

---

---

# СОДЕРЖАНИЕ

---

---

Номер 3, 2020

---

---

## Структура и функционирование водных экосистем

Источники органического вещества в донных отложениях эстуариев  
малых рек бассейна Татарского пролива

*Л. А. Гаретова, Н. К. Фишер, М. А. Климин*

211

---

## Водная флора и фауна

Пеннатные диатомовые водоросли (Bacillariophyta, Fragilariophyceae, Bacillariophyceae)  
оз. Большое Токо (Южная Якутия)

*С. И. Генкал, В. А. Габышев*

222

Свободноживущие нематоды искусственных водоемов Вьетнама

*В. Г. Гагарин, Нгуен Динь Ты*

232

---

## Биология, морфология и систематика гидробионтов

Первая находка и морфология мелкоклеточного рода *Pseudostaurosiropsis*  
из антропогенно нарушенного озера в Индии

*Ч. Радхакришнан, М. Куликовский, А. Глущенко, И. Кузнецова, Б. Картик*

243

---

## Водная микробиология

Углекислородокисляющие бактерии из городского озера:  
идентификация и филогенетический анализ

*Т. Р. Кравцова, В. В. Ильинский, И. В. Лазебная, О. Е. Лазебный,  
А. Ю. Акулова, И. В. Мошарова, О. А. Кокшарова*

244

---

## Высшая водная растительность

Структурная организация *Nelumbo nucifera* (Nelumbonaceae) на северной границе ареала

*Н. П. Савиных, И. А. Коновалова, М. Н. Шаклеина, Е. В. Лелекова*

253

---

## Зоопланктон, зообентос, зооперифитон

Многолетние изменения состава и обилия зоопланктона водохранилищ р. Камы

*В. И. Лазарева*

260

Реофильные сообщества макрозообентоса Западного Тянь-Шаня

*М. В. Чертопруд, Д. М. Палатов, Е. С. Чертопруд*

276

Зоопланктон пульсирующих озер Орог и Тацын-Цаган (Западная Монголия)  
в начале периода стабилизации уровня режима

*А. В. Крылов, Б. Мэндсайхан, Ч. Аюушсурэн, А. И. Цветков*

289

Первые данные о составе раковинных амёб в тропических карстовых  
водно-болотных угодьях Северного Вьетнама в зависимости  
от типа биотопа и сезона: новые возможности биоиндикации

*К. Х. Чан*

298

---

## Экологическая физиология и биохимия гидробионтов

Особенности антиоксидантной глутатионовой системы в тканях черноморского  
двустворчатого моллюска *Cerastoderma glaucum* (Cardiidae)

*О. Л. Гостюхина*

299

---

### Краткие сообщения

Новые для фауны Беларуси виды амфибиотических сетчатокрылых (Insecta: Neuroptera)

*А. М. Островский*

306

Кратковременное голодание меняет чувствительность гликозидаз кишечника  
молоди карпа *Cyprinus carpio* L. к повышению температуры воды

*А. А. Филиппов, И. Л. Голованова*

309

---

---

## СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

УДК 504.454:574.52:574.583:579.68

### ИСТОЧНИКИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ ЭСТУАРИЕВ МАЛЫХ РЕК БАССЕЙНА ТАТАРСКОГО ПРОЛИВА

© 2020 г. Л. А. Гаретова<sup>а</sup>, \*, Н. К. Фишер<sup>а</sup>, М. А. Климин<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Институт водных и экологических проблем, Дальневосточное отделение  
Российской академии наук, Хабаровск, Россия

\*e-mail: micro@iver.as.khb.ru

Поступила в редакцию 04.10.2019 г.

После доработки 10.11.2019 г.

Принята к публикации 12.11.2019 г.

В донных осадках внутренних эстуариев малых рек Мучке и Токи исследовали распределение органического вещества, углеводов, фитопигментов и эколого-трофических групп бактериобентоса. Показано влияние морфолого-гидрологических характеристик эстуариев на формирование количественного и качественного состава органического вещества в донных отложениях. Исследование молекулярного и группового состава *n*-алканов в донных отложениях позволило выделить основные генетические типы органического вещества, тесно связанные со спецификой гидродинамики вод и осадконакопления в малых приливных эстуариях.

**Ключевые слова:** эстуарии, донные отложения, органическое вещество, углеводороды, фитопигменты, гетеротрофные бактерии, маркеры, *n*-алканы

**DOI:** 10.31857/S0320965220030055

#### ВВЕДЕНИЕ

В последнее время малые эстуарии все больше привлекают внимание исследователей (Callaway et al., 2014; Jickells et al., 2014; Pye, Blott, 2014). Предполагается, что даже небольшое вмешательство может оказывать существенное влияние на эстуарии, имеющие относительно малые площади. Функционирование малых эстуариев в условиях стабильного антропогенного пресса создает угрозу проявления кумулятивных эффектов различных загрязнителей за счет сочетания мелководности и зоны смешения морских и пресных вод.

В юго-западный район Татарского пролива впадает множество средних и малых рек, стекающих с восточного склона Сихотэ-Алиня. Современный облик устьевых областей многих из них начал формироваться в 40-е годы прошлого века в период строительства железной дороги Комсомольск-на-Амуре–Совгавань. Железнодорожная магистраль, опоясывая побережье, затронула устья многих малых рек (Мучке, Токи, Большая и

Малая Дюанка и др.). Прокладка мостов через устья рек сопровождалась сужением внешних участков эстуариев, что привело к образованию полузамкнутых лагун или приустьевых озер. Следствие таких морфологических изменений – наблюдаемое в настоящее время обмеление эстуариев малых рек, которое влечет за собой утрату нерестовых угодий для дальневосточных лососей и других объектов ихтиофауны и гидробионтов. В последние годы антропогенный пресс на малые эстуарные системы Татарского пролива значительно увеличился в связи со строительством угольных и нефтеналивных терминалов. Поэтому изучение биогеохимических процессов, происходящих в системе река–море, и мониторинг состояния прибрежных экосистем Татарского пролива имеет большое научное и прикладное значение.

Для получения информации о закономерностях распределения, состава, генезиса, трансформации и круговорота органических веществ в региональных и глобальных масштабах признанным важнейшим инструментом служит исследование молекулярного состава *n*-алканов. Используя свойства устойчивости *n*-алканов в процессах седиментогенеза и раннего диагенеза, можно по характерным хроматографическим пикам, групповому составу, содержанию и соотношению молекулярных компонентов указать преобладающий тип ОВ (Артемьев, 1993; Беляев, 2015; Немиров-

**Сокращения:** ГБ – гетеротрофные бактерии; ДО – донные отложения; кар – каротиноиды; КОЕ – колониеобразующие единицы; НОБ – нефтеокисляющие бактерии; ОВ – органическое вещество; СБ – сапрофитные бактерии; РПА – стандартный рыбопептонный агар; УВ – углеводороды; ФРБ – фенолрезистентные бактерии; Хл – хлорофилл; CRI (Carbon Preference Index) – индекс нечетности (отношение содержания гомологов с нечетным и четным числом атомов); C<sub>орг</sub> – общий органический углерод.

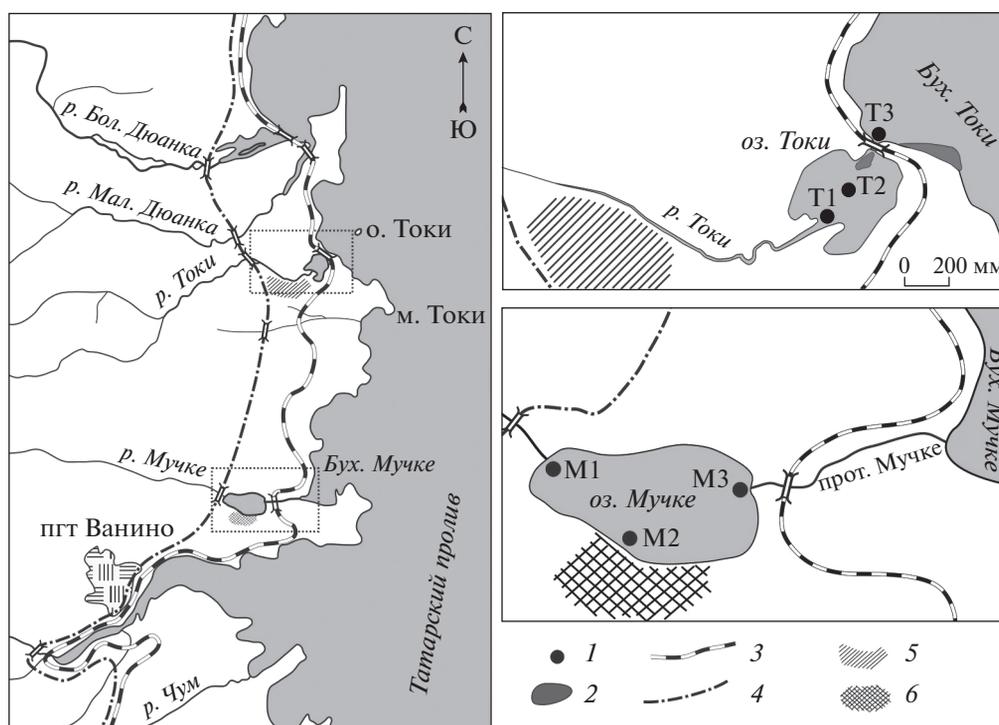


Рис. 1. Карта-схема района исследования. 1 – станции отбора проб, 2 – зона осушки, 3 – железная дорога, 4 – автомобильная дорога, 5 – полигон хранения твердых отходов, 6 – нефтехранилище.

ская, 2004; Пересыпкин, Романкевич, 2010; Петров, 1974; Hockun et al., 2016; Nishimura, Baker, 1986; Peters, Moldowan, 1994; Renee et al., 2016).

Цель работы – выявить основные закономерности содержания, распределения и состава ОВ в ДО эстуариев малых рек Мучке и Токи бассейна Татарского пролива.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Малые реки Токи и Мучке протяженностью до 40 км берут начало на восточном макросклоне Северного Сихотэ-Алиня и впадают в Татарский пролив в районе пос. Ванино (рис. 1). Устьевая область р. Токи включает в себя одноименное озеро, сообщающееся с бухтой короткой (до 30 м) протокой шириной 12 м. Площадь оз. Токи 0.23 км<sup>2</sup>, в отлив зона осушки достигает 20%. Озеро Мучке расположено в 1.1 км выше места впадения р. Мучке в одноименную бухту и имеет площадь водного зеркала 0.59 км<sup>2</sup>. В районе исследования приливы имеют неправильный полусуточный характер, их высота 0.3–1.0 м. Исследуемые водные объекты испытывают антропогенную нагрузку: русла пересекаются автомобильным и железнодорожным мостами, на водосборе р. Токи расположен полигон хранения твердых отходов пос. Ванино, на южном берегу оз. Мучке находится нефтехранилище, а в бухте Мучке действует морской угольный терминал.

Схема расположения гидролого-гидрохимических и гидробиологических станций для изучения эстуариев представлена на рис. 1. Съёмку проводили 23 и 24 июля 2014 г. в период совпадения речной межени и высокого прилива на трех станциях каждого из эстуариев. Пробы поверхностных слоев (0–5 см) ДО отбирали по отливу трубочатым стратометром. На каждой станции фиксировали глубину, соленость, температуру и рН придонной воды при помощи кондуктометра WQC-24 (DKK-TOA Corporation, Япония). Фотосинтетические пигменты определяли согласно стандарту (ГОСТ 17.1.4.02-90...) в вариации применительно к определению растительных пигментов в донных отложениях (Сигарева, 2012). Концентрацию пигментов определяли на спектрофотометре модели UVmini-1240 производства фирмы Shimadzu (Япония).

Микробиологические посеы проводили в полевой лаборатории не позднее 1 ч после отбора проб, согласно общепринятым в водной микробиологии методам (Кузнецов, Дубинина, 1989). Численность эвтрофной группы СБ определяли на РПА. На РПА, разбавленном в 10 раз, определяли численность ГБ, потребляющих умеренные концентрации ОВ. Численность НОБ выявляли на среде Раймонда с нефтью, численность ФРБ – на среде РПА:10 с внесением фенола в концентрации 1 г/л. Результаты подсчета выражали в

**Таблица 1.** Гидролого-гидрохимическая характеристика эстуариев малых рек Мучке и Токи

Станция	Осадок	Расстояние от моря, км	Глубина, м	Придонная вода			C <sub>орг</sub> , %	УВ, мг/дм <sup>3</sup>
				S, епс	T, °C	pH		
M1	Песчанистый ил	2.1	0.40	0.00	16.0	6.62	3.53	0.55
M2	Илистый песок	1.5	0.45	2.97	22.6	7.37	3.70	1.47
M3	Песчанистый ил	1.1	0.70	4.55	22.3	7.58	0.47	0.12
T1	Илистый песок	0.45	1.20	0.47	18.3	6.57	0.55	0.07
T2	Черный ил с запахом H <sub>2</sub> S	0.25	0.52	10.58	20.3	7.07	7.29	0.23
T3	Серый мелкий песок	0.03	0.30	15.34	20.2	7.35	0.08	0.01

Примечание. S – соленость, епс (единица практической солености по электропроводности); T – температура. C<sub>орг</sub> – общий органический углерод.

численности КОЕ микроорганизмов в 1 г сырого грунта.

Содержание C<sub>орг</sub> определяли методом мокрого сжигания с фотометрическим окончанием в воздушно-сухой навеске. Определение массовой доли УВ в ДО выполняли по методике (ПНД Ф, 2005). УВ выделяли экстракцией четыреххлористым углеродом и очищали от сопутствующих полярных соединений на колонке с оксидом алюминия второй степени активности по Брокману. Измерения проводили на концентратометре КН-2 (“Сибэкоприбор”, Россия). Элюаты четыреххлористого углерода, оставшиеся от количественного анализа УВ, использовали для хроматографического анализа n-алканов, который осуществляли на газовом хроматографе HP6890 серии 2 с пламенно-ионизационным детектором, капиллярная колонка Ultra 125 м × 0.32 мм × 0.25 мкм в режиме от 60 до 280°C (Фомин, 2000). Хроматограммы обрабатывали с помощью программы HP3365, версия A03.01 Hewlett Packard 1992 г.

Химические анализы проводили в Центре коллективного пользования “Межрегиональный центр экологического мониторинга гидроузлов” при Институте водных и экологических проблем Дальневосточного отделения РАН.

**РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ**

**Органический углерод и углеводороды.** Пространственное распределение C<sub>орг</sub> было крайне неравномерным и в зависимости от типа ДО колебалось в оз. Мучке от 0.47 до 3.70%, в оз. Токи от 0.08 до 7.29% (табл. 1). Максимальное содержание C<sub>орг</sub> выявлено в илах на середине оз. Токи (ст. T2), минимальное – в мелких песках на выходе из этого озера (ст. T3). В ДО верхней части эстуария р. Мучке (ст. M1) с зарослями зостеры содержание C<sub>орг</sub> существенно превышало таковое аналогичного участка оз. Токи (ст. T1).

Содержание УВ колебалось от концентраций на грани чувствительности прибора в песках про-

точного участка оз. Токи (ст. T3) до аномально высокого уровня 1.47 мг/г в илистых песках оз. Мучке (ст. M2) вблизи нефтебазы (табл. 1). Доля УВ в содержании C<sub>орг</sub> в последнем случае была ~4%, что характерно для нефтезагрязненных осадков (Немировская, 2004). В оз. Токи максимальное количество УВ выявлено в илах центральной части (ст. T2) с самой высокой концентрацией C<sub>орг</sub> (табл. 1).

**Фитопигменты.** Общее содержание фитопигментов в ДО оз. Мучке варьировало от 42.60 до 311.00 мкг/г и в среднем было 172.29 мкг/г (табл. 2). Максимальное количество пигментов, наблюдаемое в южной части озера (ст. M2), снижалось к верхней части эстуария (ст. M1) почти в 2, а к нижней его части – в >7 раз.

В оз. Токи общее содержание пигментов изменялось от 5.53 до 130.92 мкг/г, их среднее содержание 57.12 мкг/г было в 3 раза ниже, чем в ДО оз. Мучке. Максимальная концентрация пигментов выявлена в сероводородных илах ст. T2. В ДО верхней части эстуария (ст. T1) их содержание было меньше в 3.7 раза, а в песках проточного участка (ст. T3) зафиксированы следовые их количества.

Состав фотосинтетических пигментов в ДО изменялся в зависимости от типа осадков и гидродинамической активности. На ст. T2 преобладание каротиноидов (Хл a/Σкар = 0.9) свидетельствовало о замедлении развития фитобентосного сообщества, вероятно, вследствие токсичного воздействия сероводорода, присутствующего в илах центральной части оз. Токи. Содержание Хл a в илистых осадках исследованных эстуариев достигало ~170 мкг/г (в среднем 72.3 мкг/г), его доля от суммы хлорофиллов – 88.4–94.2%. Исключением были пески проточного участка оз. Токи (ст. T3), где снижение доли Хл a до 25.9% сопровождалось снижением его содержания в ДО до минимума – 0.94 мкг/г.

**Бактериобентосные сообщества.** На станциях оз. Мучке численность ГБ варьировала в пределах

**Таблица 2.** Содержание фитопигментов в ДО эстуариев рек Мучке и Токи

Станция	Содержание пигментов, мкг/г				Хл <i>a</i> /Σкар.
	Хл <i>a</i>	Хл <i>b</i>	Хл <i>c</i>	Σкар.	
М1	90.74	5.46	0.73	66.34	1.37
М2	168.63	9.65	0.78	131.94	1.28
М3	24.18	2.53	0.63	15.26	1.58
Т1	18.96	1.26	0.74	13.96	1.36
Т2	58.99	5.34	1.11	65.48	0.90
Т3	0.94	0.67	2.02	1.90	0.49

**Таблица 3.** Состав бактериобентосных сообществ эстуариев рек Мучке и Токи

Станция	Численность бактерий, КОЕ/г				ГБ/СБ
	СБ ( $\times 10^4$ )	ГБ ( $\times 10^5$ )	НОБ ( $\times 10^4$ )	ФРБ ( $\times 10^3$ )	
М1	1.1	2.9	5.3	1.0	2.4
М2	8.0	13.8	9.0	3.5	17.3
М3	10.8	11.1	3.5	3.5	10.3
Т1	10.7	3.2	4.9	7.5	3.0
Т2	9.6	3.0	5.1	3.0	3.1
Т3	3.7	3.5	6.6	5.0	9.5

одного порядка при максимальном содержании в илистых осадках ст. М2. В ДО оз. Токи численность ГБ колебалась незначительно и не превышала  $3.5 \times 10^5$  КОЕ/г, что в  $\sim 3$  раза ниже среднего показателя ( $9.3 \times 10^5$  КОЕ/г) в ДО оз. Мучке (табл. 3).

