллюски, низшие раки, водные клещи, коллемболы, личинки насекомых – всего найдено 54 таксона.

В сообществах с доминированием мшанок наиболее часто преобладала мшанка *Hyalinella punctata*. Максимальные биомассы зооперифитона озер лесотундры отмечены в сообществах с доминированием крупных колониий *Plumatella* sp. n., где эта мшанка была абсолютным доминантом. В сообществах с другими видами мшанок биомассы их были невелики (1.25–27.18 г/м^2) из-за небольших размеров колоний. Для всех сообществ с доминированием мшанок были характерны высокая численность и таксономическое богатство других беспозвоночных (табл. 2). Вместе с мшанками обитали разнообразная фауна, представленная 70 таксонами беспозвоночных, в их числе: губки, гидры, мшанки других видов, наидиды, пиявки, турбеллярии, нематоды, моллюски, высшие и низшие раки, водные клещи, коллемболы, личинки насекомых. В качестве субдоминантов чаще всего выступали губки, наидиды и личинки хирономид.

Сообщества с доминированием олигохет найдены только в непойменных озерах, в большинстве случаев доминировали Naididae, лишь в одном из них преобладали мелкие неполовозрелые Tubificidae. Для сообществ олигохет характерны невысокая степень доминирования червей и не-

Таблица 2. Показатели развития сообществ зооперифитона озер лесотундры Западной Сибири

Доминирующая по биомассе группа, основные таксоны	Доля доминанта по биомассе, %	Общая численность, экз./м^2	Общая биомасса, г/м^2	Число НОТ
	Пойменные озера			
Губки				
Spongilla lacustris	96	34580	97.10	17
Мшанки				
Plumatella sp. n., *Plumatella* и *Paludicella articulata*	47–96 / 71	17360–275724 / 146542	2.46–3352.00 / 1677.23	15–19 / 17
Гидры	63–88 / 75	45430–63120 / 54275	11.63–41.73 / 26.68	15–18 / 16
Пиявки				
Alboglossiphonia hyaline	63	31494	8.42	20
Брюхоногие моллюски				
Radix auricularia (L.), *Ampullaceana lagotis* (Schrank)	36–78 / 57	20664–167772 / 94218	43.94–173.55 / 108.75	17–23 / 20
Ручейники				
Limnephilus borealis (Zett.)	87	3654	7.80	8
Хирономиды				
Glyptotendipes, Endochironomus impar (Walk.), *Dicrotendipes nervosus* (Staeg.), *Cricotopus* gr. *silvestris*	46–92 / 71	3380–108481 / 27036	0.35–56.50 / 9.91	11–25 / 16
	Непойменные озера			
Губки				
Spongilla lacustris, Ephydatia muelleri, Ephydatia fluviatilis	85–98 / 92	30686–173264 / 74586	24.34–770.06 / 270.97	18–27 / 22
Мшанки				
Hyalinella punctata, Cristatella mucedo + + *Plumatella fruticosa, Plumatella* sp. n.	45–94 / 64	8645–843502 / 209569	1.25–1404.71 / 289.15	13–32 / 19
Олигохеты				
Naididae, Tubififcidae juv.	40–66 / 52	11931–873578 / 218693	2.31–66.27 / 16.73	11–22 / 16
Ручейники				
Limnephilus sp.	50	14656	6.29	17
Хирономиды				
Cricotopus gr. *silvestris*, *Endochironomus impar*, *E. albipenis* (Meig.), *Dicrotendipes nevrosus*, *Stenochionomus gibbus* (Fabr.), *Glyptotendipes*	37–100 / 72	85–148120 / 31828	0.03–15.59 / 4.60	1–23 / 16

Примечание. Здесь и в табл. 3 над чертой – пределы варьирования, под чертой – средние значения.

большая биомасса зооперифитона. В качестве субдоминантов чаще всего выступали личинки хирономид, реже – мелкие гастроподы.

Невысокие показатели качественного и количественного развития зооперифитона отмечены в сообществах, преобладающие биомассы в которых создавали личинки ручейников, пиявок и гидр. Несколько более высокие показатели отмечены в сообществах с доминированием гастропод (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Таксономическое богатство зооперифитона в озерах лесотундры весьма высоко, здесь найдено более трети всех НОТ, выявленных в зооперифитоне Западной Сибири (Шарапова, 2007), в том числе два вида обнаружены в составе этой экологической группировки впервые и один *Plumatella* sp. n. – новый для науки. Следует отметить, что гастроподы в перифитоне озер лесотундры, по-видимому, находятся в угнетенном состоянии, о чем свидетельствуют их низкая встречаемость и невысокое видовое богатство. Наибольшее видовое богатство пресноводных колониальных беспозвоночных в континентальных водоемах отмечено в тропиках и субтропиках, в умеренных широтах их фауна сильно обеднена, лишь очень немногие представители проникают за Полярный круг (Резвой, 1936; Pronzato, Manconi, 2001). Наши исследования показали, что в озерах лесотундры сохраняется весьма высокое видовое богатство пресноводных губок – 75% всего количества видов губок, найденных в водоемах Западной Сибири, а также мшанок – 70% всех выявленных в регионе видов. При высоком видовом богатстве губок и мшанок наблюдается некоторая угнетенность их развития в подзоне лесотундры, о чем свидетельствуют невысокие показатели встречаемости видов, – два вида (губка *Ephydatia fluviatilis* и мшанка *Plumatella emarginata*) представлены лишь одной колонией каждый и, вероятно, находятся на северной границе своих ареалов. Неблагоприятные условия отразились и на небольших размерах колоний и мшанок (Шарапова и др., 2019). Только у губки *Spongilla lacustris* в озерах Центрального и Восточного участков района исследований обнаружены крупные, хорошо развитые колонии. Самые крупные колонии мшанок отмечены у *Plumatella* sp. n. Если в озерах лесотундры Субарктики выявлено >70% всех видов губок и мшанок Западной Сибири, то при продвижении на север видовое богатство колониальных беспозвоночных значительно снижается, в водоемах южной тундры найдено лишь 25% всех видов губок и 30% мшанок, известных для Западной Сибири (Шарапова, Абдуллина, 2004).

Число типов сообществ так же весьма велико. Найдены сообщества восьми типов – 67% всех выявленных на территории Западной Сибири (Шарапова, 2007). Сообщества с доминированием гидр и олигохет в обследованных озерах характерны для северных водоемов, в которых снижен пресс конкурентов. Сообщества с доминированием личинок хирономид, как и на всей территории региона, встречались наиболее часто. По сравнению с полученными ранее данными о зооперифитоне Западной Сибири (Шарапова, 2007), отмечена необычно высокая частота встречаемости сообществ с доминированием губок и мшанок. В консорциях колониальных беспозвоночных были выявлены высокое видовое богатство и численность гидробионтов.

Предложенная Протасовым (Протасов, 1989, 1994, 2002, 2006; Протасов и др., 2010) концепция биоценотического градиента заключается в том, что все сообщества по силе и характеру взаимодействий можно расположить в непрерывном градиенте между двумя полюсами. К одному из них относятся сообщества с ярко выраженной доминирующей ролью центрального вида, существенно модифицирующего среду и определяющего преобладание биотических связей, к другому – сообщества с формальным доминантом, не оказывающим влияние на формирование биотических взаимосвязей. Из исследованных нами сообществ к первому полюсу можно отнести сообщества с доминированием губок и мшанок, ко второму – сообщества с доминированием личинок хирономид. Беспозвоночным, ассоциированным с губками и мшанками посвящена обширная литература, известны как специфические обитатели колоний (Резвой, 1936; Arndt, Viets, 1938; Corallini., Gaino, 2003; Rintelen et al., 2007), так и неспецифические, использующие их в качестве дополнительного субстрата (Steffan, 1967; Roback, 1968; Matteson, Jacobi, 1980; Харченко и др., 1989; Ricciardi, Reiswig, 1994; Трылис, 1997; Gaino et al., 2004; Lauer, Spacie, 2004; Соколова, Палатов, 2014; Klass et al., 2018).

В консорции вид-эдификатор, как правило, имеет многочисленные разнообразные связи с остальными видами. Организмы, составляющие консорции с губками, используют их колонии как убежище и/или для питания (облигатные спонгиофаги, факультативные спонгиофаги, детритофаги, фитофаги и хищники) (Трылис, 1997). Личинки ручейников *Hydropsyche ornatula* McLach. и *Ceraclea fulva* (Rambur) встраивают спикулы губок в домики (Steffan, 1967; Харченко и др., 1989). Так же отмечено использование спикул при постройке домика личинкой ручейника *Ceraclea senilis* (рис. 2). Несколько видов беспозвоночных живут только совместно с губками, к ним относятся питающиеся тканями губки личинки сетчатокрылых рода *Sisyra*, личинки нескольких видов ручейников и хирономид (Resh, 1976, Ricciardi, Reiswig, 1994), так же на губках паразитируют ли-

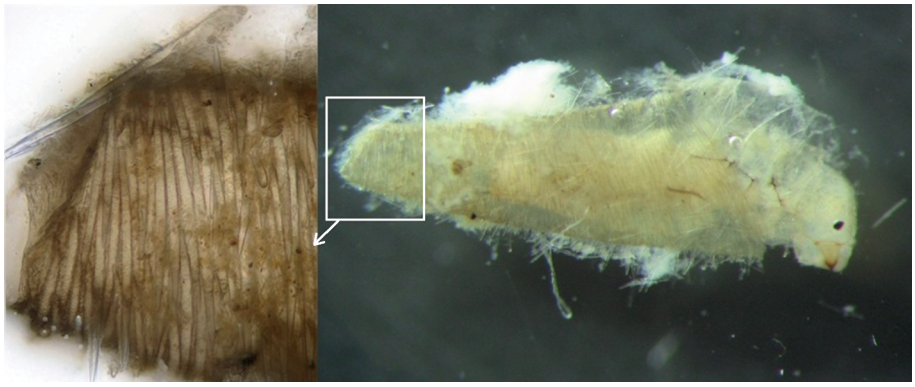

Рис. 2. Личинка ручейника *Ceraclea senilis* Burm. (непойменное озеро, Тазовский р-н).

чинки водных клещей рода *Unionicola* (Резвой, 1936; Arndt, Viets, 1938; Соколов, 1940; Edwards, Vidrine, 2006).

Значительное количество видов гидробионтов питается детритом, скапливающимся на поверхности губок. Большинство организмов, обитающих совместно с губками, эвритопны и используют губки в качестве субстрата. Следовательно, беспозвоночные, обитающие совместно с губками, связаны с ними биотопическими, трофическими и фабрическими отношениями. Связь мшанок с численностью беспозвоночных так же хорошо выражена (Sharapova, 2010). Нами проведено сравнение численности нематод, олигохет из сем. Naididae, водных клещей и личинок хирономид в сообществах с доминированием губок, мшанок и личинок хирономид в зооперифитоне озер лесотундры (табл. 3). Средние показатели численности наидид, нематод, водных клещей и личинок хирономид значительно выше (в 3–36 раз) в сообществах с доминированием губок и мшанок. Так, численность наидид в сообществах колониальных беспозвоночных выше, по сравнению с хирономидоценозами, в 3–5 раз, нематод – соответственно, в 4–13 раз, водных клещей – в 3–36 раз, личинок хирономид – в 1.5–8 раз. Полученные результаты свидетельствуют о сильной эдификаторной роли колониальных беспозвоночных в сообществах зооперифитона озер лесотундры Западной Сибири.

Выводы. Зооперифитон озер лесотундры Западной Сибири отличается высоким таксономическим и ценотическим богатством. Из 12 известных ранее групп доминантов, выявленных в различных водоемах и водотоках на территории Западной Сибири, в озерах лесотундры найдено 8. На изученной территории наибольшие биомассы отмечены в сообществах колониальных беспозвоночных, наиболее часто встречались сообщества с доминированием хирономид. В сообществах с доминированием колониальных беспозвоночных губки и мшанки являются детерминантами-

Таблица 3. Численность (экз./м^2) нематод, наидид, водных клещей и личинок хирономид в различных типах сообществ зооперифитона озер лесотундры Западной Сибири

Таксон	Сообщества с доминированием по биомассе		
	губки	мшанки	хирономиды
Nematoda	89–3927 / 1354	65–15290 / 4299	0–1375 / 328
Naididae	5460–145180 / 37766	1785–268686 / 67251	84–30464 / 12019
Hydracarina	0–22540 / 2887	0–560 / 237	0–513 / 79
Chironomidae	3560–45430 / 20974	1560–551540 / 115317	588–36180 / 14052

эдификаторами, влияющими на обитающих вместе с ними беспозвоночных.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны анонимным рецензентам, ценные замечания которых позволили улучшить статью.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 19-04-00270, Российского фонда фундаментальных исследований и Тюменской области, проект № 20-44-720008, а также Департамента образования и молодежной политики Ханты-Мансийского автономного округа – Югры.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреева С.И., Андреев Н.И., Бабушкин Е.С. 2020. Материалы к фауне пресноводных двустворчатых моллюсков водоемов и водотоков восточного склона Полярного и Приполярного Урала // Ruthenica, Russian Malacological Journal. V. 30. № 3. P. 135.

Бабушкин Е.С. 2020. Материалы к фауне двустворчатых моллюсков (Mollusca, Bivalvia) бассейна реки Таз (Западная Сибирь) // Ruthenica, Russian Malacological Journal. V. 30. № 1. P. 13.

Баканов А.И. 1997. Использование характеристик разнообразия зообентоса в мониторинге состояния пресноводных экосистем // Мониторинг биоразнообразия. Москва: Институт проблем экологии и эволюции РАН. С. 278.

Баканов А.И. 2005. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии и гидробиологии. Тольятти: Самарский науч. центр РАН. С. 37.

Бурмакин Е.В. 1941. Кормовые ресурсы Гыданского залива и близлежащих водоемов // Рыбы и рыболовство в бассейне Гыданского залива: Труды НИИ полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. Серия “Промысловое хозяйство”. Вып. 15. Ленинград: Изд-во АН СССР. С. 159.

Водогрецкий В.Е. 1973. Ресурсы поверхностных вод СССР. Алтай и Западная Сибирь. Нижний Иртыш и Нижняя Обь. Ленинград: Гидрометеоиздат. Т. 15. Вып. 3. С. 209.

Гиляров М.С. 1986. Биологический энциклопедический словарь. Москва: Советская энциклопедия. С. 700.

Ильина И.С., Лапшина Е.И., Лавренко Н.Н. и др. 1985. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука. Сибирское отд.

Иоганзен Б.Г., Глазырина Е.И., Залозный Н.А. и др. 1981. Сукцессия водных экосистем в бассейне Средней Оби. Сукцессии животного населения в биоценозах поймы реки Оби. Новосибирск: Наука. Сибирское отд. С. 78.

Иоффе Ц.И. 1947. Донная фауна Обь-Иртышского бассейна и ее рыбохозяйственное значение // Известия Всерос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 25. Вып. 1. С. 113.

Кононова А.С., Кремлева Т.А., Тимшанов Р.И. 2016. Характеристика природных вод Тазовского района и оценка их устойчивости к процессам закисления // Академический журнал Западной Сибири. Сер. Естественные науки. Т. 12. № 3(64). С. 65.

Кремлева Т.А., Паничева Л.П., Третьякова М.Н., Морозова Н.В. 2013. Оценка устойчивости малых озер севера Западной Сибири в отношении процессов закисления // Вестник Тюменского гос. ун-та. № 5. С. 22.

Кузикова В.Б. 1989. Донные зооценозы Обской губы // Сборник научных трудов ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 305. С. 66.

Лещинская А.С. 1962. Зоопланктон и бентос Обской губы как кормовая база рыб // Тр. Салехардского стационара УФ АН СССР. Вып. 2. С. 27.

Павлов Д.С., Мочек А.Д. 2006. Экологический очерк Обь-Иртышского бассейна. Экология рыб Обь-Иртышского бассейна. Москва: Тов-во науч. изданий КМК. С. 6.

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

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

Плигин Ю.В. 2012. Реализация концептуального дуализма в биоценологии на примере зообентоса равнинного водохранилища // Гидробиол. журн. Т. 48. № 3. С. 3.

Полымский В.М. 1971. К лимнологии озер Гыданского полуострова // Изв. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 75. С. 32.

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

Протасов А.А. 1994. Пресноводный перифитон. Киев: Наукова думка.

Протасов А.А. 2002. Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсикология. Киев: Ин-т гидробиологии НАН Украины.

Протасов А.А. 2006. О топических отношениях и консортивных связях в сообществах // Сиб. экол. журн. Т. 13. № 1. С. 97.

Протасов А.А., Юришинец В.И., Морозовская И.А. 2010. Консорция и консортивные отношения в гидробиоценозах // Гидробиол. журн. Т. 46. № 3. С. 3.

Резвой П.Д. 1936. Губки // Фауна СССР. Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР. Т. 2. Вып. 2.

Рихтер Г.Д. 1963. Природные условия и естественные ресурсы СССР. Западная Сибирь. Москва: Изд-во АН СССР.

Румянцев В.А., Кудерский Л.А., Алхименко А.П., Измайлова А.В. 2005. Континентальные водоемы северного сегмента территории России: ресурсы, геоэкология // Экологическое состояние континен-

тальных водоемов северных территорий. Санкт-Петербург: Наука. ВВМ. С. 11.

Соколов И.И. 1940. Hydracarina – водяные клещи. Ч. 1. Hydrachnellae // Фауна СССР. Паукообразные. Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР. Т. 5. Вып. 2.

Соколова А.М., Палатов Д.М. 2014. Комплексы макробеспозвоночных, ассоциированные с пресноводными губками (Demospongiae: Spongilidae) некоторых водоемов Палеарктики // Поволжский экол. журн. № 4. С. 618.

Степанов Л.Н. 2008. Зообентос водоемов и водотоков Среднего Ямала (бассейн Байдарацкой губы) // Научный вестник Ямало-Ненецкого автономного округа. Вып. 8(60). С. 60.

Степанов Л.Н. 2016. Разнообразие зообентоса водоемов и водотоков бассейнов рек Сетная и Нгояха (полуостров Ямал, Ямало-Ненецкий автономный округ) // Фауна Урала и Сибири. № 1. С. 90.

Степанов Л.Н. 2018. Зообентос озер мыса Каменный (полуостров Ямал, Ямало-Ненецкий автономный округ) // Фауна Урала и Сибири. № 1. С. 126. https://doi.org/10.24411/2411-0051-2018-10110

Степанова В.Б., Степанов С.И., Вылежинский А.В. 2010. Многолетние исследования макрозообентоса Обской губы // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтологии. Вып. 11. С. 110.

Трылис В.В. 1997. Сообщества, ассоциированные с пресноводной губкой, как фактор повышения биоразнообразия перифитона // Збереження біорізноманітності в Україні. Київ. С. 53.

Харченко Т.А., Ляшенко А.В., Давыдов О.А. 1989. Консорция пресноводной губки в канале Днепр – Донбасс // Гидробиол. журн. Т. 25. № 1. С. 31.

Шарапова Т.А. 2007 Зооперифитон внутренних водоемов Западной Сибири. Новосибирск: Наука.

Шарапова Т.А. 2012. Основные характеристики зооперифитона крупных рек Западной Сибири (Тюменская область) // Биология внутр. вод. № 4. С. 61.

Шарапова Т.А., Абдуллина Г.Х. 2004. К изучению водных беспозвоночных южных тундр Западной Сибири // Вест. экологии, лесоведения и ландшафтологии. № 5. С. 97.

Шарапова Т.А., Бабушкин Е.С. 2019. Пространственная неоднородность зообентоса и зооперифитона в озерах-старицах (Западная Сибирь) // Биология внутр. вод. № 4–1. С. 68. https://doi.org/10.1134/S0320965219040326

Шарапова Т.А., Гонтарь В.И., Герасимов А.Г. 2019. Местонахождение, морфология и экология *Hyalinella punctata* (Hancock, 1950) (Bryozoa: Phylactolaemata) в континентальных водоемах Западной Сибири // Региональная экология. № 1(55). С. 77. https://doi.org/10.30694/1026-5600-2019-1-77-89

Швер Ц.А. 1991. Климат территории нефтегазовых месторождений на полуостравах Тазовский и Ямал: специализированный справочник. Ленинград: Гидрометеоиздат.

Annandale N. 1915. Description of a freshwater sponge from the North-West of Siberia // Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St. Petersbourg. V. 28. № 9. P. 1.

Arndt W., Viets K. 1938. Die biologischen (parasitologischen) Beziehungen zwischen Arachnoideen und Spongien // Zeitschrift fur Parasitenkunde. Bd 10. S. 67. https://doi.org/10.1007/BF02122224

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

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

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

Chertoprud M.V., Chertoprud E.S., Vorob'eva L.V. et al. 2020. Macrozoobenthic communities of the piedmont and lowland watercourses of the Lower Amur region // Inl. Wat. Biol. V. 13. № 1. P. 51. https://doi.org/10.1134/S1995082920010046

Corallini C., Gaino E. 2003. The caddisfly *Ceraclea fulva* and the freshwater sponge *Ephydatia fluviatilis*: a successful relationship // Tissue and Cell. V. 35. № 1. P. 1. https://doi.org/10.1016/S0040-8166(02)00086-1

Edwards D.D., Vidrine M.F. 2006. Host specificity among *Unionicola* spp. (Acari: Unionicolidae) parasitizing freshwater mussels // J. Parasitol. V. 92. P. 977. https://doi.org/10.1645/GE-3565.1

Gaino E., Lancioni T., La Porta G. et al. 2004. The consortium of the sponge *Ephydatia fluviatilis* (L.) living on the common reed *Phragmites australis* in Lake Piediluco (central Italy) // Hydrobiologia. V. 520. P. 165. https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000027735.11246.41

Klass A.L., Sokolova S.E., Kondakov A.V. et al. 2018. An example of a possible leech-bryozoan association in freshwater // ZooKeys. 794. P. 23. https://doi.org/10.3897/zookeys.794.28088

Lauer T.E., Spacie A. 2004. Space as a limiting resource in freshwater systems: competition between zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) and freshwater sponges (Porifera) // Hydrobiologia. V. 517. P. 137. https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000027342.31716.9a

Lindholm W.A. 1919. Über Binnenmollusken aus dem äussersten Nordwesten Sibiriens // Записки Российской Академии Наук. Серия VIII, по Отд. физико-математических наук. Т. 28. № 10. С. 1.

Matteson J.D., Jacobi G.Z. 1980. Benthic macroinvertebrates found on the freshwater sponge *Spongilla lacustris* // Great Lakes Entomologist. V. 13. № 3. P. 169.

Middendorff A.Th. 1851. Mollusken // Reise in der Äussersten Norden und Osten Sibiriens. Bd II. Th. 1. S. 163.

Pronzato R., Manconi R. 2001. Atlas of European freshwater sponges // Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Ferrara. V. 4. P. 3.

Resh V.H. 1976. Life cycles of invertebrate predators of freshwater sponge // Aspects of Sponge Biology. London: Academic Press. P. 299. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-327950-7.50025-7

Ricciardi A., Reiswig H.M. 1994. Taxonomy, distribution, and ecology of the freshwater bryozoans (Ectoprocta) of eastern Canada // Can. J. Zool. V. 72. P. 339. https://doi.org/10.1139/z94-048

Rintelen Kv., Rintelen Tv., Meixner M. et al. 2007. Freshwater shrimp–sponge association from an ancient lake // Biology Letters. V. 3. P. 262. https://doi.org/10.1098/rsbl.2006.0613

Roback S.S. 1968. Insects associated with the sponge *Spongilla fragilis* in the Savannah River // Notulae Naturae. V. 412. P. 1.

Sharapova T.A. 2008. On the study of zooperiphyton of the cooling pond of the Tyumen Thermal Power Station-1 // Hydrobiol. J. V. 44. № 6. P. 42–53. https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v44.i6.50

Sharapova T.A. 2010. Abiotic and biotic factors affecting zooperiphyton development in a waterflow of a cooling water pool // Contemporary Problems of Ecology. V. 3. № 4. P. 495. https://doi.org/10.1134/S1995425510040144

Sharapova T.A., Babushkin E.S. 2013. Comparison of zoobenthos and zooperiphyton of large and medium rivers // Contemporary Problems of Ecology. V. 6. № 6. P. 622. https://doi.org/10.1134/S1995425513060097

Steffan A.W. 1967. Ectosimbiosis in aquatic insects // Simbiosis. V. II. Ch. 4. New York: Academic Press. P. 207.

Westerlund C.A. 1877. Sibiriens Land-och Sötvatten-Mollusker // Konglige Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. Bd 14. № 12. S. 1.

Westerlund C.A. 1887. Land-och Sötvatten-Mollusker insamlade under Vega Expeditionen // Vega-Expeditionen vetenskapliga iakttagelser. Bd 4. S. 143.

Westerlund C.A. 1897. Beitrage zur Molluskenfauna Russlands // Ежегодникъ Зоологическаго музея Императорской Академіи Наукъ. Т. 2. С. 117.

Taxonomic and Community Composition of the Zooperiphyton in Forest-Tundra Lakes (Western Siberia)

T. A. Sharapova[1, *], A. A. Gerasimova[1], V. I. Gontar[2], E. S. Babushkin[1, 3], V. A. Glazunov[1], S. A. Nikolaenko[1, 4], and A. G. Gerasimov[5]

[1]*Institute of the Problems of Northern Development, Tyumen Scientific Centre, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tyumen, Russia*

[2]*Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg, Russia*

[3]*Surgut State University, Surgut, Russia*

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

[5]*Tyumen branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Tyumen, Russia*

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

The data on the taxonomic and community composition of the forest-tundra lakes are presented. The taxonomic composition included 120 LIT (the Lowest Identified Taxa), the group of insects reached the greatest diversity. Eight types of communities were identified, seven of them were found in floodplain lakes, and five types in non-floodplain lakes. The most common communities were dominated by chironomid larvae. The maximum biomass was recorded in a community dominated by colonial invertebrates, bryozoans and sponges, which serve as determinant of the consortia.

Keywords: zooperiphyton, taxonomic composition, communities, lakes, forest-tundra zone, Western Siberia

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 6, с. 597

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.472:574.587:[595.324+595.34+595.142.3](282.247.11.05)

ОЦЕНКА УРОВНЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ ДЕЛЬТЫ р. ПЕЧОРЫ ПО СТРУКТУРНЫМ ПОКАЗАТЕЛЯМ ДОННЫХ ТАКСОЦЕНОЗОВ Cladocera, Copepoda И Oligochaeta[1)]

© 2021 г. М. А. Батурина[a, *], Е. Б. Фефилова[a]

[a]*Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, Сыктывкар, Россия*

**e-mail: baturina@ib.komisc.ru*

Поступила в редакцию 29.03.2021 г.
После доработки 16.07.2021 г.
Принята к публикации 22.07.2021 г.

Представлен анализ видового богатства и разнообразия микроракообразных (Cladocera, Cyclopoida, Harpacticoida) и малощетинковых червей из зообентоса водотоков и водоемов дельты р. Печоры, Коровинской губы, озер ее островов и примыкающего участка континентальной Малоземельской тундры. Выявлено 87 видов и форм. Показано, что дельта реки, благодаря неоднородности местообитаний и условий среды, характеризуется особым составом фауны этих групп беспозвоночных и структурой таксоценозов. Наибольшее разнообразие изученных групп, согласно индексам Шеннона (H_N), Пиелоу (E), Симпсона (D_S) и Уиттакера (β_w), отмечено для водоемов и водотоков дельты р. Печора, наименьшее – для обследованного участка Малоземельской тундры. На основании проведенного анализа сделано заключение, что бентосные Cladocera, Cyclopoida и Oligochaeta эффективны в роли индикаторов биоразнообразия бассейна р. Печора в ее нижнем течении: обнаружены сходные закономерности в изменчивости показателей разнообразия этих групп и согласованность между распределением показателей их видового богатства.

Ключевые слова: видовой состав, мейобентические ракообразные, олигохеты, альфа- и бета-разнообразие, водоемы и водотоки дельты реки, тундра, Арктика

DOI: 10.31857/S0320965221060036

Estimation of Biodiversity Level of the Pechora River Delta Freshwater Ecosystems on Structure of Bottom Communities of Cladocera, Copepoda, Oligochaeta

M. A. Baturina[1, *] and E. B. Fefilova[1]

[1]*Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia*

**e-mail: baturina@ib.komisc.ru*

The study presents an analysis of the species richness and diversity of micro-crustaceans (Cladocera, Cyclopoida, Harpacticoida) and Oligochaeta from the zoobenthos of streams and waterbodies of the Pechora River Delta, Korovinskaya Bay, the lakes of its islands and the adjoining section of the continental Malozemelskaya tundra. We identified 87 species and forms. It is shown that the Delta, due to the heterogeneity of habitats and environmental conditions, is characterized by a specific composition of the fauna of these groups of invertebrates, as well as the specific structure of taxocenoses. Accordantly Shannon (H_N), Pielou (E), Simpson (D_S), and Whittaker's (β_w) indexes the highest studied groups diversity was noted for the delta streams and waterbodies, the lowest – for the surveyed area of the Malozemelskaya tundra. Based on the analysis, it was concluded that the most effective biodiversity indicators in the Pechora basin in its lower course are benthic Cladocera, Cyclopoida and Oligochaeta. Cross-taxon correlation data on these groups species richness per sample showed that.

Keywords: species composition, meiobenthic crustaceans, oligochaetes, alpha- and beta-diversity, delta streams and waterbodies, tundra, Arctic

[1)]Полный текст статьи опубликован в английской версии журнала *Inland Water Biology*, 2021, Vol. 14, No. 6 и доступен на сайте по ссылке https://www.springer.com/journal/12212.

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 6, с. 598

ИХТИОЛОГИЯ

УДК 597.442

ОСОБЕННОСТИ РОСТА ЭНДЕМИЧНОГО *Aphanius marassentensis* В ВОДОХРАНИЛИЩЕ ХИРФАНЛЫ, ТУРЦИЯ[1]

© 2021 г. Семра Бензер*

Университет Гази, факультет образования, научное образование, Техническая школа, Анкара, Турция

**e-mail: sbenzer@gazi.edu.tr*

Поступила в редакцию 21.01.2021 г.
После доработки 04.03.2021 г.
Принята к публикации 12.05.2021 г.

Выявлены особенности роста и соотношение длины и веса эндемичного *Aphanius marassentensis* Pfleiderer, Geiger & Herder, 2014 в водохранилище Хирфанлы. Случайным методом с использованием жаберных сетей (размер ячеи 1.2 × 2 см) были определены 305 особей (115 самок, 190 самцов). Соотношение длины и веса составило $W = 0.01075342L^{3.415}$ ($R^2 = 0.881$) для самок, $W = 0.01138892L^{3.364}$ ($R^2 = 0.904$) для самцов. Уравнения Берталанфи для самок – $L_t = 6.18\ [1 - e^{-0.191(t + 1.770)}]$, $W_t = 4.01[1 - e^{-0.191\ (t + 1.770)}]$, для самцов – $L_t = 7.07\ [1 - e^{-0.133(t + 2.380)}]$, $W_t = 5.89[1 - e^{-0.133(t + 2.380)}]$. Афаниус – эндемичный вид рыб, что показывает его важность с точки зрения биоразнообразия. Необходимо расширить знания об эндемичных видах и отслеживать тенденции и состояние популяции.

Ключевые слова: Aphanius marassentensis, эндемичный вид, соотношение длины и веса, фон Берталанфи, рыба-убийца

DOI: 10.31857/S0320965221060140

Growth Properties of Endemic *Aphanius marassentensis* in Hirfanlı Reservoir, Turkey

Semra Benzer*

Gazi University, Education Faculty, Science Education, Teknik Okullar, Ankara, Turkey

**e-mail: sbenzer@gazi.edu.tr*

Abstract—Growth properties and length weight relationship are determined for endemic *Aphanius marassentensis* Pfleiderer, Geiger & Herder, 2014 in Hirfanlı Reservoir. A total of 305 individuals are (115 females, 190 males) determined with a random method by using a gill nets (1.2 × 2 cm mesh sizes). Length weight relationship was $W = 0.01075342L^{3.415}$ ($R^2 = 0.881$) for females, $W = 0.01138892L^{3.364}$ ($R^2 = 0.904$) for males. The Von Bertalanffy equations were $L_t = 6.18\ [1 - e^{-0.191(t + 1.770)}]$, $W_t = 4.01\ [1 - e^{-0.191(t + 1.770)}]$ for females, $L_t = 7.07\ [1 - e^{-0.133(t + 2.380)}]$, $W_t = 5.89[1 - e^{-0.133(t + 2.380)}]$ for males. Aphanius is an endemic fish species and it shows its importance in terms of biodiversity. It is necessary to increase knowledge about endemic species and to monitor population trends and status.

Keywords: Aphanius marassentensis, endemic species, length weight relationship, Von Bertalanffy, killifish

[1] Полный текст статьи опубликован в английской версии журнала *Inland Water Biology*, 2021, Vol. 14, No. 6 и доступен на сайте по ссылке https://www.springer.com/journal/12212.

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 6, с. 599–606

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 574.24+57.084+57.033+57.016

ПОКАЗАТЕЛИ КАРДИОАКТИВНОСТИ И ОКСИДАТИВНОГО СТРЕССА МОЛЛЮСКА *Anodonta cygnea* ПРИ КРАТКОСРОЧНОЙ СОЛЕНОСНОЙ ТЕСТ-НАГРУЗКЕ КАК БИОМАРКЕРЫ ДЛЯ ОЦЕНКИ СОСТОЯНИЯ ОРГАНИЗМА И КАЧЕСТВА СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

© 2021 г. С. В. Холодкевич[a, b], Г. М. Чуйко[c, *], А. Н. Шаров[c, d], Т. В. Кузнецова[a], Д. С. Песня[c]

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

[b]*Институт наук о Земле, Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия*

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

[d]*AquaBioSafe, Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия*

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

Поступила в редакцию 09.12.2020 г.
После доработки 04.02.2021 г.
Принята к публикации 04.06.2021 г.

Исследована динамика сердечной активности и биомаркеров оксидативного стресса в жабрах пресноводных двустворчатых моллюсков *Anodonta cygnea* L. в течение кратковременного (1 ч) повышения солености воды до 3‰ и последующего ее восстановления до исходного уровня. Показано, что изменения солености сопровождаются быстрым синхронным ростом частоты сердечных сокращений моллюсков с последующим их возвращением к исходному уровню после снятия соленосного воздействия. Изменения биохимических маркеров состояния оксидативного стресса (активность каталазы, глутатион-S-трансферазы, содержание малонового диальдегида) моллюсков были сходного характера. Однако биохимический ответ имел латентный период продолжительностью до 60 мин при повышении солености и 15 мин – при ее возвращении к первоначальному уровню. Полученные данные свидетельствуют, что такой режим воздействия солености не оказывает неблагоприятного влияния на моллюсков, поэтому может использоваться в качестве тестовой функциональной нагрузки при оценке состояния здоровья моллюсков и определении качества среды их обитания.

Ключевые слова: биомаркеры, частота сердечных сокращений, антиоксидантная система, изменение солености воды, оценка функционального состояния, *Anodonta cygnea*

DOI: 10.31857/S0320965221060085

ВВЕДЕНИЕ

Двустворчатые моллюски – одна из наиболее экологически значимых групп беспозвоночных в водных экосистемах (Алимов, 1981). Они ведут малоподвижный или прикрепленный образ жизни и, будучи активными фильтраторами, выполняют важную роль в самоочищении и поддержании качества поверхностных вод (Ostroumov, 2005). Пропуская через мантийную полость значительные объемы воды, моллюски в значительных количествах аккумулируют в себе большинство растворенных в ней и адсорбированных на взвешенных частицах загрязняющих веществ без их заметной метаболической трансформации, даже тогда, когда они содержатся в воде в низких концентрациях (Turja et al., 2013, 2015; Binelli et al., 2015). Аккумулируя загрязняющие вещества, моллюски подвергаются их воздействию, отвечая на него изменением своего физиолого-биохимического состояния (De Pirro et al., 2001; Richardson et al., 2008; Yeats et al., 2008; Bakhmet et al., 2009; Falfushynska et al., 2009; Guidi et al., 2010 и др.). Все это позволяет использовать показатели функционального состояния моллюсков в качестве биомаркеров загрязнения водной среды (Huggett et al., 1992; Parolini et al., 2016; Magni et al., 2017).

Среди активно изучаемых в последнее время биомаркеров моллюсков – характеристики кардиоактивности, регистрируемой неинвазивно (Kholodkevich et al., 2009; Burnett et al., 2013;

Сокращения: АОЗ – антиоксидантная защита; АФК – активные формы кислорода; GST – глутатион-S-трансфераза; CAT – каталаза; МДА – малоновый альдегид; СОС – состояние окислительного стресса; ЧСС – частота сердечных сокращений; $t_{восст}$ – время восстановления ЧСС.

Bakhmet, 2017), и показатели состояния оксидативного стресса (СОС) (Manduzio et al., 2005; Cossu, 2000; Lushchak, 2011b; Klimova et al., 2020). Чтобы выявить скрытые изменения в организме, вызванные действием неблагоприятных внешних и внутренних факторов, принято подвергать животных функциональным нагрузкам в виде стандартизированных краткосрочных тест-воздействий в пределах толерантного (адаптивного) диапазона, не приводящим к патологическим нарушениям – изменение солености среды, механические, температурные и другие стимулы (Kholodkevich et al., 2009, 2017; Холодкевич и др., 2018). Крайне важно, чтобы тест-воздействие не доставляло тестируемым животным дискомфорта, было универсальным (применимым для разных видов животных), не обладало кумулятивным эффектом, и его можно было легко дозировать по силе и продолжительности (Kholodkevich et al., 2009). Именно таким критериям, на наш взгляд, отвечает краткосрочное изменение солености воды. Оно является одним из наиболее удобных тест-воздействий при использовании в качестве тест-организмов и морских, и пресноводных моллюсков.

Соленость – это важный абиотический экологический фактор, к варьированию которого в пределах толерантного диапазона водные организмы достаточно легко акклимируются. Вместе с тем колебания солености оказывают влияние на все жизненно важные процессы и функции водных животных. Известно, что они влияют на осморегуляцию, синтез белков, потребление кислорода, внутриклеточный кислотно-щелочной баланс и так далее (Хлебович, 1974; Wang et al., 2011). В результате этого наблюдаются сдвиги баланса электролитов и энергетического метаболизма, повышение концентрации стресс-гормонов в тканях, развитие СОС и другие изменения гомеостаза организма (Lushchak, 2011b; Pallavi et al., 2012; Carregosa et al., 2014; Песня и др., 2015). Быстрое (в течение 1–3 мин) экспериментальное снижение солености воды на >30–50% вызывает у морских моллюсков защитно-оборонительную реакцию: полное закрытие створок и быстрый переход на анаэробный обмен, сопровождающийся снижением ЧСС (Kholodkevich et al., 2009).

Однако, чтобы использовать метод функциональной нагрузки, необходимо знать реакцию на тест-воздействие организма, обитающего в условиях относительно чистой, референтной акватории. Ранее выполнены работы по сравнительному изучению реакции кардиоактивности и биомаркеров СОС на краткосрочное снижение солености как тест-воздействия у двустворчатых моллюсков из морских акваторий (Bakhmet et al., 2005; Kholodkevich et al., 2009; 2017; Холодкевич и др., 2018). Сведения о реакции этих биомаркеров у пресноводных моллюсков на повышение солености пока немногочисленны (Песня и др., 2015; Kholodkevich et al., 2019).

Цель работы – исследовать временную динамику показателей сердечной активности и биомаркеров СОС в жабрах пресноводных двустворчатых моллюсков беззубок (*Anodonta cygnea* L., 1758) при кратковременном изменении солености среды и выяснить возможности использования такого воздействия в качестве стандартизованной тестовой функциональной нагрузки при оценке состояния их здоровья и качества среды обитания.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили на взрослых особях двустворчатого пресноводного моллюска *Anodonta cygnea* Linnaeus, 1758 обоего пола с длиной раковины 70–100 мм. Животных собирали вручную с глубины 40–120 см в прибрежной зоне одного из заливов юго-западного побережья Волжского плеса Рыбинского водохранилища в районе впадения р. Сутка вблизи пос. Борок (58°03′45″ с.ш., 38°14′23″ в.д.) в начале августа 2012 г. После вылова и транспортировки в лабораторию моллюсков помещали в аквариум со 150 л природной речной воды, заменяемой каждые двое суток на 1/3 (по 50 л), и природным песчаным грунтом, отобранных в месте их обитания. Перед опытами животных не менее двух недель акклимировали к экспериментальным условиям. Концентрацию растворенного в воде кислорода поддерживали на уровне полного насыщения (9.1 ± 0.1 мг/л) за счет принудительной аэрации, температура воды была 19–21°C, pH 7.8–8.0, минерализация 126.9 ± 11.3 мг/л (соответствовала природному уровню в литоральной зоне водохранилища). Моллюсков кормили 2 раза в неделю в расчете на 150 л воды смесью из 50 г сухих кормовых дрожжей и 50 мл хлореллы из лабораторной культуры, концентрированной центрифугированием и промытой дистиллированной водой. За сутки до начала и во время эксперимента животных не кормили. Остальные условия содержания были, как в акклимационный период. Для измерения кардиоактивности и биохимических показателей использовали 8 и 24 моллюска соответственно.

Соленость воды в экспериментах повышали добавлением в аквариумы 10 л раствора NaCl (х.ч.) с таким расчетом, чтобы за 1 мин достичь конечной концентрации 3 г/л (3‰). Моллюсков экспонировали в солоноватой воде в течение 60 мин. Измерение ЧСС проводили индивидуально на каждой особи разработанным в Санкт-Петербургском научно-исследовательском центре экологической безопасности Российской академии наук (НИЦЭБ РАН) неинвазивным волоконно-оптическим методом, обеспечивающим многоканальную непрерывную длительную реги-

Таблица 1. Средние значения ЧСС и показателей СОС в жабрах *Anodonta cygnea* при изменении солености

Экспозиция, мин	ЧСС, уд./мин	Водорастворимый белок, мкг/мг	МДА	GST	CAT
			пкмоль/мкг белка	нмоль/(мкг белка · мин)	
	Природная вода				
0	12.3 ± 0.2	537.8 ± 35.8	0.98 ± 0.08	2.8 ± 0.09	24.6 ± 2.09
20	12.3 ± 0.3	599.1 ± 52.5	0.82 ± 0.06	2.0 ± 0.24	21.4 ± 2.43
	Замена природной воды на раствор NaCl				
10	18.7 ± 0.5*	553.9 ± 31.9	0.87 ± 0.03	2.9 ± 0.33	22.3 ± 1.16
45	16.8 ± 0.9*	562.2 ± 29.5	0.98 ± 0.16	2.6 ± 0.28	26.5 ± 1.38
60	16.0 ± 0.9*	501.1 ± 87.2	0.97 ± 0.13	2.8 ± 0.39	28.4 ± 6.57
	Замена раствора NaCl на природную воду				
15	13.5 ± 0.8*	539.3 ± 19.5	2.31 ± 0.42*	5.3 ± 0.89*	42.5 ± 7.51*
45	13.3 ± 0.2*	622.0 ± 21.6	0.99 ± 0.21	2.3 ± 0.29	19.4 ± 1.47
100	12.7 ± 0.4	609.4 ± 62.1	1.03 ± 0.19	2.5 ± 0.20	24.8 ± 4.32

* Статистически значимые ($p \le 0.05$) отличия от фоновых значений.

страцию ЧСС в режиме on-line (Kholodkevich et al., 2017). За сутки до начала эксперимента миниатюрные держатели волоконно-оптических датчиков кардиоактивности приклеивали к раковинам моллюсков в области расположения сердца. Кардиоактивность и расчет средних ЧСС анализировали с помощью оригинального программного обеспечения "VarPulse", которое позволяет проводить многоканальную обработку сигнала в реальном времени, включая адаптивную цифровую фильтрацию, передачу, визуализацию и архивирование данных. Время восстановления ЧСС ($t_{восст}$) рассчитывали как время (мин) от начала возвращения солености к исходному уровню до момента устойчивого возвращения кардиоактивности к фоновым значениям и определяли индивидуально для каждого моллюска.

В биохимических экспериментах для измерения биомаркеров СОС отбирали одновременно по три моллюска в каждой временной точке по следующей схеме: при фоновой солености (контроль) – за 20 мин до и непосредственно перед повышением солености (0 и 20 мин), через 10, 45 и 60 мин после начала солевого воздействия и через 15, 45 и 100 мин после его прекращения и замены соленой воды на природную пресную.

Время отбора проб для биохимического анализа определяли в процессе регистрации кардиоактивности, исходя из отчетливых изменений величин ЧСС. Сразу после извлечения из воды моллюсков целиком помещали на 15 мин в жидкий азот (T 196°C) с целью быстрого прекращения биохимических изменений в их тканях. Для последующего анализа использовали жабры. Определяли следующие биомаркеры СОС: содержание продукта перекисного окисления липидов МДА (Владимиров, Арчаков, 1972), активность CAT (КФ 1.11.1.6) (Королюк и др., 1988), активность GST (КФ 2.5.1.18) (Habig et al., 1974). Температуру инкубационной среды при определении активности ферментов поддерживали на уровне 25.0 ± 0.5°C. Содержание общего водорастворимого белка определяли по методу Бредфорд (Bradford, 1976). Более подробно процедура пробоподготовки и проведения биохимических анализов описана ранее (Песня и др., 2015).

Результаты представляли в виде средних и их ошибок ($M \pm SE$). Статистическую значимость различий между выборками оценивали методом однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA, U-критерий Манна–Уитни, $p = 0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

До начала экспериментального повышения солености средняя фоновая ЧСС моллюсков была 12.3 ± 0.2 уд./мин (табл. 1). На добавление раствора NaCl все моллюски отреагировали через 2–3 мин резким повышением ЧСС, в среднем до 18.2 уд./мин (рис. 1).

После замены соленой воды на пресную значения ЧСС моллюсков тестируемой выборки постепенно, в течение 90 ± 18 мин возвращались к их начальным фоновым величинам и оставались на этом уровне до конца эксперимента.

Значения биомаркеров СОС (Песня и др., 2015) не выходили за пределы физиологической нормы (фоновые), пока моллюски пребывали в пресной воде в течение 20 мин наблюдения.

Повышение солености воды и нахождение моллюсков при этих условиях в течение 60 мин не привело к статистически значимым отклонениям по сравнению с нормальным уровнем значений МДА, GST и CAT. Однако через 15 мин после за-

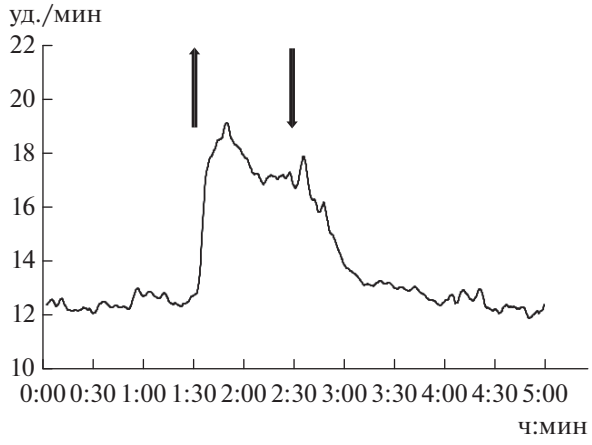

Рис. 1. Изменение средних значений ЧСС во время соленосного теста у *Anodonta cygnea*. Здесь и на рис. 2 стрелка вверх – повышение солености воды (до 3‰), стрелка вниз – начало снижения солености (замена воды на природную). По оси ординат – ЧСС; по оси абсцисс – время от начала эксперимента.

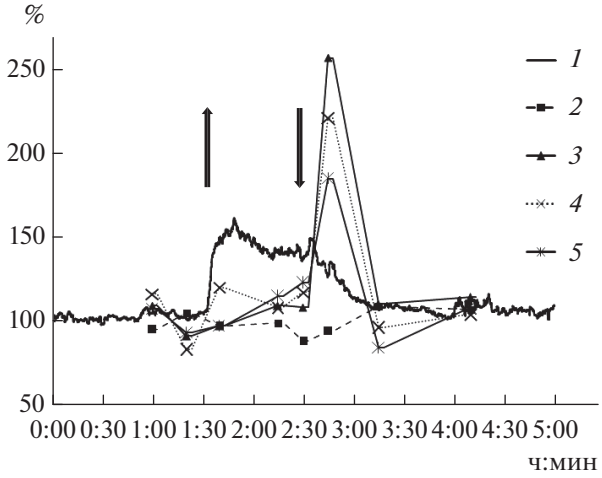

Рис. 2. Изменение относительных значений ЧСС *Anodonta cygnea* и биохимических маркеров СОС во время соленосного теста. *1* – ЧСС, *2* – водорастворимый белок, *3* – МДА, *4* – GST, *5* – КАТ. По оси ординат – относительное отклонение от фоновых значений. По оси абсцисс – время от начала эксперимента.

мены соленой воды на природную у моллюсков наблюдали примерно двукратное повышение величин всех исследуемых показателей СОС. Тем не менее, в течение следующих 30 мин они вернулись к исходным значениям и находились на этом уровне до конца периода наблюдений. Содержание водорастворимого белка статистически значимо не изменялось на протяжении всего эксперимента.

Сравнение данных по динамике ЧСС и биомаркерам СОС во время соленосного теста (рис. 2) показало, что и при экспериментальном повышении солености воды, и при ее возврате к норме реакция сердечно-сосудистой системы моллюсков наступает значительно быстрее, а продолжительность дольше, чем реакция (или ответ) биомаркеров СОС.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Пресноводные моллюски являются гиперосмотичными по отношению к среде обитания. Содержание ионов, особенно Na^+ и Ca^{2+}, в гемолимфе у них существенно выше, чем в пресной воде. Вследствие этого между внутренней средой моллюсков и внешней средой создается осмотический градиент, способствующий диффузии воды внутрь организма. Повышение концентрации Na^+ в воде приводит к снижению осмотического градиента между двумя средами, что сопровождается уменьшением поступления воды в организм. При выравнивании концентраций ионов Na^+ в воде и гемолимфе пресноводные моллюски начинают повышать его уровень во внутренней среде, чтобы обеспечить определенный осмотический градиент для притока воды в организм (Хлебович, 1974; Towle, 1997). Это повышение происходит в пределах физиологической нормы для конкретного вида.

Гемолимфа беззубки в природных условиях имеет низкую концентрацию ионов и изотонична 0.1%-ному раствору NaCl. Для *Anodonta* sp. только совершенно пресная или слегка солоноватая вода (общая соленость ≤2‰) наиболее благоприятна для обитания. Превышение этого уровня солености приводит к нарушению гомеостаза внутренней среды организма моллюсков, что вызывает стресс и запускает процесс адаптации на физиолого-биохимическом уровне. При солености 9‰ большинство особей погибают (Шкорбатов, Старобогатов, 1990). Исходя из того, что критической границей для разделения большинства пресноводных и морских организмов принято считать 6–8‰ (Хлебович, 1974), толерантный диапазон солености для пресноводных двустворчатых моллюсков, включая беззубку, находится в пределах 2–6‰. В этом диапазоне они, по крайней мере на короткое время, способны адаптироваться к повышению солености без серьезных патологических нарушений и возвращаться к исходному морфофункциональному состоянию при ее снижении до нормального уровня.

Показано, что изменение значений различных природных стресс-факторов, включая соленость, вызывает реакцию как со стороны кардиоактивности двустворчатых моллюсков (Bakhmet et al., 2005; Braby, Somero, 2006; Kholodkevich et al., 2017; 2019), так и показателей СОС (Viarengo et al., 1991;

Manduzio et al., 2005; Lushchak, 2011a; Klimova et al., 2017; 2020).

В нашем эксперименте при небольшом увеличении солености (до 3‰) у беззубки уже через 2–5 мин наблюдалось четко выраженное двукратное повышение ЧСС (тахикардия). Ранее показано (Kholodkevich et al., 2019), что такое же по продолжительности (60 мин), но большее по силе (до 6‰) экспериментальное повышение солености вызывает у беззубки, обитающей в пресной воде, быстрое прогрессирующее снижение ЧСС (брадикардия) до минимума, характерного для моллюсков с закрытыми створками (Kholodkevich et al., 2009; 2019). В обоих случаях после снятия соленосного воздействия значения ЧСС через определенное время, зависящее от функционального состояния моллюска, возвращается к исходному (фоновому) уровню.

Полученные результаты не противоречат друг другу, так как оба типа реакции ЧСС могут проявляться у одного вида моллюсков в ответ на воздействие внешних факторов разного уровня. Так, у другого вида пресноводных двустворчатых моллюсков из сем. Unionidae, а именно *Unio pictorum*, реакция на краткосрочное повышение солености до 4‰ выражалась у одних особей тахикардией, у других – брадикардией. Кроме того, было показано, что еще у одного вида пресноводных двустворчатых моллюсков дрейссены речной (*Dreissena polymorpha*) при краткосрочной глубокой гипоксии (концентрация растворенного кислорода 0.56–1.1 O_2 мг/л, экспозиция 96 ч) ЧСС сначала повышается, а затем снижается по сравнению с фоновыми значениями. В отличие от *D. polymorpha* бугская дрейссена (*D. bugensis*) сразу реагирует на такую гипоксию брадикардией (Чуйко и др., 2019). Кроме того, даже когда общий ответ разных видов двустворчатых моллюсков на изменение солености выражается в снижении ЧСС, достаточно часто наблюдается первичная краткосрочная (3–5 мин) тахикардия (Kholodkevich et al., 2009; 2017).

Таким образом, можно предположить, что двустворчатые моллюски имеют две тактики адаптации на уровне кардиоактивности к изменению внешних факторов. При относительно низкой силе и короткой продолжительности воздействия стресс-фактора они способны повысить энергообмен и усилить сердечную деятельность, а также дыхательную и фильтрационную активность, чтобы пропустить через мантийную полость больше воды. Если такая тактика не дает результата, они переходят к другой тактике адаптации к изменению условий среды обитания: плотно закрывают створки, замедляют сердечную и дыхательно-фильтрационную активность, снижают энергообмен и переходят на анаэробное дыхание. В таком состоянии они могут находиться достаточно долгое время.

У беззубки в нашем эксперименте четко выраженные изменения наблюдали не только в ЧСС, но в биохимических параметрах. Известно, что у всех аэробных организмов в процессе окислительного фосфорилирования во время дыхания постоянно образуется в качестве побочных продуктов некоторое количество соединений кислорода с непарным электроном на внешней атомарной оболочке, обозначаемых общим термином “активные формы кислорода” (АФК) (Lushchak, 2011a, 2011b; Klimova et al., 2020). К ним относятся супероксид анион $\left(O_2^{\bullet-}\right)$, гидроксил радикал ($^{\bullet}OH$), пероксид водорода ($H_2O_2$), синглетный кислород и др. АФК очень реакционноспособны и быстро вступают в реакцию с основными биологическими молекулами – белками, липидами и нуклеиновыми кислотами, а также надмолекулярными системами, в частности, биологическими мембранами, повреждая их структуру и нарушая нормальное функционирование. Для контроля образования АФК в организме на клеточном уровне существует система АОЗ, которая осуществляет их инактивацию. В ее состав входят ряд ферментов и низкомолекулярных соединений. В норме эти два процесса, генерирование и инактивация АФК, поддерживают их концентрацию на стабильно низком уровне. Установившийся уровень АФК – это динамический параметр, отражающий баланс между этими двумя процессами. Когда гомеостаз в организме по какой-то причине нарушается, то возможно усиление генерирования АФК и, как следствие, их взаимодействия с биологическими молекулами (липидов, белков, нуклеиновых кислот) – повышение концентрации продуктов их перекисной модификации, например МДА. В ответ происходит активация всех компонентов АОЗ. Такое состояние организма получило название “оксидативного стресса” (СОС). Если при окислительной нагрузке концентрации АФК под воздействием работы АОЗ быстро возвращается к исходному стационарному уровню, то эти события называются “острым окислительным стрессом”. Если эффективность АОЗ недостаточно высока для снижения уровня АФК до исходной стационарной концентрации, повышенный уровень АФК может поддерживаться в течение более длительного периода (так называемый “хронический оксидативный стресс”), и только дополнительное повышение эффективности системы АОЗ может вернуть концентрацию АФК в исходные пределы. При некоторых обстоятельствах АФК не возвращается к начальной концентрации, и она стабилизируется на повышенном уровне, называемом “квазистационарным”. В дальнейшем это может приводить к патологическим морфофункциональным нарушениям в организме.

Показано, что развитие СОС в тканях водных организмов, включая двустворчатых моллюсков, вызывается многими экологическими факторами как природного, так и антропогенного происхождения, в том числе и изменением солености (Lushchak, 2011b; Klimova et al., 2017; 2020). В нашем эксперименте наблюдалось изменение оксидативного статуса в жабрах моллюсков: возрастали концентрация МДА и активность GST и CAT, т.е. развивалось СОС. Однако эти изменения не совпадали по времени с началом повышения солености, а наблюдались через 15 мин после его окончания и носили краткосрочный характер, возвращаясь к исходному уровню показателей СОС через 30 мин после начала подъема, т.е. общая продолжительность реакции была ≤45 мин. Такой характер динамики показателей СОС предполагает у моллюсков развитие острого оксидативного стресса. Однако в отличие от кардиоактивности, биохимический ответ на воздействие данного фактора развивается не сразу, а имеет некоторый латентный период. Его продолжительность при повышении солености ~60 мин, а при возврате к пресной воде 15 мин. Продолжительность ответа в первом случае 15 мин, во втором – 30 мин. Исходя из протокола эксперимента, нельзя установить, был ли возврат к исходному уровню показателей СОС результатом естественного развития острого стресс-ответа, или это произошло в связи со снятием стресс-фактора. Вместе с тем, можно однозначно утверждать, что такое стресс-воздействие носит обратимый характер и не вызывает у моллюсков развитие хронического оксидативного стресса.

Ранее нами показано, что в сходных экспериментах на моллюсках из этой же популяции беззубки, отловленных в сентябре того же года, но при экспозиции к повышенной солености в течение 2 ч также наблюдалась задержка реакции параметров СОС (Песня и др., 2015). При этом содержание МДА возрастало, в то время как активность GST и CAT снижалась. Однако после прекращения гиперосмотического воздействия значения показателей возвращались к исходному уровню. Еще два параметра СОС, активность GST и содержание восстановленного глутатиона, при повышении солености демонстрировали устойчивый рост по сравнению с исходными уровнями, достигая максимальных величин к концу эксперимента т.е., увеличение продолжительности воздействия стресс-фактора несколько меняло характер биохимического ответа. Тем не менее, и в том, и в другом случае наблюдаемые параметры возвращались к исходным уровням после снятия гиперосмотического воздействия.

Выводы. Проведенные эксперименты показывают, что краткосрочное повышение солености до 3‰ вызывает у беззубки изменения в ЧСС и исследуемых показателях СОС, но они носят обратимый характер и быстро возвращаются к исходному уровню после возвращения моллюсков обратно в пресную воду. Кратковременное изменение солености среды в пределах толерантности вида не приводит к устойчивым изменениям в физиологическом состоянии беззубки, а носит обратимый характер и, следовательно, такое воздействие может применяться в качестве тестовой функциональной нагрузки при оценке состояния организма моллюсков и качества среды их обитания.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена с использованием оборудования Ресурсного центра “Обсерватория экологической безопасности” Научного парка Санкт-Петербургского государственного университета.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 121050500046-8 и при финансовой поддержке Правительства Тюменской обл. по проекту Западно-Сибирского межрегионального научно-образовательного центра № 89-ДОН (2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимов А.Ф. 1981. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Ленинград: Наука.

Владимиров Ю.А., Арчаков А.П. 1972. Перекисное окисление в биологических мембранах. Москва: Наука.

Королюк М.А., Иванова Л.И., Майорова И.Г., Токарев В.Е. 1988. Метод определения активности каталазы // Лабораторное дело. № 1. С. 16.

Песня Д.С., Романовский А.В., Чуйко Г.М. и др. 2015. Антиоксидантная система пресноводного двустворчатого моллюска *Anodonta cygnea* L. в условиях краткосрочного изменения солености в эксперименте // Вода: химия и экология. № 6. С. 80.

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

Холодкевич С.В., Кузнецова Т.В., Куракин А.С. и др. 2018. Новый методологический подход к оперативной оценке экологического состояния прибрежных морских акваторий // Известия Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра. Т. 194. С. 215. https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-194-215-238

Чуйко Г.М., Климова Я.С., Шаров А.Н., Холодкевич С.В. 2019. Реакция антиоксидантной защиты и сердечной системы двустворчатых моллюсков *D. polymorpha* и *Dreissena bugensis* на краткосрочную гипоксию // Моллюски: биология, экология, эволюция и формирование малакофаун: Тез. докл. Всерос. науч. конф. с междунар. участием (Борок, 14–18 октября 2019 г.). Ярославль: Филигрань. С. 101.

Шкорбатов Г.Л., Старобогатов Я.И. 1990. Труды Зоологического института АН СССР. Т. 219. Ленинград: Зоол. ин-т.

Bakhmet I.N. 2017. Cardiac activity and oxygen consumption of blue mussels (*Mytilus edulis*) from the White Sea in relation to body mass, ambient temperature and food availability // Polar Biol. V. 40. P. 1959. https://doi.org/10.1007/s00300-017-2111-6

Bakhmet I., Berger V.J., Khalaman V. 2005. The effect of salinity change on the heart rate of *Mytilus edulis* specimens from different ecological zones // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 318. P. 121. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2004.11.023

Bakhmet I.N., Fokina N.N., Nefedova Z.A. et al. 2009. Physiological-biochemical properties of blue mussel *Mytilus edulis* adaptation to oil contamination // Environ. Monit. Assess. V. 155. P. 581. https://doi.org/10.1007/s10661-008-0457-5

Binelli A., Della Torre C., Magni S., Parolini M. 2015. Does zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) represent the freshwater counterpart of *Mytilus* in ecotoxicological studies? A critical review // Environ. Pollut. V. 196. P. 386. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2014.10.023

Braby C.E., Somero G.N. 2006. Following the heart: temperature and salinity effects on heart rate in native and invasive species of blue mussels (genus *Mytilus*) // The Journal of Experimental Biology. V. 209. P. 2554. https://doi.org/10.1242/jeb.02259

Bradford M.M. 1976. A Rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principal of protein dye binding // Anal. Biochem. V. 72. P. 248. https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3

Burnett N.P., Seabra R., De Pirro M. et al. 2013. An improved noninvasive method for measuring heartbeat of intertidal animals // Limnol., Oceanogr.: Meth. V. 11. P. 91. https://doi.org/10.4319/lom.2013.11.91

Carregosa V., Velez C., Soares A.M.V.M. et al. 2014. Physiological and biochemical responses of three Veneridae clams exposed to salinity changes // Comparative Biochemistry and Physiology. Part B. V. 177–178. P. 1. https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2014.08.001

Cossu C., Doyotte A., Babut M. et al. 2000. Antioxidant biomarkers in freshwater bivalves, *Unio tumidus*, in response to different contamination profiles of aquatic sediments // Ecotoxicol. Environ. Safety. V. 45. P. 106. https://doi.org/10.1006/eesa.1999.1842

De Pirro M., Chelazzi G., Borghini F. et al. 2001. Variation in cardiac activity following acute exposure to copper in three co-occurred but differently zoned Mediterranean limpets // Mar. Pollut. Bull. V. 42. № 12. P. 1390. https://doi.org/10.1016/S0025-326X(01)00169-2

Falfushynska H.I., Delahaut L., Stolyar O.B. et al. 2009. Multi-Biomarkers Approach in Different Organs of *Anodonta cygnea* from the Dnister Basin (Ukraine) // Arch. Environ. Contam. Toxicol. V. 57. P. 86. https://doi.org/10.1007/s00244-008-9234-2

Guidi P., Frenzilli G., Benedetti M. et al. 2010. Antioxidant, genotoxic and lysosomal biomarkers in the freshwater bivalve (*Unio pictorum*) transplanted in a metal polluted river basin // Aquat. Toxicol. V. 100. P. 75. https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2010.07.009

Habig W.H., Pabst M.J., Jacoby W.B. 1974. Glutathion-S-transpherase: the first step in mercapture acid formation // J. Biol. Chem. V. 249. P. 7130.

Huggett R.J., Kimerle R.A., Mehrle P.M., Jr., Bergman H.L. 1992. Biomarkers: biochemical, physiological, and histological markers of anthropogenic stress. SETAC special publication series. Boca Raton: Lewis Publishers.

Kholodkevich S.V., Kuznetsova T.V., Trusevich V.V., Kurakin A.S. 2009. Peculiarities of valve movements and cardiac activity in bivalve mollusks under different stressors actions // J. Evol. Biochem. Physiol. V. 45. № 4. P. 524. https://doi.org/10.1134/S0022093009040100

Kholodkevich S.V., Kuznetsova T.V., Sharov A.N. et al. 2017. Applicability of a bioelectronic cardiac monitoring system for the detection of biological effects of pollution in bioindicator species in the Gulf of Finland // J. Marine Systems. V. 171. P. 151. https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2016.12.005

Kholodkevich S.V., Sharov A.N., Chuiko G.M. et al. 2019. Quality Assessment of Freshwater Ecosystems by the Functional State of Bivalved Mollusks // Water Resour. V. 46. № 2. P. 249. https://doi.org/10.1134/S0097807819020064

Klimova Y.S., Chuiko G.M., Gapeeva M.V., Pesnya D.S. 2017. The use of biomarkers of oxidative stress in zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) for chronic anthropogenic pollution assessment of the Rybinsk Reservoir // Contemporary Problems of Ecology. V. 10. № 2. P. 178. https://doi.org/10.1134/S199542551702007X

Klimova Y.S., Chuiko G.M., Pesnya D.S., Ivanova E.S. 2020. Biomarkers of Oxidative Stress in Freshwater Bivalve Mollusks (Review) // Inland Water Biol. V. 13. № 4. P. 681. https://doi.org/10.1134/S1995082920060073

Lushchak V.I. 2011a. Adaptive response to oxidative stress: Bacteria, fungi, plants and animals // Comparative Biochemistry and Physiology. Part C. V. 153. P. 175. https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2010.10.004

Lushchak V.I. 2011b. Environmentally induced oxidative stress in aquatic animals // Aquat. Toxicol. V. 101. P. 13. https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2010.10.006

Magni S., Parolini M., Torre C.D. et al. 2017. Multi-biomarker investigation to assess toxicity induced by two antidepressants on *Dreissena polymortha* // Sci. Total Environ. V. 578. P. 452. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.10.208

Manduzio H., Rocher B., Durand F. et al. 2005. The point about oxidative stress in mollusks // Information Systems Journal. V. 2. P. 91.

Ostroumov S.A. 2005. Some aspects of water filtering activity of filter-feeders // Hydrobiologia. V. 542(1). P. 275. https://doi.org/10.1007/s10750-004-1875-1

Pallavi P.N., Nagur Babu K., Reddy D.C., Kalarani V. 2012. Antioxidant Defenses and Oxidative Stress Parameters in Tissues of Penaeus monodon Acclimated to Different Salinities // World J. Fish and Marine Sciences. V. 4(5). P. 539. https://doi.org/10.5829/idosi.wjfms.2012.04.05.64103

Parolini M., Magni S., Castiglioni S., Binelli A. 2016. Amphetamine exposure imbalanced antioxidant activity in the bivalve *Dreissena polymorpha* causing oxidative

stress and genetic damage // Chemosphere. V. 144. P. 207. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2015.08.025

Richardson B.J., Mak E., De Luca-Abbott S.B. et al. 2008. Antioxidant responses to polycyclic aromatic hydrocarbons and organochlorine pesticides in green-lipped mussels (*Perna viridis*): do mussels "integrate" biomarker responses? // Mar. Poll. Bull. V. 57. P. 503. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2008.02.032

Towle DW. 1997. Molecular approaches to understanding salinity adaptation of estuarine animals // Am. Zool. V. 37. P. 575.

Turja R., Soirinsuo A., Budzinski H. et al. 2013. Biomarker responses and accumulation of hazardous substances in mussels (*Mytilus trossulus*) transplanted along a pollution gradient close to an oil terminal in the Gulf of Finland (Baltic Sea) // Comp. Biochem. Physiol. Part C. V. 157. P. 80. https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2012.09.006

Turja R., Lehtonen K.K., Meierjohann A. et al. 2015. The mussel caging approach in assessing biological effects of wastewater treatment plant discharges in the Gulf of Finland (Baltic Sea) // Marine Pollution Bulletin. V. 97(1–2). P. 135. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.06.024

Viarengo A., Canesi L., Pertica M., Livingstone D.R. 1991. Seasonal variations in the antioxidant defence systems and lipid peroxidation of the digestive gland of mussels // Comp. Biochem. Physiol. V. 100C. P. 187. https://doi.org/10.1016/0742-8413(91)90151-I

Wang Youji, Menghong Hu, Wai Hing Wong et al. 2011. The combined effects of oxygen availability and salinity on physiological responses and scope for growth in the green-lipped mussel *Perna viridis* // Marine Pollution Bulletin. V. 63. P. 255. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2011.02.004

Yeats P., Gagné F., Hellou J. 2008. Body burden of contaminants and biological effects in mussels: an integrated approach // Environ. Inter. V. 34. P. 254. https://doi.org/10.1016/j.envint.2007.08.009

Indicators of Cardioactivity and Oxidative Stress of the Mollusk *Anodonta cygnea* Under Short-Term Salt Test Load as Biomarkers for Assessing the State of the Organism and the Quality of the Habitat

S. V. Kholodkevich[1, 2], G. M. Chuiko[3, *], A. N. Sharov[3, 4], T. V. Kuznetsova[1], and D. S. Pesnya[3]

[1]*St. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Scientific Research Centre for Ecological Safety of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

[2]*St. Petersburg State University, St. Peterburg, Russia*

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

[4]*AquaBioSafe, Tyumen State University, Tyumen, Russia*

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

The dynamics of cardiac activity and biomarkers of oxidative stress in the gills of freshwater bivalve mollusks *Anodonta cygnea* during a short-term (1 hour) increase in water salinity to 3‰ and its subsequent recovery to the initial level (total mineralization 150 mg/L) were studied. It has been shown that changes in salinity are accompanied by a rapid synchronous increase in the heart rate (HR) of mollusks with their subsequent return to the initial level after the removal of salinity. Changes in biochemical markers of the state of oxidative stress (activity of catalase, glutathione-S-transferase, malondialdehyde content) in mollusks had a similar character. However, the biochemical response had a latency period of up to 60 min with an increase in salinity and 15 min - with its return to the initial level. The data obtained indicate that this mode of exposure to salinity does not adversely affect the mollusks. Therefore, it can be used as a test functional load in assessing the health of mollusks and determining the quality of their habitat.

Keywords: biomarkers, heart rate, antioxidant system, changes in water salinity, assessment of the functional state, *Anodonta cygnea*

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 6, с. 607–618

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.2/.5-111.12

СОДЕРЖАНИЕ МЕТГЕМОГЛОБИНА В КРОВИ КОСТИСТЫХ РЫБ: ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ И ЕСТЕСТВЕННЫХ ПРОЦЕССОВ В ОРГАНИЗМЕ (ОБЗОР)

© 2021 г. А. А. Солдатов*

Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Российской академии наук, Севастополь, Россия

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

Поступила в редакцию 24.02.2021 г.
После доработки 22.03.2021 г.
Принята к публикации 12.05.2021 г.

Обобщена информация о факторах, определяющих рост содержания метгемоглобина (MtHb) в крови костистых рыб. Показано, что переход гемоглобина в ферри-форму у рыб может быть обусловлен не только случаями токсической метгемоглобинемии. Значительный рост концентрации MtHb в крови у них наблюдается также в условиях внешней гипоксии и гипотермии. Это может быть обусловлено повышенным содержанием дезоксиформы пигмента (гипоксия) и снижением активности NADH-диафоразы (гипотермия). Также у рыб отмечено периодическое повышение содержания MtHb в крови на протяжении годового цикла. Такое состояние приурочено к преднерестовому и нерестовому периодам и связано с моноцикличностью функционирования кроветворной ткани. Активный эритропоэз у рыб происходит только в постнерестовый период в течение двух-трех месяцев. В остальное время в системе красной крови преобладают деструктивные процессы, которые отражаются на числе циркулирующих эритроцитов и уровне окислительных процессов в них. Гемоглобины рыб, в сравнении с таковыми млекопитающих, оказались менее стойкими к окислительной нагрузке, что, по-видимому, связано с нестабильностью и низкой эффективностью NADH-диафоразы в клетках красной крови данной группы организмов. При этом эритроциты рыб отличаются высоким содержанием глутатиона (GSH), особенно в пересчете на гемоглобин (индекс GSH/Hb), что обусловлено высокой эффективностью реакций пентозного шунта, позволяющей поддерживать высокий уровень NADPH в клетке. Данная особенность, вероятно, компенсирует низкую активность NADH-диафоразы. В случае нитритной интоксикации отмечено протекторное действие на гемоглобин со стороны Cl^- и адреналина. Оно в значительной степени понижало токсический эффект NO_2^-. Обсуждаются механизмы, ответственные за переход гемоглобина рыб в окисленное состояние.

Ключевые слова: метгемоглобин, NADH-диафораза, эритроциты, гипоксия, гипотермия, годовой цикл, морские рыбы

DOI: 10.31857/S0320965221060176

ВВЕДЕНИЕ

Эритроциты находятся в среде с более высокой концентрацией кислорода, чем большинство клеток, и потенциально подвержены повреждающему действию окислителей. При этом гемоглобин может одновременно находиться в нескольких функциональных состояниях: оксиформа (HbO_2), дезоксиформа (Hb), окисленная форма (MtHb). В норме комплекс его с кислородом (HbO_2) диссоциирует с сохранением железа в геме в ферросостоянии (Fe^{2+}-Hb) (Schechter, 2008):

$$\left(Fe^{2+}\right)HbO_2 \rightarrow \left(Fe^{2+}\right)Hb + O_2.$$

Однако в некоторых случаях деоксигенация сопровождается образованием супероксид аниона ($^{\bullet}O_2^-$) и переходом железа в геме в трехвалентное состояние (Fe^{3+}-Hb, мет-форма, MtHb) (Schechter, 2008):

$$\left(Fe^{2+}\right)HbO_2 \rightarrow \left(Fe^{3+}\right)Hb + {}^{\bullet}O_2^-.$$

Существует специфический ферментативный механизм восстановления метгемоглобина (MtHb). Ключевая роль в нем принадлежит NADH-диафоразе (КФ 1.6.2.2), которая переносит электрон с NADH на цитохром b_5, а затем на MtHb (Percy, Lappin, 2008):

Сокращения. GSH – глутатион, MtHb – метгемоглобин; CAT – каталаза (КФ 1.11.1.6); SOD – супероксиддисмутаза.

$$\mathrm{NADH} + \mathrm{cyt}b_5\left(\mathrm{Fe}^{3+}\right) \rightarrow \mathrm{cyt}b_5\left(\mathrm{Fe}^{2+}\right) + \mathrm{MtHb} \rightarrow$$
$$\rightarrow \mathrm{cyt}b_5\left(\mathrm{Fe}^{3+}\right) + \mathrm{Hb}.$$

В процессе восстановления MtHb принимают участие также GSH, аскорбиновая кислота, токоферол (Krishna, Venkataramana, 2007).

Ядерные эритроциты рыб имеют тот же антиоксидантный комплекс, что и безъядерные эритроциты высших позвоночных (Mather-Mihaich, Di-Giulio, 1991; Zikic et al., 1991). В них выявлена NADH-диафораза (Tucker, MacMillan, 1992; Schoore et al., 1995). Первые сведения о существовании данного фермента в эритроцитах рыб были получены в 1982 г. для кошачьего сомика (Huey, Beitingh, 1982). Несколько позже NADH-диафоразу обнаружили в эритроцитах угря и балтийской семги (Hardig, Hoglund, 1983; Kawatsu et al., 1987). Установлено, что в восстановлении MtHb у рыб может принимать участие также токоферол и аскорбиновая кислота (Wise, Tomasso, 1988; Sajiki, Takahashi, 1991). Однако действие их менее специфично, чем NADH-диафоразы. Показано, что активность некоторых ферментов (пероксидазы, КФ 1.11.1.1–1.11.1.10, супероксиддисмутазы, КФ 1.15.1.1) и концентрация восстановителей (GSH) превышает таковые у человека (Wdzieczak et al., 1982; Dafre, Reischl, 1997). Вместе с тем устойчивость респираторных пигментов рыб к окислению оказалась существенно ниже. В сравнении с млекопитающими переход гемоглобина в мет-форму и лизис эритроцитов у них происходит при более низких концентрациях H_2O_2 (Kawatsu et al., 1991; Alayash et al., 1993; Powell, Perry, 1997). Уровень MtHb в крови при этом может превышать 10% (Hardig, Hoglund, 1983; Sajiki, Takahashi, 1991). У человека в норме уровень данного соединения ≤1% (Schechter, 2008). Данный факт связывают с наличием у рыб нестабильных гемоглобинов (Blair et al., 2020). Особенно хорошо это заметно при изучении гетерогенных комплексов данного белка (Giles, 1991; Imsland et al., 1997; Soldatov et al., 2004). Исследования, проведенные на усаче (*Barbus holubi* Steindachner, 1894) и соме (*Clarius gariepinus* Burchell, 1822), показали существование различий в устойчивости к окислению отдельных компонентов гемоглобиновой системы у этих видов рыб (Hattingh, Du Toit, 1973). Так, у сома MtHb обнаружен в двух из шести фракций, причем, одна содержала его в большом количестве (~50%). У усача гемоглобин представлен тремя компонентами и во всех был обнаружен MtHb в количестве от 4.4 до 85.0%.

Особый интерес представляют случаи спонтанного роста уровня MtHb в крови рыб без видимых признаков токсической метгемоглобинемии. К ним можно отнести периодическое повышение уровня MtHb в крови некоторых видов на протяжении годового цикла (Hardig, Hoglund, 1983; Soldatov, Maslova, 1989), нахождение рыб в условиях гипо- и гипертермии (30–40°C) (Koudela, Zitkova, 1991; Jensen et al., 1998; Andreeva, Ryabtseva, 2011), гипоксии (Affonso et al., 2002; Chen et al., 2017) и др.

В настоящем обзоре рассмотрены не только токсические варианты метгемоглобинемии. Особое внимание уделяется естественным состояниям, при которых происходит самопроизвольный рост концентрации MtHb в крови рыб.

ТОКСИЧЕСКАЯ МЕТГЕМОГЛОБИНЕМИЯ У РЫБ

Большое число публикаций посвящено токсическим вариантам метгемоглобинемии. Процесс перехода гемоглобина в мет-состояние может быть индуцирован рядом агентов: нитритом, нитратами, анилином, нитробензолом и рядом других соединений (Anuradha, Subburam, 1995; Schoore et al., 1995; Mathies, Mauldin, 2020). Особое внимание уделяется действию нитритов (Tucker, MacMillan 1992; Anuradha, Subburam, 1995; Schoore et al., 1995; Yavuzcan et al., 2006). В условиях искусственного выращивания рыб концентрация данных соединений в воде может существенно повышаться. Это приводит к значительному увеличению уровня MtHb, что снижает кислородную емкость крови и вызывает развитие состояния гипоксии у рыб (Tomasso, 1994; Bieniarz et al., 1995; Saoud et al., 2014). При этом содержание окисленного пигмента в крови может повышаться до ≥50% (Hofer, Gatumu, 1994; Yavuzcan et al., 2006). Рост концентрации MtHb обычно происходит на фоне развития выраженной анемии, число эритроцитов и концентрация гемоглобина в крови снижаются (Hilmy et al., 1987; Wang, Hu, 1989). Это еще более усугубляет развитие состояния гипоксии и сопровождается гибелью рыб. Сравнительная оценка чувствительности респираторных пигментов рыб к действию NO_2^- показала наличие существенных расхождений (Велдре, Роома, 1990). Так, если у радужной форели достоверный рост содержания MtHb отмечен при концентрации NO_2^- 0.096 мг/л (Smith, Russo, 1975), то у сомика (*Ictalurus punctatus*) лишь при 1.31 мг/л (Urrutia, Tomasso, 1987).

Отмечено, что переход гемоглобина в MtHb в присутствии NO_2^- легче всего происходит в дезоксисостоянии, чем в оксигенированном пигменте (Jensen, 1990). Это связано с тем, что в неоксигенированном гемоглобине ферро-ион находится в высокоспиновом состоянии (Уайт и др., 1981). Четыре из пяти 3d-орбиталей валентной оболочки содержат по одному неспаренному электрону. Радиус высокоспинового железа велик, поэтому оно смещается относительно плоскости порфиринового кольца на 0.06 нм в сторону координационно связанной с ним имидазоль-

ной группы гистидина. Присоединение кислорода переводит железо в низкоспиновое состояние, в котором все электроны спарены. Радиус Fe^{2+} уменьшается, и оно входит в центр порфиринового кольца. Отсюда следует, что любые изменения, влекущие за собой изменение низкоспинового состояния Fe^{2+} в HbO_2 комплексе, могут стать причиной отрыва электрона от железа и приводить к его окислению. Решающее значение при этом имеет взаимодействие между проксимальным гистидином и Fe^{2+}.

ПРОТЕКТОРНОЕ ДЕЙСТВИЕ ХЛОРИДОВ И АДРЕНАЛИНА

В серии исследований отмечено, что хлориды обладают защитным действием, снижая или предотвращая развитие метгемоглобинемии в условиях нитритной интоксикации организма (Rodriguez-Moreno, Tarazona, 1994; Bowser et al., 2011). Предполагается, что протекторное действие Cl^- реализуется на уровне жабр. Доказательство этого – снижение концентрации NO_2^- в плазме крови у животных, находящихся в среде с повышенным содержанием Cl^- (Tomasso et al., 1979). У рыб с пониженным уровнем хлоридных клеток в жабрах рост NO_2^- в плазме более выражен (Williams, Eddy, 1988a). В то же время, ряд исследователей считают, что механизм защитного действия Cl^- на гемоглобин в условиях нитритного загрязнения до конца не выяснен (Tomasso, 1994). Не исключается также непосредственное влияние Cl^- на молекулу пигмента. Показано, что процесс образования MtHb в присутствии нитрозопроизводных бифенилэфирных гербицидов зависит от числа молекул Cl в данных соединениях: чем это число больше, тем ниже уровень окисленного пигмента (Miyauchi et al., 1979). Вместе с тем на некоторые виды рыб (горбыль *Sciaenops ocellatus*) Cl^- не оказывает заметного влияния (Wise, Tomasso, 1988). Менее выраженное протекторное действие отмечено также со стороны HCO_3^- (Tomasso et al., 1979), K^+, Na^+ и Ca^{2+} (Велдре, Роома, 1990).