Показатели численности эвтрофной группы СБ в ДО эстуариев существенно не различались, за исключением грунтов пресноводного участка оз. Мучке (ст. М1), где численность СБ была на порядок ниже, чем в ДО мезогалинной зоны эстуария.

В оз. Мучке отношение ГБ/СБ  $> 10$  указывало на преобладание поздних этапов деструкции ОВ. В оз. Токи это отношение было  $< 10$ , что свидетельствует о седиментации свежего, слабо разложенного ОВ, которое приводит к увеличению численности копиотрофов в бактериобентосном сообществе.

В сообществе бактериобентоса оз. Токи средняя численность бактерий, адаптированных к высоким концентрациям фенолов, почти в 2 раза превышала таковую в ДО оз. Мучке, что указывает на постоянное присутствие в ДО оз. Токи соединений фенольной природы. Их источниками здесь могут служить продукты микробиологической деструкции биомассы морских красных и бурых водорослей (Пересыпкин и др., 2004).

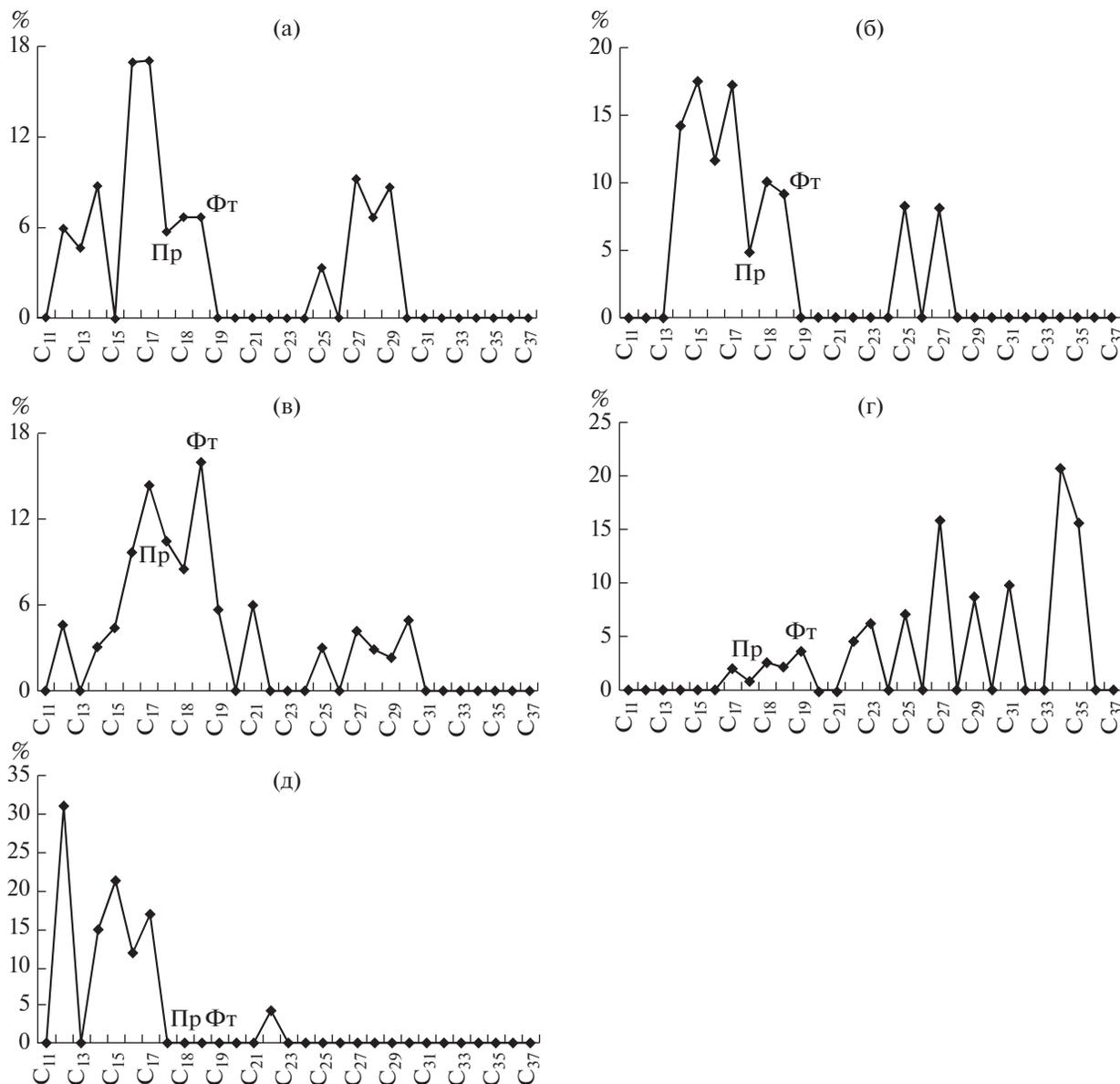
Максимальная численность НОБ зарегистрирована в осадках оз. Мучке, загрязненных нефте-

продуктами (ст. М2) при их максимальной доле (6.5%) в составе сообщества ГБ. В ДО оз. Токи с умеренным содержанием УВ доля НОБ в сообществе бактериобентоса была 15.3–18.8%.

**Молекулярный состав *n*-алканов в донных осадках.** Анализ распределения *n*-алканов выявил различия в составе ОВ осадков исследованных эстуариев (рис. 2). Была предпринята попытка количественной оценки вклада различных биотических компонентов в состав ОВ малых эстуариев. Тип ОВ характеризовали по вкладу *n*-алканов – маркеров соответствующих продуцентов (Беляев, 2015; Немировская, 2004; Пересыпкин, Романкевич, 2010; Петров, 1974; Boulobassi, Saliot, 1993; Hockun et al., 2016; Nishimura, Baker, 1986; NRC, 2003; Peters, Moldowan, 1994; Renee et al., 2016) (табл. 4).

Наиболее близкими по составу *n*-алканов были осадки станций М1, М2, Т1, характеризующиеся доминированием низкомолекулярных гомологов –  $\Sigma C_{11}-C_{22}/\Sigma C_{23}-C_{35} = 2.14-4.33$ . Вследствие низкого содержания УВ в песчаных осадках ст. М3 высокомолекулярные гомологи в составе *n*-алканов не выявлены (табл. 4, рис. 2). В песках ст. Т3 содержание УВ было ниже чувствительности прибора, поэтому анализ *n*-алканов не проводили.

Величина СРІ характеризует зрелость ОВ и может быть использована для разделения незрелого и/или непреобразованного ОВ (с повышен-



**Рис. 2.** Относительное распределение *n*-алканов и *изо*-алканов в донных осадках эстуариев рек Мучке и Токи: а – М1, б – Т1, в – М2, г – Т2, д – М3. Пр – пристан, Фт – фитан. По шкале абсцисс – число атомов углерода.

ной нечетностью УВ) и зрелого ОВ или нефтей с выравненным содержанием четных и нечетных гомологов (Peters, Moldowan, 1994). Судя по величине СРІ, ОВ большинства исследованных осадков представлено малообразованным незрелым ОВ.

Отношение *изо*-алканов (*i*) – пристана к фитану – отражает условия формирования ОВ. Некоторое преобладание пристана над фитаном ( $i-C_{19}/i-C_{20} = 1.05$ ) отмечено в осадках верховья эстуария р. Мучке (ст. М1), что характерно для ОВ с большим вкладом наземной растительности, сформированного в окислительных условиях (Беляев, 2015; Данюшевская и др., 1990; Ре-

ters, Moldowan, 1994). В остальных случаях величина данного отношения <1 характеризует преобладание восстановительных условий формирования ОВ, исходным материалом которого служили морские организмы (Конторович и др., 2006; Boulobassi, Saliot, 1993; Peters, Moldowan, 1994). В основном содержание *n*-алканов (*n*) было выше, чем изопреноидов – ( $i-C_{19}/n-C_{17} = 0.28-0.73$ ;  $i-C_{20}/n-C_{18} = 0.8-1.87$ ), что указывает на постоянное поступление свежих УВ (Boulobassi, Saliot, 1993).

Самое высокое содержание *n*-алканов, маркирующих активно протекающие процессы трансформации УВ – содержание C<sub>16</sub> и соседних с ним

**Таблица 4.** Содержание, групповой и молекулярный состав *n*-алканов в донных осадках эстуариев рек Мучке и Токи

Показатель	Станция				
	М1	М2	М3	Т1	Т2
$C_{орг}$ , %	3.53	3.70	0.47	0.55	7.29
Содержание УВ, мг/г	0.55	1.47	0.12	0.07	0.23
Диапазон идентифицированных гомологов	$C_{12}-C_{29}$	$C_{12}-C_{30}$	$C_{12}-C_{22}$	$C_{14}-C_{27}$	$C_{17}-C_{35}$
$\Sigma C_{11}-C_{22}/\Sigma C_{23}-C_{35}$	2.14	3.25	—	4.33	0.15
СРІ	0.96	1.18	0.61	1.40	2.48
Пристан/фитан ( $i-C_{19}/i-C_{20}$ )	1.05	0.65	—	0.53	0.38
$i-C_{19}/n-C_{17}$	0.33	0.73	—	0.28	0.40
$i-C_{20}/n-C_{18}$	0.80	1.87	—	0.90	0.81
$\Sigma C_{15}, C_{16}, C_{17}$ , %	34.03	28.39	49.91	46.41	1.99
$\Sigma C_{12}-C_{16}$ , % (жидкие <i>n</i> -алканы)	31.67	17.32	57.67	25.87	—
$\Sigma C_{15}, C_{17}, C_{19}$ , % (микроводоросли)	17.07	24.39	38.11	34.80	5.80
$\Sigma C_{21}, C_{23}, C_{25}$ , % (макрофиты)	3.40	3.00	—	8.26	13.46
$\Sigma C_{16}, C_{20}-C_{24}$ , % (бактериальные <i>n</i> -алканы)	16.96	15.63	16.02	2.00	11.00
$\Sigma C_{27}, C_{29}, C_{31}$ , % (наземная растительность)	18.00	6.48	—	8.07	34.24

Примечание. “—” — *n*-алканы не обнаружены.

гомологов  $\Sigma C_{15}, C_{17}$  (Немировская, Сивков, 2012; Ladygina, 2006; Wang, Fingas, 2003), было выявлено в осадках проточных станций М3 и Т1 (49.91 и 46.41% соответственно).

Содержание жидких гомологов варьировало от 17.3 до 57.7% суммы *n*-алканов. Их присутствие в осадках ст. М1 в сочетании с близким содержанием нечетных и четных гомологов (СРІ = 0.96) характеризует присутствие УВ нефтяного генезиса. Их источником служит регулярный сток с автомобильного моста через р. Мучке. Среди выявленных в осадках ст. М3 короткоцепочечных гомологов  $C_{12}-C_{22}$ , жидкие *n*-алканы составляли большую часть (57.67% суммы), из них на  $C_{12}$  (додекан), обычно входящего в состав горюче-смазочных материалов, приходился 31%. В осадках ст. М3 жидкие *n*-алканы могут иметь смешанный генезис — поступать поверхностным стоком в не трансформированном виде, а также являться промежуточными продуктами микробиологической деструкции высокомолекулярных УВ в осадках. В пользу последнего свидетельствует высокое содержание маркеров микробиологической трансформации УВ —  $\Sigma C_{15}, C_{16}, C_{17} = 49.91\%$  суммы.

Вклад маркеров микроводорослей был от 5.8 до 38.1% при максимальной их доле в составе низкомолекулярных *n*-алканов на ст. М3, и минимальной — на ст. Т2 (табл. 4).

В формировании УВ в осадках эстуария р. Мучке вклад морских водорослей невелик — ≤3.4%, что обусловлено удаленностью внутренне-

го эстуария от взморья. В эстуарии р. Токи, непосредственно связанном с морем, доля маркеров макрофитов  $\Sigma C_{21}, C_{23}, C_{25}$  в составе ОВ увеличивалась, особенно в его центральной части (ст. Т2). При этом их роль в составе ОВ ограничивается тем, что морской растительный материал легко подвергается микробиологическому разложению.

Бактериальная продукция включает в себя вещества, продуцируемые непосредственно клеткой, а также продукты микробиологической деструкции высокомолекулярных соединений в ДО. Ее доля в составе УВ исследованных осадков варьировала от 2 до 17% суммы *n*-алканов. В осадках эстуария р. Мучке вклад бактериальной продукции был выше, чем в эстуарии р. Токи (табл. 4).

Вклад терригенного органического материала в формирование ОВ исследованных осадков определяется наличием максимумов при  $C_{27}, C_{29}, C_{31}$  в длинноцепочечной области спектров *n*-алканов (рис. 2), характерных для остатков восков высших растений и обнаруженных в ДО всех станций за исключением ст. М3. Их суммарная доля ( $\Sigma C_{27}, C_{29}, C_{31}$ ) в составе *n*-алканов варьировала от 6.5 до 34.2%, при максимальной ее величине в осадках ст. Т2.

Особое место занимал состав УВ центральной части эстуария р. Токи (ст. Т2). Здесь в отличие от других осадков в составе *n*-алканов преобладали длинноцепочечные гомологи —  $C_{11}-C_{22}/\Sigma C_{23}-C_{35} = 0.15$ . Среди них маркеры

ОВ терригенного генезиса  $\Sigma C_{27}$ ,  $C_{29}$ ,  $C_{31}$  составляли 34.24%, что значительно выше, чем в составе *n*-алканов других станций. В высокомолекулярной области спектра выявлена относительно высокая (20.76%) доля *n*- $C_{34}$  (тетра триаконтан), отсутствующего в составе *n*-алканов ДО других станций. Величина  $СРІ = 2.48$  характеризует слабую степень преобразованности ОВ, что обусловлено постоянным поступлением свежего терригенного ОВ с речным и поверхностным стоками и его консервацией в восстановленных илах. На это же указывает низкая доля маркеров биотрансформации –  $\Sigma C_{15}$ ,  $C_{16}$ ,  $C_{17}$  равна ~2%.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Различия в условиях солености внутренних эстуариев рек Мучке и Токи определяются степенью их удаленности от морской акватории, влияющей на водообмен с морем, а также величиной площади водного зеркала, очертаниями береговой линии. На момент совпадения речной межени и высокого прилива в июле 2014 г. внутренний эстуарий р. Мучке характеризовался олигогалинной зоной с градиентом солености 0–4.55 епс. Величина градиента солености в эстуарии р. Токи была 0–15.34 епс (олиго- и мезогалинная зоны), что обусловлено интенсивным водообменом внутреннего эстуария р. Токи с морем, малой его площадью, а также его сжатостью по разрезу “река–море”.

Наиболее общая закономерность распределения  $C_{орг}$  в ДО исследованных эстуариев – резкое снижение его содержания в грунтах нижних проточных участков по сравнению с заиленными осадками их слабопроточных участков. Сравнение полученных результатов с данными по содержанию  $C_{орг}$  в осадках эстуариев рек Амурского залива (Приморский край) показало, что в песчаных грунтах участков с высокой динамикой вод содержание  $C_{орг}$  находится на близком уровне – 0.66%. Это объясняется периодическим взмучиванием осадков и вымыванием ОВ из верхнего слоя в море (Марьяш и др., 2010). Локальное накопление большого количества ОВ ( $C_{орг} = 7.3\%$ ) в центральной части оз. Токи, по-видимому, обусловлено тем, что процесс поступления ОВ преобладает над процессами его деструкции, что характерно для восстановительных условий в ДО, способствующих сохранению в них исходного ОВ.

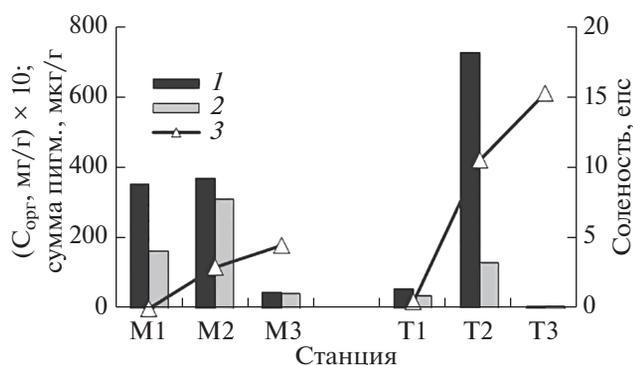
Важный источник ОВ в ДО малых эстуариев – взвешенное вещество, поступающее с речным стоком и оседающее в гравитационной зоне маргинального фильтра (Лисицын, 2008). Ранее нами показано (Гаретова и др., 2016), что содержание взвеси в воде рек Мучке и Токи составляло 24.9 и 13.3 мг/л соответственно, при этом на долю  $C_{орг}$  в

составе взвеси р. Мучке достигало 82.7%, в р. Токи – 69.2%.

Распределение УВ по площади дна исследованных эстуариев было неравномерным и имело определенное сходство с распределением ОВ, поскольку максимальные концентрации УВ были выявлены на станциях с максимальным для каждого водного объекта содержанием  $C_{орг}$ . Однако содержание УВ в осадках и их доля в  $C_{орг}$ , характеризующие уровень загрязнения, существенно различались.