Длительное содержание рыб в среде с высокой концентрацией NO_2^- в ряде случаев сопровождалось компенсацией отмеченных в начале негативных изменений. Содержание NO_2^- в плазме и концентрация MtHb снижались на фоне увеличения уровня адреналина и появления в крови новой популяции мелких эритроцитов (Williams, Eddy, 1988b). Введение в инкубационную среду амилорида (усиливает выведение Na^+ и Cl^- на уровне почечных канальцев) подавляло действие адреналина (Paajaste, Nikinmaa, 1991). Это указывает на то, что в основе, отмеченной выше реакции, лежит Na^+/H^+-обмен на уровне мембран циркулирующих клеток красной крови. Вход Na^+ в эритроциты и его выход должны сопровождаться соответственно увеличением и снижением внутриклеточного уровня Cl^-, который препятствует переходу гемоглобина в окисленное состояние. В этом, по-видимому, и следует усматривать механизм защитного действия адреналина.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА КОНЦЕНТРАЦИИ МЕТГЕМОГЛОБИНА В КРОВИ РЫБ

Как уже отмечали, респираторные пигменты у рыб отличаются низкой устойчивостью к окислению в сравнении с высшими позвоночными (Kawatsu et al., 1991; Alayash et al., 1993; Powell, Perry, 1997). Они могут периодически переходить в ферри-форму без видимых признаков токсической метгемоглобинемии. Такое состояние обнаружено у отдельных видов на протяжении годового цикла (Hardig, Hoglund, 1983; Дубинина и др., 1988; Soldatov, Maslova, 1989). Максимальная концентрация метгемоглобина выявлена у *Gadus morhua* – 27% (Graham, Fletcher, 1986). При этом сезонная динамика уровня MtHb в крови имеет явно выраженную видовую специфичность и обычно не отражает естественный ход изменения температуры и фотопериода (Graham, Fletcher, 1986; Soldatov, Maslova, 1989). Анализ причин роста доли окисленного пигмента в крови рыб в течение годового цикла показал, что он обусловлен особенностью течения эритропоэтических процессов в кроветворной ткани. Наиболее активная пролиферация и дифференцировка эритроидных элементов происходит в пронефросе и отчасти в мезонефросе (Флерова и др., 2020) в постнерестовый период и продолжается в течение двух-трех месяцев (Maslova et al., 1988; Andreeva et al., 2017a). В остальное время кроветворная ткань выключена из активного функционирования. Это приводит к постепенному старению циркулирующей эритроцитарной массы. Активность NADH-диафоразы в эритроцитах падает, что приводит к росту концентрации MtHb в крови (Soldatov, Maslova, 1989).

Для уточнения механизмов, определяющих изменение концентрации гемоглобина и метгемоглобина в течение года, исследована эритропоэтическая активность кроветворной ткани пронефроса у кефали и камбалы (Maslova et al., 1988). Показано, что активная пролиферация и дифференцировка эритроидных элементов в головной почке происходила только в постнерестовый период и наблюдалась в течение 1.5–2 мес. Об этом свидетельствовало значительное увеличение эритроидной популяции клеток в пронефросе, рост индекса импульсного мечения клеток ^3H-тимидином, появление в периферическом русле пролиферирую-

щих базофильных нормобластов. В остальные периоды годового цикла происходило созревание и старение образованной эритроцитарной массы, что отражает снижение ее устойчивости к кислотному фактору. Кроветворная ткань при этом была выключена из активного функционирования. Именно кратковременность эритропоэтических процессов в течение года, по-видимому, – основная причина того, что спустя 8–10 мес, к началу следующего нерестового периода эритроцитарное равновесие смещено в пользу деструктивных процессов и сопровождалось снижением числа эритроцитов и концентрации гемоглобина в крови.

Угнетение эритропоэза, снижение числа эритроцитов и концентрации гемоглобина в крови в период нереста отмечено в работах ряда авторов (Raizada, Singh, 1981; Маслова, Тавровская, 1991; Ranzani-Paiva, 1995). Наряду со смещением эритроцитарного равновесия, снижение кислородной емкости крови в преднерестовый период может быть связано и с белковой недостаточностью в организме рыб, развивающейся на основе активной генерации половых продуктов. Известно, что белковая недостаточность всегда сопряжена с более или менее выраженной анемией у рыб (Kokkidis et al., 2000). Анемия и гипоксия, в свою очередь, служат мощным фактором выработки эритропоэтинов и активизации эритропоэза у рыб (Weinberg et al., 1976; Marinsky et al., 1990; Murad et al., 1990; Houston et al., 1996; Rothmann et al., 2000). О возможности продукции данных соединений в организме рыб свидетельствуют работы, выполненные на радужной форели (Wickramasinghe, 1993). Иммунохимически эритропоэтины идентифицированы у этого вида в почках, селезенке, печени и плазме крови. Местом их образования, по-видимому, являются почки. Здесь обнаружена самая высокая концентрация эритропоэтинов. Отмечено также, что продукция эритропоэтинов в организме рыб положительно коррелирует с содержанием половых гормонов в крови (тестостерона), т.е. нерест и образование эритроцитов кроветворной тканью – сопряженные процессы (Pottinger, Pickering, 1987). В связи с этим, интенсификация процессов пролиферации и дифференцировки клеток эритроидного ряда в кроветворной ткани в постнерестовый период является вполне закономерным следствием анемичного состояния рыб в преднерестовый период.

Кратковременность функционирования кроветворной ткани в течение года, по-видимому, – основная причина того, что спустя 8–10 мес, к началу следующего нерестового периода эритроцитарное равновесие смещалось в пользу деструктивных процессов. Это сопровождалось снижением числа эритроцитов и концентрации гемоглобина в крови. Такая ситуация возможна только в случае, если циркулирующие клетки красной крови будут иметь высокую продолжительность жизни. Исследования, выполненные на ряде пресноводных рыб с применением ^{3}H-тимидина, показали, что средняя продолжительность жизни зрелого эритроцита у них составляет >315 сут (Золотова, 1989), что согласуется с выявленной закономерностью.

Из представленной информации следует, что в течение 8–10 мес в году обновление циркулирующих эритроцитов у рыб не происходит и, соответственно, должно приводить к равномерному старению клеток и снижению их кислотной резистентности. Доказательство этого – анализ кислотных эритрограмм кефалей (Солдатов, 2005). От осени к лету устойчивость циркулирующих эритроцитов к кислотному воздействию равномерно снижается. Об этом свидетельствует значительный рост числа клеток красной крови, лизируемых в первые 2.5 мин, и снижение числа эритроцитов, лизируемых после 5.5 мин. Следует отметить, что нерест кефали-сингиля происходит в течение августа–сентября (Гриценко и др., 2006).

Известно, что активность ферментативных систем антиоксидантной защиты у старых эритроцитов снижена (Phillips et al., 2000; Lund et al., 2000). Это, как следствие, должно сопровождаться окислительной модификацией белков и гемоглобина, в частности. В исследованиях, выполненных на некоторых видах черноморских рыб, показано, что в преднерестовый период происходило снижение активности NADH-диафоразы эритроцитов (Soldatov, Maslova, 1989). По мнению Р.Е. Регана и Д.Г. Дреннана (Reagan, Drennan, 1993), данный фермент – ключевой в восстановлении метгемоглобина у рыб. Он играет роль специфического переносчика электронов от NADH через цитохром b_5 на молекулу окисленного респираторного пигмента. Поэтому рост содержания метгемоглобина в крови рыб в преднерестовый период, очевидно, неслучайный.

УРОВЕНЬ МЕТГЕМОГЛОБИНА В КРОВИ РЫБ И ТЕМПЕРАТУРА

Температура – один из важнейших факторов водной среды. Обладающая высокой теплоемкостью и теплопроводностью вода не допускает существенных изменений значений этого фактора, поэтому большинство водных пойкилотермов обитает в относительно постоянных температурных условиях. Однако сезонные вариации температуры среды оказывают весьма существенное влияние на многие молекулярные системы организма рыб, и гемоглобин в этой связи не является исключением. Уровень окисленного пигмента в крови в течение годового цикла может превышать 10% (Hardig, Hoglund, 1983; Soldatov, Maslova, 1989). У некоторых видов рыб он достигает 31% (Черникова, 1974). Данное явление наблюдается

как при высоких, так и низких температурах среды и скорее отражает динамику естественных функциональных состояний организма рыб, нежели непосредственное влияние температурного фактора. Об этом свидетельствуют данные предыдущего раздела.

Вместе с тем исследования, выполненные в условиях эксперимента, показали существенное влияние температуры на уровень MtHb в крови рыб. При ее понижении доля окисленного пигмента в крови рыб повышалась (Солдатов, 1989; Koudela, Zitkova, 1991; Jensen, Nielsen, 2018). Рост концентрации MtHb коррелировал со снижением активности NADH-диафоразы (Солдатов, 1989; Schoore et al., 1995). Расхождение результатов натурных (сезонные изменения температуры) и экспериментальных исследований определялось, по-видимому, тем, что постановка срочного эксперимента приходилась на одно и то же естественное функциональное состояние организма. Это исключало многофакторность характерную для условий внешней среды, т.е. позволяло изучать влияние температуры как самостоятельного фактора.

ГИПОКСИЯ И УРОВЕНЬ МЕТГЕМОГЛОБИНА В КРОВИ РЫБ

Случаи перехода гемоглобина в мет-форму в условиях гипоксии отмечены во многих работах, выполненных на низших и высших позвоночных (Affonso et al., 2002; Chen et al., 2017). Эта информация получена в основном в условиях *in situ* или экспериментов *in vivo*, которые не исключают влияние и других факторов. Недавно получены аналогичные результаты и для условий *in vitro* (Soldatov et al., 2020). Реакция достаточно парадоксальна, так как наблюдается при низком уровне окислительной нагрузки. При этом отмечено, что деоксигенированный гемоглобин легче подвергается окислению (Mansouri, 1981; Jensen et al., 1998), так как в дезоксиформе гемоглобина ферро-ион находится в высокоспиновом состоянии (четыре неспаренных электрона) (Уайт и др., 1981), как было сказано выше. Роль акцептора электрона при этом может выполнять молекула кислорода, что приводит к образованию $^{\bullet}O_2^-$:

$$\left(Fe^{2+}\right)Hb + O_2 \rightarrow \left(Fe^{3+}\right)Hb + {}^{\bullet}O_2^-.$$

В условиях гипоксии доля дезоксиформы повышается, что должно усиливать процессы автоокисления гемоглобина. При этом в венозной крови достаточно свободного кислорода способного принять электроны от Fe^{2+}, так как диффузия его в ткани ограничивается из-за низких концентрационных градиентов в системе “кровь → ткани”.

Не следует исключать из внимания и тот факт, что в условиях нормоксии в ядерных эритроцитах рыб активно протекают аэробные процессы. Об этом свидетельствует наличие в них митохондрий (Boutilier, Ferguson, 1989; Phillips et al., 2000). При дефиците кислорода в клетках красной крови должна повышаться роль реакций гликолиза, которые могут иметь два следствия: снижение величины внутриклеточной pH и возникновение дефицита NADH. Это должно сопровождаться снижением активности NADH-диафоразы, которая выполняет роль специфического переносчика электрона с NADH на цитохром b_5, а затем на MtHb (Percy, Lappin, 2008). Действительно, при гипоксии наблюдается существенное закисление внутриклеточной среды эритроцита (Adragna et al., 2004). Это должно ограничивать активность NADH-диафоразы и способствовать переходу гемоглобина в окисленное состояние. Показано также, что значительное снижение pH ускоряет процесс автоокисления гемоглобина (Perutz, 1990).

Переходу гемоглобина в окисленное состояние может способствовать еще один достаточно масштабный процесс, который развивается в эритроцитах при адаптации рыб к условиям гипоксии, – свеллинг (набухание) клеток красной крови. Он описан во многих работах (Holk, 1996; Jensen et al., 1998). Считается, что данная реакция направлена на коррекцию внутриклеточного pH и определяется работой Na^+/H^+-антипорта (Tufts, 1992). Она контролируется адреналином, норадреналином и реализуется через β-адренорецепторы клеток и cAMP (Salama, Nikinmaa, 1990; Val et al., 1997). Следует отметить, что свеллинг эритроцитов рыб наблюдался и у изолированных взвесей клеток (Andreeva et al., 2017b). Допускается, что данная реакция связана со значительным снижением pH цитоплазмы и, как следствие, ростом сродства внутренней стороны мембраны клеток к H^+, что активирует Na^+/H^+-антипорт.

Работа Na^+/H^+-антипорта в условиях гипоксии предполагает вход в клетку Na^+. Это должно обеспечить оводнение цитоплазмы и рост ее диэлектрической проницаемости. Последнее облегчает проникновение воды в гидрофобную полость белков и гемоглобина в частности (Уайт и др., 1981). Вода встраивается на уровне имидазольной группы His, вызывая окисление как окси-, так и дезоксиформ пигмента, что должно сопровождаться освобождением $^{\bullet}O_2^-$. Учитывая масштабность данного процесса, можно допустить, что он является основным в образовании мет-формы и $^{\bullet}O_2^-$ при экстремальных формах гипоксии.

Вместе с тем, необходимо отметить, что не во всех работах регистрируется рост содержания

метгемоглобина в крови при гипоксии (Soldatov, Parfenova, 2001), что, вероятно, связано с исследованием умеренных форм гипоксии (>2.5 мг/л). В этом случае эти концентрации кислорода также не оказывали заметного влияния на функциональное состояние гемоглобина.

Гипоксия вызывает у рыб также еще ряд неоднозначных реакций: рост активности каталазы (CAT, КФ 1.11.1.6) и супероксиддисмутазы (SOD), что допускает дисмутацию $^{\bullet}O_2^-$:

$$M^{(n+1)+} - СОД + {}^{\bullet}O_2^- \rightarrow M^{n+} - СОД + O_2,$$

$$M^{n+} - СОД + {}^{\bullet}O_2^- + 2H^+ \rightarrow M^{(n+1)+} - СОД + H_2O_2,$$

где M – переходный металл.

Это отмечается на уровне различных соматических тканей, включая эритроциты крови (Willmore, Storey, 1997; Lushchak, Bagnyukova, 2006; Stara et al., 2012). Поскольку большинство гидробионтов лишь перманентно сталкиваются с условиями внешней гипоксии, предложено рассматривать факт роста активности CAT и SOD, как подготовку к последующей реоксигенации (Lushchak, Bagnyukova, 2006). Можно также допустить наличие связи между ростом содержания MtHb в крови и увеличением активности CAT и SOD, поскольку повышение содержания ферри-формы в крови может сопровождаться освобождением $^{\bullet}O_2^-$.

В экспериментах, выполненных на морском ерше, показано, что активность обоих ферментов повышалась и достигала максимальных значений при концентрациях кислорода в инкубационной среде <1 мг O_2/л (Soldatov et al., 2020). Величина R^2 для системы "SOD ↔ CAT" превышала 0.8. Одновременно обнаружена значимая связь между активностью SOD и CAT, с одной стороны, и содержанием мет-формы гемоглобина, с другой стороны (R^2 >0.7), т.е. в эритроцитах морского ерша в условиях гипоксии реализуется реакция дисмутации супероксида, продукция которого, с высокой долей вероятности, определяется переходом гемоглобина в ферри-форму.

Эффективность перехвата супероксида в реакциях дисмутации можно оценить по состоянию эритроцитов. В условиях гипоксии уровень активных форм кислорода (гидроперекисей) в клетках красной крови не повышался (Soldatov et al., 2020). Интенсивность флуоресценции DCF-AM, напротив, была ниже контрольных значений. Данные по флуоресценции SYBR Green I и PI не позволяют говорить о росте фракции мертвых клеток в суспензии эритроцитов. Это означает, что SOD и KAT полностью нейтрализовали образующийся $^{\bullet}O_2^-$, т.е. контролируемая нами реакция находилась в пределах физиологической нормы.

Следует отметить, что рассмотренный выше порядок процессов имеет определенные функциональные следствия. Он позволяет проводить процесс деоксигенации венозной крови, которая содержит 40–60% связанного кислорода. Процесс не требует снижения тканевого PO_2, что особенно актуально в условиях гипоксии. Рост содержания метгемоглобина наблюдался при концентрации кислорода в инкубационной среде <2 мг O_2/л (Soldatov et al., 2020). Этот процесс становится еще более выраженным в концентрационном диапазоне 0–1 мг O_2/л, что соответствует венозному насыщению кислорода. Отсюда следует, что переход гемоглобина в ферри-форму должен способствовать процессу деоксигенации пигмента при низком напряжении кислорода, что позволяет поддерживать окислительные процессы в тканях.

ОСОБЕННОСТИ МЕТАБОЛИЗМА ЯДЕРНЫХ ЭРИТРОЦИТОВ РЫБ И МЕТГЕМОГЛОБИН

По общему признанию, эритроциты рыб, в сравнении с млекопитающими, – менее зрелые клетки. В них постоянно присутствует ядро, а в цитоплазме методами электронной микроскопии выявляются немногочисленные митохондрии, полисомы и свободные рибосомы (Zapata, Carrato, 1981; Lane et al., 1982). В эритроцитах атлантической волосатки и микижи отмечено выраженное аэробное дыхание (Ferguson, Storey, 1991; Sephton et al., 1991). Лактат как конечный продукт гликолиза в них не накапливается, а в клетках выявляется высокая активность ряда митохондриальных маркеров: цитраткиназы и малатдегидрогеназы.

Вместе с тем подобная организация эритроцитарного метаболизма характерна не для всех видов рыб. Так, в клетках красной крови форели обнаруживаются значительные концентрации лактата и пирувата (Planus et al., 1989). Митохондрии у них малоактивны. Уровень образующегося CO_2 в клетках невелик. В эритроцитах акул выявлены лишь дериваты митохондрий, т.е. аэробное окисление глюкозы с участием ферментов цикла Кребса в них не представлено (Stokes, Firkin, 1971). Весьма необычные результаты были получены для эритроцитов карпа. Показано, что глюкоза фактически не принимает участия в метаболизме клеток красной крови у данного вида. Основными субстратами у них служат лактат и пируват (Tiihonen, Nikinmaa, 1991).

Характерная особенность ядерных эритроцитов рыб – высокая активность ферментов пентозного

шунта, обеспечивающих ресинтез NADPH в клетке. По скорости утилизации глюкозы данный путь не уступает гликолизу (Bachand, Leray, 1975). Активность глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (КФ 1.1.1.49) сопоставима с таковой у млекопитающих (Nobrega et al., 1970). Это должно обеспечивать достаточно высокий уровень NADPH и GSH в клетках, что немаловажно для процессов поддержания гемоглобина в восстановленной форме.

Ранее было показано, что роль специфического переносчика электронов от NADH через цитохром b_5 на молекулу окисленного гемоглобина в эритроцитах млекопитающих выполняет NADH-диафораза. В настоящее время установлена прямая зависимость ее активности от температуры. При 10°С фермент малоактивен, что приводит к увеличению концентрации MtHb в крови (Солдатов, 1989; Tucker, MacMillan, 1992; Schoore et al., 1995). Однако в условиях длительной адаптации отмечено развитие компенсаторных реакций и частичное восстановление активности фермента. Показано, что в этом процессе принимает активное участие кроветворная ткань (Солдатов, 1989). Активизация эритропоэтических процессов в ней приводит к замене части циркулирующих эритроцитов на качественно новые клетки, NADH-диафораза которых приспособлена к функционированию в условиях низких температур. Отмечено также, что активность данного фермента изменяется в течение года и имеет выраженные межвидовые различия (Soldatov, Maslova, 1989; Reagan, Drennan, 1993).

АНТИОКСИДАНТНАЯ ФЕРМЕНТАТИВНАЯ СИСТЕМА ЭРИТРОЦИТОВ РЫБ

В эритроцитах рыб выявлен сходный с млекопитающими ферментный комплекс защиты клетки от перекисного окисления: супероксиддисмутаза, каталаза, пероксидаза, глутатионпероксидаза (КФ 1.11.1.9) (Mather-Mihaich, Di-Giulio, 1991; Zikic et al., 1991). При этом отмечаются значительные межвидовые различия в активности указанной группы ферментов (Rabie et al., 1972; Wdzieczak et al., 1982; Gabryelak, Peres, 1986). Она может быть, как высокой, так и чрезвычайно низкой, а в ряде случаев отсутствовать совсем. Особенно это касается каталазы (Rabie et al., 1972). Отмечено, что каталаза может подавлять как лизис клеток красной крови, так и образование MtHb, индуцированное H_2O_2. Однако она неактивна в присутствии супероксиддисмутазы (Kawatsu et al., 1991). При этом активность супероксиддисмутазы в эритроцитах многих видов рыб в течение года претерпевает выраженные изменения, которые тесно коррелируют с естественной динамикой MtHb (Wdzieczak et al., 1982; Дубинина и др., 1988). По-видимому, изменение активности данного фермента в течение года определяет, в свою очередь, величину активности эритроцитарной каталазы. Закономерные изменения в течение годового цикла претерпевают также концентрации GSH и малонового альдегида в клетках красной крови (Wdzieczak et al., 1982; Hardig, Hoglund, 1983). Однако в отличие от супероксиддисмутазы изменение их концентрации фактически не отражалось на уровне окисленного пигмента в крови (Hardig, Hoglund, 1983).

Сравнительные исследования показали, что для эритроцитов рыб характерна высокая концентрация GSH. Отношение GSH/Hb было значительно выше, чем у млекопитающих (Dafre, Reischl, 1997). Уровень пероксидазной активности клеток красной крови также превосходил таковой у высших позвоночных (Wdzieczak et al., 1982). Пероксидаза при этом рассматривается как основной протектор полиненасыщенных жирных кислот цитоплазматических мембран эритроцитов от перекисного окисления (Gabryelak, Peres, 1986). Участие данного фермента в восстановлении MtHb не обсуждается. В отношении других ферментов (каталазы, супероксиддисмутазы) результаты были неоднозначны. В одних случаях активность была низкой (Wdzieczak et al., 1982), в других высокой (Соловьев и др., 1988).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В сравнении с млекопитающими гемоглобины рыб оказались менее стойкими к окислительной нагрузке, что, по-видимому, связано с их нестабильностью и низкой эффективностью NADH-диафоразы в клетках красной крови данной систематической группы организмов.

Эритроциты рыб отличаются высоким содержанием GSH, особенно в пересчете на гемоглобин (индекс GSH/Hb). Это обусловлено высокой эффективностью реакций пентозного шунта, которые позволяют поддерживать высокий уровень NADPH в клетке. Данная особенность, вероятно, компенсирует низкую активность NADH-диафоразы.

В случае нитритной интоксикации отмечено протекторное действие на гемоглобин со стороны Cl^- и адреналина. Они в значительной степени понижали токсический эффект NO_2^-.

Переход гемоглобина в ферри-форму у рыб может быть обусловлен не только случаями токсической метгемоглобинемии. Значительный рост концентрации MtHb в крови у них наблюдается в условиях внешней гипоксии и гипотермии. Это может

быть вызвано повышением содержания дезоксиформы пигмента (гипоксия) и снижением активности NADH-диафоразы (гипотермия).

У рыб отмечено периодическое повышение содержания MtHb в крови на протяжении годового цикла. Данное состояние приурочено к преднерестовому и нерестовому периодам. Оно связано с моноцикличностью функционирования кроветворной ткани. Активный эритропоэз у рыб происходит только в постнерестовый период в течение двух-трех месяцев. В остальное время в системе красной крови преобладают деструктивные процессы, которые отражаются как на числе циркулирующих эритроцитов, так и на уровне окислительных процессов в них.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Госзадания № АААА-А18-118021490093-4 и проекта Российского фонда фундаментальных исследований № 20-04-00037.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Велдре И.А., Роома М.Я. 1990. Токсическое воздействие нитритов на рыб // Экология. № 1. С. 71.

Гриценко О.Ф., Котляр А.Н., Котенев Б.Н. 2006. Промысловые рыбы России. Т. 2. Москва: ВНИРО.

Дубинина Е.Е., Данилова Л.А., Ефимова Л.Ф. и др. 1988. Активность супероксиддисмутазы и содержание метгемоглобина в эритроцитах человека и животных // Журн. эволюц. биохим. физиол. Т. 24. № 2. С. 17.

Золотова Т.Е. 1989. Экспериментальное изучение гемопоэза у рыб: Автореф. канд. дис. Москва: Москов. гос. ун-т.

Маслова М.Н., Тавровская Т.В. 1991. Динамика сезонных изменений в системе красной крови низших позвоночных: сезонная динамика эритропоэза у форели *Salmo gairdneri* // Журн. эвол. биохим. физиол. Т. 27. С. 796.

Солдатов А.А. 1989. Активность NADH-зависимой метгемоглобинредуктазы в эритроцитах бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* P. при адаптации к низким температурам // Журн. эволюц. биохим. физиол. Т. 25. № 6. С. 772.

Солдатов А.А. 2005. Эритропоэз и концентрация метгемоглобина в крови кефали-сингиля (*Liza aurata* Risso) на протяжении годового цикла // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов. Петрозаводск: Изд-во Ин-та биологии Карельск. науч. центра РАН. С. 182.

Соловьев А.Л., Дубинина Е.Е., Данилова Л.А. и др. 1988. Состав гемоглобина и активность супероксиддисмутазы у рыб, обитающих в озере Байкал. Ленинград: Ленинград. педиатр. мед. ин-т. Деп. в ВИНИТИ 27.05.1988, № 4214-В88. 12 с.

Уайт А., Хендлер Ф., Смит Э., Хилл Р., Леман И. 1981. Основы биохимии. Москва: Мир. Т. 3. 1158 с.

Флерова Е.А., Сендек Д.С., Юрченко В.В. 2020. Особенности ультраструктуры мезонефроса покатной молоди балтийского лосося *Salmo salar* и кумжи *Salmo trutta* // Биология внутр. вод. Т. 13. № 4. С. 393–403. https://doi.org/10.31857/S0320965220040075

Черникова В.В. 1974. Гематологическая характеристика зимующего сеголетка карпа // Известия Всесоюзного института озерного и речного рыбного хозяйства. Т. 88. С. 109.

Adragna N.C., Di Fulvio M., Lauf P.K. 2004. Regulation of K-Cl cotransport: from function to genes // J. Membrane Biol. V. 201. P. 109. https://doi.org/10.1007/s00232-006-1002-5

Affonso E.G., Polez V.L., Corrêa C.F. et al. 2002. Blood parameters and metabolites in the teleost fish *Colossoma macropomum* exposed to sulfide or hypoxia // Comp. Biochem. Physiol. C. V. 133. P. 375. https://doi.org/10.1016/S1532-0456(02)00127-8

Alayash A.I., Brockner-Ryan B.A., Fratantoni J.C. 1993. Oxidation reactions of human, opossum (*Didelphis virginiana*) and spot (*Leiostomus xanthurus*) hemoglobins: A search for a correlation with some structural-functional properties // Comp. Biochem. Physiol. V. 106B. P. 427. https://doi.org/10.1016/0305-0491(93)90324-x

Andreeva A.M., Ryabtseva I. Adaptation mechanisms of respiratory blood function in Teleostei // J. Ichthyol. 2011. V. 51. Iss. 9. P. 799. https://doi.org/10.1134/S0032945211050018

Andreeva A.Y., Soldatov A.A., Kukhareva T.A. 2017a. Black Scorpionfish (*Scorpaena porcus*) Hemopoiesis: Analysis by Flow Cytometry and Light Microscopy // The Anatomical Record. V. 300. Iss. 11. P. 1993. https://doi.org/10.1002/ar.23631/pdf

Andreeva A.Y., Soldatov A.A., Mukhanov V.S. 2017b. The influence of acute hypoxia on the functional and morphological state of the black scorpionfish red blood cell // In Vitro Cell. Develop. Biol.-Animal. V. 53. P. 312. https://doi.org/10.1007/s11626-016-0111-4

Anuradha S., Subburam V. 1995. Role of sewage bacteria in methemoglobin formation in *Cyprinus carpio* exposed to nitrate // J. Environ. Biol. V. 16. P.175.

Bachand L., Leray C. 1975. Erythrocyte metabolism in the yellow porch. I. Glycolytic enzymes // Comp. Biochem. Physiol. V. 50B. № 4. P. 567.

Bieniarz K., Szymacha J., Epler P. 1995. Gonad development, ovulation and spermiation in carp under highly eutrophicated pond conditions // Aquaculture. V. 129. P. 133.

Blair B., Barlow C., Martin E. et al. 2020. Methemoglobin determination by multi-component analysis in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) possessing unstable hemoglobin // Methods. V. 7. № 100836. https://doi.org/10.1016/j.mex.2020.100836

Boutilier R.G., Ferguson R.A. 1989. Nucleated red cell function: metabolism and pH regulation // Can. J. Zool.

V. 67. P. 2986.
https://doi.org/10.1139/z89-421

Bowser P.R., Falls W.W., Vanzandt J. et al. 2011. Methemoglobinemia in Channel Catfish: Methods of Prevention // Prog. Fish-Cult. V. 45. Iss. 3. P. 154.
https://doi.org/10.1577/1548-8659(1983)45[154:MICC]2.0.CO;2

Chen N., Wu M., Tang G.-P. et al. 2017. Effects of Acute Hypoxia and Reoxygenation on Physiological and Immune Responses and Redox Balance of Wuchang Bream (*Megalobrama amblycephala* Yih, 1955) // Frontiers in Physiol. V. 8. P. 1.
https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00375

Dafre A.L., Reischl E. 1997. Asymmetric hemoglobins, their thiol content, and blood glutathione of the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini* // Comp. Biochem. Physiol. V. 116B. № 3. P. 323.
https://doi.org/10.1016/S0305-0491(96)00215-5

Ferguson R.A., Storey K.B. 1991. Glycolytic and associated enzymes of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) red cells: *in vitro* and *in vivo* studies // J. Exp. Biol. V. 155. P. 469.

Gabryelak T., Peres G. 1986. Comparative antioxidant enzyme and lipid peroxidation study in erythrocytes and liver of some freshwater fish // Acta Biol. Hung. V. 37. № 3–4. P. 219.

Giles M.A. 1991. Strain differences in hemoglobin polymorphism, oxygen consumption, and blood oxygen equilibria in three hatchery broodstocks of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* // Fish. Physiol. Biochem. V. 9. № 4. P. 291.

Graham M.S., Fletcher G.L. 1986. High concentrations of methemoglobin in five species of temperate marine teleosts // J. Exp. Zool. V. 239. P. 139.
https://doi.org/10.1002/jez.1402390117

Hardig J., Hoglund L.B. 1983. Seasonal and ontogenetic effects on methaemoglobin and reduced glutathione contents in the blood of reared baltic salmon // Comp. Biochem. Physiol. V.76A. Iss. 1. P. 27.

Hattingh J., Du Toit P.J. 1973. The haemoglobins of the yellowfish and barbel // S. Afr. J. Med. Sci. V. 38. № 1–2. P. 37.

Hilmy A.M., El-Domiaty N.A., Wershana K. 1987. Acute and chronic toxicity of nitrite to *Clarias lazera* // Comp. Biochem. Physiol. V. 86C. P. 247.

Hofer R., Gatumu E. 1994. Necrosis of trout retina (*Oncorhynchus mykiss*) after sublethal exposure to nitrite // Arch. Environ. Contam. Toxicol. V. 26. P. 119.

Holk K. 1996. Effects of isotonic swelling on the intracellular Bohr factor and the oxygen affinity of trout and carp blood // Fish Physiol. Biochem. V. 15. P. 371.
https://doi.org/10.1007/BF01875579

Houston A.H., Roberts W.C., Kennington J.A. 1996. Hematological response in fish: pronephric and splenic involvements in the goldfish // Fish Physiol. Biochem. V. 15. № 6. P. 481.
https://doi.org/10.1007/BF01874922

Huey D.W., Beitingh T.L. 1982. A methemoglobin reductase system in channel catfish, *Ictalurus punctatus* // Can. J. Zool. V. 60. № 6. P. 1511.

Imsland A.K., Brix O., Naevdal G., Samuelsen E.N. 1997. Hemoglobin genotypes in turbot (*Scophthalmus maximum* R.), their oxygen affinity properties and relation with growth // Comp. Biochem. Physiol. V. 116A. № 2. P.157.

Jensen F.B. 1990. Nitrite and red cell function in carp: control factors for nitrite entry, membrane potassium ion permeation, oxygen affinity and methemoglobin formation // J. Exp. Biol. V.152. P.149.

Jensen F.B., Fago A., Weber R.E. 1998. Hemoglobin structure and function // Fish Physiology. V. 17. San Diego: Acad. Press. P. 1.

Jensen F.B., Nielsen K. 2018. Methemoglobin reductase activity in intact fish red blood cells // Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol. V. 216. P. 14.
https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2017.11.004

Kawatsu Y., Nakanishi Y., Takeda H. 1987. Methemoglobin determination in eel blood // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. V. 53. № 1. P. 9.
https://doi.org/10.2331/suisan.53.9

Kawatsu H., Yamazaki T., Miyamori E. 1991. *In vitro* hemolysis and methemoglobin formation in common carp erythrocytes induced by hydrogen peroxide and hypoxanthine-xanthine oxidase // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. V. 57. № 12. P. 2299.
https://doi.org/10.2331/suisan.57.2299

Kokkidis M.J., Goubier V., Martin M. et al. 2000. Haematological changes in the blood of cultured black-bass (*Micropterus salmoides*) during an annual sexual reproductive cycle // Ichthyologie. V. 24. № 3S. P. 113.

Koudela K., Zitkova V. 1991. Chronostabilita a termostabilita methemoglobinu y erytrocytech karpa obecneno // Sb. VSZ. Praze B. V. 53. P. 35.

Krishna M.S., Venkataramana G. 2007. Status of lipid peroxidation, glutathione, ascorbic acid, vitamin E and antioxidant enzymes in patients with pregnancy-induced hypertension // Indian J. Physiol. Pharmacol. V. 51. P. 284.
https://doi.org/10.4103/0019-5359.29592

Lane H.C., Weaver J.W., Benson J.A., Nichols H.A. 1982. Some age-related changes of adult rainbow trout, *Salmo gairdneri* R., peripheral erythrocytes separated by velocity sedimentation at unit gravity // J. Fish Biol. V. 21. № 1. P. 1.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1982.tb02818.x

Lund S.G., Phillips M.C.L., Moyes C.D. Tufts B.L. 2000. The effects of cell ageing on protein synthesis in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) red blood cells // J. Exp. Biol. V. 203. P. 2219.

Lushchak V.I., Bagnyukova T.V. 2006. Effects of different environmental oxygen levels on free radical processes in fish // Comp. Biochem. Physiol. B. V. 144. P. 283.
https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2006.02.014

Mansouri A. 1981. Methemoglobin formation and reduction in relation to hemoglobin oxygen affinity // Experien-

tia. V. 37. P. 95.
https://doi.org/10.1007/bf01965591

Marinsky C.A., Houston A.H., Murad A. 1990. Effect of hypoxia on hemoglobin isomorph abundance in rainbow trout, *Salmo gairdneri* // Can J. Zool. V. 68. № 5. P. 884.
https://doi.org/10.1139/z90-128

Maslova M.N., Soldatov A.A., Tavrovskaya T.V. 1988. Seasonal dynamics in the state of the red blood system of several Black Sea fish // J. Evolutionary Biochem. Physiol. V. 24. № 4. P. 398.

Mather-Mihaich E., Di-Giulio R.T. 1991. Oxidant, mixed-function oxidase and peroxisomal responses in channel catfish exposed to a bleached kraft mill effluent // Arch. Environ. Contam. Toxicol. V. 20. Iss. 3 P. 391.
https://doi.org/10.1007/bf01064409

Mathies T., Mauldin R.E. 2020. Lethal methemoglobinemia in the invasive brown treesnake after acetaminophen ingestion // Scientific Reports. V. 10. № 845.
https://doi.org/10.1038/s41598-019-56216-1

Miyauchi M., Takagi M., Uematsu T. 1979. Studies on toxicities of biphenyl ether herbicides and their Analogues to fish. I. The methemoglobin-formation by the nitroso-derivatives in white spotted char, *Salvelinus leucomaenis*, erythrocytes // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. V. 45. № 12. P. 1563.

Murad A., Houston A.H., Samson L. 1990. Haematological response to reduced oxygen-carrying capacity, increased temperature and hypoxia in goldfish // J. Fish Biol. V. 36. № 3. P. 289.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb05610.x

Nobrega F.G., Maia J.C.C., Colli W., Saldanha P.H. 1970. Heterogeneity of erythrocyte glucose-6-phosphate dehydrogenase activity and electrophoretic pattens among representatives of different classes of vertebrates // Comp. Biochem. Physiol. V. 33. № 1. P. 191.
https://doi.org/10.1016/0010-406x(70)90494-9

Paajaste M.N., Nikinmaa M. 1991. Effect of noradrenaline on the methemoglobin concentration of rainbow trout red cells // J. Exp. Zool. V. 260. № 1. P. 28.
https://doi.org/10.1002/JEZ.1402600104

Percy M.J., Lappin T.R. 2008. Recessive congenital methaemoglobinaemia: cytochrome b(5) reductase deficiency // Br. J. Haematol. V. 141. Iss. 3. P. 298.
https://doi.org/10.1111/j.1365-2141.2008.07017.x

Perutz M.F. 1990. Mechanisms regulating the reactions of human haemoglobin with oxygen and carbon monoxide // Ann. Rev. Physiol. V. 52. P. 1.
https://doi.org/10.1146/annurev.ph.52.030190.000245

Phillips M.C.L., Moyes C.D., Tufts B.L. 2000. The effects of cell ageing on metabolism in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) red blood cells // J. Exp. Biol. V. 203. P. 1039.

Planus J., Albi J.L., Pesquero J., Sanchez J. 1989. Glucose metabolism in brown trout erythrocytes // Arch. Int. Physiol. Biochim. V. 97. № 5. C. 41.

Pottinger T.G., Pickering A.D. 1987. Androgen levels and erythrocytosis in maturing brown trouut, *Salmo trutta* L. // Fish Physiol. Biochem. V. 3. P. 121.

Powell M.D., Perry S.F. 1997. Respiratory and acid-base pathophysiology of hydrogen peroxide in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Aquat. Toxicol. V. 37. P. 99.

Rabie F., Magid A.M., Abdel G.K., Karrar O. 1972. Evolution of catalase in fish // Comp. Biochem. Physiol. V. 43A. № 4. P. 1053.
https://doi.org/10.1016/0300-9629(72)90177-6

Raizada M.N., Singh C.P. 1981. Seasonal variations in the erythrocyte counts and haemoglobin content of *Cirrhinus mrigala* (Ham.) // Proc. Indian Nat. Sci. Acad. V. 47. № 5. P. 656.

Ranzani-Paiva M.J.T. 1995. Hematological characteristics of the mullet, *Mugil platanus* G. from Cananeia lagoon-estuarine region // Bol. Inst. Pesca-Sao-Paulo. V. 22. P. 1.

Reagan R.E., Drennan D.G. 1993. Enzymatic reduction of methemoglobin to hemoglobin in blue catfish, *Ictalurus furcatus*, and channel catfish, *I. punctatus*, [male] × × blue catfish [female] hybrids // J. Appl. Aquacult. V. 3. № 3–4. P. 223.
https://doi.org/10.1300/J028v03n03_02

Rodriguez-Moreno P.A., Tarazona J.V. 1994. Nitrite-induced methemoglobin formation and recovery in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) at high chloride concentrations // Bull. Environ. Contam. Toxicol. V. 53. № 1. P.113.

Rothmann C., Levinshal T., Timan B. et al. 2000. Spectral imaging of red blood cells in experimental anemia of *Cyprinus carpio* // Comp. Biochem. Physiol. V. 125A. P. 75.
https://doi.org/10.1016/s1095-6433(99)00157-9

Sajiki J., Takahashi K. 1991. *In vitro* Formation of Methemoglobin by Lipophilic Fractions in Fishes and the Causative Substance // Eisei-Kagaku. V. 37. № 6. P. 467.
https://doi.org/10.1248/jhs1956.37.467

Salama A., Nikinmaa M. 1990. Effect of oxygen tension on catecholamine-induced formation of cAMP and on swelling of carp red blood cells // Amer. J. Physiol. Cell Physiol. V. 259. Iss. 5. P. C723.
https://doi.org/10.1152/ajpcell.1990.259.5.C723

Saoud P.I., Naamani S., Ghanawi J., Nasser N. 2014. Effects of Acute and Chronic Nitrite Exposure on Rabbitfish *Siganus rivulatus* Growth, Hematological Parameters, and Gill Histology // J. Aquac. Res. V. 5. Iss. 6. P. 275.
https://doi.org/10.4172/2155-9546.1000263

Schechter A.N. 2008. Hemoglobin research and the origins of molecular medicine // Blood. V. 112. Iss. 10. P. 3927.
https://doi.org/10.1182/blood-2008-04-078188

Schoore E.J., Simco B.A., Davis K.B. 1995. Responses of blue catfish and channel catfish to environmental nitrite // J. Aquat. Anim. Health. V. 7. № 4. P. 304.
https://doi.org/10.1577/1548-8667(1995)007<0304:ROBCAC>2.3.CO;2

Sephton D.H., Macphee W.L., Driedzic W.R. 1991. Metabolic enzyme activities, oxygen consumption and glucose utilization in sea raven (*Hemitripterus americanus*) erythrocytes // J. Exp. Biol. 1991. V. 159. P. 407.