Фоновые концентрации УВ обычно не превышают 10 мкг/г в песчаных и до 100 мкг/г в илистых осадках (Галимов и др., 2006; Tolosa et al., 2004), при этом их доля обычно  $\leq 1\%$  от  $C_{орг}$  (Немировская, 2004). В ДО исследованных эстуариев, кроме проточных участков оз. Токи (ст. Т1 и Т3), превышение фонового уровня УВ было от 1.2 до 14 раз. Осадки оз. Мучке подвержены антропогенному нефтяному загрязнению: превышение фонового уровня содержания УВ в 5.5 и 1.2 раз выявлено в песчаных илах станций М1 и М3, а их доля в составе  $C_{орг}$  составляла 2.4 и 1.8% соответственно. Наиболее загрязнены нефтепродуктами осадки на участке непосредственного стока с территории нефтебазы (ст. М2), где содержание УВ превышало фоновый уровень в 14 раз, а доля УВ в  $C_{орг}$  была на уровне 4%. Содержание УВ в органогенных осадках центральной части оз. Токи также превышало фоновый уровень для данного типа осадков (в 2.3 раза), но в отличие от осадков оз. Мучке доля УВ в  $C_{орг}$  здесь была 0.31%, что указывает на их биогенный генезис.

Фотосинтетические пигменты в ДО служат маркерами ОВ, синтезированного фитопланктоном, фитобентосом, высшей водной растительностью, пурпурными и зелеными бактериями. Характер распределения  $C_{орг}$  и фитопигментов в ДО исследованных эстуариев указывает на их единый источник происхождения (рис. 3). Среднее содержание фитопигментов в ДО оз. Мучке в 3 раза выше, чем в оз. Токи, в большей степени подверженному влиянию приливо-отливных течений. В верхних слоях ДО слабопроточных участков озер сложились благоприятные условия для сохранения ОВ и осадочного хлорофилла из-за обеднения ДО кислородом, поэтому содержание Хл *a* в осадках эстуариев рек Мучке и Токи достигало высоких значений (до 170 мкг/г). Эти показатели значительно выше, чем в осадках Амурского залива (Японское море), где его содержание не превышало 19 мкг/г (Марьяш и др., 2010; Поляков и др., 2012). Литературные данные по вкладу микрофитобентоса в органическое вещество ДО противоречивы. Так, в осадках эстуариев Японского моря доля углерода микрофитобентоса в ДО была незначительна (1–2% общего  $C_{орг}$  осадка) (Марьяш и др., 2010; Поляков и др., 2012).



**Рис. 3.** Содержание ОВ и фитопигментов в ДО эстуариев р. Мучке (ст. М1–М3) и р. Токи (ст. Т1–Т3). 1 –  $C_{орг}$ , 2 – сумма фитопигментов, 3 – соленость придонной воды.

Вместе с тем, анализ данных для разнотипных водных объектов показал, что в мелководных зонах вклад микрофитобентоса в органическое вещество ДО максимален (Сигарева, 2006).

Определенный вклад в пигментный фонд и формирование ОВ в осадках исследованных водных объектов вносит фитопланктон. В частности, пресноводные виды фитопланктона оказываются в соленой воде, что вызывает лизис клеток и их осаждение на дно (Dagg et al., 2008). Наши исследования (Гаретова и др., 2016) показали, что содержание Хл *a* в воде оз. Мучке было 1.2–4.3 мкг/л, в оз. Токи – 2.2–15.2 мкг/л. При этом максимальные его концентрации в воде соответствовали участкам депонирования  $C_{орг}$  и фитопигментов в ДО (ст. М2 и Т2).

В ДО бактерии одновременно участвуют в процессах образования, деструкции и трансформации ОВ. В условиях флюктуирующих факторов водной среды эстуариев, в частности солености, речной бактериопланктон может отмирать и оседать на дно. По нашим данным (Гаретова и др., 2016), численность ГБ в воде оз. Мучке была 1.0–9.6 тыс. КОЕ/мл, в оз. Токи – 7.7–24.0 тыс. КОЕ/мл, что на 2–3 порядка ниже, чем в ДО. Продукция бактериобентоса может варьировать от 10 до 60% суммарной продукции бактериобентоса и бактериопланктона, а его доля в суммарной продукции редуцентов увеличивается с уменьшением глубины водного объекта (Бульон, 2012). Важное отличие бактериобентосного сообщества оз. Токи – увеличение доли НОБ в составе гетеротрофов до 15.3–18.8%, что выше условной границы 10%, характеризующей способность сообщества к утилизации УВ (Патин, 2001). На фоне умеренного содержания УВ и низкой его доли в составе  $C_{орг}$  (до 0.31%) это может быть обусловлено присутствием в илистых осадках оз. Токи преимущественно биогенных УВ.

Анализ распределения *n*-алканов показал, что состав ОВ в осадках исследованных эстуариев определяется характером исходного органического материала – биомассы микро- и макроводорослей, терригенных растительных остатков, бактерий, а также наличием УВ нефтяного генезиса. Однако вклад различных компонентов в состав ОВ в первую очередь определяется гидролого-морфологическими особенностями эстуариев.

В осадках удаленного от моря эстуария р. Мучке ОВ по типу – смешанное, т.е. автохтонно-аллохтонное с участием нефтяных УВ. Автохтонная составляющая представлена ОВ планктоногенного и бактериального генезиса. Заметное влияние терригенного ОВ отмечено только в осадках верховья и прибрежной части эстуария р. Мучке. Обращает на себя внимание высокая доля жидких гомологов в составе *n*-алканов осадков оз. Мучке. Будучи жидкостями, *n*-алканы  $C_{10}$ – $C_{16}$  быстрее подвергаются микробиологическому окислению по сравнению с твердыми *n*-алканами. Обычно присутствие жидких *n*-алканов в составе УВ предполагает поступление свежего нефтяного загрязнения. При хроническом загрязнении нефтепродуктами в ДО накапливаются тяжелые фракции нефтяных УВ. Вероятно, жидкие *n*-алканы в ДО оз. Мучке служат промежуточными продуктами микробиологического окисления высокомолекулярных нефтяных УВ. В ДО участка непосредственного поступления нефтепродуктов (ст. М2) сформирована зона с преобладанием анаэробных условий, поэтому микробиологическое окисление высокомолекулярных УВ здесь затруднено, о чем свидетельствует снижение доли жидких *n*-алканов и маркеров напряженности микробиологических процессов  $\Sigma C_{15}$ ,  $C_{16}$ ,  $C_{17}$ .

Другая особенность ДО застойной зоны эстуария р. Мучке (ст. М2) – высокое содержание *изо*-алканов (фитана (15.95%), пристана (10.44%)). Известно, что эти углеводороды образуются при разложении фитола – основного компонента хлорофилла (Петров, 1974). По-видимому, высокое содержание указанных *изо*-алканов обусловлено высоким уровнем первичной продукции в прибрежной части эстуария р. Мучке, что подтверждается максимальным (168.63 мкг/г) содержанием Хл *a*. Известно, что невысокие концентрации УВ способны стимулировать развитие микроводорослей (Немировская, 2004; Немировская, Сивков, 2012; Патин, 2001). Выявленное в осадках ст. М2 преобладание фитана над *n*- $C_{18}$  наблюдалось также в нефтезагрязненных органогенных осадках пресноводных озер (Кульков и др., 2017).

Особенность эстуария р. Токи, характеризующегося интенсивным водообменом с морем, – накопление большого количества ОВ в осадках центральной части за счет морского растительного материала (остатки макрофитов и морских

трав), регулярно поступающего с приливами и штормами. За счет малых глубин и приливо-отливных течений в оз. Токи осадки подвергаются перемыву и аэрации. В результате диагенез происходит одновременно в восстановительных и окислительных условиях. В зависимости от гидродинамических особенностей в оз. Токи выявлены две локальные зоны с ОВ различного генезиса.

В формировании ОВ проточного участка в верхней части эстуария р. Токи заметную роль играют микроводоросли (34.8% суммы *n*-алканов). Вероятно, здесь при увеличении солёности происходит гибель и осаждение пресноводного фитопланктона, что согласуется с представлениями о зоне лавинной седиментации маргинальных фильтров (Лисицын, 2008). Доля маркеров наземной растительности в балансе УВ составляет ~8%, что равноценно вкладу морских макрофитов на данном участке эстуария. Такая картина не характерна для эстуариев крупных рек, где в ДО верховьев эстуариев преобладает ОВ терригенного генезиса (Кравчишина, 2007; Лисицын, 2008; Пересыпкин, Романкевич, 2010). В случае с малым эстуарием р. Токи, влияние морского ОВ на состав осадков его верховья обусловлено преобладанием морских течений по сравнению с речным стоком. За счет этого морской растительный материал достигает верховья эстуария, где происходит его захоронение и дальнейшая трансформация.

В ДО застойной зоны центральной части эстуария р. Токи формируется ОВ, в котором доминируют высокомолекулярные соединения –  $\Sigma C_{23}-C_{35} = 84\%$ . Среди них компоненты, входящие в состав восков и смол высшей растительности, составляют 34.24% суммы *n*-алканов. Преобладающий в осадках анаэробиз препятствует микробиологической трансформации исходного ОВ, что способствует его накоплению и консервации. Об этом свидетельствует низкое содержание *n*-алканов средней молекулярной массы  $\Sigma C_{20}-C_{24}$ , маркирующих вклад продуктов биodeградации в общую сумму УВ (Шульга и др., 2010), а также отсутствие жидких *n*-алканов, обнаруживаемых в осадках других станций.

Наблюдаемое в отдельных случаях доминирование индивидуальных четных и нечетных *n*-алканов как в низкомолекулярной, так и высокомолекулярной областях спектров, а также высокое относительное содержание *изо*-алканов фитана и пристана может быть результатом бактериальной деятельности. Среди гетеротрофных бактерий родов *Pseudomonas* и *Arthrobacter*, широко распространенных в водных экосистемах, обнаружена способность к синтезу *n*-алканов с длиной углеродной цепи до  $C_{35}$  (Николаев и др., 2001; Пошибаева, 2015; Ladygina et al., 2006). Имеются данные, что пристан и фитан синтезируют многие

бактерии и археи, при этом в биомассе архей содержание фитана намного больше, чем в растениях (Чудецкий, 1998, 2002). С учетом этого можно предположить, что вклад бактериальной биомассы и продуктов микробиологической деструкции в состав ОВ осадков значительно выше, чем оцениваемый с использованием традиционных маркеров ОВ бактериального генезиса.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Содержание  $C_{орг}$ , УВ, фитопигментов и бактерий зависит от типа осадков. Более высокие показатели содержания данных компонентов выявлены в илистых отложениях исследованных эстуариев. Изменчивость значений концентраций УВ (0.55–1.47 мг/г) по площади дна эстуариев и в составе ОВ (0.31–4.0% от  $C_{орг}$ ) обусловлена гидродинамикой малых эстуариев, которая отражается на окислительно-восстановительных условиях в поверхностном слое осадков. Вследствие накопления и избирательного сохранения парафиновых УВ при биотрансформации различных компонентов ОВ создаются высокие фоновые значения УВ в донных осадках. На примере эстуария р. Токи с интенсивным водообменном с морем показано, что высокая скорость осадконакопления способствует образованию локальных депоцентров ОВ, где поступление и накопление органического материала различного генезиса опережает его диагенетическую переработку. Установлено, что для нефтезагрязненных осадков оз. Мучке характерно не только высокое содержание УВ, их доли от  $C_{орг}$ , высокая численность НОБ, но и наличие в составе *n*-алканов жидких гомологов, значительной доли *изо*-алканов и их преобладание над соответствующими *n*-алканами. Использование анализа молекулярного состава УВ в дополнение к традиционному аналитическому и гидробиологическому подходам позволяет расширить представление о процессах формирования состава ОВ в ДО малых эстуариев и дать объективную оценку наличия техногенного загрязнения районов с высоким уровнем продуцирования ОВ.

По составу *n*-алканов в ДО исследованного района Татарского пролива выявлено несколько генетических типов ОВ, тесно связанных со спецификой осадконакопления, гидродинамикой вод, морфологическими особенностями эстуариев и антропогенным воздействием. ОВ первого типа – гидробионтно-терригенное – приурочено к осадкам устьевых участков рек и олигогалинной зоны эстуариев (ст. М1, М3, Т1). ОВ второго типа – гидробионтно-антропогенное с преобладанием УВ нефтяного генезиса – наблюдается в песчанистых илах застойной части эстуария р. Мучке (ст. М2). ОВ третьего типа – терригенно-гидробионтное, сформировано в анаэроб-

ных условиях центральной части эстуария р. Токи (ст. Т2). В поверхностном слое осадков активно идут окислительно-восстановительные процессы трансформации УВ. Об этом свидетельствуют высокое содержание НОБ в бактериобентосном сообществе, а также высокая доля *n*-алканов — маркеров процессов биотрансформации.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность С.И. Левшиной (Институт водных и экологических проблем Дальневосточного отделения РАН) за помощь в выполнении анализов.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Госзадания № 0294-2014-0001.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артемьев В.Е.* 1993. Геохимия органического вещества в системе река—море. Москва: Наука.
- Беляев Н.А.* 2015. Органическое вещество и углеводородные маркеры Белого моря. Автореф. дис. ... канд. г.-м. наук. Москва: Ин-т океанологии.
- Булъон В.В.* 2012. Продукция органического вещества и ее трансформация в озерных экосистемах // Органическое вещество и биогенные элементы во внутренних водоемах и морских водах: Матер. V Всерос. симп. с международным участием. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. С. 356.
- Галимов Э.М., Кодина Л.А., Степанец О.В.* 2006. Биогеохимия и проблемы радиоактивного загрязнения морей России (на примере Карского моря) // Фундаментальные исследования океанов и морей. Т. 2. Москва: Наука. С. 440.
- Гаретова Л.А., Левшина С.И., Фишер Н.К. и др.* 2016. Распределение органического вещества, фитопигментов и гетеротрофных бактерий вдоль градиента солености в эстуариях малых рек бассейна Татарского пролива // Известия ТИНРО. Т. 184. С. 219.
- ГОСТ 17.1.4.02-90. 1990. Вода. Методика спектрофотометрического определения хлорофилла а. ИПК. Москва: Изд-во стандартов.
- Данюшевская А.И., Петрова В.И., Яшин Д.С.* 1990. Органическое вещество донных отложений полярных зон Мирового океана. Москва: Недра.
- Конторович А.Э., Кашищев В.А., Москвин В.И.* 2006. Терпаны нефтей озера Байкал // Нефтехимия. Т. 46. № 4. С. 1.
- Кравчишина М.Д.* 2007. Вещественный состав водной взвеси Белого моря: Автореф. дис. ... геол.-минерал. наук. Москва: Ин-т океанологии.
- Кузнецов С.И., Дубинина Г.А.* 1989. Методы изучения водных микроорганизмов. Москва: Наука.
- Кульков М.Г., Заров Е.А., Филиппов И.В.* 2017. Выявление критериев нефтезагрязненности органических донных отложений методом хромато-масс-спектрометрии // Водные ресурсы. Т. 44. № 2. С. 191.
- Лисицын А.П.* 2008. Маргинальные фильтры и биофильтры Мирового океана // Океанология на старте XXI века. Москва: Наука. С. 159.
- Марьяш А.А., Ходоренко Н.Д., Звалинский В.И. и др.* 2010. Хлорофилл, гуминовые вещества и органический углерод в эстуарии реки Раздольная в период ледостава // Вестник ДВО РАН. № 6. С. 44.
- Немировская И.А.* 2004. Углеводороды в океане (снег—лед—вода—донные осадки). Москва: Научный мир.
- Немировская И.А., Сивков В.В.* 2012. Особенности распределения углеводородов в юго-восточной части Балтийского моря // Океанология. Т. 52. № 1. С. 40.
- Николаев Ю.А., Паников Н.С., Лукин С.М. и др.* 2001. Насыщенные C<sub>21</sub>-C<sub>33</sub> углеводороды-авторегуляторы адгезии *Pseudomonas fluorescens* на стекле // Микробиология. Т. 70. № 2. С. 174.
- Патин С.А.* 2001. Нефть и экология континентального шельфа: Москва: Всерос. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии.
- Пересыпкин В.И., Романкевич Е.А.* 2010. Биогеохимия лигнина в Мировом океане. Москва: ГЕОС.
- Пересыпкин В.И., Романкевич Е.А., Александров А.В.* 2004. Исследование состава органического вещества донных отложений Норвежского моря // Океанология. Т. 44. № 6. С. 854.
- Петров А.А.* 1974. Химия алканов. Москва: Наука.
- ПНД Ф 16.1:2.2.22-98. 2005. Количественный химический анализ почв. Методика выполнения измерений массовой доли нефтепродуктов в минеральных, органогенных, органно-минеральных почвах и донных отложениях методом ИК-спектрометрии. Москва: Гос. комитет РФ по охране окружающей среды.
- Поляков Д.М., Ходоренко Н.Д., Марьяш А.А.* 2012. Некоторые аспекты накопления органического вещества субколлоидной фракцией донных осадков на барьере “река—море” (р. Раздольная—Амурский залив) // Вестник ДВО РАН. № 6. С. 89.
- Пошибаева А.Р.* 2015. Биомасса бактерий как источник углеводородов нефти: Автореф. дис. ... канд. хим. наук. Москва.
- Сигарева Л.Е.* 2006. Формирование и трансформация фонда растительных пигментов в водоемах верхневолжского бассейна: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Москва.
- Сигарева Л.Е.* 2012. Хлорофилл в донных отложениях Волжских водоемов. Москва: Товарищество научных изданий КМК.
- Фомин Г.С.* 2000. Вода. Контроль химической, бактериальной и радиационной безопасности по международным стандартам. Энциклопедический справочник. Москва: Протектор.
- Чудецкий М.Ю.* 1998. Бактерии в нефтяных залежах, хемифоссилии и геохимические типы нефтей // Углеводородные формации в геологической истории. Петрозаводск. С. 62.

- Чудецкий М.Ю. 2002. Микробиальный генезис изопре-  
ноидных хемофоссилии — ключ к расшифровке  
полигенности и вертикальной зональности неф-  
тей // Дегазация Земли и генезис углеводородных  
флюидов и месторождений. Москва: ГЕОС. С. 152.
- Шульга Н.А., Пересыпкин В.И., Ревельский И.А. 2010.  
Изучение *n*-алканов в образцах гидротермальных  
отложений Срединно-Атлантического хребта с по-  
мощью метода газовой хроматографии/масс-спек-  
трометрии // Океанология. Т. 50. № 4. С. 515.
- Boulobassi I., Saliot A. 1993. Investigation of anthropogen-  
ic and natural organic inputs in estuarine sediments us-  
ing hydrocarbon markers (NAN, LAB, PAN) // Ocea-  
nol. Acta. V. 16. № 2. P. 145.
- Callaway R., Grenfell S., Lonborg Ch. 2014. Small estuaries:  
Ecology, environmental drivers and management chal-  
lenger // Estuar. Coast. Shelf. Sci. V. 150. P. 193.
- Dagg M.J., Bianchi T., McKee B. et al. 2008. Fates of dis-  
solved and particulate materials from the Mississippi  
river immediately after discharge into the northern Gulf  
of Mexico, USA, during a period of low wind stress //  
Cont. Shelf Res. V. 28. P. 1443.
- Hockun K., Mollenhauer G., Ho S.L. et al. 2016. Using dis-  
tributions and stable isotopes of *n*-alkanes to disentangle  
organic matter contributions to sediments of Laguna  
Potrok Aike, Argentina // Org. Geochem. V. 102.  
P. 110.
- Jickells T.D., Andrews J.E., Parkes D.J. et al. 2014. Nutrient  
transport through estuaries: the importance of the estu-  
arine geography // Estuar. Coast. Shelf. Sci. V. 150.  
P. 215.
- Ladygina N., Dedyukhina E.G., Vainshtein M.B. 2006. A re-  
view on microbial synthesis of hydrocarbons // Process  
Biochemistry. V. 41. № 5. P. 1001.
- Nishimura M., Baker E.W. 1986. Possible origin of *n*-al-  
kanes with a remarkable even-to-odd predominance in  
recent marine sediments // Geochimica et Cosmo-  
chimica Acta. V. 50. P. 299.
- NRC. 2003. Oil in the Sea III: inputs, fates, and effects.  
Washington: D.C. NAS.
- Peters K., Moldowan J. 1994. The biomarker guide. Inter-  
preting Molecular Fossils in petroleum and ancient  
sediments. New Jersey: Prentice Hall.
- Pye K., Blott S.J. 2014. The geomorphology of British estu-  
aries: the effects of geological controls, antecedent con-  
ditions and human activities // Estuar. Coast. Shelf. Sci.  
V. 150. P. 196.
- Renee I.A., Khalil N.M., Roushdie M.I. 2016. Monitoring of  
pollution in sediments of the coasts in Egyptian Red  
Sea // Egyptian J. Petroleum. V. 25. № 1. P. 133.
- Tolosa I., Mora S., Sheikholeslami M.R. et al. 2004. Aliphatic  
and aromatic hydrocarbons in coastal Caspian Sea  
sediments // Mar. Pollut. Bull. V. 48. P. 44.
- Wang Z., Fingas M.F. 2003. Development of oil hydrocar-  
bon fingerprinting and identification techniques //  
Mar. Poll. Bull. V. 47. P. 423.

## Sources of Organic Matter in the Bottom Sediments of Small Rivers Estuaries in Basin of the Tatar Strait

L. A. Garetova<sup>1</sup>\*, N. K. Fisher<sup>1</sup>, and M. A. Klimin<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institute of Water and Ecological Problems, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Khabarovsk, Russia

\*e-mail: micro@ivep.as.khb.ru

The distribution of organic matter, hydrocarbons, phytopigments and ecological-trophic groups of bacterio-  
benthos was investigated in the bottom sediments of the internal estuaries of the small rivers Muchke and To-  
ki. The morphological and hydrological characteristics of estuaries influenced on quantitative and qualitative  
composition of the organic matter in bottom sediments. Investigation of the molecular and group composi-  
tion of *n*-alkanes in bottom sediments identified the main genetic types of organic matter closely associated  
with the specific hydrodynamics of waters and sedimentation in small tidal estuaries.

**Keywords:** estuary, sediment, organic matter, hydrocarbons, phytopigments, heterotrophic bacteria, markers,  
*n*-alkanes

ПЕННАТНЫЕ ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ  
(*Bacillariophyta*, *Fragilariophyceae*, *Bacillariophyceae*)  
оз. БОЛЬШОЕ ТОКО (ЮЖНАЯ ЯКУТИЯ)

© 2020 г. С. И. Генкал<sup>а</sup>, \*, В. А. Габышев<sup>б</sup>

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

<sup>б</sup>Институт биологических проблем криолитозоны Сибирское отделение  
Российской академии наук, Якутск, Россия

\*e-mail: genkal@ibiw.ru

Поступила в редакцию 24.07.2017 г.

После доработки 29.05.2018 г.

Принята к публикации 24.12.2018 г.

Изучение фитопланктона в оз. Большое Токо (Якутия) с помощью сканирующей электронной микроскопии позволило получить первые данные по видовому составу *Bacillariophyta*. Выявлено 162 вида и разновидности из 47 родов, в том числе 96 таксонов – новые для бассейна р. Алдан, 67 – для Якутии, 6 (*Symbopleura* cf. *lura*, *Fragilaria* *perminuta*, *Gomphonema* *parallelstriatum*, *Pinnularia* cf. *neomaior* var. *inflata*, *Pinnularia* cf. *stidolphii*, *Planothidium* cf. *distinctum*) – для флоры России. Уточнено систематическое положение и авторство 22 таксонов из 5 родов *Bacillariophyta* (*Fragilariophyceae*, *Bacillariophyceae*), ранее обнаруженных в водоемах и водотоках бассейна р. Алдан.

**Ключевые слова:** Якутия, озеро Большое Токо, диатомовые водоросли, электронная микроскопия

**DOI:** 10.31857/S0320965220030067

## ВВЕДЕНИЕ

Озеро Большое Токо относится к бассейну р. Алдан и считается самым крупным в пределах Станового хребта (Пшенникова и др., 2012). В альгологическом аспекте оно изучено недостаточно. Имеется публикация, посвященная изучению водорослей этого водоема с помощью световой микроскопии, в том числе пеннатных диатомовых водорослей по материалам 2006 г. (Пшенникова и др., 2012). В этой работе отсутствуют данные по видовому составу альгофлоры озера и лишь отмечено, что выявлено 64 таксона диатомовых водорослей; в исследованных озерах Большое и Малое Токо присутствует значительное количество видов из родов *Eunotia* и *Pinnularia* и обнаружены редкие для Якутии и Сибири водоросли, в том числе *Navicula* *cocconeiformis* Gregory ex Greville. Во второй публикации (Biskaborn et al., 2019) приведен видовой состав *Bacillariophyta* из поверхностных осадков оз. Большое Токо (сборы 2013 г., идентификация с помощью световой и электронной микроскопии). Авторами дан список из 38 таксонов, в том числе 29 пеннатных диатомовых водорослей из 19 родов. В работе по альгофлоре бассейна р. Алдан (Захарова и др., 2005) приведено 89 таксонов пеннатных диатомовых водорослей из 24 родов. Исследование *Bacillario-*

*phyta* с помощью световой и электронной микроскопии из безымянного озера в бассейне р. Восточная Хандыга (приток р. Алдан) выявило 112 таксонов, в том числе четыре новых для науки (Potarova et al., 2014). Ранее нами (Генкал, Габышев, 2018) в оз. Большое Токо с помощью сканирующей электронной микроскопии обнаружено 10 видов центрических диатомовых водорослей, из них девять таксонов впервые зарегистрированы для водоемов бассейна р. Алдан, а *Discostella* *guslyakovyi* Genkal, Bondarenko et Popovskaya – для Якутии.

Цель работы – уточнить видовой состав пеннатных диатомовых водорослей оз. Большое Токо и выявить новые таксоны для Якутии на основе изучения новых материалов с помощью электронной микроскопии.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Озеро Большое Токо (рис. 1) тектонического происхождения, с юга окружено склонами Станового хребта высотой ≤1500 м, с востока и запада – пологими отрогами высотой ≤1100 м (56°2'58" с.ш., 130°50'16" в.д.). Северная часть котловины озера представляет морену, обработанную ледником. Высота озера над уровнем мо-

ря 903.8 м, наибольшая длина 15.4 км, ширина 7.5 км, длина береговой линии 51 км (Константинов, Ефимов, 1973). Площадь зеркала озера 82.6 км<sup>2</sup>, объем воды 2.51 км<sup>3</sup>. Наибольшие глубины находятся в юго-западной части, максимальная глубина 71 м. Озеро проточное – в южной части (с отрогов Станового хребта) впадает р. Утук, берущая свое начало на высоте 1880 м над уровнем моря, в северо-восточной части озера находится исток р. Мулам. Продолжительность безледного периода 146 сут. Прозрачность воды по диску Секки 5.5 м, температура воды во время отбора проб изменялась по пунктам наблюдений от 15.2 до 18.4°C. Климат района резко континентальный.

Пробы отбирали с 7-го по 21-е июля 2015 г. (рис. 1) из поверхностного горизонта воды (0–0.3 м) планктонной сетью Апштейна (фильтровальная ткань SEFAR NITEX, размером ячеек 15 мкм). Материал фиксировали добавлением 40%-ного формалина. Освобождение створок диатомей от органического вещества проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Приготовленные препараты исследовали в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) JSM-25S. Для идентификации водорослей использовали следующие систематические сводки (Hofmann et al., 2011; Krammer, 1997a, 1997b, 2000, 2002, 2003; Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991; Lange-Bertalot, 1999, 2001; Lange-Bertalot, Moser, 1994; Lange-Bertalot et al., 2011; Levkov, 2009; Levkov et al., 2013; Reichardt, 1999).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

При изучении новых материалов получены первые данные по видовому составу озера. Большое Токо, обнаружено 162 вида и разновидностей пеннатных диатомовых водорослей, из них 96 таксонов впервые зарегистрированы в водоемах бассейна р. Алдан (\*), 67 – новые для Якутии (\*\*), 6 – новые для флоры России, 21 форма определена только до рода. Далее приведены краткие описания форм, определенных только до рода и новых для России видов и разновидностей (рис. 2–5).

*Achnantheidium bioretii* (Germain) Monnier, Lange-Bertalot et Ector – 324, 357 (здесь и далее под номерами даны станции согласно рис. 1); \*\**A. jackii* Rabenhorst 324, 357; *A. minutissimum* (Kützing) Czarnecki – 260, 324, 357; *A. species 1* – 324; *A. species 2* – 117, 324; *A. subatomoides* (Hustedt) Monnier, Lange-Bertalot et Ector – 260, 324; \*\**Amphora* cf. *copulata* (Kützing) Schoeman et Archibald – 324, 357; \*\**A. cf. inariensis* Krammer – 324; *A. species* – 260; \*\**Brachysira neoexilis* Lange-Bertalot – 216, 357; *B. species* – 324; *Caloneis silicula* (Ehrenberg) Cleve – 117, 324, 357; *Cavinula cocconeiformis* (Gregory ex Greville) Mann et Stickle – 260, 324; *C. jaernefeltii* (Hustedt) Mann et Stickle – 117, 324, 357; *C. pseu-*

*doscutiformis* (Hustedt) Mann et Stickle – 260, 324, 357; *Cocconeis placentula* Ehrenberg – 324; (?) *C. species* – 117; *Cymbella cymbiformis* Agardh – 117, 216, 324; \**C. proxima* Reimer – 117, 324, 357; \*\**Cymbopleura anglica* (Lagerstedt) Krammer – 117; \*\**C. apiculata* Krammer – 117, 324, 357; \**C. cuspidata* (Kützing) Krammer – 324; \*\**C. inaequalis* (Ehrenberg) Krammer – 117; *C. cf. lura* Miho et Krammer – 357; *Denticula* species – 260; *Didymosphenia geminata* (Lyngbye) M. Schmidt – 117; \**Diploneis elliptica* (Kützing) Cleve – 117, 324, 357; *D. ovalis* (Hilse) Cleve – 324; \*\**Encyonema brewerianum* (Foged) Krammer – 260, 324; *E. elginense* (Krammer) Mann – 357; \*\**E. cf. incurvatum* Krammer – 324; \*\**E. langebertalotii* Krammer – 324; *E. silesiacum* (Bleisch) Mann – 260, 324; \*\**Encyonopsis cesatii* Krammer – 357; \*\**Eucocconeis diliviana* (Hustedt) Lange-Bertalot – 117, 324, 357; \**E. flexella* (Kützing) Cleve – 117, 324, 357; \*\**E. quadratarea* (Oestrup) Lange-Bertalot – 260; *E. species* – 117; \**Entomoneis ornata* (Bailey) Reimer – 357; \**Epithemia turgida* var. *granulata* (Ehrenberg) Brun – 324; *Eunotia arcus* Ehrenberg – 117, 260, 324; \*\**E. biconstricta* (Grunow) Lange-Bertalot – 357; \*\**E. exsecta* (Cleve-Euler) Nörpel-Schempp et Lange-Bertalot – 357; \*\**E. pseudoflexuosa* Hustedt – 357; \*\**Fragilaria delicatissima* (W. Smith) Lange-Bertalot – 260; *F. perminuta* (Grunow) Lange-Bertalot – 260; \**F. tenera* (W. Smith) Lange-Bertalot – 324; \*\**F. vaucheriae* (Kützing) Petersen – 324, 357; *F. species* – 260; \**Fragilariforma virescens* (Ralfs) Williams et Round – 357; \*\**Geissleria acceptata* (Hustedt) Lange-Bertalot et Metzeltin – 117, 324; \*\**G. declivis* (Hustedt) Lange-Bertalot et Metzeltin – 260, 324; *G. species 1* – 324; *G. species 2* – 117, 216, 324, 357; *G. species 3* – 117, 324; \*\**Genkalia digituloides* (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot et Kulikovskiy – 117, 260; *G. species* – 260; *Gomphonema acuminatum* Ehrenberg – 117, 216, 260, 324; *G. angustatum* (Kützing) Rabenhorst – 324; \**G. clavatum* Ehrenberg – 117; *G. parallelstriatum* Lange-Bertalot et Reichardt – 324; *G. parvulum* (Kützing) Kützing – 260; \*\**G. pumilum* (Grunow) Reichardt et Lange-Bertalot – 117, 324; *G. species* – 117; *G. truncatum* Ehrenberg – 117; *Gyrosigma spencerii* (Quekett) Giffith et Henfrey – 216, 357; \*\**Hippodonta neglecta* Lange-Bertalot, Metzeltin et Witkowski – 117; \*\**Karayevia amoena* (Hustedt) Bukhtiyarova – 117; \**K. clevei* (Grunow) Bukhtiyarova – 324; *K. laterostrata* (Hustedt) Bukhtiyarova – 260, 324; *K. rostrata* (Hustedt) Kulikovskiy et Genkal – 324, 357; \**Lacustriella lacustris* (Gregory) Lange-Bertalot et Kulikovskiy – 324, 357; (?) *Luticola* species – 117; \*\**Navicula broetzii* Lange-Bertalot et Reichardt – 357; \**N. concentrica* Carter – 357; \*\**N. hanseatica* Lange-Bertalot et Stachura – 117, 324; *N. radiosa* Kützing – 324, 357; *N. species* – 260; \*\**N. viridulacalcis* Lange-Bertalot – 324; \**N. vulpina* Kützing – 260; \*\**Neidiopsis wulfii* (Petersen) Lange-Bertalot – 117, 324; \*\**N. levanderii* (Hustedt) Lange-Bertalot et Metzeltin –