Smith C.E., Russo R.C. 1975. Nitrite-induced methemoglobinemia in rainbow trout // Progr. Fish-Cilt. V. 37. № 3. P. 150.

Soldatov A.A., Maslova M.N. 1989. Concentration of methemoglobin in blood of fish in the course of the annual cycle // J. Evolutionary Biochem. Physiol. V. 25. № 4. P. 317.

Soldatov A.A., Parfenova I.A. 2001. The methemoglobin blood level and stability of circulating erythrocytes of the rockfish *Scorpaena porcus* to osmotic shock under conditions of experimental hypoxia // J. Evolutionary Biochem. Physiol. V. 37. P. 622. https://doi.org/10.1023/A:1014470311122

Soldatov A.A., Parfyonova I.A., Konoshenko S.V. 2004. Haemoglobin system of black sea round goby under experimental hypoxia conditions // Ukrain'skyi Biokhimichnyi Zhurnal. V. 76. № 3. P. 85.

Soldatov A.A., Andreeva A.Y., Kukhareva T.A., Andreyenko T.I. 2020. Methemoglobin and the Activities of Catalase and Superoxide Dismutase in Nucleated Erythrocytes of *Scorpaena porcus* (Linnaeus, 1758) under Experimental Hypoxia (*in vitro*) // Biophysics (Russian Federation). V. 65. Iss. 3. P. 452. https://doi.org/10.31857/S0006302920030138

Stara A., Machova J., Velisek J. 2012. Effect of chronic exposure to prometryn on oxidative stress and antioxidant response in eatly life stages of common carp (*Cyprinus carpio* L.) // Neuro Endocrinol. Lett. V. 33. P. 130. https://doi.org//10.1016/j.etap.2011.12.019

Stokes E.E., Firkin B.G. 1971. Studies of the peripheral blood of the Port Jackson shark (*Heterodontus portusjacksoni*) with particular reference to the thrombocyte // Brit. J. Haematol. V. 20. № 4. P. 427.

Tiihonen K., Nikinmaa M. 1991. Substrate utilization by carp (*Cyprinus carpio*) erythrocytes // J. Exp. Biol. V. 161. P. 509.

Tomasso J.R. 1994. Comparative inhibition of nitrite toxicity by chloride in temperate freshwater and euryhaline fishes // Inter. Fish Physiol. Symp., Vancouver, BC (Canada), 16–21 July 1994. P. 239.

Tomasso J.R., Simco B.L., Davis K.B. 1979. Chloride inhibition of nitrite-induced methemoglobinemia in channel catfish (*Ictalurus punctatus*) // J. Fish. Res. Board Can. V. 36. № 9. P. 1141. https://doi.org/10.1139/f79-160

Tucker C.S., MacMillan J.R. 1992. Effect of short-term starvation on methemoglobin levels in nitrite-exposed channel catfish // J. Appl. Aquacult. V. 1. Iss. 4. P. 21. https://doi.org/10.1300/J028v01n04_03

Tufts B. 1992. *In vitro* edivence for sodium-dependent pH regulation in sea lamprey (*Petromyzon marinus*) red blood cells // Can. J. Zool. V. 70. P. 411.

Urrutia M.L., Tomasso J.R. 1987. Acclimation of channel catfish to environmental nitrite // J. World-Aquacult. Soc. V. 18. № 3. P. 175.

Val A.L., De Menezes G.C., Wood C.M. 1997. Red blood cell adrenergic responses in Amazonian teleosts // J. Fish Biol. V. 52. P. 83.

Wang H., Hu D. 1989. Toxicity of nitrite to grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*) in ponds and its way of prevention // J. Fish. China Shuichan Xuebao. V. 13. P. 207.

Wdzieczak J., Zalesna G., Bartkowiak A. et al. 1982. Comparative studies on superoxide dismutase, catalase and peroxidase level in erythrocytes and livers of different fresh water and marine fish species // Comp. Biochem. Physiol. V. 73B. Iss. 2. P. 361. https://doi.org/10.1016/0305-0491(82)90298-X

Weinberg S.R., Lobue J., Siegel C.D., Gordon A.S. 1976. Hematopoiesis of the kissinggourami. Effects of starvation, bleeding and plasma-stimulating factors and its erythropoiesis // Can. J. Zool. V. 54. P. 1115. https://doi.org/10.1and9/z76-127

Wickramasinghe S.N. 1993. Erythropoietin and the human kidney: evidence for an evolutionary link from studies of salmo gairdneri (*Onchorhynchus mykiss*) // Comp. Biochem. Physiol. V. 104A. P. 63. https://doi.org/10.1016/0300-9629(93)90009-S

Williams E.M., Eddy F.B. 1988a. Regulation of blood haemoglobin and electrolytes in rainbow trout, *Salmo gairdneri* R. // Aquat. Toxicol. V. 13. № 1. P. 13. https://doi.org/10.1016/0166-445X(88)90069-0

Williams E.M., Eddy F.B. 1988b. Anion transport, chloride cell number and nitrite-induced methemoglobinaemia in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and carp (*Cyprinus carpio*) // Aquat. Toxicol. V. 13. № 1. P. 29. https://doi.org/10.1016/0166-445X(88)90070-7

Willmore W.G., Storey K.B. 1997. Antioxidant systems and anoxia tolerance in a freshwater turtle, *Trachemys scripta elegans* // Mol. Cell. Biochem. V. 170. P. 177. https://doi.org/10.1023/a:1006817806010

Wise D.J., Tomasso J.R. 1988. Ascorbic acid inhibition of nitrite-induced methemoglobinemia in channel catfish // Prog. Fish Cult. V. 50. № 2. P. 77. https://doi.org/10.1577/1548-8640(1988)050<0077:AAIONI>2.3.CO;2

Yavuzcan H., Köksal G., Borazan G., Gunal A.C. 2006. Nitrite-induced methemoglobinemia in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* // J. Applied. Ichthyol. V. 22. Iss. 5. P. 427. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2006.00761.x

Zapata A., Carrato A. 1981. Ultrastructure of elasmobranch and teleost erythrocytes // Acta zool. V. 62. № 2. P. 129. https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.1981.tb00621.x

Zikic R.V., Stajn A., Petrovic V.M. 1991. Effect of dexamethasone on the activity of superoxide dismutase and catalase in the tissue and erythrocytes of goldfish // Acta Biol. Jugosl. C. V. 27. Iss. 1. P. 45.

The Content of Methemoglobin in the Blood of Teleostean Fish with Account the Environmental Conditions and Natural States of the Organism (Review)

A. A. Soldatov*

Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia
**e-mail: alekssoldatov@yandex.ru*

Summarized information on the factors determining the increase in the content of methemoglobin (MtHb) in the blood of teleostean fish is presented. It is shown that the transition of hemoglobin to the ferry form in fish can be caused not only by cases of toxic methemoglobinemia. A significant increase in the concentration of MtHb in their blood is also observed under the conditions of external hypoxia and hypothermia. This may be due to an increase in the content of the deox-form of the pigment (hypoxia) and a decrease in the activity of NADH-diaphorase (hypothermia). In fish there was also a periodic increase in the content of MtHb in the blood during the annual cycle. This state coincides with the pre-spawning and spawning periods. It is associated with the monocyclic functioning of the hematopoietic tissue. Active erythropoiesis in fish occurs only in the post-spawning period for 2–3 months. During the rest of the time, the destructive processes dominate in the red blood system that affects both the number of circulating red blood cells and the level of oxidative processes in them. In comparison with mammals, fish hemoglobins turn out to be less resistant to oxidative stress, which is probably due to their instability and low efficiency of NADH-diaphorase in red blood cells of this systematic group of organisms. At the same time, fish red blood cells are characterized by a high content of glutathione (GSH), especially in terms of hemoglobin (GSH/Hb index). This is due to the high efficiency of the pentose shunt reactions, which allows maintaining a high level of NADPH in the cell. This feature probably compensates the low activity of NADH diaphorase. In the case of nitrite intoxication, a protective effect of Cl^- and epinephrine on hemoglobin was noted. They significantly reduced the toxic effect of NO_2^-. The mechanisms responsible for the transition of fish hemoglobin to the oxidized state are discussed.

Keywords: methemoglobin, HADH-diaphorase, erythrocytes, hypoxia, hypothermia, annual cycle, marine fish

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 6, с. 619–627

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 574.24:577.121:577.152.1:597.2/.5

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ АСПЕКТЫ ВОЗДЕЙСТВИЯ ГИПОКСИИ И СЕРОВОДОРОДА НА АКТИВНОСТЬ ОКСИДОРЕДУКТАЗ В ЖАБРАХ И МОЗГЕ МОРСКОГО ЕРША *Scorpaena porcus*

© 2021 г. И. В. Головина[a], *, Е. Э. Колесникова[a], **

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

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

***e-mail: dr-kolesnikova@mail.ru*

Поступила в редакцию 16.09.2020 г.
После доработки 20.05.2021 г.
Принята к публикации 15.06.2021 г.

Проведен сравнительный анализ изменения активности малатдегидрогеназы (L-малат: НАД-оксидоредуктаза; МДГ, 1.1.1.37) и лактатдегидрогеназы (лактат: НАД-оксидоредуктаза; ЛДГ, 1.1.1.27) в жабрах (первая жаберная дуга) и структурах головного мозга (продолговатый, средний, передний и промежуточный мозг) взрослых особей *Scorpaena porcus* L., 1758 при кратковременном раздельном воздействии гипоксии (90 мин при 1.7–3.7 и 0.3–1.0 мг O_2/л) и сероводорода (5 мин при 37 и 74 мкМ Na_2S). Нарастание в экспериментальных условиях гипоксической и сероводородной нагрузки способствовало усилению взаимодействия в системе "активность МДГ ↔ активность ЛДГ" в исследованных тканях: наибольшие величины коэффициента корреляции получены в жабрах ($r = 0.87$, $p < 0.05$) и продолговатом мозге ($r = 0.96$, $p < 0.01$). Рассмотрена функциональная связь между активностью ферментов в тканях, обсуждается схожесть метаболических последствий воздействия гипоксии и H_2S на активность оксидоредуктаз и вероятные механизмы обнаруженных эффектов.

Ключевые слова: рыбы, гипоксия, сероводород, жабры, мозг, малатдегидрогеназа, лактатдегидрогеназа, Черное море

DOI: 10.31857/S0320965221060073

ВВЕДЕНИЕ

Гипоксия и высокое содержание сульфидов являются обычной проблемой прибрежных и эстуарных вод даже в ненарушенной человеком водной среде при отсутствии сквозной вертикальной конвекции. Черное море – внутреннее море с обширной природной сероводородной зоной и значительным антропогенным прессингом. Границы черноморской сероводородной зоны отличаются пространственно-временной нестабильностью, зависят от горизонтального и вертикального переноса, перемешивания и солнечной активности. Уже на глубинах 3–7 м наблюдаются газовые сипы с характерными детритно-бактериальными матами с повышенной концентрацией органического вещества, где рыбы могут питаться содержащимися в них организмами (Еремеев, Коновалов, 2006; Заика, Гулин, 2011). В естественных условиях черноморская скорпена *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758, или морской ерш, встречается на глубине до 45 м, ведет образ жизни донного хищника-засадчика, обладает толерантностью к гипоксии/аноксии и, вероятно, к локальным концентрациям сероводорода.

Выживание животных, обитающих в водной среде с низким содержанием O_2, в значительной мере зависит от способности поддерживать баланс между энергетический обменом и запросом на макроэргические соединения. Реакции гликолиза, которые обеспечивают ферменты малатдегидрогеназа (L-малат: НАД-оксидоредуктаза; МДГ, 1.1.1.37) и лактатдегидрогеназы (лактат: НАД-оксидоредуктаза; ЛДГ, 1.1.1.27) – неотъемлемая часть нормального метаболизма, а также функционирования клеток в ходе адаптации к изменяющимся условиям окружающей среды.

Цитозольная форма МДГ задействована в аэробном гликолизе и принимает участие в малат-аспартатном шунте, окисляя поступающий из митохондрий малат в оксалоацетат с образованием НАДН; ЛДГ катализирует заключительный этап анаэробного гликолиза. Оба фермента во-

Сокращения: ГАМК – γ-аминомасляная кислота, ЛДГ – лактатдегидрогеназа, МДГ – малатдегидрогеназа, НАДН – никотинамид-аденин-динуклеотид восстановленный, НЭК – нейроэпителиальные клетки, ПМ – продолговатый мозг, СПМ – средний, передний и промежуточный мозг, P_wO_2 – напряжение кислорода в водной среде.

влечены в производство энергии и регуляцию окислительно-восстановительного потенциала клеток, соотношение их активности используется в качестве показателя интенсивности и направленности окислительных процессов в тканях (Hochachka, Somero, 2002). Изменение гидрологических характеристик среды, прежде всего содержания кислорода, вызывает сдвиги между аэробным и анаэробным метаболизмом в тканях.

Цель работы – сравнить влияние гипоксии и сероводородной нагрузки на активность оксидоредуктаз в оксифильных тканях – жабрах и структурах головного мозга черноморской скорпены.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования послужили взрослые особи морского ерша *Scorpaena porcus* (Scorpaenidae) в летний период (34 экз., длина тела – 12–17 см, масса тела – 70–130 г). Рыбу отлавливали в июле–августе ставным неводом и доставляли в лабораторию в пластиковых баках (объем 60 л) с аэрацией. Для снятия стресса после транспортировки ершей содержали одну неделю в проточном аквариуме, в работе использовали только подвижных и активно питающихся особей.

Эксперименты проводили в специально разработанной камере при температуре воды 21 ± 0.5°C (Soldatov et al., 2020). Рыб содержали при концентрации кислорода в воде от 4.5 до 6.7 мг/л (нормоксия), от 1.7 до 3.7 мг/л (опыт 1) и от 0.3 до 1.0 мг/л (опыт 2). Экспозиция особей к условиям гипоксии была 90 мин, содержание кислорода в воде контролировали с помощью оксиметра ELWRO PRL T N5221 (Польша). Кратковременную сероводородную нагрузку создавали, подвергая две экспериментальные группы рыб в течение 5 мин экспозиции к разным концентрациям сульфида натрия как донора сероводорода – 37 мкМ Na_2S (опыт 3) и 74 мкМ Na_2S (опыт 4), опираясь на данные других исследователей (Porteus et al., 2014). Нарушения внешнего дыхания и поведенческих реакций у рыб во всех проведенных опытах не происходило.

Препарирование тканей, гомогенизацию и центрифугирование проводили при охлаждении (0 ± 4°C). По окончанию эксперимента сразу после декапитации рыб забирали образцы тканей: жаберные лепестки первой жаберной дуги, ПМ, СПМ и хранили до анализа при температуре –80°C в морозильной камере (Farma 900 Series, Termo Scientific, USA).

Удельную активность ЛДГ (лактат: НАД-оксидоредуктаза; ЛДГ, 1.1.1.27) и МДГ (L-малат: НАД-оксидоредуктаза; МДГ, 1.1.1.37) измеряли спектрофотометрически при 340 нм и 25°C по скорости окисления НАДН в цитоплазме тканей, содержание белка определяли микробиуретовым методом. Субстратом для определения активности ЛДГ служил пируват, для МДГ – оксалоацетат (Мильман и др., 1974). Активность ферментов в тканях контрольной группы рыб принимали за 100%. Диаграмма на рис. 1 отражает изменение активности ферментов в процентах по отношению к контролю. Результаты представлены как $M \pm m$, достоверность различий средних оценивали по *t*-критерию Стьюдента, различия считали значимыми при $p < 0.05$. Статистическую обработку и графическое оформление полученной информации проводили при помощи стандартного программного обеспечения Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Раздельное воздействие кратковременной гипоксии и сероводородной нагрузки вызывало адаптивную флуктуацию активности ферментов углеводного обмена (рис. 1).

Опыт 1. Умеренная гипоксия (1.7–3.7 мг O_2/л) привела к двукратному снижению активности МДГ и ЛДГ в жабрах ($p < 0.05$; рис. 1а, 1в). В ПМ отмечена тенденция к уменьшению активности обоих ферментов, в СПМ – к увеличению, которое для МДГ было достоверным ($p < 0.05$). Величина индекса МЛГ/ЛДГ относительно контроля в жабрах и отделах мозга не изменилась (рис. 1д). Корреляция между активностью МДГ и ЛДГ достигла максимума в ПМ ($r = 0.96$; $p < 0.01$) (рис. 2а).

Опыт 2. В условиях острой гипоксии (0.3–1.0 мг O_2/л) незначительное увеличение активности МДГ в жабрах при снижении активности ЛДГ на 50% ($p < 0.05$) вызвало рост индекса на 40% ($p > 0.05$). В ПМ активность ферментов вернулась к уровню контроля. В СПМ активность обоих ферментов существенно снизилась по сравнению с опытом 1 ($p < 0.05$), что сохранило индекс МЛГ/ЛДГ на постоянном уровне. Корреляция между активностью МДГ и ЛДГ максимально возросла в жабрах ($r = 0.87$) и СПМ ($r = 0.81$), осталась высокой в ПМ ($r = 0.94$; $p < 0.05$–0.01) (рис. 2а).

Опыт 3. После умеренной сероводородной нагрузки (37 мкМ Na_2S) обнаружена тенденция к снижению активности МДГ в жабрах, и, наоборот, к повышению в ПМ и СПМ (рис. 1б). По сравнению с контролем активность ЛДГ в жабрах уменьшилась на 50% ($p < 0.05$), в тканях мозга – не изменилась (рис. 1г). Появилась тенденция к росту индекса МДГ/ЛДГ в жабрах и ПМ (рис. 1е). Корреляция между активностью МДГ и ЛДГ достигла максимума в жабрах ($r = 0.75$; $p < 0.05$) (рис. 2б). Произошло потемнение ламелл жаберной ткани.

Опыт 4. Увеличение сероводородной нагрузки (74 мкМ Na_2S) привело к незначительному повышению активности МДГ и ЛДГ в жабрах по срав-

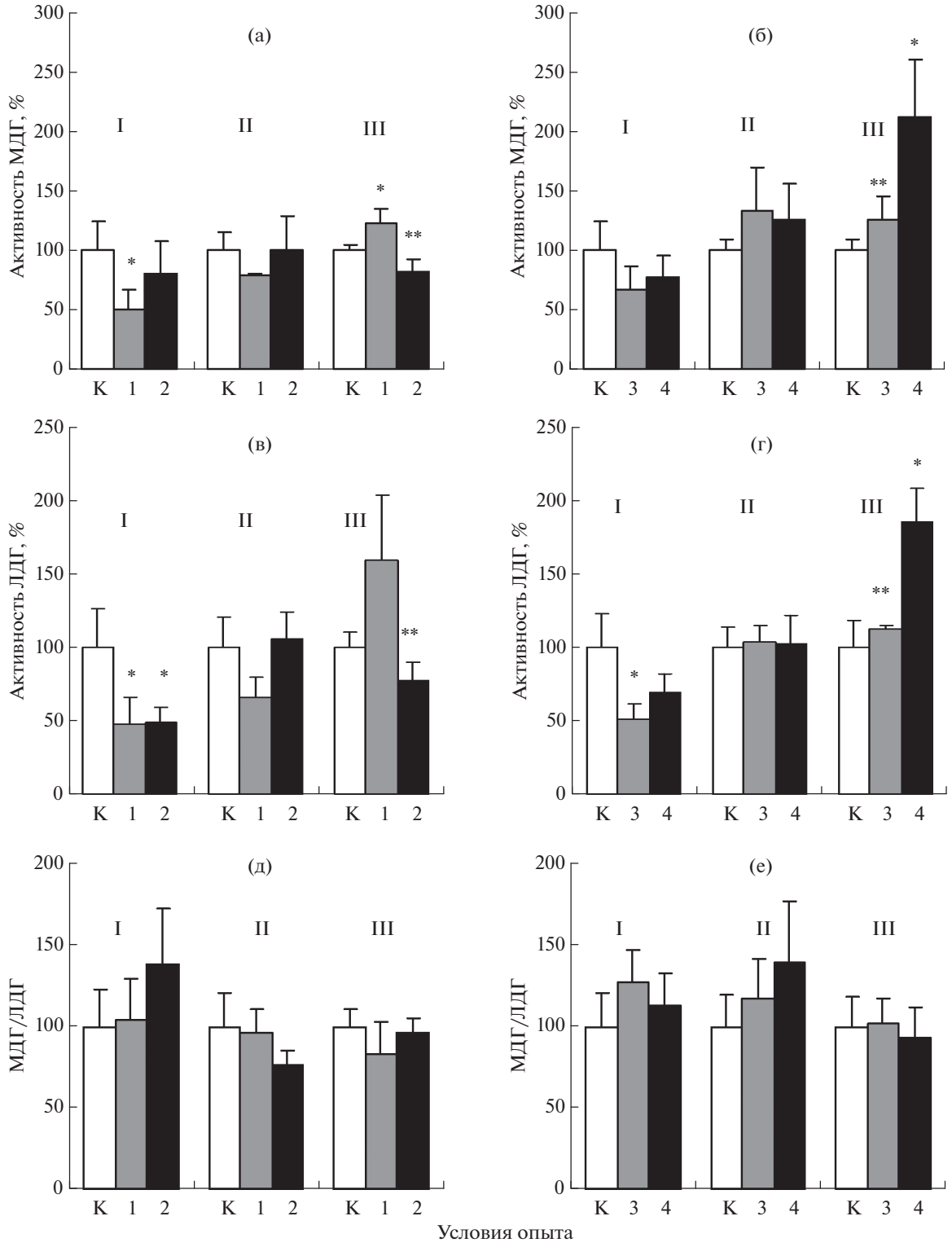

Рис. 1. Активность МДГ (а, б) и ЛДГ (в, г), индекс МДГ/ЛДГ (д, е) при гипоксии (а, в, д) и сероводородной нагрузке (б, г, е) в тканях *Scorpaena porcus*. Здесь и на рис. 2: I – первая жаберная дуга, II – продолговатый мозг, III – средний, передний и промежуточный мозг; K – контроль, 1 – 1.7–3.7 мг O_2/л, 2 – 0.3–1.0 мг O_2/л; 3 – 37 мкМ Na_2S, 4 – 74 мкМ Na_2S.

* Достоверно различается с контролем, $p < 0.05$.

** Достоверно различается с другим опытом, $p < 0.05$.

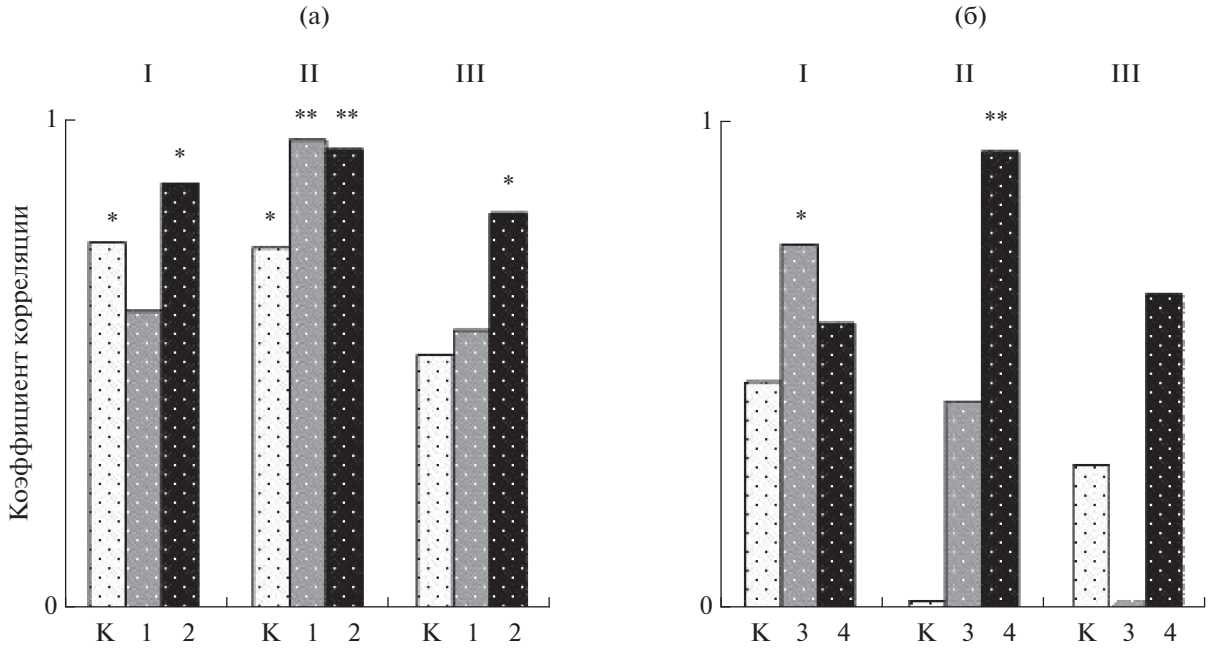

Рис. 2. Корреляция (*r*) между активностью МДГ и ЛДГ при гипоксии (а) и сероводородной нагрузке (б) в тканях *Scorpaena porcus*.
* $p < 0.05$.
** $p < 0.01$.

нению с опытом 3. Потемнение жаберной ткани усилилось. В ПМ активность МДГ сохранилась на уровне опыта 3, активность ЛДГ оставалась стабильной. Однако в СПМ произошел резкий рост активности обоих ферментов по сравнению с контролем и опытом 3 ($p < 0.05$): активность МДГ достигла 212%, ЛДГ – 185%. Сохранилась тенденция к большей величине индекса МДГ/ЛДГ в жабрах и ПМ по сравнению с контролем, соотношение активности ферментов в СПМ не изменилось. Коэффициент *r* между активностью МДГ и ЛДГ в СПМ увеличился до 0.65 ($p \geq 0.05$), в ПМ – до 0.94 ($p < 0.01$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Гипоксия оказывает существенное влияние на численность и разнообразие макрофауны, структуру и функцию морских экосистем (Vaquer-Sunyer, Duart, 2010). Известно, что средовая гипоксия и соответствующий сдвиг анаэробного метаболизма могут серьезно угрожать энергетическому балансу и снижать способность животных вырабатывать достаточное количество АТФ для удовлетворения метаболических потребностей. Несмотря на критическую важность аэробного дыхания для поддержания метаболических функций, многие организмы обитают и процветают в различных гипоксических и даже бескислородных средовых условиях.

При биохимической адаптации к гипоксии в водной среде обитания (Almeida-Val, 1993) метаболическая реорганизация подчиняется двум обобщенным паттернам: либо происходит увеличение анаэробного синтеза АТФ (эффект Пастера), либо уровень АТФ снижается (метаболическая депрессия). Такого рода изменения метаболизма базируются на активации гликолиза с участием гликогена или глюкозы в качестве субстратов и лактатом как промежуточным продуктом. “Ферментная адаптация” к гипоксии также предполагает изменения аффинности отдельных ферментов, вовлекаемых в аэробный и анаэробный метаболизм (Lushchak et al., 1998).

Все эктотермные организмы, особенно рыбы, используют адаптивные биохимические стратегии для достижения метаболического гомеостаза при флуктуациях растворенного в воде кислорода (Hochachka, Somero, 1984). При гипоксии выживание костистых рыб в первую очередь зависит от способности поддерживать клеточный энергетический баланс (стабильный уровень АТФ), несмотря на падение аэробной продукции энергии (Richards, 2009).

Гипоксия vs. жабры. Жаберный аппарат скорпены, как и у других бентосных видов рыб, обладает небольшой площадью по сравнению с активными, быстро плавающими рыбами (Gray, 1954). Для изучения особенностей метаболического профиля скорпены нами использовалась ткань только первой жаберной дуги. Первые жаберные дуги многих видов костистых рыб, включая скорпену, получают иннервацию (IX) языкоглоточным и (X) блуждающим нервами. Эпителий фи-

ламентов упомянутой жаберной дуги включает НЭК, которые выполняют функцию своеобразного O_2-сенсора. При снижении P_wO_2 стимуляция НЭК, реагирующих на концентрацию O_2, запускает каскад кардиореспираторных рефлексов, обеспечивающих выживание и приспособление организма к условиям гипоксии. Кроме того, жаберный аппарат за счет жаберного эпителия обладает достаточно широким разнообразием и других физиологических функций. Помимо того, что жабры считаются основным органом дыхательного газообмена, они играют важную роль в ионном и осмотическом балансе, служат основным локусом выведения азотистых веществ (Mommsen, 1984б). За исключением обмена воды, кислорода и углекислого газа, которые, по-видимому, определяются простой диффузией, все остальные процессы, упомянутые выше, требуют приложения значительной метаболической активности. Ткани жабр характеризуются существенным "внутренним" поглощением O_2 жаберными филаментами, которое не относится непосредственно к дыхательной функции жаберного аппарата (Johansen, Pettersson, 1981). Окислительная способность жаберной ткани также отражается в избытке митохондрий в специализированных жаберных клетках с определенными функциями. При высокой окислительной способности ткани жабр глюкоза и лактат служат наиболее важными источниками углерода (Mommsen, 1984а).

В нашем исследовании в жаберной ткани скорпены зарегистрирована вторая по величине после тканей мозга активность МДГ. При умеренной гипоксии активность МДГ и ЛДГ имела тенденцию к снижению, однако при жесткой гипоксии активность МДГ повышалась настолько, что давала достаточно высокие значения индекса МДГ/ЛДГ, почти в 2 раза превышавшие аналогичный индекс тканей мозга.

Гипоксия vs. мозг. Мозг – наиболее сложный, чувствительный к O_2 орган, состоящий из множества структурных и функциональных компонентов с заметно различающимися и независимо регулируемыми уровнями функциональной и метаболической активности. Основной путь использования глюкозы мозгом – аэробное окисление, которое определяет крайне высокую чувствительность мозга к гипоксии. Кроме того, часть промежуточных продуктов окисления глюкозы мозг использует для образования медиаторов (ацетилхолина, ГАМК), которые, в частности ГАМК, способствуют поддержанию устойчивости мозга к действию гипоксии, а также для резервирования ацетильного остатка в виде ацетиласпартата (Marshal, 1995; Языкова, 2004).

В мозгу – СПМ и ПМ – костистых рыб выделяют пять основных отделов. ПМ принимает участие в образовании ствола мозга и содержит базовые рефлекторные центры, регулирующие дыхание, сердечную деятельность, тонус сосудов, и ядра шести пар (V–X) черепно-мозговых нервов, является местом прохождения восходящих и нисходящих проводящих путей. СПМ рыб включает центры обоняния, зрения, слуха, выполняет функции интегрирования и регулирования функций организма, координации движений, вовлекаются в контроль за питанием рыб (Смирнова, Кузьмина, 2020; Kotrschal, Kotrschal, 2020).

Исходно (нормоксия) в степени активности МДГ между СПМ и ПМ скорпены отмечали некоторую разницу, по-видимому, отражающую тенденцию большей интенсивности аэробных процессов в эволюционно более молодых структурах СПМ. По мере снижения P_wO_2 (умеренная гипоксии) активность МДГ возрастала в СПМ и сохранялась в пределах статистической погрешности в ПМ. При низких значениях P_wO_2 (острая гипоксия) в ПМ сохранялась высокая активность МДГ при заметном ее снижении в СПМ, что свидетельствует о выраженной метаболической устойчивости ПМ, необходимой для поддержания гомеостаза. Адаптационная стабильность ПМ при низких значениях P_wO_2 поддерживается высокой, в пределах контрольного уровня, активностью ЛДГ.

Исходно (нормоксия) ПМ и СПМ имели сопоставимые значения ЛДГ. Найденная нами высокая активность ЛДГ в структурах мозга скорпены определяет "анаэробизацию" путей энергетического метаболизма, поддерживающего продукцию макроэргов при изменении P_wO_2 в придонных слоях воды. При экспозиции к острой гипоксии такая степень активности ЛДГ в СПМ и ПМ стабильно удерживалась. В то же время умеренная гипоксия сопровождалась повышением активности ЛДГ в СПМ и снижением – в ПМ. Полученные нами данные по активности МДГ и ЛДГ в мозгу скорпены дополняют представления о предпочтительном использовании гликогена в мозгу некоторых бесчелюстных и бентосных костистых рыб в качестве ближайшего источника глюкозы, а также привлечении к метаболическим преобразованиям лактата или кетонов при дефиците глюкозы (Soengas, Aldegunde, 2002).

Следует отметить, что при экспозиции к гипоксии во всех изучаемых отделах мозга скорпены индекс МДГ/ЛДГ удерживался на относительно постоянном уровне в пределах статистической погрешности, а соотношению МДГ/ЛДГ в СПМ и ПМ свидетельствовало о сохранении окислительной способности тканей мозга при разных градациях кратковременной гипоксии. Сохранение высокой интенсивности аэробных и анаэробных процессов в СПМ и ПМ скорпены при острой гипоксии, очевидно, может предполагать наличие различных метаболических стратегий энергетического обмена для эволюционно разно-

возрастных структур мозга в таком диапазоне P_wO_2, который не критичен для данного вида. Кроме того, способность поддерживать стабильные уровни АТФ в тканях во время гипоксии, особенно в чувствительных тканях (как мозг), считается признаком толерантности к гипоксии (Hochachka et al., 1996), что согласуется с "сохранением" величины индекса МДГ/ЛДГ.

H_2S как токсин и медиатор. Сульфиды (обобщенный термин для диссоциированных ионов $H_2S \leftrightarrow HS^- \leftrightarrow S^{2-}$) всегда присутствуют в бескислородном (аноксическом) слое морских отложений, и их диффузия в придонные водные горизонты контролируется скоростью диффузии и потреблением кислорода в оксигенируемых наслоениях (Vaquer-Sunyer, Duart, 2010). Соответственно, количество сульфидов увеличивается во время гипоксии. В частности, массовая смертность гидробионтов в это время может быть следствием сульфидной токсичности и самой гипоксии (Vaquer-Sunyer, Duart, 2010). Содержание сульфидов в толще воды может достигать значительных концентраций и активно влиять на физиологию рыб, живущих на мелководье вдоль побережья морей (Bagarinao, Vetter, 1992). Токсичность сульфидов в основном обусловлена ингибированием цитохром *c*-оксидазы и интерференцией с другими важными ферментами (Bagarinao, Vetter, 1992).

Потенциальные механизмы, которые помогают рыбам выдерживать токсичность сульфидов, – взаимодействие с белками крови, анаэробный метаболизм, определенная нечувствительность к сульфидам цитохром *c*-оксидазы и метгемоглобинемия (Torrans, Clemens, 1982; Bagarinao, Vetter, 1989, 1990, 1992, 1993). Предполагают, что виды с высокой резистентностью к гипоксии обычно отличаются высокой H_2S-переносимостью (Grieshaber, Völkel, 1998); вместе с тем, высокий анаэробный потенциал не может объяснить длительное выживание в среде с сульфидами (Völkel et al., 2001).

Известно, что кроме токсического действия H_2S осуществляет функцию физиологически значимой сигнальной молекулы (Olson, 2012). В качестве медиатора эндогенный H_2S синтезируется преимущественно из аминокислоты L-цистеина и/или гомоцистеина. Синтез H_2S осуществляется во многих (если не во всех) тканях организма двумя цитозольными энзимами: цистатионин β-синтазой (ЦБС) и цистатионин γ-лиазой. Кроме того, H_2S может генерироваться в митохондриях под действием цистеин аминотрансферазы и 3-меркаптопируваттрансферазы (также присутствует в цитозоле). Показано, что ЦБС, основной фермент синтеза H_2S, также интегрирует взаимодействие между H_2S и другими газообразными сигнальными молекулами (CO, NO), способствуя регуляции энергетического метаболизма (Giuffréa et al., 2014).

Следует признать, что до настоящего времени физиологические и биохимические реакции рыб на действие сульфидов не изучены в полной мере. Кроме того, современные концепции, определяющие гипоксию, принимают во внимание только концентрацию кислорода в водной среде и не включают возможный синергетический эффект гипоксии и токсичности сульфидов (Vaquer-Sunyer, Duart, 2010).

В нашем исследовании использованы условно "физиологические" концентрации донора H_2S – Na_2S, кратковременная экспозиция к которым у рыб не сопровождалась нарушениями и депрессией внешнего дыхания (Porteus et al., 2014), что свидетельствовало об отсутствии выраженного токсического эффекта упомянутых доз.

H_2S vs. жабры. Известно, что легко проникающие в эпителий жабр сульфиды могут препятствовать связыванию O_2 с гемоглобином крови и способствовать развитию тканевой гипоксии, подобно той, которую вызывает цианид или снижение поступления O_2 (Affonso et al., 2004). Согласно описанному механизму, при взаимодействии H_2S с гемоглобином крови у скорпены также могла возникать определенная степень гипоксемии (снижение PO_2 крови). Предполагают (Bagarinao, Vetter, 1989), что у рыб сульфид-окисляющая активность крови способствует минимизации количества потенциально токсичных соединений, которые с током крови достигают жизненно важных органов. Сульфид-окисляющая активность также отмечена в самой жаберной ткани, селезенке, печени и почках рыб (Bagarinao, Vetter, 1989).

Процессы, наблюдаемые при сероводородной нагрузке у скорпены в жаберной ткани, характеризовались некоторыми признаками метаболической депрессии. На это указывало снижение активности МДГ в первой жаберной дуге, что косвенно свидетельствовало о взаимодействии H_2S с жаберной тканью.

H_2S vs. мозг. Экспозиция скорпены к низкой концентрации Na_2S не вызывала статистически значимых изменений активности оксидоредуктаз в тканях мозга, в то же время при двукратном увеличении концентрации Na_2S в среде упомянутые изменения были более выражены. Подобный феномен почти отсутствующей реакции оксидоредуктаз (в пределах статистической погрешности) на низкую концентрацию Na_2S на уровне целого организма мог быть реализован за счет сульфид-связывающей активности жаберной ткани и крови, обеспечивающих скорпене защиту от поступления в организм физиологически значимого количества сульфидов. В то же время, при высокой концентрации Na_2S в СПМ происходило син-

хронное повышение активности МДГ и ЛДГ, что предполагает тесное согласование работы аэробных и анаэробных путей метаболизма, характерное для средовой гипоксии (Van Waarde, 1983). Исходя из предположения о возникновении гипоксемии/тканевой гипоксии при высокой дозе Na_2S значительный подъем активности МДГ в наиболее O_2-чувствительной части мозга (СПМ) мог быть в первую очередь связан с двойственной ролью МДГ при аэробном и анаэробном метаболизме (Hochachka, Somero, 1984). Известно, что за счет своей высокой активности по сравнению с другими ферментами энергетического метаболизма, МДГ вовлекается в анаэробные процессы и гликолиз. При экспозиции к H_2S одновременное увеличение активности ЛДГ и МДГ в оксифильных структурах мозга, с одной стороны, указывает на наличие фактора гипоксемии/тканевой гипоксии, возникающего при высокой концентрации Na_2S, с другой, свидетельствует о прямой "реакции" оксидоредуктаз на присутствие H_2S. Необходимо отметить, что условно менее O_2-чувствительный ПМ на уровне оксидоредуктаз почти не реагировал даже на высокую концентрацию Na_2S, что предполагает иной режим энергетического метаболизма в данном отделе мозга скорпены. Одним из процессов, возникающих при сероводородной нагрузке, может быть сульфид-окислительная активность при условно низких/нетоксических концентрациях H_2S в ПМ, который обладает выраженной устойчивостью к колебаниям PO_2 и/или к самому H_2S.

Корреляционные отношения МДГ и ЛДГ при гипоксии и сероводородной нагрузке. Анализ корреляционных связей (r) между активностью МДГ и ЛДГ в оксифильных тканях показал их увеличение по мере снижения PwO_2, что свидетельствует об усилении взаимодействия этих ферментов, проявляющемся при дефиците O_2. Причем в тканях первой жаберной дуги и ПМ, которые в первую очередь обеспечивают кардиореспираторные реакции при гипоксии, значения r достигают наибольших величин по сравнению с СПМ, что косвенно служит подтверждением функциональной взаимосвязи этих структур в рамках контура регуляции сердечной и дыхательной функций. Полученные нами величины r предполагают более сбалансированное взаимодействие оксидоредуктаз ПМ по сравнению с СПМ, что предполагает большую устойчивость ПМ к гипоксии и согласуется с отсутствием резких изменений активности МДГ и ЛДГ в ткани ПМ при разных уровнях P_wO_2.