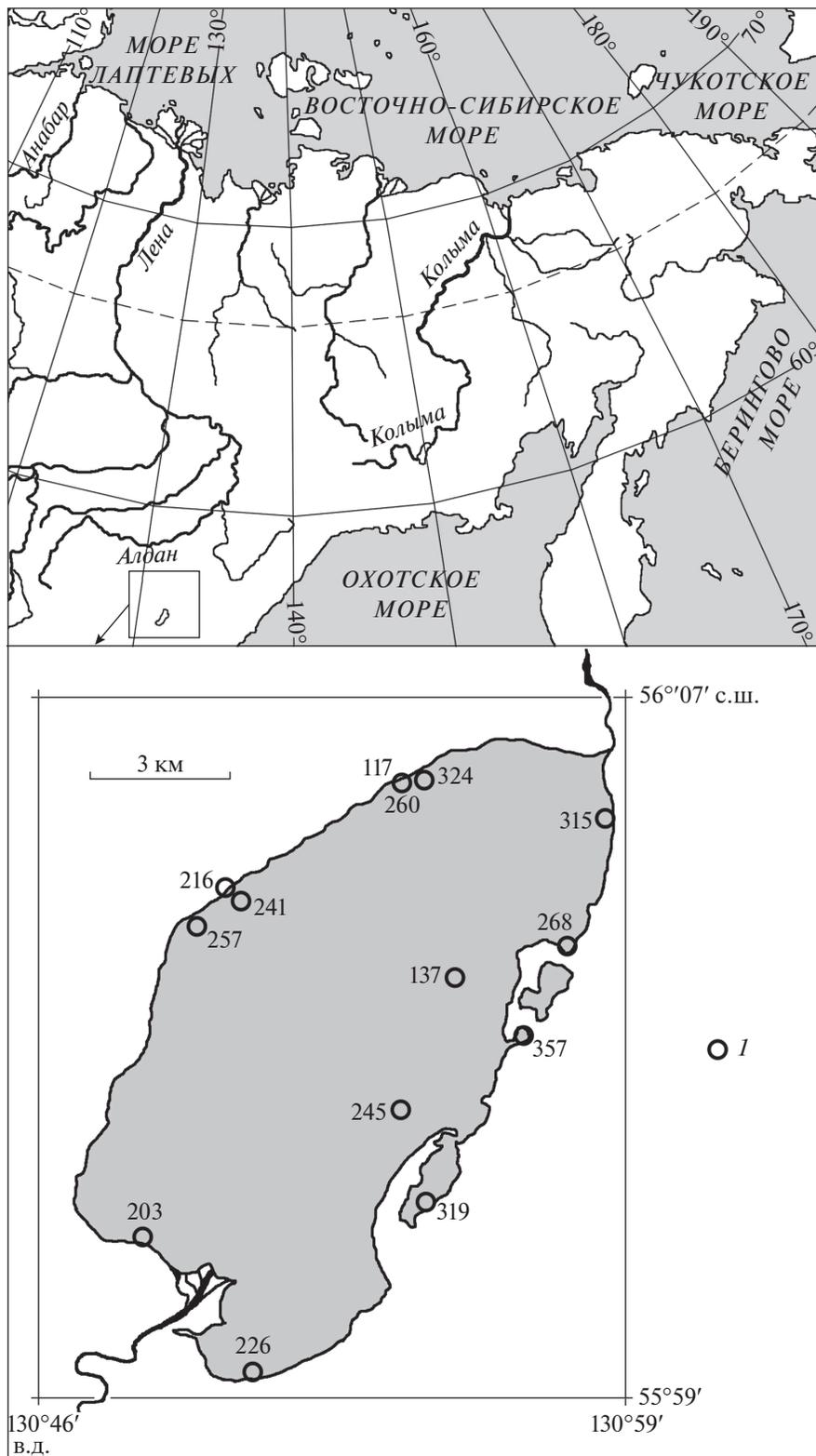
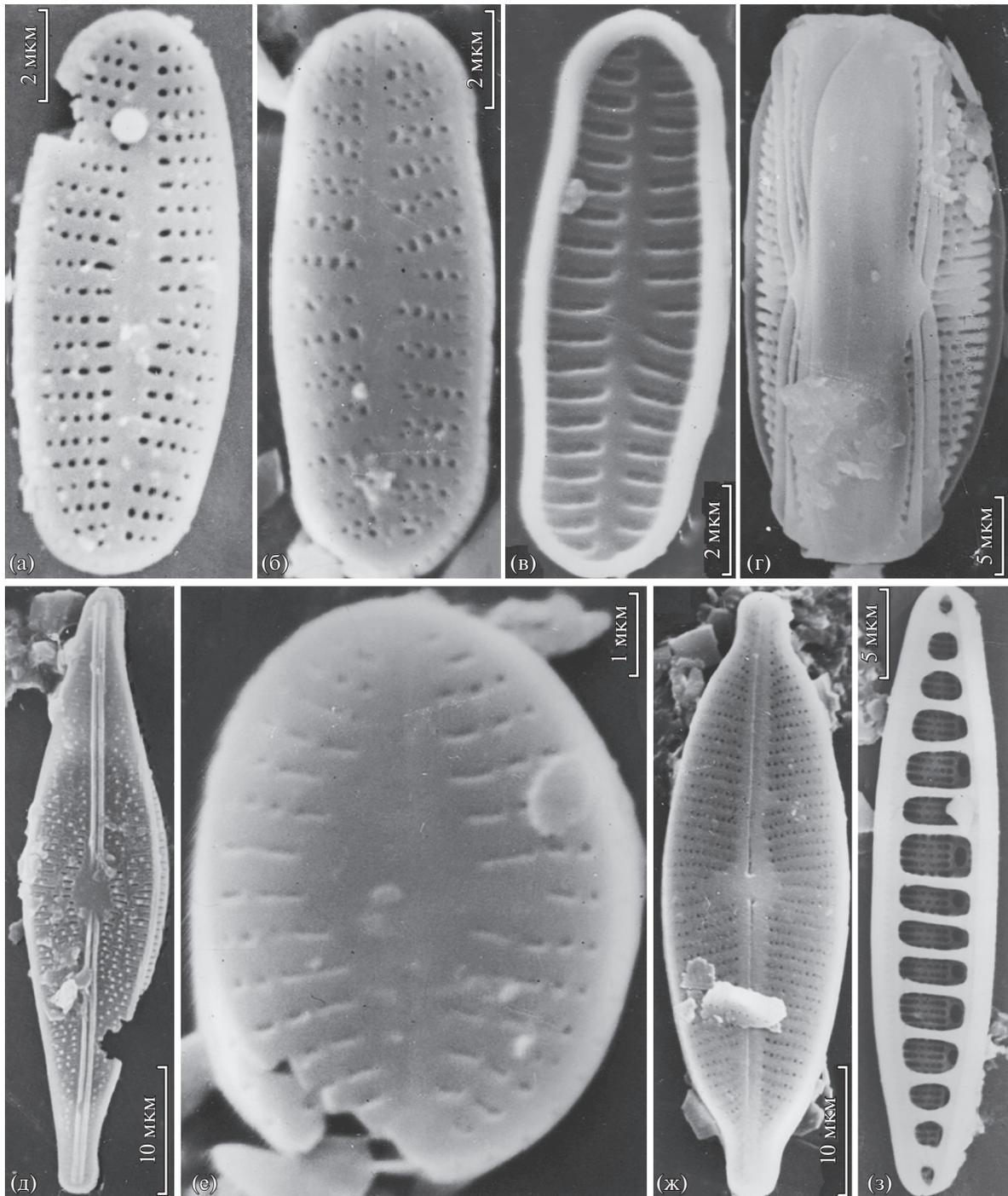


Рис. 1. Карта-схема оз. Большое Токо. 1 – места отбора проб.



**Рис. 2.** Электронные микрофотографии (СЭМ): а – *Achnantheidium* species 1; б, в – *A.* species 2; г – *Amphora* species; д – *Brachysira* species; е – (?) *Cocconeis* species; ж – *Cymbopleuta* cf. *lura*; з – *Denticula* species. а, б, г–ж – створки с наружной поверхности; в, з – с внутренней.

117; *Neidium affine* (Ehrenberg) Pfitzer – 324; *N. ampliatum* (Ehrenberg) Krammer – 117, 324; \*\**N. apiculatum* Reimer – 324; *N. bisulcatum* (Lagerstedt) Cleve – 324; \**N. dilatatum* (Ehrenberg) Cleve – 324, 357; *N. dubium* (Ehrenberg) Cleve – 324; \**N. hitchcockii* (Ehrenberg) Cleve – 324; *N. produc-*

*tum* (W. Smith) Cleve – 324; \*\**Nitzschia alpina* Hustedt – 324, 357; *N. amphibia* Grunow – 260; *N. angustata* (W. Smith) Grunow – 216, 324; \*\**N. bacilliformis* Hustedt – 324, 357; \**N. dissipata* (Kützing) Grunow var. *dissipata* – 324; \*\**N. dissipata* var. *media* (Hantzsch) Grunow – 324; *N. fonticola* Grunow –

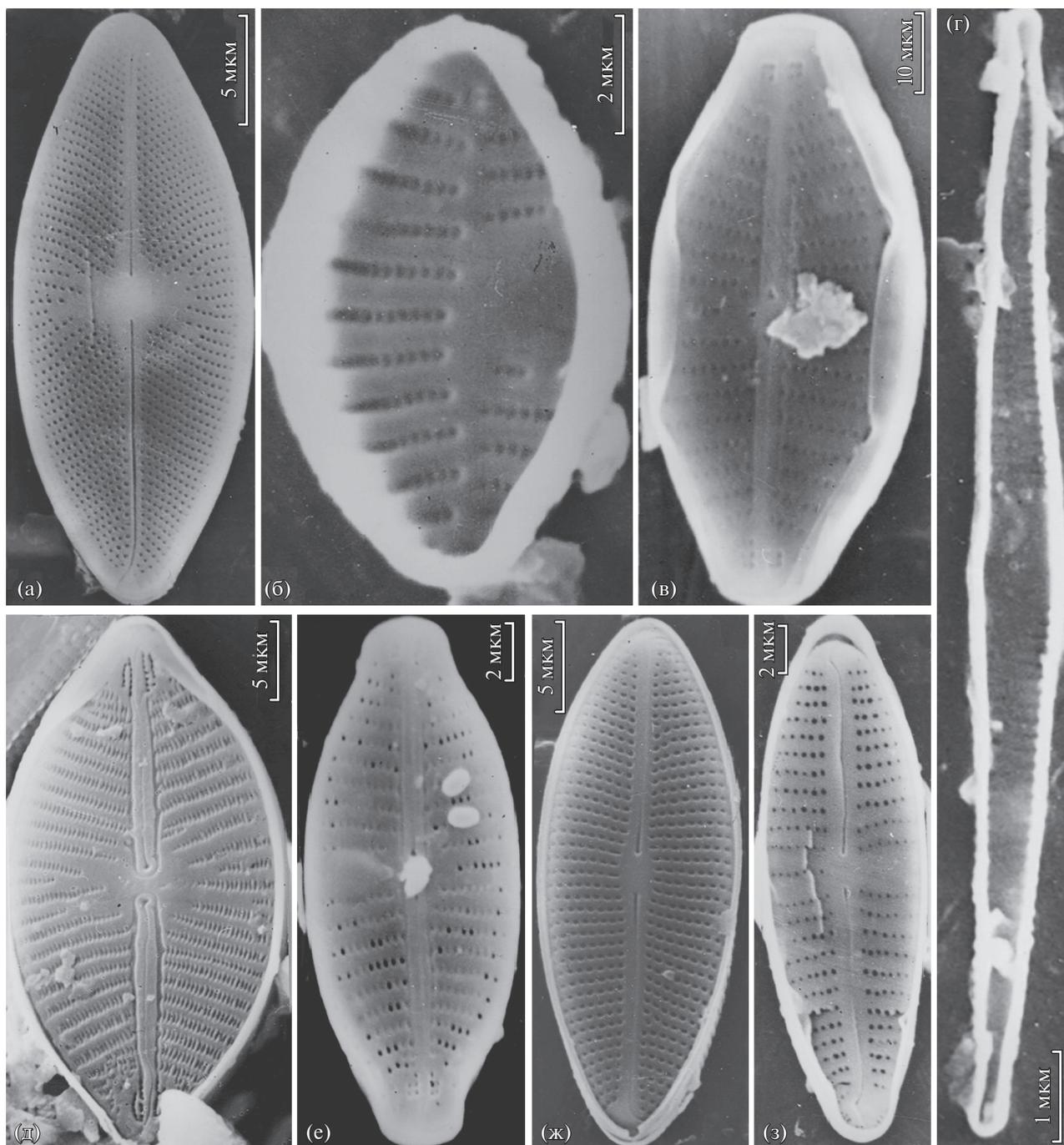
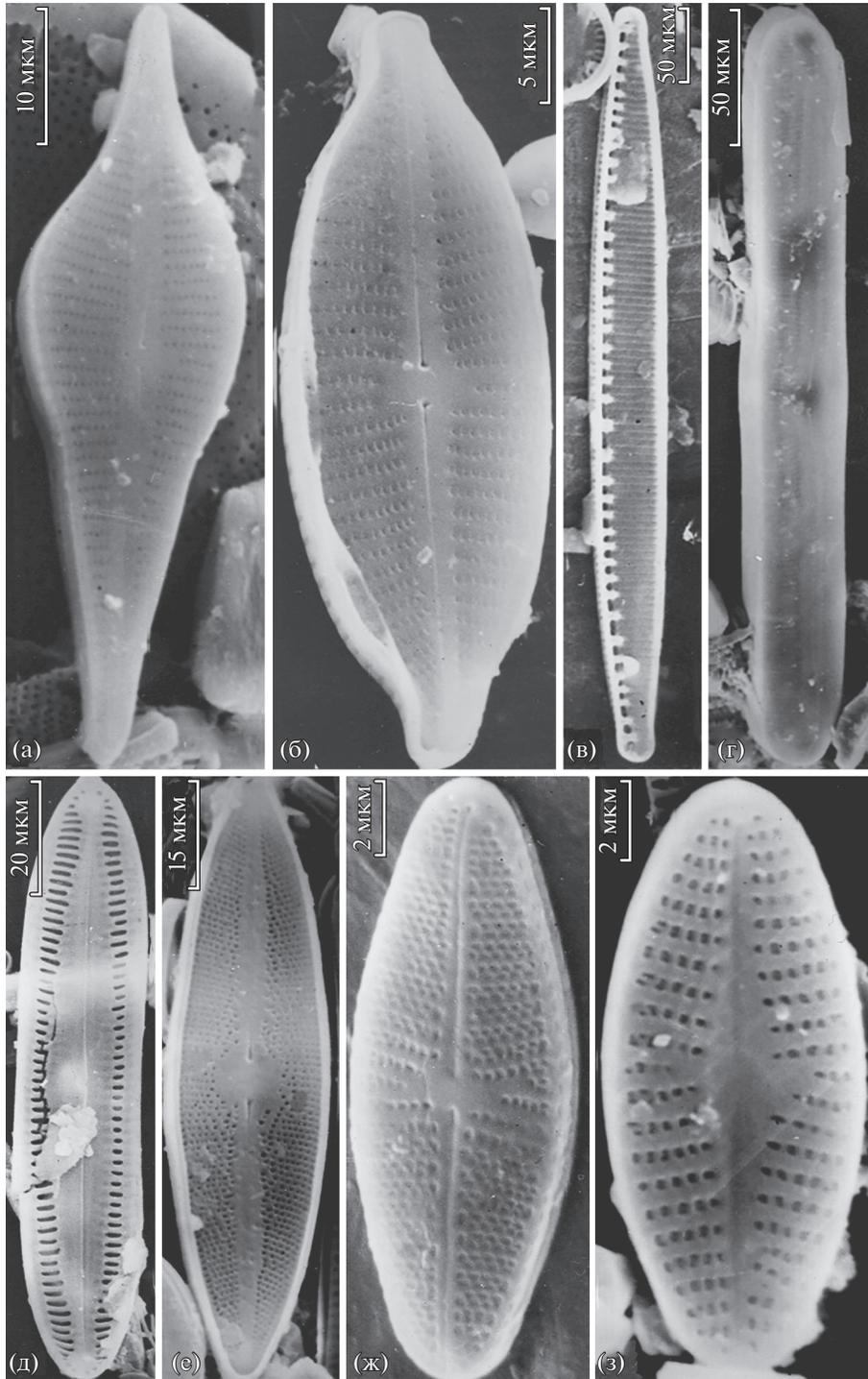


Рис. 3. Электронные микрофотографии (СЭМ): а – *Eucocconeis* species; б – *Fragilaria perminuta*; в – *Geissleria* species 1; г – *Fragilaria* species; д – *G.* species 2; е – *G.* species 3; ж – *Genkalia* species; з – *Gomphonema parallelistriatum*. а, г–з – створки с наружной поверхности; б, в – с внутренней.

324; \**N. heufleriana* Grunow – 324; *N. palea* (Kützing) W. Smith – 324; \**N. recta* Hantzsch – 324, 357; *N. species* – 216; *N. vermicularis* (Kützing) Hantzsch – 324; \*\**Nupela silvahercynica* (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot – 357; \*\**Opephora olsenii* Möller – 357; \*\**Pinnularia anglica* Krammer – 357; \*\**P. brandelii* Cleve – 216; \*\**P. brebissonii* (Kützing) Rabenhorst – 117; \*\**P. divergens* var. *sublinearis* Cleve – 324, 357;

\*\**P. eifelana* Krammer – 324; \*\**P. esoxiformis* Fusey – 216; \*\**P. karelica* Cleve – 117, 216, 324; \*\**P. microstauron* (Ehrenberg) Cleve – 117; *P. cf. neo-major* var. *inflata* Krammer – 117; \*\**P. semicruciate* (A. Schmidt) A. Cleve – 117; *P. cf. stidolphii* Krammer – 117; \*\**P. stomatophora* (Grunow) Cleve – 117; \*\**P. cf. viridiformis* Krammer – 117, 324; \**Placoneis placentula* (Ehrenberg) Heinzerling – 117, 324; \*\**P. clementis*



**Рис. 4.** Электронные микрофотографии (СЭМ): а – *Gomphonema* species; б – *Navicula* species; в – *Nitzschia* species; г – *Pinnularia* cf. *neomaior* var. *inflata*; д – *P.* cf. *stidolphii*; е – (?) *Luticola* species; ж, з – *Planothidium* cf. *distinctum*. а, б, г, е – створки с наружной поверхности, в, д – с внутренней.