По-видимому, выраженное "смещение" корреляционной связи (r) между активностью МДГ и ЛДГ первой жаберной дуги при сероводородной нагрузке по сравнению с гипоксией опосредуется специфическим участием жаберной ткани в инактивации избытка H_2S и сопутствующей экспозиции к H_2S гипоксемии. При максимальной сероводородной нагрузке отмечалась достоверная положительная корреляционная связь оксидоредуктаз ПМ, которые обеспечивают сохранение уровня продукции макроэргов для обеспечения генерации кардиореспираторных «команд», направленных на выживание организма и усиливающихся на фоне возникшей гипоксемии/тканевой гипоксии.

Выводы. Полученные результаты свидетельствуют о сходстве перестроек энергетического метаболизма при гипоксии и сероводородной нагрузке в O_2-чувствительных тканях мозга и жабр, что согласуется с ранее выдвинутым положением об идентичности реакций и метаболических последствиях воздействия гипоксии и H_2S на активность оксидоредуктаз энергетического обмена (Oeschger, Storey, 1990; Olson et al., 2006). Основные проявления реакции оксифильных тканей скорпены на сероводородную нагрузку – перестройки активности оксидоредуктаз энергетического метаболизма (МДГ и ЛДГ), возникающие вследствие инактивации "избытка" H_2S. Более функционально активные/O_2-чувствительные или эволюционно молодые, требующие высоких затрат макроэргов оксифильные структуры могут быть более восприимчивы к действию H_2S *vs.* гипоксия, исходя из конкурентных/взаимообратных отношений между O_2 и H_2S. Реакции оксидоредуктаз первой жаберной дуги на гипоксию и действие H_2S обладают определенной идентичностью, что, по-видимому, связано с анатомической диспозицией жабр к средовым факторам. Первая жаберная дуга и ПМ, относящиеся к контуру регуляции кардиореспираторных функций, обладают наиболее тесным/выраженным сопряжением (r) активности МДГ и ЛДГ под действием гипоксии и сероводорода.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках темы "Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом" (№ гос. регистрации 121041400077-1) и при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 20-04-00037).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Еремеев В.Н., Коновалов С.К. 2006. К вопросу о формировании бюджета и закономерностях распределения кислорода и сероводорода в водах Черного моря // Морск. экол. журн. Т. 5. № 3. С. 5.

Заика В.Е., Гулин М.Б. 2011. Наибольшие глубины обитания рыб в Черном море и особенности их пита-

ния у границы сероводородной зоны // Морск. экол. журн. Т. 10. № 2. С. 39.

Мильман Л.С., Юровецкий Ю.Г., Ермолаева Л.П. 1974. Определение активности важнейших ферментов углеводного обмена // Методы биологии развития. Москва: Наука. С. 346.

Смирнова Е.С., Кузьмина В.В. 2020. Влияние холинолитиков на скорость пищевой реакции карпа *Cyprinus carpio* L. // Биол. внутр. вод. Т. 13. № 2. С. 192. (Для переводчика *Smirnova E.S., Kuz'mina V.V.* Effect of cholinolytics on the rate of feeding reaction of carp *Cyprinus carpio* L. // Inland Water Biology. 2020. V. 13. № 2. P. 308. https://doi.org/10.1134/S1995082920020121). https://doi.org/10.31857/S032096522002014X

Языкова М.Ю. 2004. Биохимия тканей. Саратов: Саратовский ун-т.

Affonso E.G., Polez V.L.P., Corrêa C.F. et al. 2004. Physiological responses to sulfide toxicity by the air-breathing catfish, *Hoplosternum littorale* (Siluriformes, Callichthyidae) // Comp. Biochem. Physiol. V. 139. № 4. P. 251. https://doi.org/10.1016/j.cca.2004.11.007

Almeida-Val V.M., Val A.V., Hochachka P.W. 1993. Hypoxia tolerance in Amazon fishes: status of an under-explored biological "goldmine". Surviving Hypoxia: Mechanisms of Control and Adaptation. Boca Raton: CRC Press. P. 435.

Bagarinao T., Vetter R.D. 1989. Sulfide tolerance and detoxification in shallow-water marine fishes // Mar. Biol. V. 103. P. 291.

Bagarinao T., Vetter R.D. 1990. Oxidative detoxification of sulfide by mitochondria of the California killifish *Fundulus parvipinnis* and the speckled sanddab *Citharichthys stigmaeus* // J. Comp. Physiol. V. 160. P. 519.

Bagarinao T., Vetter R.D. 1992. Sulfide-hemoglobin interactions in the sulfide-tolerance salt marsh resident, the California killifish *Fundulus parvipinnis* // J. Comp. Physiol. V. 162. P. 614.

Bagarinao T., Vetter R.D. 1993. Sulphide tolerance in the California killifish, *Fundulus parvipinnis*, a salt marsh resident // J. Fish Biol. V. 42. P. 729. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1993.tb00381.x

Giuffréa A., Colaço H.G., Mastronicola D. et al. 2014. Cystathionine β-synthase and the interplay between the bioenergetically relevant gasotransmitters NO, CO and H_2S // BBA-Bioenergetics. 1837: e71.

Gray I.E. 1954. Comparative study of the gill area of marine fishes // Biol. Bull. V. 107. P. 219.

Grieshaber M.K., Völkel S. 1998. Animal adaptations for tolerance and exploitation of poisonous sulfide // Annu. Rev. Physiol. V. 60. P. 33.

Hochachka P.W., Somero G.N. 1984. Biochemical Adaptation. New Jersey: Princeton Univ. Press.

Hochachka P.W., Somero G.N. 2002. Biochemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution. Oxford: Oxford University Press.

Hochachka P.W., Buck L.T., Doll C.J., Land S.C. 1996. Unifying theory of hypoxia tolerance: molecular/metabolic defense and rescue mechanisms for surviving oxygen lack // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. V. 93. P. 9493. https://doi.org/10.1073/pnas.93.18.9493

Johansen K., Pettersson K. 1981. Gill O_2 consumption in a teleost fish, *Gadus morhua* // Respir. Physiol. V. 44. P. 277. https://doi.org/10.1016/0034-5687(81)90023-2

Kotrschal A., Kotrschal K. 2020. Fish Brains: Anatomy, Functionality, and Evolutionary Relationships. The Welfare of Fish. Animal Welfare. V. 20. P. 129. Cham: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-030-41675-1_6

Lushchak V.I., Bahnjukova T.V., Storey K.B. 1998. Effect of hypoxia on the activity and binding of glycolytic and associated enzymes in sea scorpion tissues // Braz. J. Med. Biol. Res. V. 31. № 8. P. 1059. https://doi.org/10.1590/s0100-879x1998000800005

Marshal W.J. 1995. Clinical biochemistry. Churchill Livingstone: Elsevier Science.

Mommsen T.P. 1984a. Metabolism of the Fish Gill // Fish Physiology. V. 10. P. 203. https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60186-7

Mommsen T.P. 1984b. Biochemical characterization of the rainbow trout gill // J. Comp. Physiol. V. 154. № 2. P. 191.

Oeschger R., Storey K.B. 1990. Regulation of glycolytic enzymes in the marine invertebrate *Halicryptus spinulosus* (Priapulida) during environmental anoxia and exposure to hydrogen sulfide // Mar. Biol. V. 106. P. 261.

Olson K.R., Dombkowski R.A., Russell M.J. et al. 2006. Hydrogen sulfide as an oxygen sensor/transducer in vertebrate hypoxic vasoconstriction and hypoxic vasodilation // J. Exp. Biol. V. 209. P. 4011. https://doi.org/10.1242/jeb.02480

Olson K.R. 2012. Mitochondrial adaptations to utilize hydrogen sulfide for energy and signaling // J. Comp. Physiol. V. 182. P. 881. https://doi.org/10.1007/s00360-012-0654-y

Porteus C.S., Abdallah S.J., Pollack J. et al. 2014. The role of hydrogen sulphide in the control of breathing in hypoxic zebrafish (*Danio rerio*) // J. Physiol. V. 592. № 14. P. 3075. https://doi.org/10.1113/jphysiol.2014.271098

Richards J.G. 2009. Metabolic and Molecular Responses of Fish to Hypoxia // Fish Physiol. V. 27. P. 443. https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)00010-1

Soengas J.L., Aldegunde M. 2002. Energy metabolism of fish brain // Comp. Biochem. Physiol. Biochem. Mol. Biol. V. 131. № 3. P. 271. https://doi.org/10.1016/s1096-4959(02)00022-2

Soldatov A.A., Golovina I.V., Kolesnikova E.E. et al. 2020. Activity of Energy Metabolism Enzymes and ATP Content in the Brain and Gills of the Black Sea Scorpionfish *Scorpaena porcus* under Short-Term Hypoxia // J. Evolut. Biochem. Physiol. V. 56. № 3. P. 224. https://doi.org/10.31857/S0044452920010143

Torrans E.L., Clemens H.P. 1982. Physiological and biochemical effects of acute exposure of fish to hydrogen sulfide // Comp. Biochem. Physiol. V. 71. № 2. P. 183. https://doi.org/10.1016/0306-4492(82)90034-x

Völkel S., Berenbrink M., Heisler N. et al. 2001. Effect of sulfide on K^+ flux pathways in red blood cells of crusian carp and rainbow trout // Fish Physiol. Biochem. V. 24. P. 213.

Van Waarde A. 1983. Aerobic and anaerobic ammonia production by fish // Comp. Biochem. Physiol. V. 74. № 4. P. 675. https://doi.org/10.1016/0305-0491(83)90127-x

Vaquer-Sunyer R., Duart C.M. 2010. Sulfide exposure accelerates hypoxia-driven mortality // Limnol., Oceanogr. V. 55. № 3. P. 1075. https://doi.org/10.4319/lo.2010.55.3.1075

Comparative Aspects of Hypoxia and Hydrogen Sulfide Effects on the Activity of Oxidoreductases in the Gills and Brain of the Sea Ruff *Scorpaena porcus*

I. V. Golovina[1, *] and E. E. Kolesnikova[1, **]

[1]*Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia*

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

***e-mail: dr-kolesnikova@mail.ru*

A comparative analysis of the oxidoreductases activity (malate and lactate dehydrogenase: MDH, LDH) in the gills (the lamellae of first gill arch) and the brain structures (medulla oblongata, middle brain, forebrain and diencephalon) of *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758 under short-term separated exposure to hypoxia (90 min, 1.7–3.7 and 0.3–1.0 mg O_2/L) and hydrogen sulfide (5 min, 37 and 74 μM Na_2S) was made. The increase in hypoxic and hydrogen sulfide loading under experimental conditions promoted the increase in the interaction in MDH activity ↔ LDH activity system in the studied tissues: the highest value of the correlation coefficient was found in the gills ($r = 0.87$, $p < 0.05$) and medulla oblongata ($r = 0.96$, $p < 0.01$). The functional relationship between the oxydoreductase activities in the tissues is considered, the metabolic effects of hypoxic and H_2S loading on the activity of oxidoreductases and the possible mechanisms of the discovered effects are discussed.

Keywords: fish, hypoxia, hydrogen sulfide, gills, brain, malate dehydrogenase, lactate dehydrogenase, Black Sea

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 6, с. 628–639

ВОДНАЯ ТОКСИКОЛОГИЯ

УДК 504.453.054:574.632

ВЛИЯНИЕ ВЫХОДОВ ПОЛИМЕТАЛЛИЧЕСКИХ РУДОПРОЯВЛЕНИЙ НА НАКОПЛЕНИЕ РТУТИ ГИДРОБИОНТАМИ В РЕЧНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

© 2021 г. М. И. Шаповалов[a], *, В. А. Гремячих[b], В. Т. Комов[b]

[a]*Адыгейский государственный университет, Майкоп, Республика Адыгея, Россия*

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

**e-mail: shapmaksim2017@yandex.ru*

Поступила в редакцию 20.04.2020 г.
После доработки 13.01.2021 г.
Принята к публикации 28.01.2021 г.

Представлены данные по содержанию металла в теле личинок веснянок *Perla pallida* Guerin-Meneville, 1838 (Plecoptera, Perlidae) и в мышцах рыб семейства Cyprinidae из малых притоков р. Белая (Республика Адыгея, Северо-Западный Кавказ), в бассейне которой сконцентрированы проявления рудной минерализации разных металлов, в том числе и ртути. Выявлено, что концентрации Hg в веснянках из этих рек сопоставимы с таковыми у амфибионтных насекомых из водоемов и водотоков, не имеющих на площади водосборного бассейна локальных источников поступления металла. Сезонные изменения содержания металла в веснянках свидетельствуют об их более интенсивном накоплении ртути на ранних стадиях развития в зимний период, чем в теплое время года. Установленные концентрации Hg 0.01–0.72 мг/кг сухой массы, могут быть причиной патоморфологических отклонений в строении жизненно-важных органов и тем самым снижения приспособляемости и конкурентоспособности популяции веснянок данного вида в целом. Исследованные виды рыб (быстрянка, гольян, пескарь и усач) накапливали Hg до уровней (0.09–0.69 мг/кг сухой массы), сходных с таковыми у личинок веснянок, что может быть связано с низкими размерно-массовыми показателями рыб в выборках, и схожестью спектров питания гидробионтов.

Ключевые слова: ртуть, гидробионты, речные экосистемы, рудопроявления на водосборах

DOI: 10.31857/S0320965221050193

ВВЕДЕНИЕ

Глобальное поступление ртути Hg из природных и антропогенных источников в атмосферу, с последующей миграцией и осаждением на поверхность водных и наземных экосистем, до настоящего времени является основной причиной повышения ее содержания и негативного воздействия на биоту (Kolka et al., 2011; Eagles-Smith et al., 2016). Различные соединения металла, в том числе наиболее токсичная и биодоступная метилированная ртуть, образуют прочные химические связи с соединениями, входящими в состав тканей живых организмов, и аккумулируются в опасных для здоровья человека концентрациях. Экспериментально установлено, что у позвоночных высокие уровни содержания Hg в тканях приводят к хромосомным аберрациям, патологии крови, негативно воздействуют на нервную систему и эмбриональное развитие плода (Topashka-Ancheva et al., 2003; Scheuhammer, 2007; Tavshunsky et al., 2017). У беспозвоночных это связано с деформациями жизненно важных структур, замедлением роста личинок, процессов метаморфоза и регенерации поврежденных органов (Medvedev, Komov, 2005; Гремячих и др., 2006; Jensen et al., 2007). Исследования зависимости накопления Hg живыми организмами от параметров среды обитания проводили и проводят в основном на водных и околоводных экосистемах, где высока активность бактериального метилирования, способствующая включению металла в трофические сети (Gilmour et al., 2013; Tavshunsky et al., 2017). Повышенные концентрации Hg в мышцах рыб из рек и озер России регистрировали как при поступлении металла с промышленными стоками (Леонова и др., 2006), так и в отсутствии локальных источников на площади водосборного бассейна, например, в ацидных (pH воды <5.0) озерах северо-запада России (Haines et al., 1992, 1995; Stepanova, Komov, 1997). Самые значительные концентрации Hg в литосфере связаны с районами ее месторождений и рудопроявлений, хотя в них заключено лишь 0.02% всей ртути (Сауков, 1975). Основная

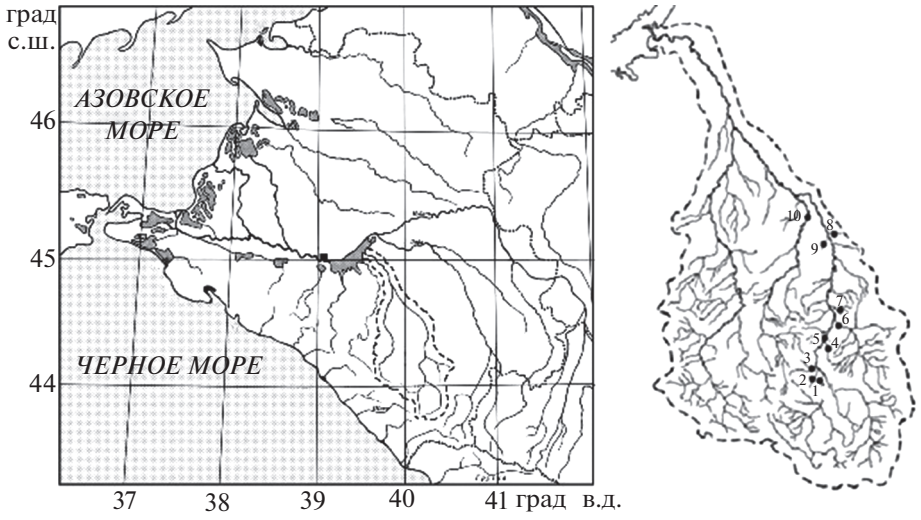

Рис. 1. Местонахождение станций отбора проб в притоках р. Белая (нумерация от ее истока к устью): 1 – р. Липовая, 2 – р. Хамышинка, 3 – р. Бзыха, 4 – р. Сюк, 5 – р. Белая, у пос. Никель, 6 – р. Дах, ниже моста, 7 – р. Мишоко, 8 – р. Майкопская, 9 – р. Шунтук, 10 – р. Курджипс, около пос. Красный мост.

масса Hg находится в виде соединений в самостоятельных ртутных минералах и в качестве изоморфных или механических примесей в составе других минералов и часто сопутствует металлам платиновой группы. Поэтому при наличии полиметаллических и особенно ртутных руд на площади водосборного бассейна увеличивается вероятность включения Hg в трофические сети водных экосистем.

В предгорных районах Северного Кавказа в бассейне р. Белая выделено несколько рудных полей с обособленными точками рудопроявлений вольфрама, полиметаллов, рудного и россыпного золота, ртути, марганца (Волкодав, 2012). Однако исследований по содержанию ртути в водных экосистемах этого региона ранее не проводили.

Цель работы – исследовать влияние выходов полиметаллических рудопроявлений, выявленных на площади водосборного бассейна р. Белая, на накопление Hg представителями амфибионтных беспозвоночных (личинок Plecoptera) и рыб.

Таблица 1. Гидрографическая характеристика малых рек, впадающих в р. Белая

Река	Станция	Длина водотока, км	Высота над уровнем моря (верховье/устье)
Липовая	1	8	1340/560
Хамышинка	2	7	1330/550
Бзыха	3	11	1710/530
Сюк	4	14	990/470
Белая	5	273	2300/30
Дах	6	27	–
Мишоко	7	9.4	890/410
Майкопская	8	9.5	640/280
Шунтук	9	12	–/276
Курджипс	10	100	2300/224

Примечание. "–" – данные отсутствуют.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Река Белая – второй по длине и самый мощный по водоносности левобережный приток р. Кубань, расположенный на границе западной и северо-западной частей Большого Кавказа в предгорном районе республики Адыгея. Она берет начало на склонах горного массива Фишт-Оштен и впадает в Краснодарское водохранилище. Протяженность реки 277 км, площадь водосборного бассейна 5990 км^2 (Мельникова, Комлев, 2003).

Бассейн реки представляет собой систему, в пределах которой взаимодействуют естественные (природные), заселенные территории и аграрные ландшафты. Важнейшими составляющими природно-ландшафтных комплексов бассейна р. Белая служат малые водотоки, исследование которых проводили на 10 станциях (рис. 1, табл. 1).

В бассейне р. Белая сконцентрированы проявления рудной минерализации разных металлов, в том числе и Hg. Хамышинское (Шаханское) поле минерализации занимает большую часть междуречья рек Бзыха и Хамышинка, левых притоков р. Белая (ст. 1–3) (Волкодав, 2012). Из пяти обособленных рудопроявлений наибольшее со-

держание Hg отмечено в Шаханском (0.012%–0.2%). Здесь в поперечных вертикальных трещинах, в жилах других минералов в виде вкраплений и налетов встречается киноварь, которой часто сопутствует самородная ртуть. Содержание Hg в других рудопроявлениях обычно не превышает сотых долей процента.

В долине р. Сюк (ст. 4), впадающей в р. Белая ниже пос. Никель (ст. 5), расположено Белореченское месторождение. Ведущие рудообразующие минералы Белореченского баритового месторождения – барит, кварц, кальцит, анкерит, киноварь относится к редким минералам. Ртутную минерализацию содержат и триасовые толщи района р. Сахрай, притока р. Дах (ст. 6) (Пеков и др., 2010). Остальные станции (7–10), расположенные ниже по течению р. Белая, не имеют в пределах своих водосборных бассейнов проявлений рудной минерализации металлов.

Изученные реки относятся к типичным малым водотокам с каменистым грунтом. В составе донных зооценозов реки Белой и ее основных притоков, выявлено 238 видов беспозвоночных, 87.0% от числа которых составляют насекомые. В них преобладают кавказские литореофильные представители зообентоса: на быстром течении – *Epeorus*–Simuliidae–*Baetis*–Blephariceridae, умеренном – *Ecdyonurus*–*Baetis*–*Rhyacophila*–*Hydropsich*–*Perla*-*Gammarus*, замедленном – *Gammarus*–Limephilidae (Шаповалов, 2020).

Было проанализировано 326 экз. личинок веснянки *Perla pallida* Guerin-Meneville, 1838 (Plecoptera, Perlidae), амфибиотического насекомого, ведущего на стадии личинки водный образ жизни, из рыб – 35 экз. кубанской быстрянки *Alburnoides kubanicus* Bănărescu, 1964, 29 экз. гольяна *Phoxinus* sp., 9 экз. пескаря *Gobio* cf. *holurus* Fowler, 1976 и 3 экз. кубанского усача *Barbus kubanicus* Berg, 1912. Личинки веснянок собраны в 2012 и 2013 гг., рыбы – в 2014 и 2015 гг.

Личинки веснянок широко распространены во всех биотопах р. Белая и ее притоках не ниже 200 м над уровнем моря. Обитают в щелях на нижней стороне камней (избегая очень быстрого течения), под крупными камнями, где залегает слой рыхлой гальки. Для крупных видов из сем. Perlidae характерен длительный период развития в водотоке (до трех лет) и подвижный образ жизни. Веснянки, как и личинки других насекомых, могут потреблять детрит разного происхождения, микофлору, одноклеточные и нитчатые водоросли, ткани макрофитов и мхов, а также всевозможных беспозвоночных (Monakov, 2003). Представители хищных видов веснянок, к которым относится *Perla pallida*, по мере роста переходят на животную пищу, питаясь вначале преимущественно личинками двукрылых, доля которых от общего числа пищевых компонентов составляет 68.6–74.3%, а затем более крупными организмами – личинками ручейников и поденок (Шаповалов, 2020). Спектры питания личинок веснянок могут расширяться по пере их роста и развития. Различия в составе пищи, чаще всего определяются составом населения водотока в конкретный период.

Отловленные в притоках р. Белая рыбы – реофильные представители сем. Cyprinidae, в пищевом рационе которых в разной степени представлены личинки насекомых (Троицкий, Цуникова..., 1988; Атлас..., 2003).

Длину и массу животных измеряли до взятия образцов и последующего их высушивания при 36°C (насекомых использовали целиком, у рыб брали фрагмент спинных скелетных мышц). Содержание ртути определяли в двух–трех повторностях атомно-абсорбционным методом на ртутном анализаторе РА-915+ с приставкой ПИРО (Люмэкс) без предварительной подготовки проб. Точность аналитических методов измерения контролировали с помощью сертифицированного биологического материала DORM-2 и DOLM-2 (Институт химии окружающей среды, Оттава, Канада).

Данные о концентрациях Hg представлены в виде средних значений и их ошибок ($x \pm m_x$) с указанием min–max. Поскольку распределение данных отличалось от нормального (критерий Шапиро–Уилка), для выявления корреляционных связей между исследуемыми показателями использован непараметрический критерий Спирмена (r_s), для оценки значимости различий между выборками – медианный Краскела–Уоллиса (различия достоверны при $p < 0.05$) (Sokal, Rohlf, 1995).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Размерно-массовые показатели личинок веснянок варьировали в широких пределах: длина – 5.0–32.0 мм, масса – 7.0–455.0 мг. Минимальная и максимальная концентрации Hg в теле насекомых достигали 0.01 и 0.72 соответственно, в среднем по водотокам – 0.06–0.38 мг/кг сухой массы (табл. 2). Содержание металла у животных, отобранных на самой близкой к истоку и расположенной в зоне рудопроявлений ст. 1, статистически значимо было самым высоким (рис. 2). Накопление Hg веснянками на ст. 2 превышало таковое на ст. 3–5, 7 и 10, на ст. 6 превышало таковое на ст. 4 и 5. Для выборок со ст. 1, 2, 4, 6 и 10 отмечена достоверная отрицательная связь концентраций Hg в личинках с их массой: $r_s = (-0.56)–(-0.78)$ при $p \leq 0.05$, для выборок со ст. 2, 4, 6 и 10 – еще и с длиной тела: $r_s = (-0.55)–(-0.72)$ при $p \leq 0.05$.

Всю выборку разделяли на две группы: в первую вошли животные из водотоков, расположенных в районах рудопроявлений (ст. 1–6), во

Таблица 2. Содержание ртути в личинках веснянок из притоков р. Белая

Номер станции	Дата	*n*	Длина, мм	Масса, мг	Hg, мг/кг сухой массы
1	IV.2012	25	15.9 ± 0.9 9.0–27.5	96.7 ± 16.3 16.0–325.5	0.38 ± 0.03 0.17–0.72
	04.V.2013	20	19.4 ± 1.4 10.0–29.8	166.7 ± 28.3 19.0–403.0	0.24 ± 0.02 0.14–0.42
	19.VI.2013	19	13.5 ± 1.5 7.8–31.2	84.2 ± 28.2 15.0–455.0	0.26 ± 0.02 0.12–0.38
				Среднее	
Всего по ст. 1	2012–2013	64	16.3 ± 0.8 7.8–31.2	114.9 ± 14.2 15.0–455.0	0.31 ± 0.02 0.12–0.72
2	04.V.2013	43	21.5 ± 0.6 15.0–32.0	185.2 ± 14.0 69.0–450.0	0.11 ± 0.02 0.05–0.55
	19.VI.2013	28	18.3 ± 1.0 10.8–29.0	136.1 ± 19.7 26.0–396.0	0.15 ± 0.01 0.07–0.22
				Среднее	
Всего по ст. 2	2013	71	20.3 ± 0.6 10.8–32.0	165.8 ± 11.8 26.0–450.0	0.13 ± 0.01 0.05–0.55
3	04.V.2013	11	23.1 ± 1.0 18.0–28.6	192.4 ± 21.9 97.0–314.0	0.06 ± 0.006 0.03–0.11
4	19.VI.2013	39	18.2 ± 0.9 8.0–28.1	139.5 ± 16.6 17.0–376.0	0.06 ± 0.003 0.03–0.11
5	X.2012	33	12.1 ± 0.5 5.0–22.5	54.5 ± 6.3 7.0–212.0	0.07 ± 0.006 0.02–0.17
6	X.2012	32	15.7 ± 0.5 10.0–21.0	77.2 ± 6.1 19.0–163.0	0.14 ± 0.005 0.08–0.19
	04.V.2013	20	19.5 ± 1.0 13.0–28.2	144.0 ± 21.2 42.0–363.0	0.06 ± 0.006 0.03–0.10
				Среднее	
Всего по ст. 6	2012–2013	52	17.2 ± 0.5 10.6–28.2	102.9 ± 9.9 19.0–363.0	0.11 ± 0.01 0.03–0.19
7	V.2013	15	16.5 ± 1.2 8.0–24.0	136.0 ± 25.5 18.0–368.0	0.06 ± 0.01 0.01–0.09
8	18.V.2013	26	19.9 ± 0.7 13.0–30.5	179.7 ± 19.6 39.0–451.0	0.09 ± 0.01 0.02–0.16
10	03.VI.2013	15	20.3 ± 1.2 12.2–28.0	179.8 ± 24.8 52.0–330.0	0.07 ± 0.006 0.04–0.13
				Среднее	
Все станции	2012–2013	326	17.8 ± 0.3 5.0–32.0	132.6 ± 5.5 7.0–455.0	0.13 ± 0.01 0.01–0.72

Примечание. Здесь и в табл. 3: над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – min–max, *n* – количество исследованных веснянок. Нумерация станций – в соответствии с рис. 1.

вторую – из водотоков без проявления руд на водосборе (ст. 7–10, на ст. 9 анализировали только рыб). Концентрации металла в веснянках из первой группы были статистически значимо выше (тест Краскела–Уоллиса, $H = 21.6$, $p < 0.000$), чем из второй – 0.15 ± 0.01 и 0.07 ± 0.004 мг/кг сухой массы соответственно. Длина и масса тела личинок первой группы были достоверно меньше, чем личинок второй группы: 17.5 ± 0.3 и 19.1 ± 0.6 мм ($H = 5.9$, $p < 0.02$), 125.3 ± 6.0 и 168.0 ± 13.2 мг ($H =$

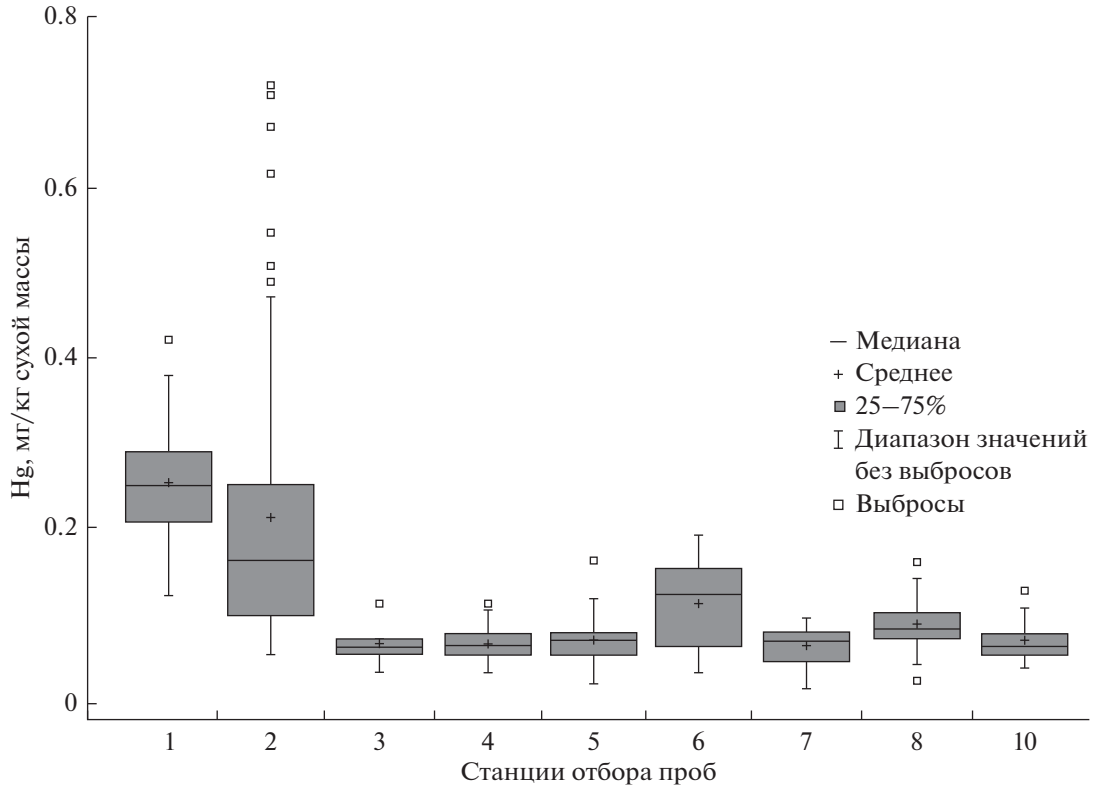

Рис. 2. Содержание Hg в личинках веснянок на станциях отбора проб, расположенных в зоне рудопроявлений (ст. 1–6) и вне ее (ст. 7, 8 и 10).

= 13.9, $p < 0.002$). С увеличением размеров (L) они менее интенсивно набирали массу тела (W): у личинок первой группы $W = -158.56 + 16.18L$, у второй – $W = -228.52 + 20.75L$ (рис. 3).

Для веснянок из первой группы выявлена одинаковая статистически значимая отрицательная связь содержания ртути от длины и массы: $r_s = -0.24$, $p < 0.05$. Для веснянок из второй группы снижение концентрации металла с ростом животных также достоверно, но менее выражено – с длиной $r_s = -0.17$, $p < 0.05$, массой $r_s = -0.11$, $p < 0.05$.

Отмечено сезонное (от весны к осени) снижение средних показателей длины и массы личинок веснянок (в обоих случаях $r_s = -0.38$, $p < 0.05$) при относительно устойчивом уровне накопления Hg. В двух разноразмерных группах (в первой длина веснянок ≤15 мм, во второй – >15 мм), отобранных в притоках зоны оруденения, весенние особи были значимо крупнее летне-осенних. В первой группе (более мелких особей) содержание металла от весны к осени снижалось, во второй – значимо не менялось (рис. 4).

Минимальные и максимальные концентрации Hg в мышцах исследованных видов рыб варьировали в пределах 0.09–0.69 мг/кг сухой массы (табл. 3, рис. 5). Содержание металла в мышцах гольяна статистически значимо выше, чем у быстрянки. Накопление ртути гольянами на ст. 1, 2 не различалось, у быстрянок на ст. 9 оно было выше, чем у рыб на ст. 2, 10, как и масса животных. Для быстрянок отмечена достоверная положительная связь концентраций Hg в мышцах с массой рыб: $r_s = 0.53$ при $p \le 0.05$. Содержание металла в мышцах быстрянки со станций, располо-

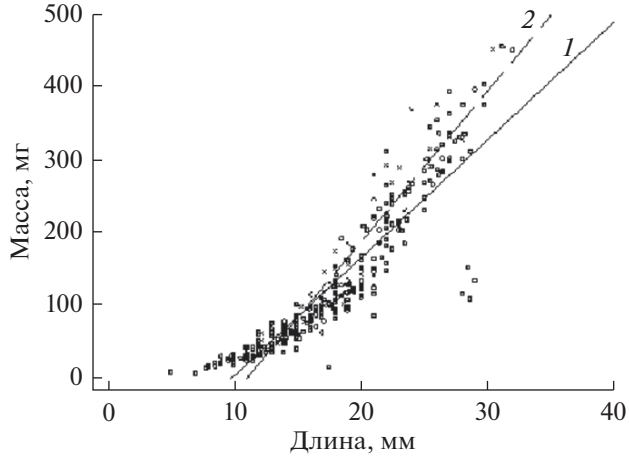

Рис. 3. Зависимость между длиной и массой личинок веснянок на станциях, расположенных в зоне рудопроявлений (*1*) и вне ее (*2*).

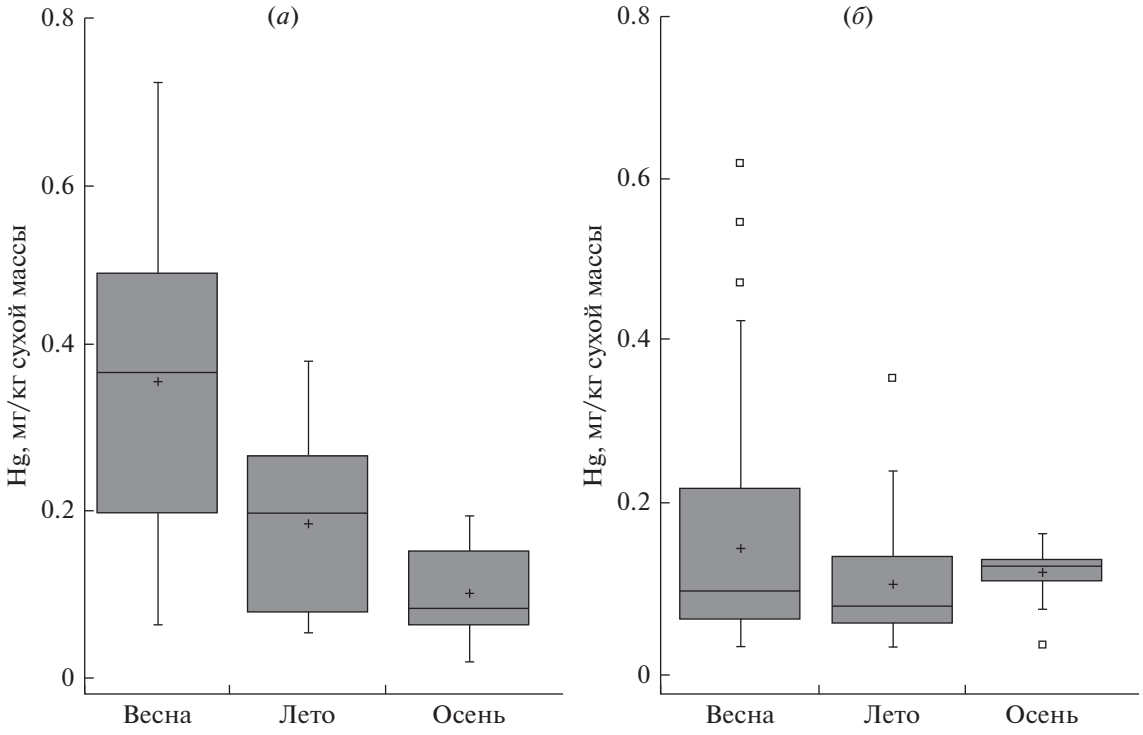

Рис. 4. Сезонные изменения содержания Hg в личинках веснянок длиной ≤15 мм (а) и >15 мм (б), отобранных в притоках зоны оруденения. Здесь и на рис. 5 легенда та же, что на рис. 2.

женных в зоне оруденения и вне их, статистически значимо не различалось.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Поступление Hg с водосборных бассейнов с выходами полиметаллических рудопроявлений в водоемы и водотоки носит природный и антропогенный характер. В первом случае это связано с естественной, во втором – более быстрой эрозией зон минерализации вследствие хозяйственной деятельности человека по добыче, предварительной переработке полезных ископаемых, хранению и утилизации отвальных отходов их обогащения (Kocman et al., 2011; Hsu-Kim et al., 2018). По последним оценкам, кустарная и мелкомасштабная промышленная добычи золота могут быть значительными источниками Hg для пресноводных экосистем (880 т/год), как промышленное производство и выбросы сточных вод (220 т/год), мобилизация наземных ресурсов – изменения в землепользовании, ведении лесного хозяйства, частоте и интенсивности природных пожаров (170–300 т/год) (Obrist et al., 2018).

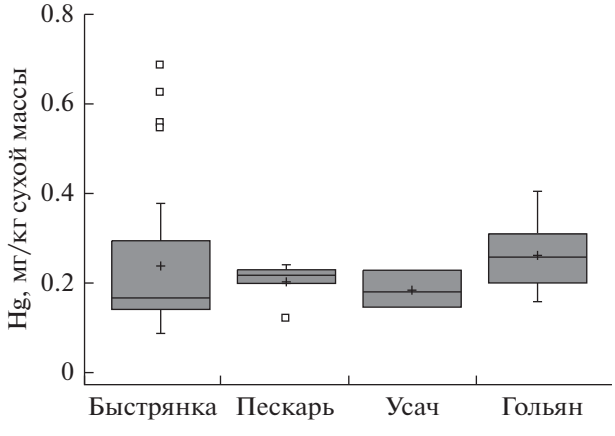

Рис. 5. Содержание Hg в мышцах рыб из водотоков р. Белая.

Бассейн р. Белая в верхнем участке течения расположен в зоне золотосодержащих, медных и свинцово-цинковых оруденений с вкраплениями ртутьсодержащих минералов (в частности, киновари и самородной Hg) (Волкодав, 2012). Разработка золоторудных россыпей р. Белая была начата в 1932 г. и продолжалась до 1941 г., хотя поисковые работы 1934 и 1935 гг. новых россыпей на реке и промышленного оруденения не выявили (Волкодав, 2012).

Малые долины бассейна р. Белая разрабатывались старателями в начале прошлого века, и продолжают интересовать местных добытчиков металла по сей день. Любая хозяйственная деятельность на водосборе рек (добыча полиметаллических руд,

вырубка леса, зарегулирование водотоков) может привести к увеличению выноса в них мелкодисперсной взвеси ртутного минерала киновари и накоплению Hg в донных отложениях слабопроточных участков (Hsu-Kim et al., 2018).

Содержание металла в личинках веснянок и мышцах исследованных видов рыб из р. Белая и ее притоков в зоне рудных полей и вне ее сопоставимо с установленным для личинок амфибионтных насекомых и представителей ихтиофауны из водоемов и водотоков различных регионов, не имеющих локальных источников загрязнения в зоне водосборных бассейнов и подверженных преимущественно амосферному загрязнению. Так, концентрации общей Hg в хирономидах из озер канадской Арктики варьируют в пределах 0.09–0.50 мг/кг сухой массы (Ganter et al., 2010). У личинок стрекоз из субтропического пресноводного оз. Каддо (Техас и Луизиана, США) – 0.17–0.31 (Chumchal et al., 2011), р. Лоша (Вологодская обл.), р. Савала (Воронежская обл.), искусственно-вырытого канала, открывающегося в Рыбинское водохранилище и р. Суножка (Ярославская обл.) –0.02–0.07, 0.04–0.15, 0.01–0.38 соответственно (Гремячих и др., 2013).

Сезонное снижение размерно-массовых показателей личинок *Perla pallida* Guerin-Meneville, 1838 связано с тем, что в весенних выборках значительная часть животных представлена крупными перезимовавшими экземплярами (цикл развития у веснянок из водотоков Адыгеи составляет около трех лет). В более поздних выборках присутствуют вылупившиеся весной (гораздо реже летом и осенью) особи на ранних стадиях развития (Черчесова, Жильцова, 2013). Невысокие концентрации Hg у летних и осенних личинок в мелкоразмерной группе связаны с сезонным изменением состава пищи: в конкретный временной период животные выбирают самые многочисленные и доступные по размеру пищевые объекты (Monakov, 2003). Зимой и ранней весной – это преимущественно детрит и развившиеся в нем и на нем бактерии, с поздней весны до осени – водоросли и беспозвоночные. По мнению де Вит с соавт. (de Wit et al., 2012), поглощение с пищей бактерий, трансформирующих более эффективно, чем водоросли, неорганические формы ртути в металлорганические, объясняет повышенное содержание металла у гидробионтов в зимне-весенний период. К тому же, зимующие личинки не линяют, а каждая линька в вегетационный период сопровождается быстрым ростом и, соответственно, разбавлением накопленной Hg (Росс и др., 1985). У крупных личинок веснянок содержание металла со сменой сезонов значимо не меняется в силу облигатной зоофагии: детрит и водоросли попадают в желудки хищников из кишечников съеденных жертв (Monakov, 2003).

Таблица 3. Содержание ртути в мышечной ткани рыб из притоков р. Белая

Номер станции	*n*	Масса рыб, г	Hg, мг/кг сухой массы
		Быстрянка	
2	6	$\frac{0.11 \pm 0.02}{0.06–0.17}$	$\frac{0.15 \pm 0.005}{0.15–0.18}$
8	7	$\frac{3.1 \pm 0.7}{1.6–6.6}$	$\frac{0.26 \pm 0.03}{0.13–0.34}$
9	6	$\frac{5.1 \pm 1.1}{2.9–8.9}$	$\frac{0.51 \pm 0.07}{0.26–0.69}$
10	16	$\frac{3.2 \pm 0.7}{0.8–13.4}$	$\frac{0.16 \pm 0.01}{0.09–0.30}$
Среднее		$\frac{3.0 \pm 0.5}{0.06–13.4}$	$\frac{0.24 \pm 0.03}{0.09–0.69}$
		Гольян	
1	14	$\frac{0.03 \pm 0.007}{0.02–0.15}$	$\frac{0.27 \pm 0.02}{0.16–0.40}$
2	15	$\frac{0.11 \pm 0.009}{0.07–0.18}$	$\frac{0.25 \pm 0.01}{0.17–0.40}$
Среднее		$\frac{0.07 \pm 0.01}{0.02–0.18}$	$\frac{0.26 \pm 0.01}{0.16–0.40}$
		Пескарь	
9	5	$\frac{1.6 \pm 0.7}{0.4–4.2}$	$\frac{0.20 \pm 0.02}{0.12–0.24}$
		Усач	
9	3	$\frac{2.0 \pm 0.8}{0.8–3.6}$	$\frac{0.19 \pm 0.02}{0.15–0.23}$

В реках и озерах природных заповедников европейской части России, удаленных от источников поступления Hg, встречаются рыбы как с невысокими, так и повышенными концентрациями металла в мышцах, что определяется биогеохимическими (экологическими) особенностями водных объектов и их водосборных бассейнов. В окуне из р. Усмань Воронежского заповедника зарегистрировано 0.35–1.30 мг/кг сухой массы, озер Рдейского заповедника – 0.20–12.00 (Комов и др., 2009), Дарвинского – 0.10–4.95 (Stepanova, Komov, 1997), Окского – 0.10–2.50 (Гремячих и др., 2012).

В отличие от веснянок, уровни содержания металла в мышцах кубанской быстрянки из р. Белая и ее притоков, расположенных ближе к истоку реки в зоне рудных полей (ст. 2) и вне ее (ст. 7, 8, 10) невысоки и с приближением к устью реки, напротив, увеличиваются. Однако связано это с мелкими размерами рыб, отловленными в верхо-

вье: для многих видов отмечена корреляционная зависимость между размерами и содержанием ртути во внутренних органах и мышечной ткани (Комов и др., 2009; Гремячих и др., 2012). Содержание металла в мышцах хищных рыб из р. Тапажос (Бразилия), одного из основных притоков р. Амазонка, с середины 1980-х гг. подвергающегося воздействию традиционной золотодобычи, достигает 20 мг/кг сухой массы (Nevado et al., 2010). С увеличением расстояния от мест добычи вниз по течению реки оно снижается, так же как в реках Катунь и Селенга с многочисленными зонами оруденения на площади водосборных бассейнов (Vasil'ev, Sukhenko, 1993; Комов и др., 2014), в которых концентрации Hg в рыбах варьируют в диапазоне 0.25–0.55 и 0.24–2.33 мг/кг сухой массы соответственно.

В воде Hg присутствует в малых количествах в смеси различных форм: преимущественно взвешенных и коллоидных частиц и в меньшей степени истинного раствора (Han, Gill, 2005; Hsu-Kim, Sedlak, 2005; Balogh et al., 2008; Schuster et al., 2008; Dittman et al., 2010). В исследовании, проведенном на р. Идрийца (Словения), дренирующей территорию бывшего ртутного рудника, установлено, что именно в виде тонковзвешенного материала, включающего коллоиды, Hg транспортируется вниз во время коротких, но экстремальных гидрометеорологических условий, когда происходит ремобилизация металла из донных отложений реки (Kocman et al., 2011). В это время концентрации Hg в воде и донных отложениях быстро снижаются, и одновременно происходит бактериальное метилирование металла, увеличивающее долю метилртути (MeHg) от общего содержания Hg и, соответственно, риск аккумуляции биотой (Ullrich et al., 2007; Kocman et al., 2011; Jackson et al., 2019).

Доступность Hg для биоты сложным нелинейным образом зависит от разнообразных биологических и экологических факторов, влияющих на форму и пути миграции металла по пищевым сетям (Lavoie et al., 2013; Karimi et al., 2016; Polito et al., 2016; Eagles-Smith et al., 2018; Hsu-Kim et al., 2018). Именно поэтому содержащим относительно высокие концентрации Hg донным отложениям водных объектов и почвам на водосборной площади при низкой биологической доступности металла могут соответствовать низкие уровни его накопления в гидробионтах. Так, в мышцах леща из оз. Серебры, расположенного в непосредственной близости от Карабашского медеплавильного комбината в Челябинской обл., зарегистрированы концентрации Hg в разы меньшие, чем в мышцах леща из оз. Селигер Тверской обл., в окрестностях которого промышленное производство фактически отсутствует (Tatsii et al., 2017).

Поскольку со второй половины прошлого века в бассейне р. Белая не ведется активной промышленной и кустарной добычи золота и полиметаллических руд, поступление Hg происходит преимущественно с атмосферными выпадениями, стоком с площади водосборного бассейна реки в результате эрозии (выщелачивания) горных пород, горных, пойменно-луговых и лесных почв (Волкодав, 2012). Особенности гидрологического режима реки (ближе к истоку ледниковое, снеговое и ливневое питание; быстрое течение) ни в толще воды, ни в донных отложениях не создают благоприятных условий для бактериального метилирования соединений ртути, повышающих ее биодоступность. Процесс накопления Hg животными зависит от многих экологических факторов: уровня pH воды, площади заболоченных территорий на водосборном бассейне, концентрации растворенного органического вещества (Harding et al., 2006). Однако основной механизм увеличения концентрации металла в каждом последующем звене – трофический перенос его по пищевой сети (Eagles-Smith et al., 2018).

Хищные личинки веснянок участвуют в переносе Hg по трофической сети водных экосистем как вторичные и третичные консументы, находящиеся на одном трофическом уровне с представителями ихтиофауны и одновременно представляющие пищевой объект для всеядных и хищных видов рыб. В составе донной фауны горных водотоков амфибионтные насекомые – одна из наиболее массовых и широко распространенных групп беспозвоночных животных. Потенциальными пищевыми объектами хищных личинок веснянок служат >40% видового состава донных беспозвоночных изученных рек (Шаповалов, 2011, 2020). Поедая крупных личинок насекомых (в конкретном случае, стрекоз), рыбы в водотоке ограничивают поток Hg в наземную экосистему, но не влияют на поток ртути, проходящий через мелких личинок хирономид и ручейников (Tweedy et al., 2013).

Концентрации Hg в личинках веснянок и мышцах рыб из исследованных нами малых водотоков Адыгеи невысоки и сопоставимы: 0.01–0.72 и 0.09–0.69 мг/кг сухой массы соответственно, что может быть связано с низкими размерно-массовыми показателями рыб в выборках, и, вследствие этого, схожестью спектров питания гидробионтов. Как пищевые объекты личинки веснянок (а также имаго, даже с учетом возможного увеличения концентрации металла в результате метаморфоза), аккумулирующие Hg в границах установленных значений, не могут нанести существенный вред хищным представителям водной, околоводной и наземной экосистем в бассейне р. Белая.

В процессе метаморфоза (показано на хирономидах из арктических озер) происходит увеличение концентрации метилированных форм ртути в 2–3 раза (Chetelat et al., 2008). Вылетевшие из водоемов имаго насекомых способствуют выносу металла в наземные экосистемы (Speir et al., 2014; Chumchal, Drenner, 2015; Williams et al., 2017) и одновременно представляют угрозу для представителей арахно- и орнитофауны, как околоводной, так и не связанной с водными экосистемами (Cristol et al., 2008).

Могут ли зарегистрированные концентрации Hg привести к негативным последствиям для исследованных видов и представителей околоводной биоты? Немногочисленные экспериментальные работы и полевые исследования по оценке потенциальной токсичности Hg проводили по схеме доза–эффект. Устанавливали концентрации металла в среде (воде, донных отложениях или субстрате), вызывавшие летальные (смертность, % за определенное количество часов), сублетальные (замедляющие рост, двигательную и дыхательную активность, метаморфоз, воспроизводство, обладающие тератогенным действием) и не вызывающие видимых эффектов реакции живых организмов. Так, содержание личинок *Chironomus riparius* Meigen, 1804 в растворе хлорида Hg (1.58 мг/л) приводило через 48 ч к обездвиживанию 50% особей (Rodrigues et al., 2013), а в донных отложениях с концентрациями общей Hg 0.93, 2.42 и 3.84 мг/кг сухой массы – к снижению выживаемости хирономид (88, 80 и 26% соответственно), подавлению роста и скорости развития по сравнению с контролем (процент вылупившихся из яиц особей 94, 74 и 8% соответственно) (Chibunda, 2009).

Однако об опасности Hg для биоты (совокупности негативных отклонений в развитии и функционировании биологических систем всех уровней) предпочтительнее судить по концентрациям ее неорганической и органической форм не в абиотических компонентах среды, а в живых организмах разных звеньев трофической сети, которые отражают особенности биогеохимических превращений металла в условиях конкретных экосистем (Jain et al., 2007). У личинок *C. riparius*, выращенных на ртутьсодержащих корме или донных отложениях, при накоплении 0.6–0.8 мг Hg/кг сухой массы замедляется процесс метаморфоза, до 19–20% увеличивается доля особей с деформациями ротовых структур головной капсулы (Гремячих и др., 2006; Томилина, Гребенюк, 2019). Выявленные у личинок веснянок концентрации Hg (0.01–0.72 мг/кг сухой массы), как и у хирономид, входящих с ними в группу амфибионтных насекомых, могут приводить к патоморфологическим отклонениям в формировании жизненно-важных структур и, соответственно, снижению конкурентоспособности животных за пищевой ресурс, повышая их доступность для хищников.

Выводы. Концентрации Hg в веснянках из малых притоков р. Белая сопоставимы с таковыми у амфибионтных насекомых из водоемов и водотоков, не имеющих локальных источников Hg на площади водосборных бассейнов и подверженных преимущественно атмосферному загрязнению. Более высокие уровни накопления металла выявлены у личинок веснянок из водотоков зоны Хамышинского поля минерализации (ст. 1, 2), сток с которого – дополнительный, хотя и незначительный, источник поступления металла в экосистему водотоков. Исследованные четыре вида рыб (в выборках преобладали мелкие экземпляры) накапливали Hg в тех же концентрациях, что и веснянки – хищные и крупные личинки веснянок не столько объекты питания для мелких рыб, сколько их пищевые конкуренты. У веснянок, аккумулирующих ртуть в концентрациях 0.01–0.72 мг/кг сухой массы возможно увеличение доли особей с патоморфологическими отклонениями в строении структур ротового аппарата, приводящее к снижению жизнеспособности популяции, и, соответственно, обеспеченности кормом животных более высоких трофических уровней.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания “Физиолого-биохимические и иммунологические реакции гидробионтов под действием биотических и абиотических факторов окружающей среды” № г/р АААА-А18-118012690123-4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас пресноводных рыб России. 2003. Т. 1. Москва: Наука.

Волкодав И.Г. 2012. Благородные металлы в рудах и россыпях Адыгеи // Вест. Адыгейского гос. ун-та. Сер. 4: Естественно-математические и технические науки. № 4(110). С. 163.

Гремячих В.А., Гребенюк Л.П., Комов В.Т., Степанова И.К. 2006. Накопление ртути и ее тератогенное действие на личинок *Chironomus riparius* Meigen (Diptera: Chironomidae) // Биология внутр. вод. № 1. С. 99.

Гремячих В.А., Комов В.Т., Иванчев В.П. и др. 2012. Содержание ртути в мышцах рыб Окского заповедник и окрестных территорий // Тр. Окского гос. природного биосферного заповедника. № 27. С. 377.

Гремячих В.А., Комов В.Т., Транквилевский Д.В. и др. 2013. Содержание ртути в водных и амфибиотических насекомых различных водоемов и водотоков европейской части России // Гидроэнтомология в России и сопредельных странах: Материалы V Всерос. симп. по амфибиотическим и водным насекомым. С. 46.

Комов В.Т., Гремячих В.А., Камшилова Т.Б., Лобус Н.В. 2009. Содержание ртути в мышцах окуня из озер Полисто-Ловацкого верхового болотного массива // Тр. Гос. природного заповедника "Рдейский". № 1. С. 102.

Комов В.Т., Пронин Н.М., Мэндсайхан Б. 2014. Содержание ртути в мышцах рыб реки Селенга и озер ее бассейна (Россия) // Биология внутр. вод. № 2. С. 89. https://doi.org/10.7868/s0320965214020053

Леонова Г.А., Колмычков Г.В., Гелетий Ф.Г., Андрулайтис Л.Д. 2006. Содержание и характер распределения ртути в абиотических и биотических компонентах экосистемы Братского водохранилища // Биология внутр. вод. № 2. С. 97.

Мельникова Т.Н., Комлев А.М. 2003. Водоносность рек Северо-Западного Кавказа. Майкоп: "Качество".

Пеков И.В., Левицкий В.В., Кривовичев В.Г. 2010. Минералогия Белореченского месторождения (Северный Кавказ, Россия) // Белореченское месторождение. Минерал. альманах. Т. 15. Вып. 2. С. 17.

Росс Г., Росс Ч., Росс Д. 1985. Энтомология. Москва: Мир. (*Ross H.H., Ross C.A., Ross J.R.P.* 1982. A textbook of entomology. New York: John Wiley & Sons).

Томилина И.И., Гребенюк Л.П. 2019. Индукция деформаций жестких ротовых структур личинок *Chironomus riparius* при разном содержании стойких органических веществ в донных отложениях // Биология внутр. вод. № 3. С. 84. https://doi.org/10.1134/S0320965219040168

Троицкий С.К., Цуникова Е.П. 1988. Рыбы бассейнов Нижнего Дона и Кубани: Руководство по определению видов. Ростов-на-Дону: Книжное изд-во.

Сауков А.А. 1975. Геохимия. Москва: Наука.

Черчесова С.К., Жильцова Л.А. 2013. Определитель веснянок (Plecoptera) Кавказа. Москва: ФГОУ ВПО РГАУ – МСХА им. К.А. Тимирязева.

Шаповалов М.И. 2011. Насекомые в зообентосных сообществах горных рек Северо-Западного Кавказа // Сб. матер. VI Междунар. науч. конф. "Вулканизм, биосфера и экологические проблемы". Майкоп: Адыгейский гос. ун-т. С. 296.

Шаповалов М.И. 2020. Водные и амфибиотические насекомые (Plecoptera, Ephemeroptera, Trichoptera, Odonata, Coleoptera, Heteroptera) Северо-Западного Кавказа: фауна, экология, биоресурсный потенциал: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владикавказ.

Balogh S.J., Swain E.B., Nollet Y.H. 2008. Characteristics of mercury speciation in Minnesota rivers and streams // Environ. Pollut. V. 154. P. 3. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2007.11.014

Chetelat J., Amyot M., Cloutier L., Poulain A. 2008. Metamorphosis in chironomids, more than mercury supply, controls methylmercury transfer to fish in High Arctic lakes // Environ. Sci. Technol. V. 42. № 24. P. 9110. https://doi.org/10.1021/es801619h

Chibunda R.T. 2009. Chronic toxicity of mercury ($HgCl_2$) to the benthic midge *Chironomus riparius* // Int. J. Environ. Res. V. 3. № 3. P. 455. https://doi.org/10.22059/IJER.2010.99

Chumchal M.M., Rainwater T.R., Osborn S.C. et al. 2011. Mercury speciation and biomagnification in the food web of Caddo Lake, Texas and Louisiana, USA, a subtropical freshwater ecosystem // Environ. Toxicol. Chem. V. 30. № 5. P. 1153. https://doi.org/10.1002/etc.477

Chumchal M.M., Drenner R.W. 2015. An environmental problem hidden in plain sight? Small Human-made ponds, emergent insects, and mercury contamination of biota in the Great Plains // Environ. Toxicol. Chem. V. 34. № 6. P. 1197. https://doi.org/10.1002/etc.2954

Cristol D.A., Brasso R.L., Condon A.M. et al. 2008. The movement of aquatic mercury through terrestrial food webs // Science. V. 320. P. 335. https://doi.org/10.1126/science.1154082

de Wit H.A., Kainz M.J., Lindholm M. 2012. Methylmercury bioaccumulation in invertebrates of boreal streams in Norway: Effects of aqueous methylmercury and diet retention // Environ. Pollut. V. 164. P. 235. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2012.01.041

Dittman J.A., Shanley J.B., Driscoll C.T. et al. 2010. Mercury dynamics in relation to dissolved organic carbon concentration and quality during high flow events in three northeastern U.S. streams // Water Res. V. 46. W07522. https://doi.org/10.1029/2009WR008351

Eagles-Smith C.A., Wiener J.G., Eckley C.S. et al. 2016. Mercury in western North America: A synthesis of environmental contamination, fluxes, bioaccumulation, and risk to fish and wildlife // Sci. Total Environ. V. 568. P. 1213. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.05.094

Eagles-Smith C.A., Silbergeld E.K., Basu N. et al. 2018. Modulators of mercury risk to wildlife and humans in the context of rapid global change // Ambio. V. 47. № 2. P. 170. https://doi.org/10.1007/s13280-017-1011-x

Ganter N., Power M., Iqaluk D. et al. 2010. Mercury concentrations in landlocked arctic char (*Salvelinus alpines*) from the Canadian Arctic. Part I: Insights from trophic relationships in 18 laces // Environ. Toxicol. Chem. V. 29. № 3. P. 621. https://doi.org/10.1002/etc.95

Gilmour C.C., Podar M., Bullock A.L. et al. 2013. Mercury methylation by novel microorganisms from new environments // Environ. Sci. Technol. V. 47. P. 11810. https://doi.org/10.1021/es403075t

Haines T.A., Komov V.T., Jagoe C.H. 1992. Lake acidity and mercury content of fish in Darwin National Reserve, Russia // Environ. Pollut. V. 78. P. 107. https://doi.org/10.1016/0269-7491(92)90017-5

Haines T.A., Komov V.T., Matey V.E., Jagoe C.H. 1995. Perch mercury content is related to acidity and color of 26 Russian lakes // Water, Air, Soil Pollut. V. 85. P. 823.

Han S., Gill G.A. 2005. Determination of mercury complexation in coastal and estuarine waters using competitive ligand exchange method // Environ. Sci. Technol.

V. 39. № 17. P. 6607.
https://doi.org/10.1021/es048667z

Harding K.M., Gowland J.A., Dillon P.J. 2006. Mercury concentration in black flies *Simulium* spp. (Diptera, Simuliidae) from soft-water streams in Ontario, Canada // Environ. Pollut. V. 143. P. 529.
https://doi.org/10.1016/j.envpol.2005.11.040

Hsu-Kim H., Sedlak D.L. 2005. Similarities between inorganic sulfide and the strong Hg(II)-complexing ligands in municipal wastewater effluent // Environ. Sci. Technol. V. 39. № 11. P. 4035.
https://doi.org/10.1021/es050013

Hsu-Kim H., Eckley C.S., Acha´ D. et al. 2018. Challenges and opportunities for managing quatic mercury pollution in altered landscapes // Ambio. V. 47. P. 141.
https://doi.org/10.1007/s13280-017-1006-7

Jackson A.K., Eagles-Smith C.A., Emery C. 2019. Spatial variation in aquatic invertebrate and riparian songbird mercury exposure across a river-reservoir system with a legacy of mercury contamination // Ecotoxicology. V. 29. № 200. P. 1.
https://doi.org/10.1007/s10646-019-02043-z

Jain C.K., Malik D.S., Rashmi Yadav. 2007. Metal Fractionation Study on Bed Sediments of Lake Nainital, Uttaranchal, India // Environ. Monit. Assess. V. 130. P. 129.
https://doi.org/10.1007/s10661-006-9383-6

Jensen P.D., Sorensen M.A., Walton W.E., Trumble J.T. 2007. Lethal and sublethal responses of an aquatic insect *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae) challenged with individual and joint exposure to dissolved sodium selenate and methylmercury chloride // Environ. Toxicol. V. 22. P. 287.
https://doi.org/10.1002/tox.20254

Karimi R., Chen C.Y., Folt C.L. 2016. Comparing nearshore benthic and pelagic prey as mercury sources to lake fish: the importance of prey quality and mercury content // Sci. Total Environ. V. 565. P. 211.
https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.04.162

Kocman D., Kanduc T., Ogrinc N., Horvat M. 2011. Distribution and partitioning of mercury in a river catchment impacted by former mercury mining activity // Biogeochemistry. V. 104. P. 183.
https://doi.org/10.1007/s10533-010-9495-5

Kolka R.K., Sebestyen S.D., Verry E.S., Brooks K.N. 2011. Peatland biogeochemistry and watershed hydrology at the Marcell Experimental Forest. Florida. USA. CRC Press. Boca Raton.

Lavoie R.A., Jardine T.D., Chumchal M.M. et al. 2013. Biomagnification of mercury in aquatic food webs: A worldwide meta-analysis // Environ. Sci. Technol. V. 47. P. 13385.
https://doi.org/10.1021/es403103t

Medvedev I.V., Komov V.T. 2005. Regeneration of freshwater planarians *Dugesia tigrina* and *Polycelis tenuis* under the influence of methyl mercury compounds of natural origin // Russ. J. Dev. Biol. T. 36. № 1. P. 29.

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

Nevado J.J.B., Martín-Doimeadios R.C.R., Bernardo F.J.G. et al. 2010. Mercury in the Tapajós River basin, Brazilian Amazon: A review // Environ. Int. P. 593.
https://doi.org/10.1016/j.envint.2010.03.011

Obrist D., Kirk J.L., Zhang L. et al. 2018. A review of global environmental mercury processes in response to human and natural perturbations: Changes of emissions, climate, and land use // Ambio. V. 47. P. 116.
https://doi.org/10.1007/s13280-017-1004-9

Polito M.J., Brasso R.L., Trivelpiece W.Z. et al. 2016. Differing foraging strategies influence mercury (Hg) exposure in an Antarctic penguin community // Environ. Pollut. V. 218. P. 196.
https://doi.org/10.1016/j.envpol.2016.04.097

Rodrigues A.C.M., Jesus F.T., Fernandes M.A.F. et al. 2013. Mercury Toxicity to Freshwater Organisms: Extrapolation Using Species Sensitivity Distribution // Bull. Environ. Contam. Toxicol. V. 91. P. 191.
https://doi.org/10.1007/s00128-013-1029-0

Scheuhammer A.M., Meyer M.W., Sandheinrich M.B., Murray M.W. 2007. Effects of environmental methylmercury on the health of wild birds, mammals, and fish // Ambio. V. 36. P. 12.
https://doi.org/10.1579/0044-7447(2007)36[12:EOEMOT]2.0.CO;2

Schuster P.F., Shanley J.B., Marvin-Dipasquale M. et al. 2008. Mercury and organic carbon dynamics during runoff episodes from a northeastern USA watershed // Water, Air, Soil Pollut. V. 187. P. 89.
https://doi.org/10.1007/s11270-007-9500-3

Sokal R.R., Rohlf F.J. 1995. Biometry: the principals and practice of statistics in biological research. New York: W.H. Freeman and Co.

Speir S.L., Chumchal M.M., Drenner R.W. et al. 2014. Methyl mercury and stable isotopes of nitrogen reveal that a terrestrial spider has a diet of emergent aquatic insects // Environ. Toxicol. Chem. V. 33. P. 2506.
https://doi.org/10.1002/etc.2700

Stepanova I.K., Komov V.T. 1997. Mercury accumulation in fish from water bodies of the Vologodscaja Oblast // Russ. J. Ecol. V. 28. № 4. P. 260.

Tatsii Y.G., Udachin V.N., Aminov P.G. 2017. Environmental Geochemistry of Mercury in the Area of Emissions of the Karabashmed Copper Smelter // Geochem. Int. V. 55. № 10. P. 935.
https://doi.org/10.1134/S0016702917100093

Tavshunsky I., Eggert S.L., Mitchell C.P.J. 2017. Accumulation of Methylmercury in Invertebrates and Masked Shrews (*Sorex cinereus*) at an Upland Forest–Peatland Interface in Northern Minnesota, USA // Bull. Environ. Contam. Toxicol. V. 99. № 6. P. 673.
https://doi.org/10.1007/s00128-017-2198-z

Topashka-Ancheva M., Metcheva R., Teodorova S. 2003. A comparative analysis of the heavy metal loading of small mammals in different regions of Bulgaria II: chromosomal aberrations and blood pathology // Ecotoxicol. Environ. Saf. V. 54. P. 188.
https://doi.org/10.1016/S0147-6513(02)00052-0

Tweedy B.N., Drenner R.W., Chumchal M.M., Kennedy J.H. 2013. Effects of fish on emergent insect-mediated flux of

methyl mercury across a gradient of contamination // Environ. Sci. Technol. V. 47. P. 1614. https://doi.org/10.1021/es303330m

Ullrich S.M., Ilyushchenko M.A., Kamberov I.M., Tanton T.W. 2007. Mercury contamination in the vicinity of a derelict chlor-alkali plant. Part I: Sediment and water contamination of Lake Balkyldak and the River Irtysh // Sci. Total Environ. V. 381. № 1–3. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2007.02.033

Vasil'ev O.F., Sukhenko S.A. 1993. Ecology and hydraulic engineering ecological risk in creating the Katun reservoir in connection with the presence of mercury anomalies on the drainage basin area // Hydrotech. Constr. V. 27. № 10. P. 563. https://doi.org/10.1007/BF01545063

Williams E.B., Chumchal M.M., Drenner R.W., Kennedy J.H. 2017. Seasonality of odonate-mediated methylmercury flux from permanent and semipermanent ponds and potential risk to red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*) // Environ. Toxicol. Chem. V. 36. № 10. P. 2833. https://doi.org/10.1002/etc.3844

Effects of the Outcrop of Polymetallic Ore Occurrences on Mercury Accumulation by Hydrobionts in the River Ecosystems

M. I. Shapovalov[1, *], V. A. Gremyachikh[2], and V. T. Komov[2]

[1]Adyghe State University, Maykop, Republic of Adygea, Russia

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

**e-mail: shapmaksim2017@yandex.ru*

Mercury (Hg) and its compounds are among the most dangerous environmental pollutants that are capable of toxic effects on human and animal health even at low concentrations. Human activities, including the extraction, pre-processing of polymetallic mercury-containing ores, storage and disposal of waste produced from ore concentration sites, account for a large involvement of toxic metal in the global cycle. The mercury content was measured in the larvae of the stone fly *Perla pallida* Guerin-Meneville, 1838 (Plecoptera, Perlidae), and in muscles of fish of the family Cyprinidae from small tributaries of the Belaya River (Republic of Adygea), in which basin numerous occurrences of ore mineralization of various metals, including mercury, are known. Concentrations of Hg in the stone flies are comparable to those in amphibiontic insects from water bodies and watercourses with no local sources of the metal input in the catchment area. Seasonal changes in the metal content have been found, indicating that at the early stages of the stone flies' development in winter the accumulation of mercury is a more intense than in the warm season. Concentrations of Hg 0.01–0.72 mg/kg found for particular biotopes can cause morphological abnormalities in the structure of vital organs and thereby reduce adaptability and competitiveness of a stone fly population as a whole. The studied fish species accumulated Hg 0.09–0.69 mg/kg to levels similar to those in stone fly larvae, which is explained mainly by a non-predatory way of feeding and small size and weight indices in the fish samples.

Keywords: mercury, hydrobionts, river ecosystems, ore occurrences in catchment areas

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 6, с. 640–650

ВОДНАЯ ТОКСИКОЛОГИЯ

УДК 556.555.6-026.86:591.2

ТОКСИЧНОСТЬ ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА ПО МНОГОЛЕТНИМ ДАННЫМ БИОТЕСТИРОВАНИЯ. СООБЩЕНИЕ 1. ТОКСИКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

© 2021 г. И. И. Томилина[a], *, Р. А. Ложкина[a], М. В. Гапеева[a]

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

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

Поступила в редакцию 17.11.2020 г.
После доработки 16.06.2021 г.
Принята к публикации 22.06.2021 г.

Представлены многолетние данные по изменению токсичности водной вытяжки и нативных донных отложений Рыбинского водохранилища. Несмотря на высокую вариабельность токсикологических характеристик донных отложений, усредненные данные результатов биотестирования свидетельствуют об их стабильности. Токсичность донных отложений неоднородна: наиболее высока у населенных пунктов и на станциях, находящихся в зоне влияния Череповецкого индустриального комплекса. Для Шекснинского плеса отмечено снижение индекса токсичности по показателю "плодовитость" ветвистоусого рачка *Ceriodaphnia dubia* и по изменению размеров личинок *Chironomus riparius.* Проведен анализ зависимости между параметрами токсичности и показателями химического состава донных отложений. Выявлены достоверные корреляционные связи гибели и изменения размеров личинок хирономид от физико-химических характеристик грунта и содержания загрязняющих веществ в донных отложениях.

Ключевые слова: нативные донные отложения, водная вытяжка донных отложений, токсичность, цериодафнии, хирономиды, загрязнение

DOI: 10.31857/S0320965221060188

ВВЕДЕНИЕ

Поверхностные воды бассейна р. Волги по данным государственного доклада "О состоянии и использовании водных ресурсов Российской Федерации в 2017 году" испытывают антропогенную нагрузку источников загрязнения разного масштаба и разной степени опасности (Государственный..., 2018). В 2008–2017 гг. вода верхневолжских водохранилищ почти во всех створах наблюдений оценивалась как "загрязненная"; на участке Рыбинского вдхр. ниже г. Череповец, находящегося под влиянием сточных вод предприятий города в течение многолетнего периода, – как "сильно загрязненная".

Рыбинское водохранилище – один из крупнейших пресноводных искусственных водоемов России, образованный в Молого-Шекснинской низине после строительства гидроузла выше г. Рыбинска на реках Шексна и Волга (Буторин и др., 1975). По морфологическим особенностям ложа и распределению глубин в водоеме выделено четыре плеса: Волжский, Моложский, Шекснинский и Центральный (Рыбинское..., 1972).

Водохранилище с момента его образования и по настоящее время подвергается антропогенному загрязнению ТМ и СОЗ, включающему их прямой локальный сброс с коммунально-промышленными сточными водами, диффузный смыв с прилегающих территорий и атмосферный перенос. Основной источник поступления токсических веществ – коммунально-промышленный комплекс г. Череповца, расположенный в северной части Шекснинского плеса водохранилища (Чуйко и др., 2010; Гапеева, 2013). В ДО происходит аккумуляция большей части органических и неорганических (в том числе наиболее опасных и токсичных) веществ, которые при определенных условиях (ветровое взмучивание, изменение pH и Eh, водности, проведение дноуглубительных ра-

Сокращения: ВВДО – водная вытяжка донных отложений, ДО – донные отложения, ЗВ – загрязняющие вещества, ИТ – индекс токсичности, СОЗ – стойкие органические загрязняющие вещества, ТМ – тяжелые металлы, ХТД – хроническое токсическое действие.

бот и т.д.) могут переходить в водную толщу, вызывая ее вторичное загрязнение.

Загрязнение ДО Рыбинского вдхр. ТМ, полиароматическими углеводородами и СОЗ (количественно преобладают полихлорированные бифенилы) носит пространственно неоднородный характер. Наиболее высокие концентрации ЗВ зарегистрированы в Шекснинском плесе в черте г. Череповец. При этом максимальные различия содержания СОЗ между станциями достигают >1600 раз (Чуйко, Подгорная, 2018), в остальной части водохранилища они находятся в фоновых количествах. Донные отложения водохранилища по содержанию ТМ за годы наблюдений не отвечали стандартам, принятым в европейских странах, поскольку отмечено превышение концентраций Cd (1985–1997 гг.), Cr (1997, 2009, 2015 гг.), Cu, Ni, Pb (1985, 1996 гг.) и Zn (1985–1997, 2010 гг.). Максимальная кратность превышения была для Cd – 5.8, Cr – 1.94, Cu – 2.2, Pb – 1.4 и Zn – 3.6 раз (Томилина и др., 2018а).

Считается, что наилучшая интегральная оценка состояния водоемов может быть получена методами биотестирования с помощью живых тест-объектов (Гуревич, 2002; Schulze-Sylvester et al., 2016; Burton, 2018). Результатом биотестирования является сигнальная информация о месте и степени токсичности различных сред водного объекта (Juvonen et al., 2000; Baran, Tarnawski, 2015). В настоящее время оценка токсичности ДО пресноводных экосистем включена в число обязательно рассматриваемых характеристик экологического состояния водных объектов многих европейских стран и США (ASTM, 1994; MacDonald et al., 2000; Kalinowski, Zaleska-Radziwill, 2011; Batley et al., 2005). В Российской Федерации не существует единых федеральных нормативов содержания ЗВ и их смесей в ДО и законодательных основ для их установления (Михайлова, Степанова, 2017). Вместе с тем, информация о состоянии водных объектов без учета сведений о загрязненности и токсичности ДО будет неполной. Поэтому контроль состава ДО водоемов и проведение их биотестирования предусмотрены Единой государственной системой мониторинга водных объектов.

Сочетание данных химического анализа и исследований ответных реакций живых организмов позволяет установить причинно-следственные связи между антропогенным воздействием и наблюдаемыми откликами, определить устойчивость экосистемы, прогнозировать дальнейшее развитие и состояние района исследования (Олькова, 2014).

Цель работы – оценить изменения токсичности донных отложений Рыбинского водохранилища за длительный период и выявить возможную зависимость между токсикологическими и химическими показателями.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для отбора проб ДО на различных участках Рыбинского водохранилища (рис. 1) в период 1994–2019 гг. использовали модифицированный дночерпатель Экмана-Берджи (ДАК-250) с площадью захвата 1/40 м^2. Поверхностный слой ДО отбирали в трех повторностях. Высота колонки была 7–10 см. Проводили биотестирование ВВДО и нативных (цельных с естественной влажностью без дополнительной подготовки) проб грунта. Для этого необработанную пробу во влажном состоянии просеивали через сито с порами от 0.5 до 1.5 мм для удаления крупной гальки, живых и мертвых моллюсков, обломков растений и отмерших организмов. Интегральную пробу хранили в холодильнике в герметичных пластиковых пакетах при температуре +2...+4°С до начала биотестирования ≤14 сут. Для получения водной вытяжки к влажному грунту массой 100 г добавляли отстоянную артезианскую воду (pH 7.6 ± 0.4, перманганатная окисляемость <3.0 мг O/дм^3, жесткость 4.9 мг-экв/дм^3, железо общее 0.7 ± 0.23, нитраты 1.1 ± 0.31, хлориды 7.9 ± 0.80, сульфаты 17.9 ± 1.79 мг/л – по данным аналитического центра Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН) в соотношении 1 : 4 и готовили по стандартной методике (Проведение..., 2002).

Определение токсичности ВВДО проводили с использованием планктонных ветвистоусых ракообразных *Ceriodaphnia dubia* Richard, 1894. Критерий острой токсичности – гибель 50% особей за 48 ч, хронической – >20% за 7 сут или до вымета трех пометов на одну самку и достоверное снижение репродуктивных показателей за этот же период (Mount, Norberg, 1984; Методика..., 2007).

В качестве тест-организма при биотестировании нативных ДО использовали лабораторную культуру комара-звонца *Chironomus riparius* Meigen, 1804. Токсичность ДО оценивали по изменению смертности и линейных размеров личинок. Продолжительность эксперимента ~20 сут – до достижения 80% личинок стадии IV возраста.

Для получения сопоставимых результатов биотестирования рассчитывали ИТ – величину, выраженную в долях от единицы по каждому измеряемому показателю по формуле:

$$ИТ = ТП_о/ТП_к,$$

где $ТП_о$ – значение тест-параметра в опыте, $ТП_к$ – значение тест-параметра в контроле. Все эксперименты проводили в двух повторностях. В опытах поддерживали оптимальные условия среды: температуру воды – 21 ± 3°С, pH 7.5–8.0, растворенный кислород – на уровне насыщения, световой режим при освещении лампами дневного света – 16 ч свет: 8 ч ночь. Контролем служили интактные тест-организмы, содержащиеся в ла-

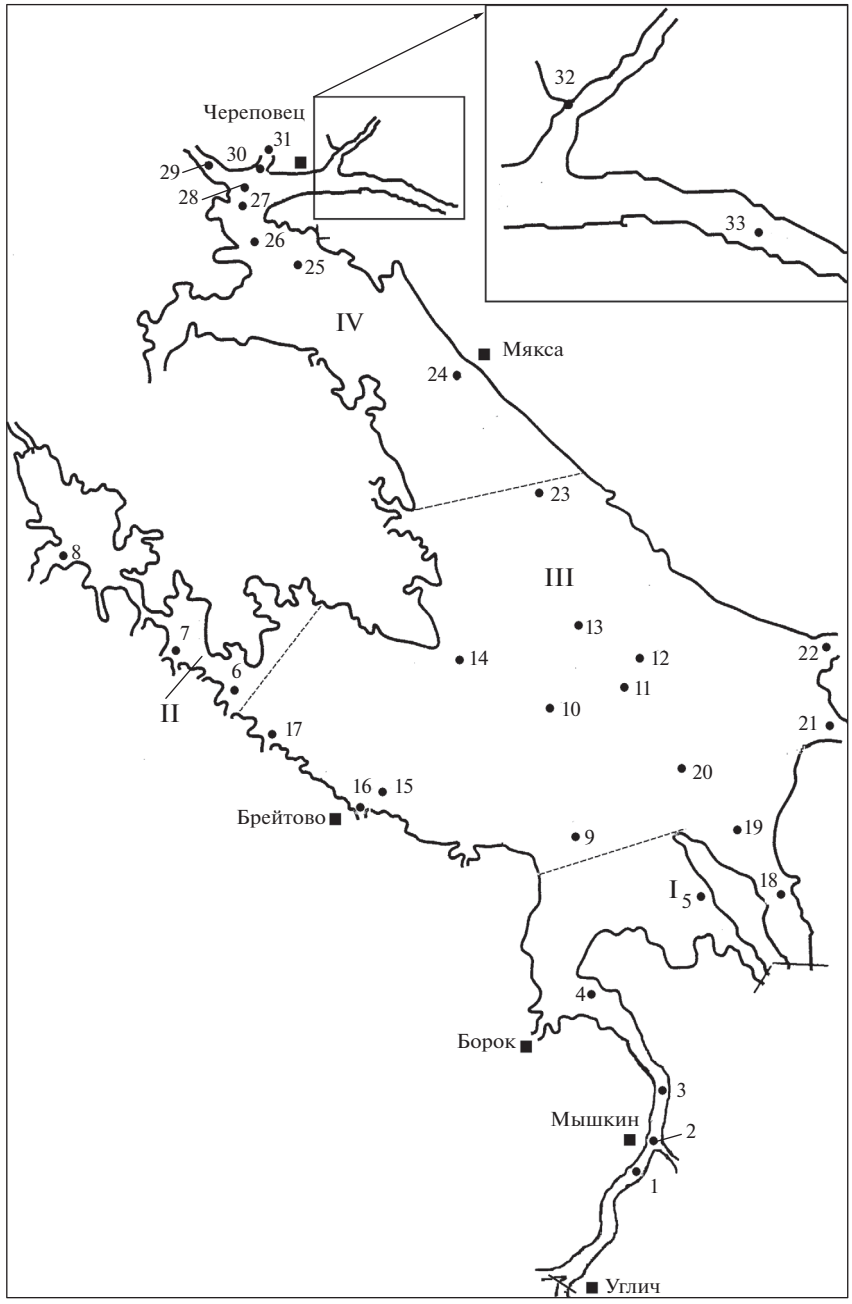

Рис. 1. Карта-схема исследованных станций Рыбинского вдхр. Волжский плес (I): 1 – дер. Крутец, 2 – г. Мышкин, против р. Юхоть, 3 – с. Еремейцево, 4 – с. Коприно, 5 – пос. Каменники; Моложский плес (II): 6 – дер. Противье, 7 – устье р. Себлы, 8 – г. Весьегонск; Центральный плес (III): 9 – русло р. Волга у затопленного г. Молога, 10 – дер. Наволок, 11 – Городок, 12 – дер. Измайлово, 13 – убежище Средний Двор, 14 – Центральный мыс, 15 – пос. Брейтово, 16 – устье р. Сить, 17 – пристань Первомайка, 18 – дер. Волково, 19 – дер. Милюшино, 20 – с. Всехсвятское, 21 – устье р. Ухры, 22 – устье р. Согожи, 23 – с. Ягорба; Шекснинский плес (IV): 24 – с. Мякса, 25 – с. Любец, 26 – остров Карагач, 27 – остров Ваганиха, 28 – р. Суда против турбазы Торово, 29 – р. Суда у ж/д моста, 30 – устье р. Кошта, 31 – р. Кошта у а/м моста, 32 – устье р. Серовки, 33 – дер. Кабачино.