(Hustedt) Cox – 324; \*\**P. constans* (Hustedt) Cox – 260, 324; \*\**Planothidium apiculatum* (Patrick) Lange-Bertalot – 324; \*\**P. biporum* (Hohn et Hellerman) Lange-Bertalot – 260; \**P. delicatum* (Kützing) Round et Bukhtiyarova – 324; *P.* cf. *distinctum*

(Messikommer) Lange-Bertalot – 324; \*\**P. dubium* (Grunow) Round et Bukhtiyarova – 324; \*\**P. frequentissimum* (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot – 117, 260, 324, 357; *P. oestrupii* (Cleve-Euler) Round et Bukhtiyarova – 117, 260, 324, 357; \*\**P. peragallii*

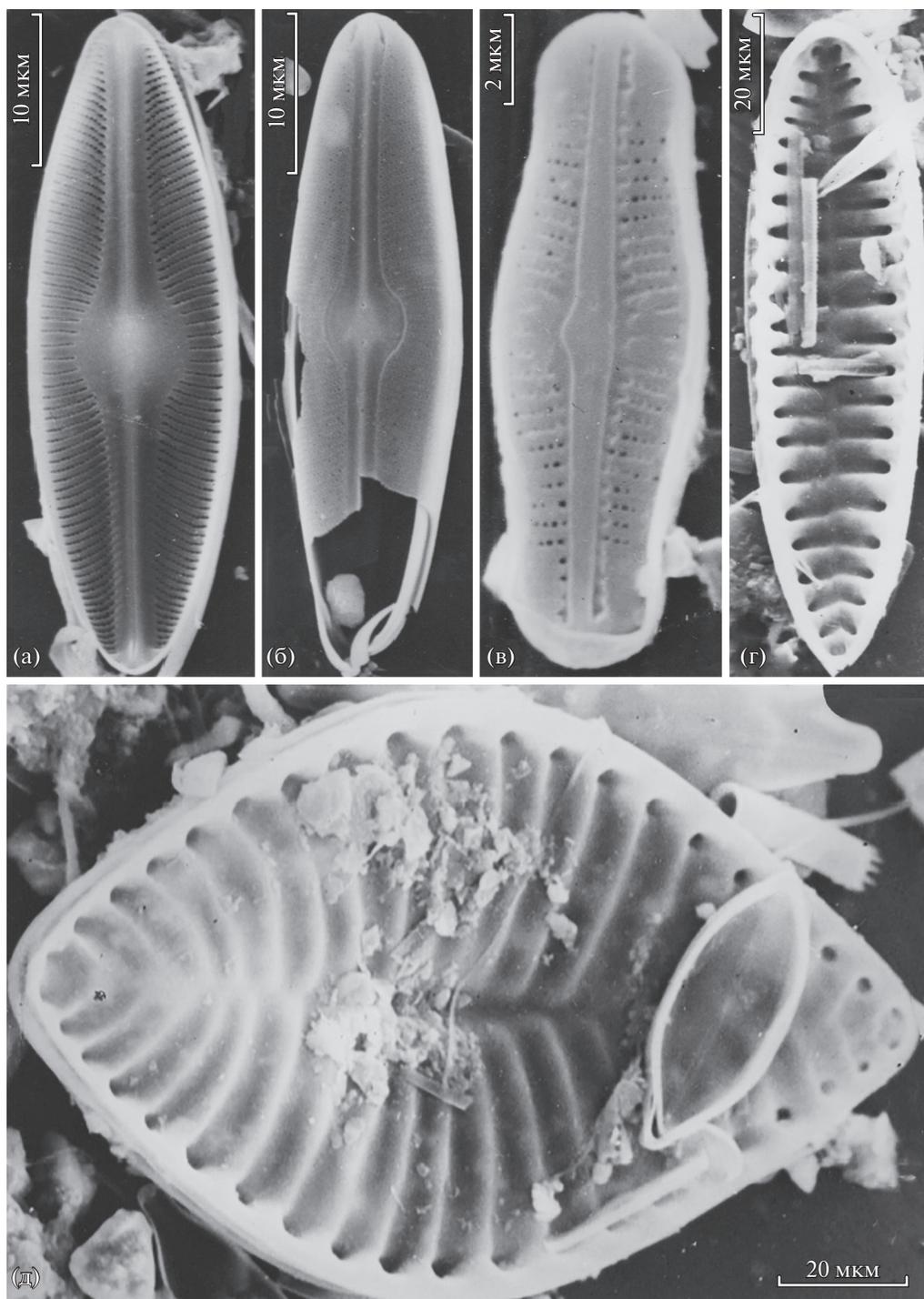


Рис. 5. Электронные микрофотографии (СЭМ): а – *Sellaphora* species 1; б – *S.* species 2; в – *S.* species 3; г – *Surirella* species 1; д – *S.* species 2. а–д – створки с наружной поверхности.

(Brun et Héribaud) Round et Bukhtiyarova – 117, 260, 324; \*\**P. pungens* (Cleve-Euler) Lange-Bertalot – 117, 324; \*\**Psammothidium chlidanos* (Hohn et Hellerman) Lange-Bertalot – 324; *P. didymum* (Hustedt) Bukhtiyarova et Round – 324; *P. kryophilum* (Petersen) Reichardt – 260; *P. levanderi* (Hustedt) Bukhtiyarova et Round – 357; \*\**P. rechtensis* (Leclercq) Bukhtiyarova et Round – 260, 324; \*\**P. ventralis* (Krasske) Bukhtiyarova et Round – 357; \*\**Pseudo-staurosira pseudoconstriens* (Marciniak) Williams et Round – 357; *Reimeria sinuata* (Gregory) Kociolek et Stoermer – 117; \*\**Rossithidium pusillum* (Grunow)

yarova et Round – 357; \*\**P. rechtensis* (Leclercq) Bukhtiyarova et Round – 260, 324; \*\**P. ventralis* (Krasske) Bukhtiyarova et Round – 357; \*\**Pseudo-staurosira pseudoconstriens* (Marciniak) Williams et Round – 357; *Reimeria sinuata* (Gregory) Kociolek et Stoermer – 117; \*\**Rossithidium pusillum* (Grunow)

Round et Bukhtiyarova — 357; \**Sellaphora bacillum* (Ehrenberg) Mann — 324; \*\**S. laevis* (Kützing) Mann — 324, 357; \*\**S. mutatooides* Lange-Bertalot et Metzeltin — 324; \*\**S. parapupula* Lange-Bertalot — 357; \**S. pupula* (Kützing) Mereschkowsky — 324; *S. species 1* — 324; *S. species 2* — 324; *S. species 3* — 260; \*\**Stauroneis gracilis* Ehrenberg — 357, 216, 324; *S. phoenicenteron* (Nitzsch) Ehrenberg — 357; \*\**S. prominula* (Grunow) Hustedt — 117; \**S. smithii* Grunow — 117; *Stausirella pinnata* (Ehrenberg) Williams et Round — 324, 357; \*\**Stenopterobia anceps* (Levis) Brébisson ex V. Heurck — 357; \*\**Surirella angusta* Kützing — 324; *S. biseriata* Brébisson — 117; \*\**S. grunowii* Kulikovskiy, Lange-Bertalot et Witkowski — 117, 216, 260; *S. linearis* W. Smith — 117, 216, 324, 357; *S. splendida* (Ehrenberg) Kützing — 117; *S. species 1* — 216; *S. species 2* — 117; *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kützing emend. Genkal — 324, 357; *Ulnaria acus* (Kützing) Aboal — 357; *U. ulna* (Nitzsch) Compère — 324, 357.

*Achnantheidium species 1* (рис. 2а). Створка длиной 12.3 мкм, шириной 4.8 мкм, штрихов 10 в 10 мкм.

*A. species 2* (рис. 2б, 2в). Створки длиной 10–12.7 мкм, шириной 3.8–4.1 мкм, штрихов 15–16 в 10 мкм.

*Amphora species 1* (рис. 2г). Панцирь длиной 34.4 мкм, вентральных штрихов 12 в 10 мкм.

*Brachysira species* (рис. 2д). Створка длиной 37.8 мкм, шириной 8.3 мкм, штрихов 22 в 10 мкм.

(?) *Cocconeis species* (рис. 2е). Створка длиной 7.3 мкм, шириной 5.6 мкм, штрихов 18 в 10 мкм.

*Symbopleura cf. lura* (рис. 2ж). Створка длиной 44.3 мкм, шириной 13.6 мкм, штрихов 11 в 10 мкм.

Европа (Krammer, 2003).

*Denticula species* (рис. 2з). Створка длиной 36.7 мкм, шириной 7.2 мкм, ребер 5 в 10 мкм, штрихов 20 в 10 мкм.

*Eucocconeis species* (рис. 3а). Створка длиной 25.7 мкм, шириной 10 мкм, штрихов 20 в 10 мкм.

*Fragilaria perminuta* (рис. 3б). Створки длиной 8.6–10 мкм, шириной 5–5.6 мкм, штрихов 12–14 в 10 мкм.

Европа, мезотрофно-эвтрофные воды (Hofmann, Werum, Lange-Bertalot, 2011).

*F. species 1* (рис. 3г). Створка длиной 58 мкм, шириной 4.4 мкм, штрихов 14 в 10 мкм.

*Geissleria species 1* (рис. 3в). Створка длиной 15 мкм, шириной 6.4 мкм, штрихов 15 в 10 мкм.

*G. species 2* (рис. 3д). Створки длиной 33.3–50 мкм, шириной 16.7–20 мкм, штрихов 7–9 в 10 мкм.

*G. species 3* (рис. 3е). Створки длиной 18.6–26.4 мкм, шириной 7.5–8.6 мкм, штрихов 11–12 в 10 мкм.

*Genkalia species* (рис. 3ж). Створка длиной 26.4 мкм, шириной 10 мкм, штрихов 16 в 10 мкм.

*Gomphonema parallelstriatum* (рис. 3з). Створка длиной 20 мкм, шириной 6.4 мкм, штрихов 12 в 10 мкм.

Европа (Krammer, Lange-Bertalot, 1991).

*G. species* (рис. 4а). Створка длиной 50 мкм, шириной 15 мкм, штрихов 9 в 10 мкм.

(?) *Luticola species* (рис. 4е). Створка длиной 88 мкм, шириной 22 мкм, штрихов 11 в 10 мкм.

*Navicula species* (рис. 4б). Створка длиной 37.8 мкм, шириной 11.6 мкм, штрихов 9 в 10 мкм, ареол 25 в 10 мкм.

*Nitzschia species* (рис. 4в). Створка длиной 47 мкм, шириной 4.4 мкм, фибул в 10 мкм 11, штрихов 24 в 10 мкм.

*Pinnularia cf. neomaior* var. *inflata* (рис. 4г). Створка длиной 264 мкм, шириной 28.6 мкм, штрихов 6 в 10 мкм.

Европа, Канада, предпочитает водоемы от олиготрофных до дистрофных (Krammer, 2000).

*P. cf. stidolphii* (рис. 4д). Створка длиной 111 мкм, шириной 19 мкм, штрихов 8 в 10 мкм.

Европа, вероятно, обилен в олиготрофных водоемах (Krammer, 2000).

*Planothidium cf. distinctum* (рис. 4ж, 4з) — *Achnanthes distincta* Messikommer. Створки длиной 15.9–16.8 мкм, шириной 6.4 мкм, штрихов 14 в 10 мкм на бесшовной и 15 на шовной створках.

Северное полушарие, олиготрофные водоемы (Krammer, Lange-Bertalot, 1991).

*Sellaphora species 1* (рис. 5а). Створка длиной 40 мкм, шириной 12 мкм, штрихов 14 в 10 мкм.

*S. species 2* (рис. 5б). Створка длиной 40 мкм, шириной 10 мкм, штрихов 17 в 10 мкм.

*S. species 3* (рис. 5в). Створка длиной 13.6 мкм, шириной 6.4 мкм, штрихов 24 в 10 мкм.

*Surirella species 1* (рис. 5г). Створка длиной 114 мкм, шириной 32 мкм, ребер 19 в 100 мкм.

*S. species 2* (рис. 5д). Створка длиной 140 мкм, шириной 90 мкм, ребер 12 в 100 мкм.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Авторами обнаружено 162 таксона Bacillariophyta из 47 родов, что в значительной степени превышает полученные ранее данные по оз. Большое Токо (Biskaborn et al., 2019; Hofmann et al., 2011) и видовому списку бассейна р. Алдан по числу таксонов как родового, так и видового и внутривидового рангов (Захарова и др., 2005). В обобщающей работе последних список приводится преимущественно на основе старых представлений о систематическом положении таксонов и необходима его ревизия. Ряд водорослей изменили свой таксономический ранг: *Fragilaria capucina* var. *gracilis* (Oestrup) Hustedt — *F. gracilis* Oestrup, *F. capucina* var. *vaucheriae* (Kützing) Lange-

Bertalot – *F. vaucheriae* (Kützing) Petersen. Многие таксоны перевели в другие роды: *Fragilaria ulna* (Nitzsch) Lange-Bertalot – в *Ulnaria ulna* (Nitzsch) Compère, *Synedra pulchella* (Ralfs ex Kützing) Lange-Bertalot – *Ctenophora pulchella* (Ralfs ex Kützing) Williams et Round, *Synedra tabulata* (Agardh) Kützing – *Tabularia tabulata* (Agardh) Snoeijs, *Synedra tenera* W. Smith – *Fragilaria tenera* (W. Smith) Lange-Bertalot, *Synedra ulna* var. *amphirhynchus* (Ehrenberg) Grunow – *Ulna amphirhynchus* (Ehrenberg) Compère et Bukhtiyarova, *Synedra ulna* var. *biceps* (Kützing) Schönf. – *Ulna biceps* (Kützing) Compère, *Synedra ulna* var. *danica* (Kützing) Grunow – *Ulna danica* (Kützing) Compère et Bukhtiyarova, *Achnanthes affinis* Grunow – *Achnantidium affinis* (Grunow) Czarnecki, *Achnanthes dispar* Cleve – *Planothidium dispar* (Cleve) Witkowski, Lange-Bertalot et Metzeltin, *Achnanthes fragilarioides* Boye P. – *Planothidium fragilarioides* (Petersen) Round et Bukhtiyarova, *Achnanthes inflata* (Kützing) Grunow – *Achnantidium inflatum* (Kützing) Hutton, *Achnanthes lanceolata* (Brébisson) Grunow – *Planothidium lanceolatum* (Brébisson ex Kützing) Lange-Bertalot, *Achnanthes lanceolata* f. *capitata* O. Müller – *Planothidium lanceolatum* var. *haynaldii* (Schaarschmidt) Bukhtiyarova, *A. marginulata* Grunow – *Psammothidium marginulatum* (Grunow) Bukhtiyarova et Round, *Achnanthes microcephala* (Kützing) Grunow – *Achnantidium minutissimum* (Kützing) Czarnecki, *Achnanthes nodosa* A. Cleve – *Rossithidium nodosum* (Cleve) Aboal, *Cymbella elginensis* Krammer – *Encyonema elginense* (Krammer) Mann. Некоторые разновидности свели в синонимику (*Eunotia exigua* var. *compacta* Hustedt к *E. neocompacta* A. Mayama, *E. praeurupta* var. *bidens* (Ehrenberg) Grunow – *E. superbidents* Lange-Bertalot), а для *Achnanthes trinodis* (W. Smith) Grunow было неточно указано авторство, правильно *A. trinodis* (Ralf) Grunow. Кроме этого, в обобщающей работе Захаровой и др. (2005) имеет место дублирование, когда один таксон приводится под разными названиями, например, *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehrenberg и *Fragilaria ulna* (Nitzsch) Lange-Bertalot, *Synedra vaucheriae* Kützing и *Fragilaria capicina* var. *vaucheriae* (Kützing) Lange-Bertalot и др., что необходимо иметь в виду при ревизии списка по Якутии.

Наибольшее видовое богатство отмечено на станциях, расположенных в устье безымянного ручья (ст. 117, 50 таксонов), в мелководной части озера, в 50 м от берега у впадения этого же ручья (ст. 324, 94), а также в Безымянном заливе (ст. 357, 52). По-видимому, флора озера значительно обогащается за счет притоков, стекающих по прибрежным заболоченным участкам, и часть видов находит благоприятные условия для вегетации на мелководье. Наиболее таксономически насыщенные роды *Gomphonema*, *Neidium* и *Sellaphora* (по восемь таксонов), *Nitzschia* (12) и *Pin-*

*nularia* (13), что совпадает с данными Пшенниковой и др. (2012).

**Выводы.** В оз. Большое Токо выявлен видовой состав пеннатных диатомовых водорослей, представленный 162 видами и разновидностями из 47 родов. Из них 96 таксонов – новые для водоемов бассейна р. Алдан, 67 – для Якутии и 6 – для флоры России. Кроме этого, 21 форма из 15 родов определена только до рода. Уточнено систематическое положение ряда пеннатных диатомовых водорослей из водоемов и водотоков бассейна р. Алдан.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках госзаданий по темам “Фундаментальные и прикладные аспекты изучения разнообразия растительного мира Северной и Центральной Якутии” (№ АААА-А17-117020110056-0“а) и “Систематика, разнообразие и филогения водных автотрофных организмов России и других регионов мира” (№ АААА-А18-118012690095-4).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балонов И.М. 1975. Подготовка водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов. Москва: Наука. С. 89
- Генкал С.И., Габышев В.А. 2018. Диатомовые водоросли (Vasillariophyta) озера Большое Токо (Южная Якутия). Сообщение 1. Centrophyceae // Новости систематики низших раст. Т. 52(2). С. 245.
- Захарова В.И., Кузнецова Л.В., Иванова Е.И. и др. 2005. Разнообразие растительного мира Якутии. Новосибирск: Изд-во СО РАН.
- Константинов А.Ф., Ефимов А.С. 1973. Предварительные результаты обследования озера Большое Токо // Вопросы энергетики Якутской АССР. Якутск: Якутск. кн. изд-во. С. 189.
- Пшенникова Е.В., Копырина Л.И., Васильева-Кралина И.И. 2012. Водоросли некоторых горных водоемов бассейна реки Алдан (Южная Якутия) // Вестник Северо-Восточного федерального университета. Т. 9. № 4. С. 30.
- Biskaborn B.K., Nazarova L., Pestyakova L., Syrykh L. 2019. Spatial distribution of environmental indicators in surface sediments of Lake Bolshoe Toko, Yakutia, Russia // Biogeosciences. № 16(20). P. 4023. <https://doi.org/10.5194/bg-16-4023-2019>
- Hofmann G., Werum M., Lange-Bertalot H. 2011. Diatomeen im Süßwasser-Benthos von Mitteleuropa. Rügell: Gantner.
- Krammer K. 1997a. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 1: Allgemeines und *Encyonema* part. // Bibl. Diatomologica. Bd 36. P. 1.
- Krammer K. 1997b. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 2: *Encyonema* part., *Encyonopsis* und *Cymbellopsis* // Bibl. Diatomologica. Bd 37. P. 1.
- Krammer K. 2000. Diatoms of Europe. V. 1. P. 1.
- Krammer K. 2002. Diatoms of Europe. V. 3. P. 1.