бораторных условиях в отстоянной артезианской воде и илистом песке. В качестве контрольного грунта использовали ДО устья р. Сутки (приток Рыбинского вдхр.). При установлении корреляционных связей между результатами биотестирования и химико-аналитических исследований использовали собственные данные и имеющиеся в литературе (Гапеева, Цельмович, 1989, 1990; Гапеева, 1993; Законнов, 2007, 2018; Чуйко и др., 2010; Гапеева, 2013; Сигарева, Тимофеева, 2018; Петров и др., 2018; Томилина и др., 2018а, 2018б; Минеева и др., 2021).

Таблица 1. Индекс токсичности ВВДО по среднему количеству молоди на 1 самку *Ceriodaphnia dubia* для плесов Рыбинского водохранилища

Год	Плес				
	Моложский	Центральный	Волжский	Шекснинский	Среднее
1993	–	1.18 ± 0.12 (3)	1.13 ± 0.09 (7)	–	1.15 ± 0.07 (10)
1994	–	0.45 ± 0.05 (5)	0.72 ± 0.17 (6)	0.63 ± 0 (1)	0.60 ± 0.09 (12)
1996	0.74 ± 0 (1)	0.73 ± 0.07 (2)	–	0.70 ± 0.15 (7)	0.71 ± 0.10 (10)
1998	–	0.69 ± 0.08 (4)	–	0.63 ± 0.03 (10)	0.65 ± 0.03 (14)
2007	–	0.78 ± 0.03 (2)	–	0.92 ± 0.04 (3)	0.86 ± 0.04 (5)
2008	0.83 ± 0.10 (2)	0.87 ± 0.08 (19)	0.93 ± 0.27 (3)	0.86 ± 0.12 (12)	0.87 ± 0.06 (36)
2009	**0.76 ± 0^{b}** (1)	0.50 ± 0.05^{ab} (9)	**0.31 ± 0.07^{a}** (2)	**0.36 ± 0.05^{a}** (9)	0.43 ± 0.04 (21)
2010	0.85 ± 0 (1)	0.93 ± 0.08 (8)	0.80 ± 0.03 (2)	0.83 ± 0.06 (5)	0.88 ± 0.04 (16)
2011	–	1.34 ± 0.18 (6)	1.57 ± 0 (1)	1.33 ± 0.34 (3)	1.36 ± 0.14 (10)
2012	–	**0.70 ± 0.04^{b}** (7)	**0.32 ± 0^{a}** (1)	**0.44 ± 0.02^{a}** (2)	0.61 ± 0.05 (10)
2013	0.69 ± 0 (4)	0.70 ± 0.06 (19)	0.77 ± 0 (1)	0.79 ± 0.05 (12)	0.73 ± 0.03 (36)
2014	–	0.70 ± 0.1 (2)	–	0.67 ± 0.07 (12)	0.68 ± 0.06 (14)
2015	–	0.92 ± 0.09 (9)	0.68 ± 0.13 (5)	–	0.83 ± 0.08 (14)
Среднее	0.75 ± 0.04	0.80 ± 0.03	0.81 ± 0.07	0.72 ± 0.04	0.77 ± 0.02

Примечание. Здесь и в табл. 2 в скобках – количество проб. Значения, выделенные жирным шрифтом, достоверно различаются в строках.

Данные представляли в виде средних значений и их ошибок ($D \pm SE$). Достоверность различий оценивали методом дисперсионного анализа (ANOVA, LSD-тест) при уровне значимости $p \le 0.05$ (Sokal, Rohlf, 1995). Если значения параметров не имели нормального распределения (Shapiro-Wilktest), использовали непараметрический коэффициент Спирмена (r_s, $p \le 0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

За период наблюдений с 1994 г. по 2015 г. при биотестировании ВВДО не зарегистрировано острой токсичности проб ни на одной из станций, т.е. в течение 48 ч не отмечено гибели цериодафний ≥50%. Увеличение экспозиции до 7 сут приводило к достоверному относительно контроля повышению смертности рачков на отдельных станциях (ст. 27–32) Шекснинского плеса (рис. 1) в разные периоды наблюдений.

Усредненные значения плодовитости рачков, выраженные как ИТ, для всех плесов были ниже контрольных за весь период наблюдений, за исключением 2011 г. (табл. 1).

При сравнении показателя между плесами наблюдали его выровненность, т.е. среднее количество молоди, полученное от одной самки, достоверно между плесами не различалось, за исключением 2009 и 2012 гг. В 2009 г. индекс токсичности ВВДО Волжского и Шекснинского плесов был достоверно ниже, чем Моложского плеса, в 2012 г. – Центрального. Самый низкий средний многолетний показатель (без учета года наблюдений) выявлен для Шекснинского плеса (табл. 1). Установлено, что ВВДО оказывала постоянное токсическое действие на плодовитость рачков, угнетая ее на 20–50%, кроме 2011 г., когда отмечали стимуляцию размножения на 36% (табл. 1).

При биотестировании нативных ДО за период наблюдений с 1998 по 2019 гг. 100%-ную гибель личинок хирономид ежегодно наблюдали лишь на грунтах, отобранных в устье р. Серовки (ст. 32). Гибель >40% особей регистрировали для всех плесов водохранилища, за исключением Моложского: в Шекснинском плесе на ст. 24–30, 33; Центральном – ст. 9–15; Волжском – ст. 2, 3 и 5 (рис. 1).

Средний ИТ нативных ДО по изменению размеров тела личинок хирономид в разные годы менялся незначительно, минимальное значение зарегистрировано в 2014 г. в Центральном плесе, максимальное – в 2009 г. в Моложском плесе (табл. 2). В 2009 г. отмечено недостоверное стимулирующее действие ДО на рост личинок хирономид для всех плесов – превышение в 1.19–1.35 раза. Зарегистрированы достоверные различия ИТ в 2008 г. между Моложским и Волжским плесами, 2010 г. – Волжским, Центральным и Шекснинским, 2013 г. – Моложским и Шекснинским (табл. 2). Средний индекс токсичности нативных ДО Шекснинского плеса без учета года наблюдений был ниже такового по сравнению с остальными плесами водохранилища, достоверно – с Центральным плесом.

Таблица 2. Индекс токсичности нативных ДО по изменению размеров личинок *Chironomus riparius* на различных плесах Рыбинского водохранилища

Год	Плес				
	Моложский	Центральный	Волжский	Шекснинский	Среднее
1998	–	0 ± 0 (1)	1.06 ± 0.12 (2)	–	0.71 ± 0.36 (3)
2006	–	1.19 ± 0.11 (3)	–	1.12 ± 0.11 (4)	1.15 ± 0.07 (7)
2008	**0.83 ± 0.03**^{a} (2)	1.07 ± 0.0^{ab} (24)	**1.34 ± 0.16**^{b} (2)	0.97 ± 0.13^{ab} (9)	1.05 ± 0.04 (37)
2009	1.35 ± 0 (1)	1.19 ± 0.05 (9)	1.27 ± 0.06 (2)	1.00 ± 0.19 (9)	1.13 ± 0.09 (21)
2010	0.81 ± 0^{ab} (1)	**0.84 ± 0.04**^{a} (8)	**1.13 ± 0.26**^{b} (2)	**0.71 ± 0.07**^{a} (5)	0.85 ± 0.05 (16)
2011	–	0.90 ± 0.07 (6)	0.68 ± 0 (1)	0.91 ± 0.23 (2)	0.87 ± 0.07 (9)
2012	0.74 ± 0 (1)	0.95 ± 0.07 (7)	0.98 ± 0.01 (2)	0.96 ± 0.07 (2)	0.94 ± 0.05 (12)
2013	**1.07 ± 0.03**^{b} (4)	0.86 ± 0.03^{ab} (21)	0.89 ± 0^{ab} (1)	**0.68 ± 0.13**^{a} (11)	0.83 ± 0.04 (37)
2014	–	0.60 ± 0.06 (2)	–	0.89 ± 0.13 (12)	0.85 ± 0.13 (14)
2015	–	0.94 ± 0.10 (9)	0.83 ± 0.04 (5)	–	0.91 ± 0.06 (14)
2016	0.67 ± 0 (1)	0.80 ± 0.04 (25)	0.84 ± 0.06 (5)	0.94 ± 0.04 (10)	0.85 ± 0.03 (41)
2017	–	0.75 ± 0.02 (7)	0.88 ± 0.05 (4)	0.76 ± 0.03 (17)	0.79 ± 0.02 (28)
2018	0.90 ± 0.07 (9)	1.08 ± 0.04 (16)	0.85 ± 0.13 (9)	0.88 ± 0.07 (35)	0.92 ± 0.04 (69)
2019	0.99 ± 0.03 (13)	1.03 ± 0.03 (24)	1.00 ± 0.03 (8)	0.97 ± 0.03 (18)	1.00 ± 0.01 (63)
Среднее	0.95 ± 0.03^{ab}	**0.95 ± 0.02**^{b}	0.95 ± 0.04^{ab}	**0.88 ± 0.03**^{a}	1.0 ± 0.01^{b}

Рассматривая значения доли станций, на которых зарегистрировано ХТД, следует отметить, что доля станций с выявленной токсичностью нативных ДО выше, чем с токсичностью ВВДО (рис. 2). Для ВВДО (рис. 2а), как и для нативных ДО (рис. 2б), максимальная доля станций с ХТД отмечена для Шекснинского и Центрального плесов.

Доля станций с ХТД водной вытяжки донных отложений, отобранных в Моложском плесе, не превышала 6.5%, в Волжском – 29% (рис. 2а). Для Центрального плеса максимальные значения доли станций с ХТД зафиксированы в 2011 и 2012 гг. (70 и 60% соответственно), минимальные – в 1996 и 2014 гг. (10 и 14.3% соответственно). Максимальная доля станций с выявленной хронической токсичностью ВВДО Шекснинского плеса отмечена в 1996, 1998 и 2014 гг., минимальная – в 2011 г.

В Моложском плесе минимальная доля станций с ХТД нативных ДО, как и ВВДО, не превышала 12.7% (рис. 2б). Для Волжского плеса в 1998 и 2015 гг. зафиксированы максимальные значения доли станции с выявленной хронической токсичностью нативных ДО (66.7 и 35.7% соответственно). Для большинства станций Центрального плеса доля станций с ХТД была 30–60%, минимальные значения получены в 2014, 2018 и 2019 гг. Для Шекснинского плеса Рыбинского вдхр. максимальная доля станций с ХТД отмечена в 2014 г., в 2008, 2011–2013, 2016 и 2019 гг. она не превышала 17.5%.

Выявлены связи биологических параметров, применяемых при биотестировании тест-организмов, от некоторых веществ и физико-химических свойств ДО (табл. 3). При биотестировании водной вытяжки отмечены достоверные корреляционные связи ($p \leq 0.05$) между содержанием ионов Ca, Mn и Sr в ДО и средним числом пометов на одну самку, содержанием K и Sr и средним количеством молоди, полученным от одной самки *Ceriodaphnia dubia*.

Гибель и размеры личинок комара *Chironomus riparius* зависели от физико-химических характеристик тестируемых ДО (размер частиц грунта, их средний диаметр, влажность, объемная масса, содержание органического вещества) и от концентраций ЗВ. Получена корреляционная связь биологических параметров личинок хирономид с содержанием в ДО легких (Ce, Pr, Nd) и тяжелых (Gd, Dy, Er, Lu) редкоземельных элементов и их суммы. Выявлена корреляционная связь гибели личинок и их размеров от содержания хлорофилла и феопигментов в ДО (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Отсутствие острой токсичности проб и низкая смертность рачков *Ceriodaphnia dubia* за период 7–10 сут при биотестировании ВВДО дают основание утверждать, что большинство проб ВВДО безопасны по показателю выживаемости за весь период наблюдений. Исключение составляют пробы, отобранные на станциях Шекснинского

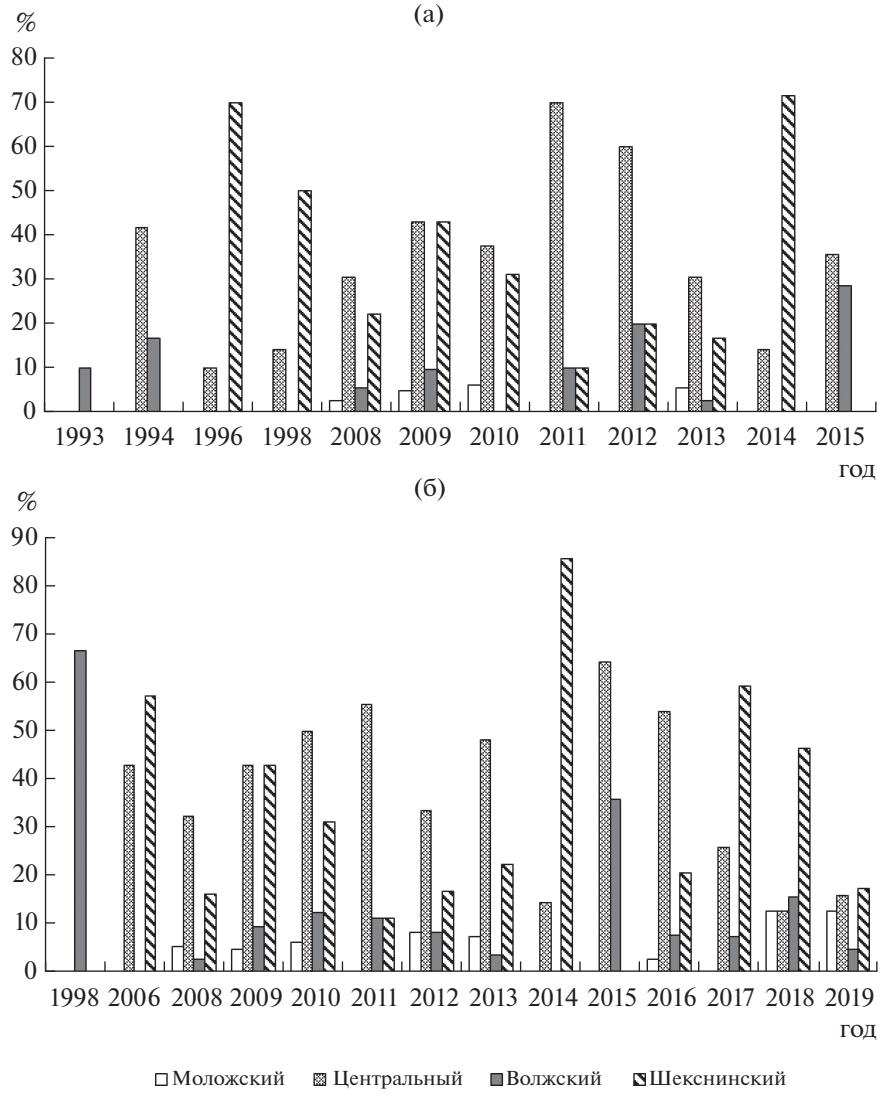

Рис. 2. Доля станций с хроническим токсическим действием ВВДО (а) и нативных ДО (б).

плеса, где регистрировали хроническое токсическое действие ВВДО по показателю "выживаемость" рачков. Для прогноза развития популяции наиболее важным показателем является "плодовитость" (Александрова, 2009; Жмур, 2018). Несмотря на тенденцию сокращения количества молоди, полученного от одной самки при биотестировании ВВДО Рыбинского вдхр., усредненные значения данного показателя достоверно различались лишь в нескольких случаях: индекс токсичности ВВДО Шекснинского и Волжского плесов в 2009 г. был ниже такового для Моложского плеса, в 2012 г. – для Центрального плеса (табл. 1). Установлено, что индекс токсичности ВВДО по показателю "плодовитость" (без учета года наблюдения) для Шекснинского и Моложского плесов ниже контрольного значения, принятого за единицу, если при статистической обработке результатов биотестирования применять не достоверность различия результатов с использованием критерия ANOVA, как в нашем случае, а показатель отклонения параметра на ≥25% по сравнению с контролем (Оценка..., 2006).

Токсичность ВВДО для гидробионтов может быть обусловлена присутствием в них водорастворимых соединений, к которым относятся ионы ТМ, некоторые пестициды и полиароматические углеводороды и др. Прямых корреляционных связей между содержанием этих загрязняющих веществ в ДО Рыбинского вдхр. и изменениями биологических параметров цериодафний не выявлено (табл. 3). Все металлы, с которыми установлены корреляционные связи, активно участвуют в биологических процессах, входят в состав ферментов и необходимы для организма. Отмечено, что исходное поколение ветвистоусых рачков *Sida crys-*

Таблица 3. Коэффициент корреляции по Спирмену (в скобках) между содержанием химических элементов, гидрологическими показателями и биологическими параметрами тест-организмов при биотестировании водной вытяжки и цельных донных отложений Рыбинского водохранилища $p \le 0.05$

Год	Параметр тест-организма	Химические элементы и гидрологические показатели
	Ceriodaphnia dubia	**ВВДО**
2015	Среднее число пометов	Ca (–0.62), Mn (–0.59), Sr (–0.67)
	Среднее количество молоди на 1 самку	K (–0.55), Sr (–0.58)
	Chironomus riparius	**ДО**
2008	Гибель	Ge (–0.58), Rh (–0.48)
	Размеры тела	Rb (0.40), La (0.38), Ce (0.47), Pr (0.47), Nd (0.45), sum REE (0.47)
2013	Размеры тела	Be (0.83), Mn (0.82), sum REE (0.83)
2014	Гибель	Mn (0.58), Fe (0.64), As (–0.64), естественная влажность (0.72), объемная сухая масса (–0.68), органическое вещество (0.68), хлорофилл + + феопигменты (0.67), средний диаметр частиц грунта (–0.62)
	Размеры тела	Be (0.66), Sc (0.69), V (0.65), Mn (0.66), Fe (0.61), Ga (0.69), Y (0.65), Eu (0.69), Ho (0.63), Er (0.64), Tm (0.69), Yb (0.69), Lu (0.69), органическое вещество (0.61), хлорофилл + феопигменты (0.57)
2015	Гибель	Cr (–0.54), Gd (–0.53), Dy (–0.53)
	Размеры тела	Li (–0.6), Ti (–0.6), Ge (–0.6), Rb (–0.55), Zr (–0.69), Nb (–0.59), Mo (–0.64), Sb (–0.61), Cs (–0.57), Ba (–0.6), Lu (–0.58), Hf (–0.68), W (–0.54), Tl (–0.61), U (–0.75)
2016	Гибель	Частицы грунта >1 мм (0.38)
	Размеры тела	Частицы грунта >1 мм (–0.36)

Note. sum REE – суммарное содержание редкоземельных элементов.

tallina O.F. Müller, 1776 и *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg, 1900 при действии минеральных веществ (калий, кальций, магний) реагирует снижением выживаемости, плодовитости и задержкой полового созревания (Пименова, 2002).

Несмотря на то, что ВВДО является репрезентативной фракцией для предсказания токсичности цельного грунта (Ankley et al., 1991), анализ токсичности только водной вытяжки дает представление о токсичности растворимых фракций загрязняющих веществ. Личинки хирономид *Chironomus riparius* относятся к наиболее экологически адекватным тест-организмам (по сравнению с *Ceriodaphnia dubia*) для оценки токсичности ЗВ, аккумулированных в нативных ДО.

Выживаемость хирономид, как и выживаемость цериодафний, в большинстве случаев сохранялась на уровне 80–100%. У личинок хирономид 100%-ную гибель ежегодно наблюдали лишь на грунтах, отобранных в устье р. Серовка, куда сбрасывают стоки несколько промышленных предприятий г. Череповец, включая ОАО “Северсталь”, и вода в реке соответствует категории “предельно грязная” (Петров и др., 2018). Гибель ≥40% особей (выше допустимого методикой 20%-ного уровня) регистрировали для всех плесов водохранилища, за исключением Моложского.

Выживаемость тест-объектов – основной тестируемый параметр при установлении токсичности различных сред природных водоемов, хотя подобные тесты часто позволяют выявить лишь приблизительно токсичность исследуемых проб. Более перспективным в качестве показателей представляется использование физиологических (изменение размеров), и более того, морфологических отклонений от нормы (мальформации структур ротового аппарата), которым предшествуют определенные биохимические процессы, служащие первопричиной изменения физиологического состояния тест-организмов, ухудшения качества их потомства или гибели.

ИТ по изменению линейных размеров личинок хирономид без учета года наблюдений был ниже в Шекснинском плесе, достоверно отличаясь только от Центрального (табл. 2), т.е. за все годы наблюдений средние размеры личинок хирономид при экспозиции на ДО Шекснинского плеса были ниже, чем в других плесах и не достигали контрольных значений. Водные массы и донные отложения Шекснинского плеса подвергаются наибольшему антропогенному влиянию, исследования последних лет выявили значительное содержание ТМ в его ДО. По степени загрязнения Cu Шекснинский плес можно отнести к “очень сильно загрязненному”, Zn – “умеренно

загрязненному" и "заметно загрязненному" (Томилина и др., 2018б). За период наблюдений 1985–2014 гг. отмечена тенденция снижения концентраций ТМ в ДО Шекснинского плеса, причем в период 1997–2014 гг. концентрации ТМ почти не изменялась, за исключением Zn и Pb (Томилина и др., 2018а, 2018б). Кроме того, последние 30 лет Рыбинское водохранилище подвергается загрязнению СОЗ: наиболее высокий уровень наблюдается в Шекснинском плесе водохранилища в черте г. Череповца, на остальной акватории он близок к фоновому (Чуйко и др., 2010; Чуйко, Подгорная, 2018). Наибольшие концентрации полиароматических углеводородов и полихлорированных бифенилов во всех элементах экосистемы отмечены в 1987–1990 гг. после аварийного сброса промышленно-коммунальных стоков г. Череповца. В последующие годы содержание этих веществ в биоте постепенно снижалось, в то время как в ДО существенно не изменялось (Чуйко, Подгорная, 2018).

Результаты корреляционного анализа показали, что ни ТМ, ни СОЗ не оказывали прямого воздействия на биологические параметры тест-организмов (табл. 3). Установлена корреляционная зависимость изменения биологических параметров тест-организмов от присутствия редкоземельных элементов в ДО. Один из основных факторов, определяющих экологическую опасность редкоземельных элементов, – это их биодоступность. Механизм их поглощения в биологических системах сходен с таковым для кальция. Во время линьки гидробионты активно поглощают кальций, что способствует проникновению элементов во внутреннюю среду и возникновению токсических эффектов для организма (Das et al., 1988). Кроме того, действие редкоземельных элементов, как и других элементов, на биоту пресноводных водоемов подчиняется закону экологического оптимума, согласно которому каждый экологический фактор имеет определенные пределы положительного влияния на организмы. Теоретически как недостаточные, так и избыточные концентрации ЗВ могут отрицательно сказываться на жизнедеятельности организмов.

Несмотря на то, что статистически значимых корреляционных зависимостей токсикологических показателей от содержания СОЗ в грунте выявить не удалось, в более ранних работах (Томилина и др., 2011) отмечено, что наиболее высокий процент деформаций ментума личинок хирономид, экспонированных на грунтах Рыбинского вдхр. совпадает с повышенным уровнем общего содержания полихлорированных бифенилов, включая и токсичные конгенеры. Также установлено, что токсичность нативного грунта для водных беспозвоночных (цериодафний и амфипод) на 78% обусловлена присутствием в нем органических загрязняющих веществ (Флеров и др., 2000).

Изменение размеров тела личинок хирономид зависело от содержания растительных пигментов (сумма хлорофилла *a* с феопигментами), которое можно рассматривать как остаточное количество новообразованного органического вещества в ДО. Подобную зависимость в водохранилищах р. Волги авторы отмечали и ранее (Томилина и др., 2018б). Косвенным подтверждением этого служит и выявленная достоверная положительная связь между биомассой макрозообентоса и концентрацией осадочных пигментов в ДО (Тимофеева и др., 2018; Перова, 2019).

Возможно, результаты биотестирования могут оказаться более адекватными, чем выявленные корреляции, поскольку они оценивают токсичность на основе биологических параметров и указывают на интегральное неблагоприятное воздействие ЗВ на водные организмы. Однако биотесты не проясняют, какое именно вещество вызывает наблюдаемую токсичность (Montero et al., 2013). В свою очередь метод корреляционного анализа имеет ряд недостатков, а именно: соединения, вызывающие наблюдаемую токсичность, могут быть не включены в список исследованных веществ; уровни содержания токсичных веществ могут варьировать; затруднена оценка биодоступности загрязняющих веществ; результаты биотестирования не всегда совпадают с химико-аналитическими данными, что, вероятно, связано с комбинированным воздействием компонентов загрязнения, когда в результате трансформации, антагонистических и синергических взаимодействий реальный токсический эффект отличается от прогностического (Wang et al., 2010); проблематична экстраполяция полученных результатов на природные водоемы при использовании одного-двух тест-объектов в лабораторных экспериментах.

Максимальная доля станций с ХТД как для ВВДО, так и для нативных ДО отмечена для Шекснинского и Центрального плесов (рис. 2). Рассчитанные средние значения не имели каких-либо годовых тенденций и не были связаны с гидрологическими или климатическими параметрами. Наибольшая доля станций с хроническим токсическим действием ВВДО и нативных ДО зарегистрирована для Шекснинского плеса в 2014 г. (рис. 2). В этом же году отмечен максимальный коэффициент загрязненности воды Шекснинского плеса медью. Суммарный коэффициент загрязненности воды, рассчитанный для шести тяжелых металлов, был выше в Шекснинском плесе, достоверно не отличаясь от остальных (Ложкина и др., 2020).

Для экотоксикологической оценки состояния водоемов используют ограниченное количество

доступных показателей. Данные о токсичности ДО – необходимая составляющая в общей оценке состояния водной экосистемы (Степанова и др., 2004). Для природных водоемов характерна чрезвычайная вариабельность уровней загрязняющих веществ во времени и пространстве, которая может зависеть от множества факторов: сезонности, уровня паводка, гидрологических и морфометрических характеристик водоема и его водосбора и т.д.

Таким образом, ДО служат важным источником информации об условиях, существующих на водосборе и непосредственно в водоеме, и позволяют судить о состоянии водоема в целом. Ассортимент методов биологического тестирования, применяемых в настоящее время в исследовательских целях, достаточно обширен, однако список методов, используемых для практического биотестирования природных и сточных вод, ДО и почв в России, немногочислен (Жмур, 2018). Сопоставление результатов биотестирования с химико-аналитическими и гидробиологическими данными позволит наиболее информативно и комплексно оценить качество донных отложений как среды обитания гидробионтов.

Выводы. Результаты многолетних исследований токсичности ДО Рыбинского водохранилища свидетельствуют о том, что ситуация с их токсическим загрязнением, как и неравномерная токсичность, в целом сохраняются. К наиболее неблагоприятному участку Рыбинского водохранилища относится Шекснинский плес, где зарегистрированы самые низкие средние значения индексов токсичности (без учета года наблюдений) как для ВВДО, так и для нативных ДО, и высокие значения доли станций с выявленной хронической токсичностью. Выявлены достоверные корреляционные связи гибели и изменения размеров личинок комара *Chironomus riparius* с физико-химическими характеристиками грунта, содержанием металлов, редкоземельных элементов, хлорофилла и феопигментов в ДО.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность за отбор проб донных отложений В.В. Законнову, Ю.Г. Удоденко, А.И. Цветкову, Г.М. Чуйко, В.В. Юрченко (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания “Физиолого-биохимические и иммунологические реакции гидробионтов под действием биотических и абиотических факторов окружающей среды” № г/р АААА-А18-118012690123-4 и при частичной поддержке Программы РАН “Биоразнообразие природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В.В. 2009. Применение метода биотестирования в анализе токсичности природных и сточных вод (на примере Нижневартовского района Тюменской области). Нижневартовск: Изд-во Нижневарт. гуманитар. ун-та.

Бакаева Е.Н., Никаноров А.М., Игнатова Н.А. 2009. Место биотестирования донных отложений в мониторинге поверхностных вод суши // Вестник Южного научного центра. Т. 5. № 2. С. 86.

Буторин Н.В., Зиминова Н.А., Курдин В.П. 1975. Донные отложения Верхневолжских водохранилищ. Ленинград: Наука.

Гапеева М.В. 1993. Биогеохимическое распределение тяжелых металлов в экосистеме Рыбинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. Санкт-Петербург: Гидрометеоиздат. С. 42.

Гапеева М.В. 2013. Тяжелые металлы в воде и донных отложениях Рыбинского водохранилища // Вода: химия и экология. № 5. С. 3.

Гапеева М.В., Цельмович О.Л. 1989. О распределении тяжелых металлов в донных отложениях Куйбышевского и Рыбинского водохранилищ // Вод. ресурсы. Т. 1. С. 170.

Гапеева М.В., Цельмович О.Л. 1990. Перераспределение тяжелых металлов в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища в связи с аварийными ситуациями // Гидрохимические материалы. Т. 109. С. 132.

Государственный доклад “О состоянии и использовании водных ресурсов Российской Федерации в 2017 году”. 2018. Москва: НИА-Природа.

Гуревич В.И. 2002. Современный седиментогенез и геоэкология Западно-Арктического шельфа Евразии. Москва: Научный мир.

Жмур Н.С. 2018. Экотоксикологический контроль. Приемы исследования и лабораторная практика. Москва: Издательство “АКВАРОС”.

Законнов В.В. 2007. Осадкообразование в водохранилищах Волжского каскада: Автореф. дис. ... докт. геогр. наук. Москва.

Законнов В.В. 2018. Характеристика донных отложений // Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. Москва: Изд-во РАН. С. 59. https://doi.org/10.31857/S9785907036185000001

Ложкина Р.А., Томилина И.И., Гапеева М.В. 2020. Долговременные изменения качества воды Рыбинского водохранилища по данным биотестирования // Трансформация экосистем. № 3. С. 125.

Методика определения токсичности воды и водных вытяжек из почв, осадков сточных вод, отходов по смертности и изменению плодовитости цериодафний. 2007. Федеральный реестр. ФР.1.39.2007.03221. Москва: АКВАРОС.

Минеева Н.М., Степанова И.Э., Семадени И.В. 2021. Биогенные элементы и их роль в развитии фитопланктона водохранилищ Верхней Волги // Биол. внутр. вод. № 1. С. 24. https://doi.org/10.31857/S0320965221010095

Михайлова Л.В., Степанова Н.Ю. 2017. Концепция разработки нормативов содержания загрязняющих веществ и смесей в донных отложениях и грунтах пресноводных объектов, имеющих рыбохозяйственное значение // Вестник рыбохозяйственной науки. Т. 4. № 3(15). С. 56.

Олькова А.С. 2014. Особенности и проблемы биотестирования водных сред по аттестованным методикам // Вода, химия и экология. №10. С. 87.

Оценка токсического загрязнения вод водотоков и водоемов различной солености и зон смешения речных и морских вод методами биотестирования. Р 52.24.690-2006. 2006. Ростов-на-Дону: Росгидромет.

Перова С.Н. 2019. Изменения структуры макрозообентоса Рыбинского водохранилища в условиях повышения температуры // Биол. внутр. вод. № 4. Вып. 2. С. 24.
https://doi.org/10.1134/S0320965219040296

Петров Е.Л., Непорожняя И.А., Калинина Д.Н. 2018. Оценка экологического состояния донных отложений водоемов г. Череповца Вологодской области // International Student Research Bulletin. Биологические науки. № 4. С. 584.

Пименова И.В. 2002. Влияние минеральных компонентов горнорудного производства на планктонных ракообразных водоемов Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: Петрозаводск. гос. ун-т. 26 с.

Проведение наблюдений за токсическим загрязнением донных отложений в пресноводных экосистемах на основе биотестирования. 2002. РД 52.24.635-2002. Методические указания. Ростов-на-Дону: Росгидромет.

Рыбинское водохранилище и его жизнь. 1972. Ленинград: Наука.

Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А. 2018. Содержание растительных пигментов в донных отложениях водохранилищ Волги // Тр. Инст. биол. внутр. РАН. № 81(84). С. 105.

Степанова Н.Ю., Латыпова В.З., Яковлев В.А. 2004. Экология Куйбышевского водохранилища: донные отложения, бентос и бентосоядные рыбы. Казань: Изд-во академии наук РТ.

Томилина И.И., Гребенюк Л.П., Чуйко Г.М. 2011. Токсикологическая и тератогенная оценка донных отложений Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод. № 3. С. 78.
https://doi.org/10.1134/S1995082911030187

Томилина И.И., Гапеева М.В., Ложкина Р.А. 2018а. Изменение качества воды и донных отложений Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища по химическим и токсикологическим показателям за период с 1961–2017 гг. // Тр. Инст. биол. внутр. РАН. Вып. 83(86). С. 32.

Томилина И.И., Гапеева М.В., Ложкина Р.А. 2018б. Экотоксикологическая оценка качества воды и донных отложений // Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. Москва: Изд-во РАН. С. 371.
https://doi.org/10.31857/S9785907036185000001

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

Чуйко Г.М., Подгорная В.А. 2018. Пространственное распределение органических загрязняющих веществ в экосистеме водохранилища (ретроспективный аналитический обзор) // Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. Москва: Изд-во РАН. С. 357.

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

Ankley G.T., Schubauer-Berigan M.K., Dierkes J.R. 1991. Predicting the toxicity of bulk sediments to aquatic organisms with aqueous test fractions: pore water vs. elutriate // Environmental Toxicology and Chemistry. V. 10. P. 1359.
https://doi.org/10.1002/etc.5620101015

ASTM. American Society for Testing and Materials: ASTM/E 1383-94A – Standard guide for conducting sediment toxicity tests with freshwater invertebrates. 1994.
https://doi.org/10.1520/E1383-94A

Baran A., Tarnawski M. 2015. Assessment of heavy metals mobility and toxicity in contaminated sediments by sequential extraction and a battery of bioassays // Ecotoxicology. V. 24(6). P. 1279.
https://doi.org/10.1007/s10646-015-1499-4

Batley G.R., Stahl R.G., Babut M.P. et al. 2005. Scientific underpinnings of sediment quality guidelines // Use of sediment quality guidelines (SQGs) and related tools for the assessment of contaminated sediments. Pensacola: SETAC Press. P. 39.

Burton G.A., Jr. 2018. Breaking from tradition: establishing more realistic sediment quality guidelines // Environ. Sci. Pollut. Res. V. 25. P. 3047.
https://doi.org/10.1007/s11356-016-8338-x

Das T., Sharma A., Taluder A. 1988. Effects of lanthanum in cellular systems // Biological Trace Element Research. V. 18. № 1. P. 201.

Juvonen R., Martikainen E., Schultz E. et al. 2000. A Battery of Toxicity Tests as Indicators of Decontamination in Composting Oily Waste // Ecotoxicol. Environ. Safety. V. 47. № 2. P. 156.
https://doi.org/10.1006/eesa.2000.1943

Kalinowski R., Zaleska-Radziwill M. 2011. Ecotoxocological assessment of freshwater sediments // Pol. J. Environ. Stud. V. 20. № 5. P. 1181.

MacDonald D.D., Ingersoll C.G., Berge T.A. 2000. Development and Evaluation of Consensus-Based Sediment Quality Guidelines for Freshwater Ecosystems // Arch. Environ. Contam. Toxicol. V. 39. P. 20.
https://doi.org/10.1007/s002440010075

Montero N., Belzunce-Segarra M.J., Gonzalez J.L. et al. 2013. Application of toxicity identification evaluation (TIE) procedures for the characterization and manage-

ment of dredged harbor sediments // Mar. Pollut. Bull. V. 71(1–2). P. 259. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.01.038

Mount D.I., Norberg T.J. 1984. A seven-day lifecycle cladoceran toxicity test // Environ. Toxicol. Chem. V. 3. P. 425. https://doi.org/10.1002/etc.5620030307

Schulze-Sylvester M., Heimann W., Maletz S. et al. 2016. Are sediments a risk? An ecotoxicological assessment of sediments from a quarry pond of the Upper Rhine River // J. Soils Sediments. V. 16. P. 1069–1080. https://doi.org/10.1007/s11368-015-1309-x

Sokal R.R., Rohlf F.J. 1995. Biometry. The principals and practice of statistics in biological research. New York: W.H. Freeman and Co.

Wang D., Wang Y., Shen L. Confirmation of combinational effects of calcium with other metals in a paper recycling mill effluent on nematode lifespan with toxicity identification evaluation method // J. Environ. Sci. 2010. V. 22(5). P. 731. https://doi.org/10.1016/S1001-0742(09)60170-4

Toxicity of Bottom Sediments of the Rybinsk Reservoir According to Long-Term Biotesting Data. Message 1. Toxicological Studies

I. I. Tomilina[1, *], R. A. Lozhkina[1], and M. V. Gapeeva[1]

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

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

Long-term data on changes in the toxicity of bottom sediments in the Rybinsk reservoir are presented. According to the results of biotesting, the most unfavorable parts of the reservoir were identified. An analysis of the relationship between toxicity parameters and indicators of the chemical composition of bottom sediments has been carried out. Long-term data on changes in the toxicity of water elutriate and whole bottom sediments of the Rybinsk reservoir are presented. Despite the high variability of the toxicological characteristics of bottom sediments, the average data of the bioassay results indicate their stability. The toxicity of bottom sediments is heterogeneous: the highest close to settlements and at stations located in the zone of the Cherepovets industrial complex. For the Sheksninsky reach, a decrease in the toxicity index was noted due to fertility indicator of the cladocera *Ceriodaphnia dubia* and changes in the body length of the *Chironomus riparius* larvae. The dependence between the toxicity parameters and the chemical composition of the bottom sediments was analyzed. Significant correlations between the death and changes in the body length of chironomid larvae on the physical and chemical characteristics of the sediments and the content of pollutants in the sediments were revealed.

Keywords: whole sediments, elutriate of bottom sediments, Ceriodaphnia, chironomids, pollution

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 6, с. 651–654

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 575.834

СЛИЯНИЕ ОРГАНОВ КАК МОДУС ИХ ЭВОЛЮЦИИ

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

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

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

Поступила в редакцию 24.05.2021 г.
После доработки 18.06.2021 г.
Принята к публикации 22.06.2021 г.

Разделение органов – один из самых распространенных модусов их эволюции, с помощью которого происходит усложнение строения организмов. Показано наличие в макроэволюции противоположного явления, а именно слияния органов разного строения. К данному явлению не относятся случаи олигомеризации парных и полимерных органов. Слияние органов, упрощающее строение организма, рассматривается как модус эволюции органов. Приведены примеры слияния органов плоских и кольчатых червей, моллюсков, позвоночных животных и цветковых растений.

Ключевые слова: модусы эволюции органов, слияние органов

DOI: 10.31857/S0320965221060206

В одиннадцатой главе классической монографии А.Н. Северцова “Морфологические закономерности эволюции” (1939) приведена сводка модусов филогенетического изменения органов, в число которых входит принцип разделения органов и функций. Взгляд автора на данное явление несколько противоречив. Формально включая его в список модусов эволюции органов, он отмечает: “Можно сказать, что дифференциация является необходимым и общим следствием описанных нами выше типов филогенетических изменений, и что поэтому ее нельзя рассматривать как особый тип, или принцип филогенеза, равноценный другим его типам” (с. 412, разрядка автора). В противовес данному суждению, Шмальгаузен (1938) исходит из того, что разделение органов является основным принципом развития органических форм, “так как именно этим путем возникает все новое: гомогенные части с весьма общими отправлениями распадаются на органы, несущие все более определенные, более частные функции, и весь организм получает все более сложное строение” (с. 20). Параллельно с дифференциацией органов происходит интеграция организма, связывающая вновь образованные части с уже имеющимися в единое целое (Шмальгаузен, 1969). Действительно, эволюция жизни на Земле от начала до современного состояния живой природы дает огромное число примеров усложнения организмов за счет разделения структур, и в этом плане подход Шмальгаузена предпочтительней. Тем не менее, его утверждение, что путем разделения органов возникает *все* новое, мы считаем слишком сильным. Новое в строении организмов возникает не только с помощью разделения органов, но и другими путями. В частности, новые структуры образуются противоположным способом, а именно, слиянием органов. Слияние органов является, на наш взгляд, самостоятельным модусом их эволюции, который можно проиллюстрировать рядом примеров. Но, прежде чем, обращаться к примерам, остановимся кратко на двух принципиальных моментах понятийного характера во избежание неверных толкований нашей позиции.

В традициях своего времени, цитированные авторы говорят не о разделении органов в строгом смысле, а о разделении органов и функций (Северцов, 1939), либо о морфологическом и физиологическом разделении труда (Шмальгаузен, 1938), что, по сути, одно и то же. Оба автора исходят из мультифункциональности органов, означающей, что любой орган выполняет более одной функции. По их логике, разделение любого органа автоматически перераспределяет его функции между дочерними органами. Однако эволюция органов и эволюция функций управляются разными законами, и изучать их следует раздельно. Мультифункциональность лежит в основе эволюции органов и только органов. Основой эволюции функций является их собственное фундаментальное свойство – мультиорганность, которая означает, что любая функция, понимаемая как процесс, происходящий в организме, выполняется более чем одним органом, и эти органы имеют разное строение (Ястребов, 1995). Наличие названных свойств определяет характер взаи-

мосвязи органов и функций, которая состоит в сочетании их нераздельности и относительной независимости. Нераздельность наблюдается в эволюционной статике, когда можно определить набор функций конкретного органа и набор органов, обеспечивающих любой процесс жизнедеятельности. Независимость видна в эволюционной динамике, когда у органа может измениться набор функций, а у функции – набор органов-исполнителей. Сказанное означает, что в дальнейшем изложении мы будем обсуждать эволюцию органов, избегая обсуждения эволюции функций.

Второй существенный момент состоит в необходимости очертить круг примеров, непригодных для иллюстрации предлагаемого модуса эволюции органов. Сюда относится слияние парных органов или серийных гомологов: объединение парных семенников трематод рода *Diplodiscus* (Diplodiscidae) в непарный, слияние ключиц в "вилочку" у птиц, образование цирр и мембранелл из групп ресничек инфузорий, слияние сегментов тела в разных группах членистоногих, срастание позвонков амфибий в уростиль, формирование у цветковых растений сростнолистных чашечек из раздельнолистных и сростнолепестных венчиков из раздельнолепестных, а также множество эквивалентных случаев. Все эти случаи укладываются в явление олигомеризации органов. Оно детально изучено представителями санкт-петербургской школы зоологов, которые рассматривают слияние парных и полимерных органов как один из путей олигомеризации (Догель, 1954; Шульман, 1968). Поэтому, хорошо известные явления филогенеза, к которым мы переходим, касаются исключительно слияния *разнородных* структур, отличающихся друг от друга строением и, как правило, названием.

Довольно длинный ряд примеров дают трематоды надсемейства Heterophyoidea, паразитирующие у рыб, птиц и зверей, реже у рептилий. Характерная черта таксона – наличие на брюшной стороне тела генитального синуса, где расположен сложный копулятивный аппарат. В его состав входит, в частности, половая присоска, или гонотиль, встречающийся только у данной группы гельминтов. Гонотиль нередко вооружен, и архитектоника его мускулатуры иная, чем в брюшной присоске (Морозов, 1952). У многих представителей надсемейства брюшная присоска перемещается в филогенезе в генитальный синус и, видоизменяясь в большей или меньшей степени, сливается с гонотилем в брюшно-половую присоску. Образовавшийся комплексный орган участвует в процессах фиксации и копуляции, детально проанализированных на примере *Cryptocotyle lingua* (Creplin, 1825) (Heterophyidae) (Rees, 1978). Топография, степень развития, видоизменения и характер слияния брюшной и половой присосок варьируют в надсемействе весьма широко, и вариации еще ожидают детального изучения.

Другая группа примеров наблюдается у кольчатых червей класса Polychaeta. Здесь в филогенезе возникают разные степени связи половых воронок (целомодуктов) с выделительными органами того или иного строения. В одних случаях наблюдаются независимые целомодукты и протонефридии, в других происходит их слияние через прирастание целомодукта к главному каналу протонефридия сбоку. Образовавшийся этим путем нефромиксий участвует в обеспечении функций размножения и экскреции. Наконец, максимальная степень слияния выражается в прирастании половой воронки к внутреннему открытому концу метанефридия. В последнем случае орган называется миксонефридий, и его части (воронка и канал) имеют разное происхождение (Беклемишев, 1964). Отмечено, что в некоторых группах полихет роль выводного протока миксонефридия в размножении не сводится к транспорту половых продуктов, но может включать также их хранение. Например, в семействах Spionidae и Syllidae проток самцов образует расширение, в котором формируются сперматофоры. В половых сегментах *Macellicephala violacea* (Levinsen, 1887) (Polynoidae) подобные расширения содержат у самок яйца (аналог матки), а у самцов – семенную жидкость (аналог семенного пузырька) (Догель, 1938).

В половой системе брюхоногих моллюсков подкласса Prosobranchia наблюдается еще более сложная комбинация при формировании полового протока. Сложность состоит в том, что удлиняющийся в ходе эволюции гонодукт складывается из трех участков разного происхождения. У высших представителей подкласса его проксимальная часть представляет собой типичный яйцевод или семяпровод, выходящий из единственной гонады. Средняя часть гонодукта – ренальный проток, являющийся остатком почти полностью редуцированного правого нефридия, а дистальная часть (паллиальный проток) – трубка, либо мерцательная бороздка, образованная мантией. Подобная структура гонодукта унаследована подклассами Opisthobranchia и Pulmonata (Ruppert et al., 2004).

В разных группах млекопитающих слиянием вытянутого носа и верхней губы конвергентно формируется хобот. Он типичен для отр. Proboscidea, для непарнокопытных сем. Tapiridae, развит у многих Insectivora, в особенности у русской и пиренейской выхухолей (роды *Desmana* и *Galemis* соответственно). Относительный размер и детали строения хобота, а также образ жизни его обладателей неодинаковы, поэтому набор функций хобота в названных группах животных едва ли совпадает. Очевидно, что во всех трех отрядах он является органом дыхания, обоняния и осязания. При этом хобот слонов участвует также в хвата-

нии и питье, а у выхухолей предположительно служит рулем глубины при плавании (Соколов, 1973).

В филогенезе позвоночных животных происходили весьма значительные преобразования скелета, связанные с появлением новых способов освоения среды. Эти преобразования включают в себя массу примеров слияния разноименных костей в одну. Ниже приведены лишь некоторые из них, относящиеся к разным частям скелета и давно ставшие хрестоматийными.

Еще в палеозое одним из направлений эволюции черепа рыб становится укрепление связи небноквадратного хряща (первичной верхней челюсти) с мозговой коробкой, ведущее у большинства Holocephali и у ряда Sarcopterygii к слиянию этих двух элементов, т.е. к аутостилии. При этом полностью утрачивается причленение челюстного аппарата к черепу через подвесок – верхний отдел подъязычной дуги. Тем самым повышается прочность названного аппарата, особенно необходимая при дроблении твердых пищевых объектов, например моллюсков. Позднее аутостилия наследуется всеми наземными позвоночными (Carroll, 1988).

В черепе бесхвостых амфибий лобные кости сливаются с теменными с образованием лобно-теменных. У птиц границы между костями крыши черепа хорошо видны только у молодых особей. У взрослых происходит слияние костей с облитерацией швов, поскольку шовное соединение в облегченном черепе невозможно из-за малой толщины костей. В черепе многих видов зверей межчелюстные кости сливаются с верхнечелюстными (Наумов, Карташов, 1979).

В поясе передних конечностей плацентарных млекопитающих коракоид, самостоятельный у их предков, срастается с лопаткой, становясь ее отростком. В поясе задних конечностей рептилий, а также их потомков – птиц и зверей – каждая половина таза представляет собой синостоз подвздошной, седалищной и лобковой костей, выдерживающий большую механическую нагрузку при передвижении животных (Romer, Parsons, 1986). Что касается скелета свободных конечностей, то лучшим примером слияния органов является эволюционное формирование цевки птиц. Известно, что цевка (tarsometatarsus) образуется слиянием дистального ряда предплюсневых костей с тремя средними сросшимися по длине плюсневыми костями, что повышает удельную прочность скелета стопы при той же массе (Дзержинский, 2005). Помимо этого, проксимальный ряд предплюсневых костей прирастает у птиц к большой берцовой кости, и образуется еще один скелетный элемент смешанного происхождения – tibiotarsus. Как следствие, возникает интертарзальное сочленение между голенью и цевкой, исчезают свободные компоненты предплюсны, и строение задней конечности упрощается.

Цветок покрытосеменных растений обладает огромной эволюционной пластичностью. В его эволюции также есть примеры слияния структур, характерные для энтомофильных видов. Простейший пример – срастание тычинок с лепестками у различных представителей семейств Primulaceae, Lamiaceae и Verbenaceae. Образовавшаяся комбинированная структура обеспечивает и производство половых продуктов, и привлечение опылителей. В других случаях в цветке образуется гиностемий как продукт слияния тычинок и пестика. В разных семействах растений гиностемии функционируют в совокупности с иными приспособлениями, способствующими перекрестному опылению животными: ловушками для опылителей (Aristolochiaceae), привенчиками (Asclepiadaceae), краевыми долями околоцветника и диафрагмой (Rafflesiaceae), поллиниями (Orchidaceae) и другими (Тимонин и др., 2009). Во многих семействах, например, Malvaceae, Rosaceae, Grossulariaceae, Fabaceae, в цветке имеется гипантий, или цветочная трубка. Эволюционный механизм его образования – срастание оснований чашелистиков, лепестков и тычинок. После оплодотворения гипантий нередко разрастается и входит в состав сочного околоплодника, поедаемого животными, поэтому его функциональная нагрузка включает обеспечение зоохории семян.

Выводы. Разделение органов представляет собой переход от однородного к разнородному, усложняющий устройство организмов. Очевидно, что в макроэволюции процесс усложнения ни бесконечен, ни абсолютен. В разных ветвях эволюционного древа время от времени происходит строго противоположный процесс – переход от разнородного к однородному в виде слияния органов. При слиянии число структурных звеньев в организме уменьшается, и его архаичная сложность сменяется более прогрессивной простотой. Слияние органов как модус их эволюции встречается в филогенезе реже их разделения. В этой связи весьма перспективен поиск новых примеров слияния, которые наверняка известны морфологам, но пока не толковались в обсуждаемом ключе.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа проведена за счет собственных средств авторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беклемишев В.Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 2. Москва: Наука.

Дзержинский Ф.Я. 2005. Сравнительная анатомия позвоночных животных. Москва: Аспект Пресс.

Догель В.А. 1938. Сравнительная анатомия беспозвоночных. Ч. 1. Ленинград: Государственное учебно-педагогическое издательство Наркомпросса РСФСР.

Догель В.А. 1954. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Ленинград: Изд-во Ленинград. гос. ун-та.

Морозов Ф.Н. 1952. Трематоды надсемейства Heterophyoidea Faust, 1929 // Трематоды животных и человека. Т. 6. Москва: Изд-во АН СССР. С. 153.

Наумов Н.П., Карташев Н.Н. 1979. Зоология позвоночных. Ч. 2. Пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие. Москва: Высшая школа.

Северцов А.Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. Москва: Изд-во АН СССР.

Соколов В.Е. 1973. Систематика млекопитающих. Т. 1. Москва: Высшая школа.

Тимонин А.К., Соколов Д.Д., Шипунов А.Б. 2009. Ботаника. Т. 4. Кн. 2. Систематика высших растений. Москва: Издательский центр “Академия”.

Шмальгаузен И.И. 1938. Основы сравнительной анатомии. Москва: Государственное учебно-педагогическое издательство Наркомпросса РСФСР.

Шмальгаузен И.И. 1969. Проблемы дарвинизма. Ленинград: Наука.

Шульман С.С. 1968. Многоклеточная природа книдоспоридий и роль полимеризации и олигомеризации в происхождении многоклеточности // Паразитология. Т. 2. № 6. С. 486.

Ястребов М.В. 1995. Об основах и способах филогенетического преобразования органов и функций // Журн. общ. биол. Т. 56. № 6. С. 662.

Carroll R. 1988. Vertebrate Paleontology and Evolution. New York: Freeman and Company.

Rees G. 1978. The ultrastructure, development and mode of operation of the ventro-genital complex of *Cryptocotyle lingua* (Creplin) (Digenea: Heterophyidae) // Proc. Roy. Soc. London. V. 200. № 1140. P. 243.

Romer F., Parsons T. 1986. The Vertebrate Body. New York: Saunders College Publishing.

Ruppert E., Fox R., Barnes R. 2004. Invertebrate Zoology: a Functional Evolutionary Approach. Belmont, CA: Thomson-Brooks/Cole.

Organ Fusion as a Mode of Organ Evolution

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

[1]Demidov Yaroslavl State University, Yaroslavl, Russia

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

The differentiation of organs is one of the most common modes of their evolution, making the structure of organisms more complex. The presence of the opposite phenomenon in macroevolution, namely, the fusion of organs of different morphology, is indicated. This phenomenon does not include the cases of oligomerization of paired and polymeric organs. Organ fusion simplifying the body structure is considered a mode of organ evolution. Examples of organ fusion in flat and annelid worms, mollusks, vertebrates, and flowering plants are given.

Keywords: modes of organ evolution, organ fusion

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 6, с. 655–659

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 595.324.2-2(28:470)

ПОРАЖЕНИЕ МИКОПАРАЗИТАМИ ВЕТВИСТОУСОГО РАЧКА *Daphnia cucullata* (Crustacea, Cladocera, Daphniidae) В оз. ПЛЕЩЕЕВО (ЯРОСЛАВСКАЯ ОБЛ., РОССИЯ)

© 2021 г. Л. В. Воронин[a], С. М. Жданова[b, *]

[a]*Ярославский государственный педагогический университет им. К.Д. Ушинского, Ярославль, Россия*

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

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

Поступила в редакцию 20.04.2021 г.
После доработки 08.06.2021 г.
Принята к публикации 14.06.2021 г.

Приведено описание распространения микопаразита *Aphanomyces patersonii* и уровня поражения им кладоцер *Daphnia cucullata* Sars, 1862 (Crustacea, Cladocera, Daphniidae) в оз. Плещеево (Ярославская обл., Россия) в летний период 2020 г. Выявлено, что наибольшая экстенсивность инвазии (42%) характерна для эпилимниона глубоководной части озера при высокой численности *Daphnia cucullata*.

Ключевые слова: микопаразиты, *Aphanomyces patersonii*, *Daphnia*

DOI: 10.31857/S032096522106019X

Дафнии – распространенная группа ветвистоусых ракообразных в пресных водоемах и водотоках. Они служат объектом питания молоди рыб и рыб-планктофагов (Коровчинский и др., 2021; Крылов и др., 2021). Высокая смертность дафний может подорвать кормовые ресурсы рыб и снизить способность экосистемы водоема к самоочищению. Одним из факторов, вызывающих смертность не от хищников (non-predatory mortality), является паразитизм (Wolinska et al., 2008; Tang et al., 2014). На дафниях могут паразитировать грибоподобные оомицеты из рода *Aphanomyces* (оомицеты) (Scott, 1961).

Озеро Плещеево (56°43′–56°48′ с.ш., 38°43′–38°50′ в.д.) ледникового происхождения (51.5 км^2), имеет правильную овальную форму. Литоральная зона с глубиной ≤3 м достигает 21.2% общей площади озера, наибольшая глубина 24 м. Озеро относится к типичным димиктическим водоемам с весенней и осенней гомотермией, хорошо выраженным летним расслоением водной толщи и обратной зимней стратификацией водной массы (Экосистема..., 1989).

Водоем обследовали 25–27 июля 2020 г. В этот период в пелагиали озера наблюдалась термическая стратификация водной толщи. Металимнион располагался на глубине от 9–10 до 11–12 м. Температуру воды и концентрацию растворенного кислорода на станциях наблюдения измеряли термооксиметром YSI ProODO (YSI, Inc., USA) от поверхности до дна по горизонтам через 1 м глубины. В придонном слое вод зафиксировано низкое содержание растворенного кислорода (<2 мг/л) (табл. 1). В июле 2020 г. в г. Переславль-Залесский преобладали ветра юго-западного и западного направления (по данным сайта http://weatherarchive.ru).

Планктонных животных отбирали с помощью планктобатометра Ван Дорна объемом 4.2 л, с последующей фильтрацией через нейлоновое сито (размер ячеи 64 мкм). На глубоководных станциях (глубина 18–24 м) пробы собирали по горизонтам – один подъем батометра через каждые 2 м. Содержимое каждого подъема сливали в отдельные склянки. В сублиторали (глубина 4–9 м), пробы зоопланктона отбирали по одному подъему батометра через 1 м, содержимое всех подъемов сливали в одну склянку, такую интегрированную пробу принимали как среднюю для всей толщи воды на данной станции. На литоральных станциях (глубина 1–1.5 м) пробы собирали в поверхностном слое с помощью мерной емкости (объем профильтрованной воды 100 л). Пробы фиксировали 4%-ным формалином. Камеральную обработку проб проводили по общепринятой в гидробиологии методике (Методические..., 1984). Для видовой идентификации ветвистоусых ракообразных использовали Определитель... (2010), микопаразитов – руководства (Scott, 1961; Batko, 1975).

Таблица 1. Абиотические факторы, численность зоопланктона и *Daphnia cucullata* на различных участках оз. Плещеево в июле 2020 г.

Показатель	Пелагиаль			Сублитораль	Литораль
	ЭЛ	МЛ	ГП		
T, °C	18.7–20.5	12.5–17.2	9.2–11.9	18.6–20.3	20.6–21.1
O_2, мг/л	9.7–11.2	7.2–8.1	1.5–7.4	9.2–11.3	11.3–12.0
N_{tot}, тыс. экз./м^3	61.2–971.3	84–162.6	6.7–50.5	78.2–94.5	27.1–63.8
N, тыс. экз./м^3	2.6–331.2	0.9–35.1	0–1.4	8.8–11.3	0.4–8.7
N, %	4–34	1–12	0–5	10–13	1–15
Э.И., %	42.06 ± 0.06	3.63 ± 0.18	0	1.40 ± 0.07	1.36 ± 0.12

Примечание. Приведены значения min—max. ЭЛ – эпилимнион, МЛ — металимнион, ГП – гиполимнион. T — температура воды, O_2 — содержание растворенного кислорода; N_{tot} — общей численности зоопланктона; N — численность *D. cucullata*, N, % — ее доля в общей численности зоопланктона. Э.И. — экстенсивность инвазии (приведены средние значения индекса и его ошибка).

К пораженным особям относили рачков с различимыми гифами микопаразита (рис. 1а). Для количественной характеристики зараженности животных использовали общепринятый паразитологический показатель – экстенсивность инвазии (prevalence), который рассчитывают как отношение (в процентах) количества зараженных животных к общему числу обследованных (Беклемишев, 1970).

Летом *Daphnia cucullata* распространена на всей акватории оз. Плещеево (табл. 1), наибольшая ее концентрация характерна для эпилимниона глубоководных участков озера. Максимальные значения численности рачка (>330 тыс. экз./м^3) зафиксированы в поверхностном слое северо-восточного углубления озера, что, вероятно, обусловлено сгонно-нагонными явлениями и преобладанием ветров юго-западного и западного на-

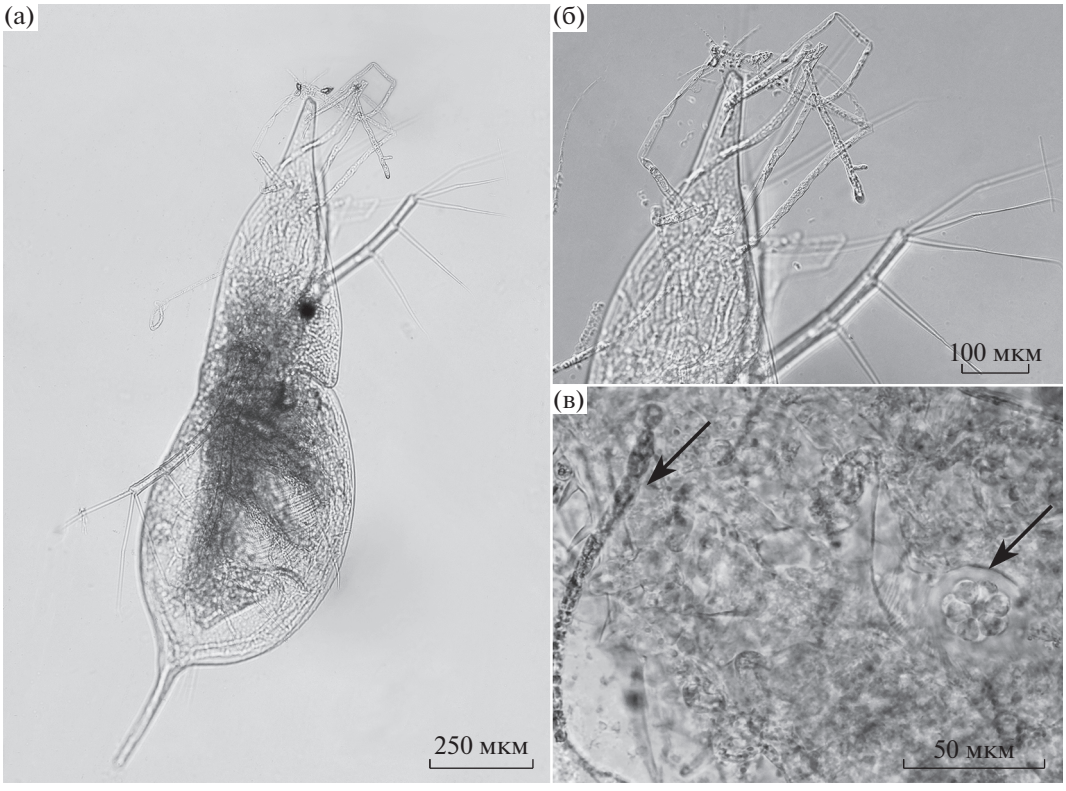

Рис. 1. *Daphnia cucullata*, пораженная *Aphanomyces patersonii,* а – общий вид, б – проросшие за пределы тела гифы, в – удлиненно-цилиндрический зооспорангий с инцистированными зооспорами (стрелка слева) и оогоний с ооспорами (стрелка справа).

правления. Минимальная концентрация вида характерна для открытой литорали озера. Кладоцера *D. cucullata* входила в состав доминантных видов в сублиторали озера и эпилимнионе глубоководной зоны (до 34% общей численности зоопланктона). Подобное распределение *D. cucullata* по акватории и толще вод озера описывали и ранее. В 1990-х гг. концентрация рачка в пелагиали достигала 200 тыс. экз./м^3 (Столбунова, 2006). В 2012–2016 гг. во второй половине лета рачок был многочислен в сублиторали (в отдельные годы до 17% численности ракообразных) и пелагиали озера (до 22%) (Жданова и др., 2019).

В 2020 г. на особях *D. cucullata* в озере найден микопаразит, идентифицированный Л.В. Ворониным как грибоподобный вид из царства Chromista, отдела Oomycota, порядка Saprolegniales (http://indexfungorum.org) – *Aphanomyces patersonii* Scott (табл. 1, рис. 1). Ранее его обнаружили в штате Мичиган, США и описали как новый вид на *Daphnia* sp. (Scott, 1961). Наиболее высокая экстенсивность инвазии (>40%) зарегистрирована в эпилимнионе глубоководной части оз. Плещеево, в сублиторали и литорали она была значительно ниже (табл. 1). Максимальное количество пораженных особей (~260 тыс. экз./м^3) отмечено в поверхностном слое в северо-восточном углублении озера при очень высокой численности рачка.

Летом 1996 г. в оз. Плещеево при температуре воды 24°С наблюдали массовую гибель *D. cucullata*, инфицированной (до 70% популяции) другим грибоподобным оомицетом из рода *Aphanomyces* (Столбунова, 2006). Л.В. Воронин идентифицировал его как *A. bosminae* Scott, найденный до того только на *Bosmina* sp. и реже на *Cyclops* sp. в штате Мичиган, США (Scott, 1961).

Другой представитель рода *Aphanomyces* – *A. daphniae* Prowse, 1954 описан как паразит на *Daphnia hyalina* var. *lacustris* Sars в Шотландии (Prowse, 1954). Освобождение первичных зооспор у него чаще происходит ночью, обычно при температуре ≤20°С. При более высокой температуре зооспоры выходят, приобретая амебоидную активность. Этот же вид обнаружен в водоемах Финляндии как внеклеточный паразит полости тела *D. hyalina* Leydig и *D. pulex* Leydig с горизонтальной трансмиссией от мертвого хозяина (Ebert, 2005). *Aphanomyces patersonii*, *A. bosminae* и *A. daphniae* очень сходны по морфологии и биологии, они отличаются лишь размерами инцистированных зооспор и оогониев (ооспор). У *A. patersonii* из оз. Плещеево зооспоры были диаметром 10–12 мкм, оогонии – ≥33 мкм.

Зооспорические грибы, принадлежащие Chytridiomycota и Oomycota, считают обычными паразитами в пресноводных экосистемах, где они поражают широкий спектр организмов, включая рыб, амфибий и их икру, зоо- и фитопланктон (Sparrow, 1960). На *Daphnia* sp. в Канаде (Ванкувер) зарегистрирован оомицет *Lagenidium giganteum* Couch (Green, 1974). На *Daphnia obtusa* Kurz, *D. longispina* Müller, *D. magna* Straus и *D. ambigua* Scourfield в прудах и озерах Франции и Англии описан как хитридиальный гриб (Chytridiales) *Blastulidium paedophthorum* Perez (Green, 1974), который в настоящее время относят к грибоподобным из царства Chromista (класс Oomycetes, порядок Leptomytales). Из оомицетов порядка Peronosporales на *D. pulex* в Чехии отмечен *Pythium jirovecii* Cejp (Batko, 1975). На *Daphnia longispina* описан хитридиевый гриб *Polycaryum laeve* Stempell, 1903, который относится к филуму Chytridiomycota, порядку Blastocladiales. Он же зарегистрирован на *Daphnia pulex* в 1961 г. в Гренландии (Green, 1974).

В работе (Wolinska et al., 2008) на основе изучения вирулентности, условий культивирования и с учетом филогенетического анализа паразитов-оомицетов у дафний высказано предположение, что оомицеты служат важным фактором отбора в естественных популяциях дафний. На данный момент однозначных причин, вызывающих микопаразитические эпидемии и их распространение, не выявлено, но их значение в функционировании водных экосистем велико (Ebert et al., 2001; Miki et al., 2011; Caceres et al., 2014).

Представители рода *Daphnia* могут поражаться большим числом паразитов различной таксономической принадлежности. Первые сведения о микопаразите принадлежат И.И. Мечникову. Он описал одноклеточный дрожжевой организм на *Daphnia magna* Straus в аквариуме как *Monospora bicuspidata* (Metschnikoff, 1884), по современной номенклатуре, это *Metschnikowia bicuspidata* (Metschn.) Kamienski T. 1900 – дрожжевой организм из отделов Ascomycota, Saccharomycotina, Saccharomycetes. Его удлиненные (игловидные) клетки проходят через стенки пищеварительного тракта и проникают в полость тела дафнии.

Во многих экосистемах большой интерес представляют обитающие на разных живых организмах одноклеточные организмы из группы микроспоридий, которые найдены также на дафниях. В настоящее время принято считать микроспоридии особой группой в царстве Fungi, не имеющей четкого положения в макросистеме грибов. В Англии на *Daphnia magna* описана *Agglomerata cladocera* Pfeifer (Larson et al., 1996). Позже выявлен сибирский изолят этого вида с грушевидными спорами 2.3 × 4.0 мкм в р. Карасут и прилегающих водоемах Новосибирской обл. (Соколова, 2019). Также на *Daphnia magna* зафиксирована *Binucleata daphniae* Refardt, Decaestecker, Johnson, Vávra в Бельгии (Refardt et al., 2008). Несколько видов микроспоридий обнаружены на дафниях в скальных лужах на островах архипела-

га Тварминн (Tvärminne) в южной Финляндии (Ebert, 2005). Так, на *Daphnia magna* отмечен *Flabelliforma magnivora* Larsson – внутриклеточный паразит в жировом теле и яйцах с вертикальной (от родителя потомству) трансмиссией от хозяина, а также *Octosporea bayeri* Jírovec, поражающий те же ткани, но с вертикальной и горизонтальной (между инфицированными и восприимчивыми особями) трансмиссией. На *Daphnia pulex* и *D. longispina* зарегистрирован *Gurleya vavrai* Green – внутриклеточный паразит панциря, а на *Daphnia magna* и *D. pulex* – *Glugoides intestinalis* (Chatton) – как внутриклеточный паразит стенки кишки с горизонтальной трансмиссией от живого хозяина. На *Daphnia magna* выявлен *Ordospora colligata* Larsson – тоже внутриклеточный паразит кишечника; на *Daphnia magna*, *D. pulex* и *D. longispina* – *Larssonia obtusa* (sin. *L. daphniae*) (Moniez) Vidtmann, Sokolova – внутриклеточный паразит жирового тела.

Микопаразиты оказывают негативное влияние на популяции представителей рода *Daphnia*. В условиях мезокосма экспериментальные исследования показали уменьшение плотности популяции и снижение продуктивности дафнии при развитии дрожжевого гриба *Metschnikowia bicuspidata*, вирулентность паразита возрастала при повышении температуры воды от 17 до 20°C (Hall et al., 2011). Этот дрожжевой гриб отмечен на *Daphnia magna*, *D. pulex* и *D. longispina* как внеклеточный паразит в полости тела в наскальных озерках архипелага Тварминн в южной Финляндии, у него горизонтальная трансмиссия от мертвого хозяина (Ebert, 2005). Эксперименты во взаимоотношениях хозяина (разные виды дафний – *D. dentifera* Forbes, *D. magna*, *D. laevis* (Birge), *D. galeata* Sars) и паразита (*Metschnikowia bicuspidata*) показали влияние на них антропогенных загрязнителей (натриевая селитра – $NaNO_3$) и температуры (Dallas, 2016). Загрязнение способствовало большему заражению взрослых хозяев при сравнительно низкой температуре (12°C), когда движение зооспор паразита более активно.

В 2003 г. в 14 озерах Северной Америки обнаружена инфекция хитридиевым грибом *Polycaryum laeve* на *Daphnia pulicaria* Forbes (Johnson et al., 2006). Инфицированные дафнии гибли за 42 сут (Johnson et al., 2006). Инфекция приводила к увеличению смертности, редукции роста и размножения дафнии, поражались в основном половозрелые особи. Плотность популяции *D. pulicaria* снижалась на 10–50% во время пиковых уровней заражения грибом (Johnson, 2009). Зооспоры выходили из спорангиев в течение 48 ч и через несколько часов инцистировались на подходящем субстрате. Зооспоры заражали дафний путем горизонтальной трансмиссии, но возможно и заражение с помощью свободноживущей стадии. *Polycarium laeve* характеризовался видоспецифичностью, поскольку другие виды дафнии поражались им очень редко.

Выводы. Высокий уровень поражения грибковой инфекцией *Aphanomyces patersonii* доминантного вида зоопланктона – ветвистоусого рачка *Daphnia cucullata* в оз. Плещеево – указывает на неблагоприятные условия обитания кладоцер. Необходимы дальнейшие исследования для выявления причин и прогнозирования развития грибковых инфекций ветвистоусых ракообразных, которые могут оказывать немалое влияние на трофическую структуру и функционирование экосистемы озера.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны М.И. Малину, И.В. Шляпкину и А.И. Цветкову (Институт биологии внутренних вод РАН) за измерение характеристик среды (температуры воды, содержания кислорода) и сбор гидробиологического материала, В.А. Гусакову (Институт биологии внутренних вод РАН) за помощь при подготовке фотографий.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания 121051100109-1 при финансовой поддержке Национального парка, проект “Современная структура сообществ беспозвоночных (зоопланктон, зообентос) оз. Плещеево”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беклемишев В.Н. 1970. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. Москва: Наука.

Жданова С.М., Сабитова Р.З., Цветкова М.В. 2019. Состав и структура зоопланктона озера Плещеево // Тр. Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 86(89). С. 57.

Коровчинский Н.М., Котов А.А., Бойкова О.С., Смирнов Н.Н. 2021. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. Т. I. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.

Крылов А.В., Айрапетян А.О., Овсепян А.А. и др. 2021. Межгодовые изменения весеннего зоопланктона пелагиали оз. Севан (Армения)в ходе повышения ихтиомассы // Биология внутр. вод. № 1. С. 95. https://doi.org/10.7868/S0320965216020091

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. 1984. Зоопланктон и его продукция. Ленинград: ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва.

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

Соколова Ю.Я. 2019. Биология клетки и биоразнообразие микроспоридий: Дис. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург.

Столбунова В.Н. 2006. Зоопланктон озера Плещеево. Москва: Наука.

Экосистема озера Плещеево. 1989. Ленинград: Наука.

Batko A. 1975. Zarys hydromikologii. Warszawa: PWN. P. 478.

Caceres C., Davis G., Duple S. et al. 2014. Complex *Daphnia* interactions with parasites and competitors // Math. Biosci. V. 258. P. 148. https://doi.org/10.1016/j.mbs.2014.10.002

Dallas T. 2016. Biotic and abiotic factors influencing host-pathogen dynamics in a zooplankton-fungus system. Athenes; Georgia: University of Georgia.

Ebert D. 2005. Ecology, epidemiology and evolution of parasitism in *Daphnia*. Basel: Bethesda (MD).

Ebert D., Hottinger J.W., Pajunen V.I. 2001. Temporal and spatial dynamics of parasite richness in a Daphnia metapopulation // Ecology. V. 82. P. 3417. https://doi.org/10.2307/2680162

Green J. 1974. Parasites and epibionts of Cladocera // Trans. Zool. Soc. London. V. 32. P. 417.

Hall S.R., Recker C.R., Duffy M.A., Cáceres C.E. 2011. Epidemic size determines population level effects of fungal parasites on *Daphnia* hosts // Oecologia. V. 166. P. 833. https://doi.org/10.1007/s00442-011-1905-4

Johnson P.T.J., Longcore J.E., Stanton D.E. et al. 2006. Chytrid infections of *Daphnia pulicaria:* development, ecology, pathology and phylogeny of *Polycarium leave* // Freshwater Biol. V. 51. P. 634. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01517.x

Johnson P.T.J., Ives A.R., Lathrop R.C. et al. 2009. Long-term disease dynamics in lakes: causes and consequences of chytrid infections in Daphnia populations // Ecology. V. 90. P. 132. https://doi.org/10.1890/07-2071.1

Larson J.I.R., Ebert D., Várva J. 1996. Ultrastructural study of Glugea cladocera Pfeiffer, 1895, and transfer to the genus *Agglomerata* (Microspora, Dubosqiidae) // Europ. J. Protistol. V. 32. № 4. P. 412.

Metschnikoff E. 1884. Ueber eine Sprosspilzkrankheit der Daphnien. Beitrag zur Lehre iiber den Kampf der Phagocyten gegen Krankheitserreger // Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie und für klinische Medicin. V. 96. P. 177.

Miki T., Takimoto G., Kagami M. 2011. Roles of parasitic fungi in aquatic food webs: a theoretical approach // Freshwater Biol. V. 56. P. 1173. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02562.x

Prowse G.A. 1954. *Aphanomyces daphniae* sp. nov., parasitic on *Daphnia hyalina* // Trans. Brit. Mycol. Soc. V. 37. P. 22.

Refardt D., Decaestecker E., Jonson P.T.J., Várva J. 2008. Morphology, molecular phylogeny, and ecology of *Binucleata daphniae* n.g., n.sp. (Fungi, Microsporidia), a parasite of *Daphnia magna* Straus, 1820 (Crustacea: Branchipoda) // J. Eucaryot. Microbiol. V. 55. № 5. P. 393. https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2008.00341.x

Scott W.W. 1961. A monograph of the genus *Aphanomyces* // Technical Bulletin. Virginia Agricultural experiment station.

Sparrow F.K. 1960. Aquatic Phycomycetes. Ann Arbor: University of Michigan Press.

Tang K., Gladyshev M.I., Dubovskaya O.P. et al. 2014. Zooplankton carcasses and non-predatory mortality in freshwater and inland sea environments // J. Plankton Res. V. 36. № 3. P. 597. https://doi.org/10.1093/plankt/fbu014

Wolinska J., King K.C., Vigneux F., Lively C.M. 2008. Virulence, cultivating conditions, and phylogenetic analyses of oomycete parasites in Daphnia // Parasitology. P. 1. https://doi.org/10.1017/S0031182008005052

Mycoparasite Infection of *Daphnia cucullata* Sars, 1862 (Crustacea, Cladocera, Daphniidae) in Lake Pleshcheyevo (Yaroslavl Region, Russia)

L. V. Voronin[1] and S. M. Zhdanova[2, *]

[1]Ushinsky Yaroslavl State Pedagogical University, Yaroslavl, Russia

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

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

The distribution of the mycoparasite *Aphanomyces patersonii* and the level of infestation of cladocerans *Daphnia cucullata* in Lake Pleshcheyevo in summer 2020 are described. The high prevalence of mycoparasites (42%) is characteristic of the epilimnion in the lake deep part with a high abundance of *D. cucullata*.

Keywords: mycoparasites, *Aphanomyces patersonii*, *Daphnia*

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 6, с. 660

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

МИНИМАЛЬНЫЕ КОНЦЕНТРАЦИИ КАТИОНОВ В ВОДЕ, НЕОБХОДИМЫЕ ДЛЯ ПОДДЕРЖАНИЯ ИОННОГО БАЛАНСА МЕЖДУ ОРГАНИЗМОМ РОТАНА *Perccottus glenii* И ВНЕШНЕЙ СРЕДОЙ[1]

© 2021 г. В. И. Мартемьянов[a, *], А. С. Маврин[a], Л. А. Шуман[b]

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

[b]Лаборатория AquaBioSafe, Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия

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

Поступила в редакцию 17.09.2020 г.
После доработки 11.03.2021 г.
Принята к публикации 17.05.2021 г.

Ротан *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Pisces) интенсивно заселяет водоемы Азии и Европы. Этот вид оказывает вредное влияние на водные экосистемы, особенно повреждая популяции земноводных и рыб. Ранее показано, что на основе определения кинетических характеристик можно выявлять минимальные концентрации натрия, калия, кальция, магния в пресной воде, необходимые для поддержания ионного баланса между организмом пресноводных гидробионтов и внешней средой. Выявлено, что минимальные концентрации натрия, калия, кальция, магния в воде, необходимые для поддержания ионного баланса между организмом ротана и средой, составляют 0.0049–0.0058, 0.0004–0.0005, 0.0004–0.0005, 0.0001–0.0002 ммоль/л соответственно. При концентрации ионов в воде ниже предельных значений ротан не может выживать из-за преобладания потери ионов из организма. При концентрации ионов в воде выше предельных значений преобладает поток ионов в организм за счет транспорта из среды, позволяя накопить ионы для роста и развития.

Ключевые слова: вселенец, минимальные концентрации, натрий, калий, кальций, магний

DOI: 10.31857/S0320965221060103

Minimum Cations Concentrations in Water Required for Maintanance of Ion Balance between the Amur Sleeper *Perccottus glenii* and the External Environment

V. I. Martemyanov[1, *], A. S. Mavrin[1], and L. A. Shuman[2]

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

[2]AquaBioSafe Laboratory, University of Tyumen, Tyumen, Russia

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

Abstract—The Amur sleeper *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Pisces) is widespread in water bodies of Asia and Europe. The species is known to have a harmful effect on aquatic ecosystems, especially by damaging amphibian and fish populations. It was previously shown that based on the determination of the kinetic characteristics, it is possible to reveal the minimum concentrations of sodium, potassium, calcium, and magnesium in fresh water, which are necessary to maintain the ionic balance between the organism of freshwater hydrobiont and the external environment. This study revealed that the minimum concentrations of sodium, potassium, calcium, magnesium in water required to maintain the ion balance between the Amur sleeper organism and the environment are 0.0049–0.0058, 0.0004–0.0005, 0.0004–0.0005, 0.0001–0.0002 mmol/L, respectively. When the concentration of ions in the water is below the limit values, Amur sleeper cannot survive due to the predominance of the loss of ions from the organism. When the concentration of ions in the water is above the limiting values, the flow of ions into the organism is dominated due to the transport from the environment, allowing the accumulation of ions for growth and development.

Keywords: invader, limiting concentration, sodium, potassium, calcium, magnesium, Amur sleeper *Perccottus glenii* Dybowski

[1] Полный текст статьи опубликован в английской версии журнала *Inland Water Biology*, 2021, Vol. 14, No. 6 и доступен на сайте по ссылке https://www.springer.com/journal/12212.