- Krammer K.* 2003. Diatoms of Europe. V. 4. P. 1.
- Krammer K., Lange-Bertalot H.* 1986. Bacillariophyceae. Teil 1: Naviculaceae // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: Gustav Fischer. Bd 2/1. P. 1.
- Krammer K., Lange-Bertalot H.* 1988. Bacillariophyceae. Teil 2: Epithemiaceae, Bacillariaceae, Surirellaceae // Ibid. Stuttgart: Gustav Fischer. Bd 2/2. P. 1.
- Krammer K., Lange-Bertalot H.* 1991. Bacillariophyceae. Teil 4: Achnanthes, Kritische Ergänzungen zu *Navicula* (Lineolatae) und *Gomphonema* // Ibid. Stuttgart: Gustav Fischer. Bd 2/4. P.1.
- Lange-Bertalot H.* 1999. Neue Kombinationen von Taxa aus Achnanthes Bory (sensu lato) // Iconographia Diatomologica. Bd 6. P. 270.
- Lange-Bertalot H.* 2001. *Navicula* sensu stricto, 10 genera separated from *Navicula* sensu lato *Frustulia* // Diatoms of Europe. V. 2. P. 526.
- Lange-Bertalot H., Moser G. B.* 1994. Monographie der Gattung. Wichtige Indicator-Species für das Gewässer-Monitoring und *Naviculadieta* nov. gen. Ein Lösungsvorschlag zu dem Problem *Navicula* sensu lato ohne *Navicula* sensu stricto // Bibl. Diatomologica. Bd 29. P. 212.
- Lange-Bertalot H., Bak M., Witkowski A.* 2011. *Eunotia* and some related genera // Diatoms of Europe. V. 6. 747 p.
- Levkov Z.* 2009. *Amphora* sensu lato // Diatoms of Europe. V. 5. P. 916.
- Levkov Z., Metzeltin D., Pavlov A.* 2013. *Luticola* and *Luticolopsis* // Diatoms of Europe. V. 7. P. 697.
- Potapova M.G., Hamilton P.B., Kopyrina L.I., Sosina N.K.* 2014. New and rare diatom (Bacillariophyta) species from a mountain lake in Eastern Siberia // Phytotaxa. V. 156. № 3. P. 100. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.156.3.2>
- Reichardt E.* 1999. Zur Revision der Gattung *Gomphonema* // Iconographia Diatomologica. V. 8. P. 1.

## Diatoms (Bacillariophyta, Fragilariophyceae, Bacillariophyceae) of Lake Bolshoye Toko (South Yakutia)

S. I. Genkal<sup>1,\*</sup> and V. A. Gabyshev<sup>2</sup>

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

<sup>2</sup>*Institute for Biological Problems of Cryolithozone Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Yakutsk, Russia*

\*e-mail: genkal@ibiw.ru

As a result of this scanning electron microscopy study of phytoplankton from Lake Bolshoye Toko (Yakutia) first data on Bacillariophyta species composition is obtained. A total of 162 species and varieties from 47 genera are recorded, including 96 taxa found for the first time in the Aldan River basin, 67 – in Yakutia and 6 – new for the flora of Russia (*Cymbopleura* cf. *lura*, *Fragilaria* *perminuta*, *Gomphonema* *parallelstriatum*, *Pinnularia* cf. *neomaior* var. *inflata*, *Pinnularia* cf. *stidolphii*, *Planothidium* cf. *distinctum*). The systematic position and authorship of 22 taxa from 5 genera of Bacillariophyta (Fragilariophyceae, Bacillariophyceae) of reservoirs and watercourses of the Aldan River basin was clarified.

*Keywords:* Yakutia, Lake Bolshoye Toko, diatoms, electron microscopy

## СВОБОДНОЖИВУЩИЕ НЕМАТОДЫ ИСКУССТВЕННЫХ ВОДОЕМОВ ВЬЕТНАМА

© 2020 г. В. Г. Гагарин<sup>а</sup>, \*, Нгуен Динь Ты<sup>б</sup>

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

<sup>б</sup>Институт экологии и биологических ресурсов, Вьетнамская академия наук и технологий, Ханой, Вьетнам

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

Поступила в редакцию 26.02.2018 г.

После доработки 01.08.2018 г.

Принята к публикации 24.12.2018 г.

В пробах из четырех искусственных водоемов во Вьетнаме обнаружено 62 вида свободноживущих нематод, из них один род и 11 видов – новые для науки. По численности доминировали *Dichromadora geophila* (de Man, 1876), *Sabatieria foetida* Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2008, *Parodontophora fluviatilis* Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2008 и *Terschellingia longicaudata* de Man, 1922. Приведены видовой состав нематод и иллюстрированное описание двух новых для науки видов из сем. Sphaerolaimidae: *Parasphaerolaimus stagnalis* sp. n. и *Megalamphis vietnamicus* sp. n.

**Ключевые слова:** Вьетнам, искусственные водоемы, свободноживущие нематоды, *Parasphaerolaimus stagnalis* sp. n. и *Megalamphis vietnamicus* sp. n.

**DOI:** 10.31857/S0320965220030043

### ВВЕДЕНИЕ

Фауна свободноживущих нематод водоемов Вьетнама изучена сравнительно слабо. Только с начала XXI в. в связи с составлением банка данных по гидрофауне водоемов и водотоков Вьетнама стали интенсивно исследовать эту группу червей различных водных объектов.

Цель работы – изучить видовой состав свободноживущих нематод в искусственных водоемах Вьетнама.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В 2014 и 2015 гг. пробы нематод отобраны в четырех искусственных водоемах (площадью от 1000 до 12000 м<sup>2</sup>), используемых для выращивания двух видов креветок *Penaeus monodon* Fabricius, 1798 и *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931). Водоемы расположены в провинции Куанг Нинь (Qung Ninh) на острове в Южно-Китайском море вблизи побережья Вьетнама. Они густо заросли травами *Halophila beccarii* Ascherso, 1871 и *Ruppia maritima* L., 1953. Пробы отбирали на глубине 0.3–0.7 м с помощью цилиндра диаметром 3.5 см, длиной 10 см и промывали через сачок из газа с диаметром ячеек 0.08 мм. Пробы фиксировали горячим (60–70°C) 4%-ным раствором формалина. Затем пробы помещали в емкость объемом 200 мл, добавляли раствор Ludox-TM50 (1 : 1)

и центрифугировали 5 раз по 40 мин. Нематод переводили в чистый глицерин по методу Зайнхорста (Seinhorst, 1959), затем монтировали в капле глицерина на предметных стеклах и печатали кольцом из парафина (воска). Для измерения, определения, фотографирования и изготовления рисунков червей использовали световой микроскоп Nikon Eclipse 80i, оборудованный принадлежностями для наблюдения методом ДИК-контраста, цифровой камерой Nikon DS-Fil и ПК, оснащенной программой NIS-Elements D 3.2 для анализа и документирования.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Фауна.** В пробах из водоемов за два года исследования обнаружено 62 вида свободноживущих нематод, из них один новый для науки род *Paradaptonea securum* Gagarin, 2018 и 11 новых для науки видов (табл. 1). До вида не определены 12 групп червей, так как они представлены или малым количеством особей (1–4 экз.), или личиночными стадиями, или особями одного пола.

Выявленные виды входят в состав 7 отрядов и 21 семейства. Более разнообразная фауна представлена в пробах 2014 г. Наибольшее количество видов (25) относится к отр. Monhysterida, наименьшее (1 вид) – к отр. Desmoscolecida (табл. 1). Подавляющее количество видов – солоновато-

**Таблица 1.** Видовой состав и количество особей нематод в пробах из искусственных водоемов Вьетнама

Таксон	2014 г.	2015 г.
<b>Отряд Enoplida Filipjev, 1929</b>		
Сем. Anoplostomidae Gerlach, Riemann, 1974		
<i>Anoplostoma dubium</i> Gagarin, 2015	2♂♂, 8♀♀, 12juv	—
<i>A. nhatrangensis</i> Tchesunov, Nguyen Vu Thanh, 2010	—	4♂♂, 2♀♀, 5juv
Сем. Oxystominidae Chitwood, 1935		
<i>Oxystomina minor</i> Nguyen Dinh Tu et al., 2016	3♂♂, 8♀♀, 12juv	—
<i>Halalaimus vietnamicus</i> Gagarin, 2016	1♂, 5♀♀, 11juv	4♂♂, 2♀♀, 2juv
<i>H. gracilis</i> de Man, 1888	—	1♂, 1♀, 3juv
<i>H. durus</i> Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2004	—	1♂, 2juv
Сем. Tripyloididae Filipjev, 1928		
<i>Tripyloides minor</i> Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2012	1♂, 1juv	—
<i>T. stagnalis</i> Gagarin, 2019	—	6♂♂, 5♀♀, 9juv
Сем. Oncholaimidae Filipjev, 1926		
<i>Adoncholaimus minor</i> Gagarin, Nguyen Dinh Tu, 2016	1♂, 1♀, 4juv	—
<i>Viscosia timmi</i> Gagarin, Nguyen Thi Thu, 2008	1♀, 1juv	3♂♂, 1♀, 3juv
Сем. Enchelidiidae Filipjev, 1928		
<i>Belbolla gracilis</i> Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2016	1♀, 3juv	5♂♂, 1♀, 2juv
<b>Отряд Monhysterida Filipjev, 1929</b>		
Сем. Monhysteridae de Man, 1876		
<i>Thalassomonhystera parva</i> (Bastian, 1885)	7♂♂, 8♀♀, 11juv	4♂♂, 7♀♀, 13juv
<i>Th. pygmea</i> Gagarin, 2012	—	10♂♂, 20♀♀, 27juv
<i>Th. longisoma</i> Gagarin, 2018	—	3♂♂, 8♀♀, 15juv
<i>Th. sp.</i>	—	1♂, 3♀♀, 7juv
<i>Monhystera sp.</i>	1♀, 2juv	—
Сем. Xyalidae Chitwood, 1920		
<i>Daptonema securum</i> Nguyen Thi Xuan Phuong et al., 2016	2♂♂, 4♀♀, 2juv	8♂♂, 5♀♀, 9juv
<i>D. pumilus</i> Nguyen Vu Thanh et al., 2005	2♂♂, 3♀♀, 1juv	—
<i>D. curvatum</i> Gagarin, Nguyen Thi Thu, 2008	—	12♂♂, 7♀♀, 15juv
<i>D. sp.</i>	3♀♀, 2juv	—
<i>Paradaptonema securum</i> Gagarin, 2018	—	9♂♂, 8♀♀, 17juv
<i>Theristus gigas</i> Gagarin, 2009	—	1♂, 7♀♀
<i>Steineria vietnamica</i> Gagarin, 2013	—	4♂♂, 2♀♀, 2juv
<i>Sphaerotheristus sp.</i>	1♂, 1♀, 4juv	—
Сем. Sphaerolaimidae Filipjev, 1918		
<i>Sphaerolaimus pacificus</i> Allgen, 1947	1♂, 3♀♀, 8juv	—
<i>S. rivalis</i> Gagarin, 2014	1♂, 5♀♀, 12juv	—
<i>Parasphaerolaimus stagnalis</i> Gagarin, Nguyen Dinh Tu sp. n.	—	2♂♂, 2♀♀, 3juv
<i>Megalamphis vietnamicus</i> Gagarin, Nguyen Dinh Tu sp. n.	—	3♂♂, 1♀, 3juv
<i>Subsphaerolaimus sp.</i>	2♀♀, 2juv	—
Сем. Linhomoeidae Filipjev, 1922		
<i>Terschellingia longicaudata</i> de Man, 1922	58♂♂, 75♀♀, 106juv	8♂♂, 7♀♀, 27juv
<i>T. yenensis</i> Gagarin, 2018	36♂♂, 38♀♀, 78juv	38♂♂, 45♀♀, 18juv
<i>T. sp.</i>	1♂, 11juv	2♀♀, 3juv
<i>Valvalaimoides leptus</i> Gagarin, 2017	25♂♂, 33♀♀, 47juv	7♂♂, 3♀♀, 6juv
<i>Paraterschellingoides vietnamicus</i> Gagarin, 2018	7♂♂, 7♀♀, 14juv	22♂♂, 30♀♀, 32juv
<i>Desmolaimus minor</i> Gagarin, 2019	1♂, 2♀♀, 1juv	2♂♂, 1♀, 3juv
<i>Megadesmolaimus sp.</i>	4♀♀, 5juv	—

Таблица 1. Окончание

Таксон	2014 г.	2015 г.
<b>Отряд Aраeolaimida</b> de Coninck, Sch. Stekhoven, 1933		
Сем. Axonolaimidae Filipjev, 1918		
<i>Paradontophora fluviatilis</i> Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2006	50♂♂, 52♀♀, 89juv	22♂♂, 38♀♀, 62juv
<i>Pseudolella tenuis</i> Gagarin, Nguyen Dinh Tu, 2018	9♂♂, 2♀♀, 12juv	2♂♂, 6♀♀, 25juv
Сем. Comesomatidae Filipjev, 1918		
<i>Sabatieria foetida</i> Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2008	33♂♂, 34♀♀, 78juv	62♂♂, 67♀♀, 135juv
<i>Paracomesoma leptum</i> Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2018	3♂♂, 10♀♀, 32juv	13♂♂, 2♀♀, 3juv
<i>Hopperia mira</i> Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2006	1♂, 5juv	—
Сем. Diplopeldidae Filipjev, 1918		
<i>Campylaimus gerlachi</i> Timm, 1961	1♂, 1♀, 1juv	1juv
<b>Отряд Chromadorida</b> Chitwood, 1933		
Сем. Cyatholaimidae Filipjev, 1918		
<i>Paracanthonchus securus</i> Nguyen Dinh Tu, Gagarin, 2018	12♂♂, 23♀♀, 41juv	—
<i>Paracanthonchus bravicaudatus</i> Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2016	8♂♂, 10♀♀, 23juv	—
<i>Marylinnia</i> sp. n.	1♂, 1♀, 2juv	—
Сем. Ethmolaimidae Filipjev, Sch. Stekhoven, 1941		
<i>Paraethmolaimus minor</i> Nguyen Dinh Tu, Gagarin, 2018	9♂♂, 5♀♀, 8juv	—
Сем. Neotonchidae Wieser, Hopper, 1966		
<i>Gomphonema parvum</i> Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2009	1♂, 15♀♀, 52juv	5♂♂, 6♀♀, 27juv
Сем. Chromadoridae Filipjev, 1917		
<i>Chromadorita orientalis</i> Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 1918	3♂♂, 1♀, 1juv	9♂♂, 4♀♀, 7juv
<i>Dichromadora geophila</i> (de Man, 1876)	86♂♂, 83♀♀, 144juv	17♂♂, 15♀♀, 57juv
<i>D. simplex</i> Timm, 1961	8♂♂, 4♀♀, 1juv	4♂♂, 9♀♀, 9juv
<i>Rhips</i> sp.	1♀, 1juv	—
<i>Spilophorella bidentata</i> Platonova, 1971	9♂♂, 26♀♀, 28juv	8♂♂, 9♀♀, 11juv
<i>Actinonema dolichurum</i> Gagarin, Phan Ke Long, 2017	—	33♀♀, 8juv
Сем. Selachinematidae Cobb, 1915		
<i>Halichoanolaimus vietnamicus</i> Gagarin, Phan Ke Long, 2017	2♂♂, 4♀♀, 8juv	—
<i>H. sp.</i>	1♂, 1juv	—
<b>Отряд Plectida</b> Malakhov, 1985		
Сем. Leptolaimidae Oerley, 1880		
<i>Halaphanolaimus congiensis</i> Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2007	11♂♂, 33♀♀, 25juv	18♂♂, 30♀♀, 24juv
<i>Antomicron intermedius</i> Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2005	1♂, 2♀♀, 3juv	—
Сем. Samacolaimidae de Man, 1889		
<i>Samacolaimus</i> sp.	6juv	1♂, 3juv
<b>Отряд Desmodorida</b> de Coninck, 1965		
Сем. Desmodoridae Filipjev, 1922		
<i>Pseudochromadora parva</i> Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2008	5♂♂, 7♀♀, 14juv	13♂♂, 27♀♀, 32juv
<i>Metachromadoroides</i> sp.	1♂, 2♀♀, 5juv	—
Сем. Microlaimidae Micoletzky, 1922		
<i>Microlaimus orientalis</i> Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2011	5♂♂, 4♀♀, 8juv	—
<b>Отряд Dismoscolecida</b> Filipjev, 1922		
Сем. Desmoscolecidae Shipley, 1838		
<i>Tricoma</i> sp.	3♂♂, 3♀♀, 4juv	—

Таблица 2. Морфометрическая характеристика *Megalamphis vietnamicus* sp. n.

Признак	Голотип ♂	Паратипы	
		2♂♂	1♀
<i>L</i> , мкм	1154	1129, 1482	1466
<i>a</i>	15	12, 15	13
<i>b</i>	4.7	4.6, 5.4	5.5
<i>c</i>	7.3	6.8, 7.9	7.8
<i>c'</i>	3.1	3.0, 2.7	3.7
<i>V</i> , %	—	—	78.5
Ширина, мкм:			
области губ	43	34, 34	43
стомы	32	32, 33	33
тела в его среднем отделе	78	92, 97	114
тела в области ануса или клоаки	51	54, 71	51
Длина, мкм:			
внешних губных щетинок	4	4, 5	4
головных щетинок	6	7, 6	7
субцефалических щетинок	10	10, 12	11
стомы	48	48, 46	47
фаринкса	248	247, 275	267
хвоста	158	165, 187	187
спикул (по дуге)	85	82, 90	—
дорсального отростка руляка	22	19, 20	—
Расстояние, мкм:			
от фовеи амфидов до переднего конца тела	32	31, 32	35
от заднего конца фаринкса до вульвы	—	717, 1020	884
от заднего конца фаринкса до клоаки	748	—	—
от вульвы до ануса	—	—	128
Диаметр фовеи амфидов, мкм	13	12, 13	11
Количество супплементарных органов	8	8, 10	—

Примечание. *L* — длина тела в мкм; *V* — отношение расстояния от переднего конца тела до вульвы к общей длине тела, %; отношение длины тела к ее наибольшей ширине (*a*), к длине фаринкса (*b*), к длине хвоста (*c*); *c'* — отношение длины хвоста к ширине тела в области ануса или клоаки.

водные формы нематод, что объясняется сравнительно высокой соленостью воды (12.9–15.3‰) в местах отбора проб и близостью моря. Наиболее высокое количество особей в пробах обнаружено у пяти видов: *Paradontophora fluviatilis* Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2008, *Dicromadora geophila* (de Man, 1876), *Sabatieria foetida* Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2008, *Terschellingia longicaudata* de Man, 1922, *Terschellingia yenensis* Gagarin, 2018 (табл. 1).

**Описание видов.** Отряд Monhysterida Filipjev, 1929. Семейство Sphaerolaimidae Filipjev, 1918. Род *Megalaimophis* de Coninck, 1965. *Megalamphis vietnamicus* Gagarin, Nguyen Dinh Tu sp. n. (рис. 1, 2).

**Материал.** Голотип ♂, инвентарный номер препарата PL 2.2.3; паратипы: 2♂♂, 1♀. Препараты голотипа и паратипов хранятся в коллекции

Музея природы Вьетнамской академии наук и технологий (г. Ханой, Вьетнам).

**Местонахождение.** Вьетнам, провинция Куанг Нинь (Quang Ninh). Координаты: 20°48'18"–20°48'84" с.ш., 106°53'21"–106°55'48" в.д.

Искусственный водоем для выращивания креветок, глубина 0.3–0.7 м, грунт — заиленный песок, соленость воды 12.9–15.3‰, сборы в июне 2014 г.

**Описание.** Морфометрическая характеристика голотипа и паратипов приведена в табл. 2.

**Самцы.** Черви средней длины, сравнительно толстые. Кутикула тонко-кольчатая. Соматические щетинки редкие, длиной 2.0–3.5 мкм. Губы плохо выражены. Внутренние губные сенсиллы в форме папилл. Внешние губные сенсиллы, го-

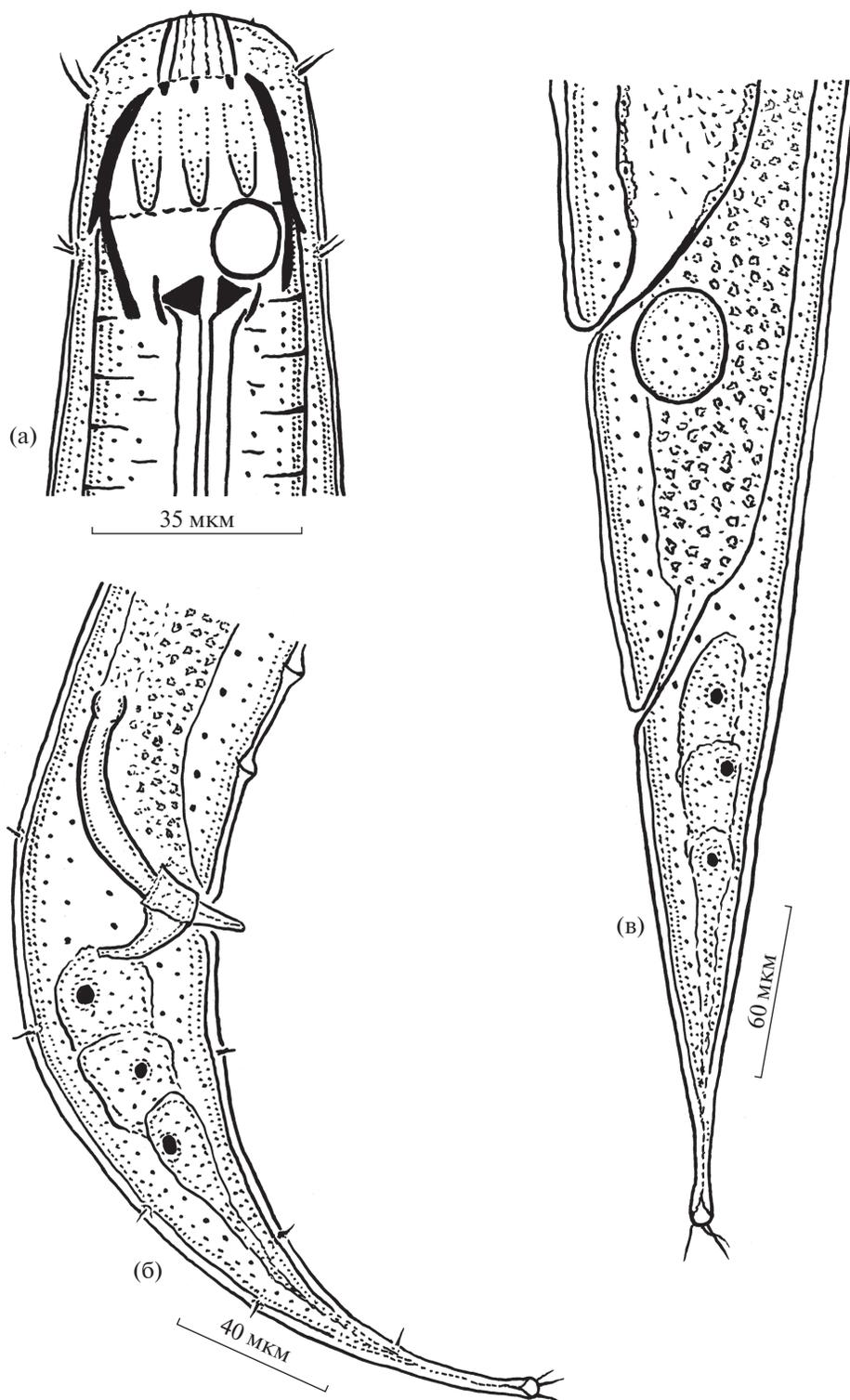
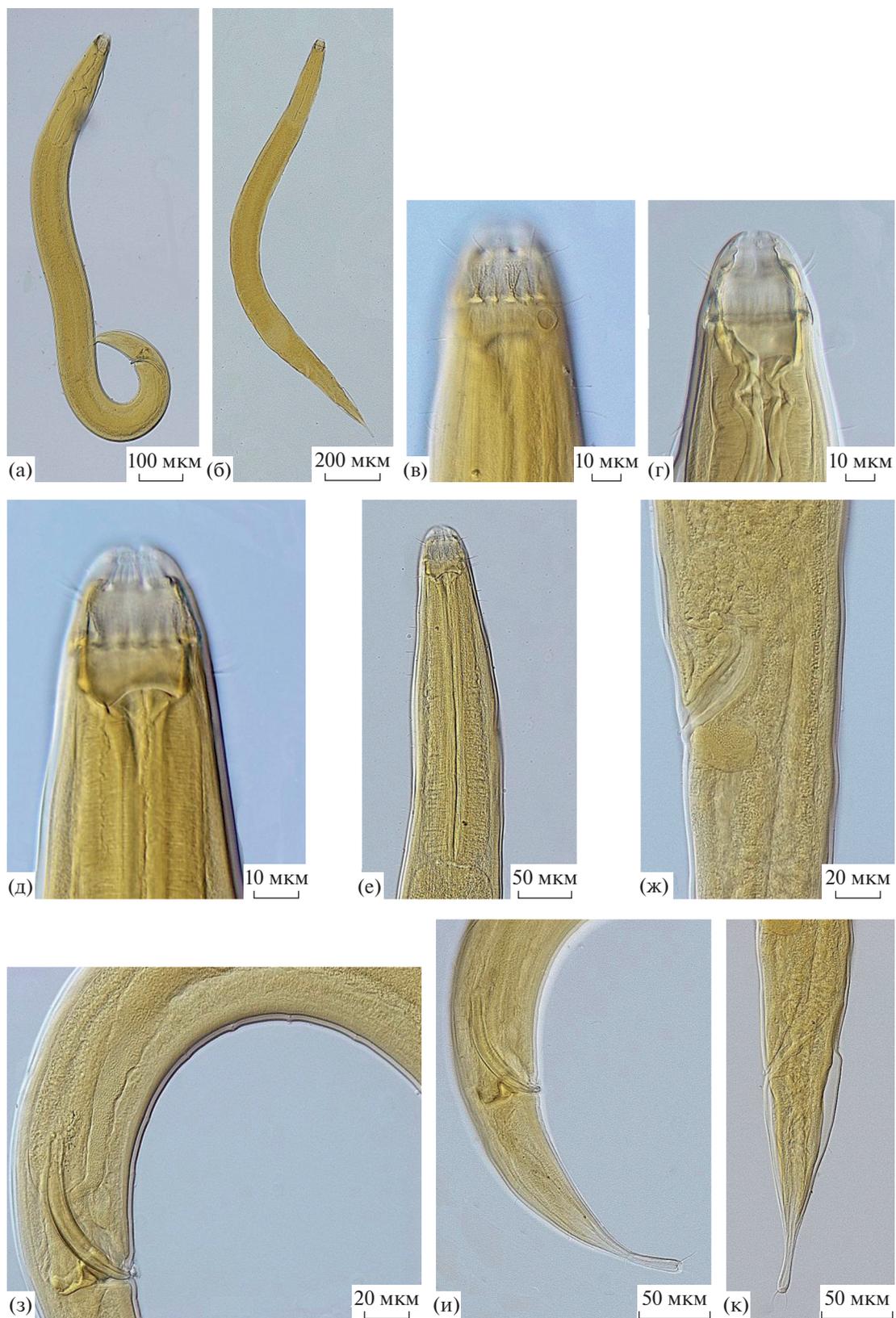


Рис. 1. Строение самца (а, б) и самки (в) *Megalampus vietnamicus* sp. n.: а – голова, б, в – задний конец тела.

ловные и субцефалические сенсиллы в форме тонких щетинок. Длина внешних губных щетинок 4–5 мкм, головных щетинок – 6–7 мкм, субцефалических щетинок – 10–12 мкм. Головные

щетинок и субцефалические расположены в один круг. На уровне середины длины стомы расположены шейные щетинок длиной 5.0–6.0 мкм. Хейлостома маленькая, в форме воронки, со слабо



**Рис. 2.** Самец (а, в, г, е, з, и) и самка (б, д, ж, к) *Megalamphis vietnamicus* sp. n.: а, б — общий вид, в, г, д — голова, е — передний конец тела, ж — тело в области вульвы, з — тело в области клоаки, и, к — задний конец тела.

кутикулизованными стенками и 12 продольными ребрами. Гимностома обширная, с сильно кутикулизованными стенками и разделена на два отдела. В переднем отделе гимностомы находятся шесть продольно расположенных толстых пластинок. Стегостома в форме узкого кольца, имеет три треугольных зубовидных образования. Общая длина стомы равна 1.0–1.4 ширины области губ. Фовеи амфидов в форме круга, диаметр которого 34–36% соответственно диаметру тела, расположены на уровне заднего отдела стомы. Фаринкс сравнительно длинный, мускулистый. Кардий маленький. Клетка ренетты и ее выводная пора не обнаружены. Семенники парные, противопоставленные. Спикулы изогнутые, с головками. Их длина в 1.3–1.7 раза превышает диаметр тела в области клоаки. Рулек состоит из основного тела и довольно длинного дорсального отростка, длина которого равна 0.2–0.3 длины спикул. Перед клоакой расположено 8–10 плохо заметных поровидных супплементов. Хвост удлинено-конический. Каудальные щетинки имеются. На кончике хвоста находятся три субтерминальные щетинки длиной 13–15 мкм. Каудальные железы и спиннерета хорошо развиты.

**Самки.** По общей морфологии подобны самцам. Строение кутикулы и переднего конца тела как у самцов. Кутикула тонко-кольчатая. Внутренние губные сенсиллы в форме папилл. Внешние губные сенсиллы, головные сенсиллы и субцефалические сенсиллы в форме тонких щетинок. Головные и субцефалические щетинки расположены в один круг. На уровне середины стомы расположены шейные щетинки длиной 5.0–6.0 мкм. Хейлостома в форме маленькой воронки. Гимностома обширная, с сильно кутикулизованными стенками, разделена на два отдела. В переднем отделе 6 пластинок. Стегостома в форме узкого кольца и содержит три зубовидных образования. Общая длина стомы примерно равна диаметру области губ. Фовеи амфидов в форме круга, расположены на уровне заднего отдела стомы. Фаринкс сравнительно длинный, мускулистый. Длина ректума примерно равна диаметру тела в области ануса. Яичник один, передний, гомотропный, находится справа от кишки. Вульва постэкваториальная, в форме поперечной щели. Стенки вагины утолщены. Матка обширная, заполнена спермиями. Задняя матка отсутствует. Поствульварная железистая клетка присутствует. Хвост удлинено-конический. На кончике хвоста имеются три субтерминальные щетинки. Каудальные железы и спиннерета хорошо развиты.

**Дифференциальный диагноз.** Род *Megalamphis* содержит один вид — *M. sphaerolaimoides* (Timm, 1961), найденный в Бенгальском заливе (Timm, 1961), *Megalamphis vietnamicus* sp. n. отличается от него наличием субцефалических

щетинок, относительно более короткими внешними губными щетинками (30–35% ширины области губ против 95% ширины области губ у *M. sphaerolaimoides*), иной формой спикул и рулька и наличием преклоакальных супплементарных органов (Timm, 1961).

**Этимология.** Видовое название означает “вьетнамский”, “из Вьетнама”.

Род *Parasphaerolaimus* Lorenzen, 1978. *Parasphaerolaimus stagnalis* Gagarin, Nguyen Dinh Tu sp. n.

**Материал.** Голотип ♂, инвентарный номер препарата СН 1.1.1а; паратипы: 1♂, 2♀♀. Препарат голотипа хранится в коллекции Музея природы Вьетнамской академии наук и технологий (г. Ханой, Вьетнам). Препараты паратипов хранятся в коллекции нематод Института экологии и биологических ресурсов (г. Ханой, Вьетнам).

**Местонахождение.** Вьетнам, провинция Куанг Нинь (Quang Ninh). Координаты: 20°48′18″–20°48′84″ с.ш., 106°53′21″–106°55′48″ в.д. Искусственный водоем для выращивания креветок, соленость воды 12.9–15.3‰, сборы в июне 2014 г.

**Описание.** Морфометрическая характеристика голотипа и паратипов приведена в табл. 3.

**Самцы.** Черви средней длины, сравнительно толстые. Кутикула тонко-кольчатая. Соматические щетинки редкие, длиной ~2 мкм. Губы плохо выражены. Внутренние губные сенсиллы в форме едва видных щетинок длиной 1.5–2.0 мкм. Внешние губные сенсиллы в форме тонких щетинок длиной 5–6 мкм. Четыре головные сенсиллы в форме щетинок длиной 5–6 мкм. В круг головных щетинок входят восемь субцефалических щетинок длиной 11–12 мкм. Четыре шейные щетинки длиной 5 мкм расположены на уровне середины стомы. Хейлостома сравнительно крупная, с 12 кутикулизованными ребрами. Гимностома обширная, с сильно кутикулизованными стенками, разделена на два отдела. В переднем отделе шесть небольших пластинок. В заднем отделе три едва заметные пластинки. Стегостома в форме широкой воронки. Длина стомы примерно равна ширине области губ. Фовеи амфидов в форме круга, расположены на уровне заднего конца стомы. Фаринкс мускулистый. Кардий сравнительно маленький. Семенники парные, противопоставленные. Спикулы тонкие и очень длинные. Их длина в 4.2–4.9 раза превышает ширину тела в области клоаки. Рулек длиной 44–46 мкм, в форме желоба, без дорсального отростка. Супплементарные органы отсутствуют. Хвост удлинено-конический. Каудальные щетинки имеются. На кончике хвоста расположены три субтерминальные щетинки 12–13 мкм длиной. Каудальные железы и спиннерета хорошо развиты.

**Самки.** По общей морфологии подобны самцам. Строение кутикулы и переднего конца тела, как у самцов. Кутикула тонко-кольчатая. Внут-

Таблица 3. Морфометрическая характеристика *Parasphaerolaimus stagnalis* sp. n.

Признак	Голотип ♂	Паратипы	
		1♂	2♀♀
<i>L</i> , мкм	1834	1869	2593, 2230
<i>a</i>	18	20	25, 15
<i>b</i>	4.2	5.0	5.4, 4.7
<i>c</i>	8.3	8.8	10.0, 8.6
<i>c'</i>	3.2	3.6	4.9, 3.8
<i>V</i> , %	—	—	81.8, 80.9
Ширина, мкм:			
области губ	46	43	43, 48
стомы	35	34	36, 38
тела в его среднем отделе	102	95	102, 144
тела в области ануса или клоаки	70	60	53, 68
Длина, мкм:			
внутренних губных щетинок	1.5	2.0	1.5, 2.0
внешних губных щетинок	5	6	5, 5
головных щетинок	6	5	6, 5
субцефалических щетинок	12	11	12, 10
стомы	46	45	54, 53
фаринкса	435	371	476, 476
хвоста	221	213	258, 260
спикул (по дуге)	296	292	—
рулька	46	44	—
Расстояние, мкм:			
от фовеи амфидов до переднего конца тела	26	25	28, 29
от заднего конца фаринкса до вульвы	—	—	1646, 1329
от заднего конца фаринкса до клоаки	1178	1285	—
от вульвы до ануса	—	—	213, 165
Диаметр фовеи амфидов, мкм	12	12	10, 10

Примечание. Сокращения, как в табл. 2.

ренние губные сенсиллы в форме коротких, едва заметных щетинок. Шесть внешних губных сенсилл и четыре головные сенсиллы в форме тонких щетинок длиной 5–6 мкм расположены в два разобщенных круга. Восемь субцефалических щетинок длиной 10–12 мкм внедрены в круг головных щетинок. Четыре шейные щетинки находятся на уровне середины стомы. Хейлостома с 12 ребрами. Гимностома обширная, разделена на два отдела. В переднем отделе имеются шесть пластинок, в заднем — только три и они едва заметны. Стегостома в форме широкой воронки. Длина стомы немного больше ширины области губ. Фовеи амфидов в форме круга, расположены на уровне заднего конца стомы. Фаринкс мускули-

стый. Длина ректума примерно равна ширине тела на уровне ануса. Яичник один, передний, голодромный, расположен справа от кишки. Вульва постэкваториальная, в форме поперечной щели. Вагина наклонена к переднему концу тела, ее стенки утолщены. Задняя матка и поствульварная клетка отсутствуют. Хвост удлинненно-конический. Каудальные железы и спиннерета хорошо развиты.

Дифференциальный диагноз. Род *Parasphaerolaimus* Lorenzen, 1978 в настоящее время содержит восемь валидных видов (Гагарин, 2014; Zograf et al., 2017). *Parasphaerolaimus stagnalis* sp. n. отличается от всех видов наличием очень длинных и тонких спикул. Морфологически он

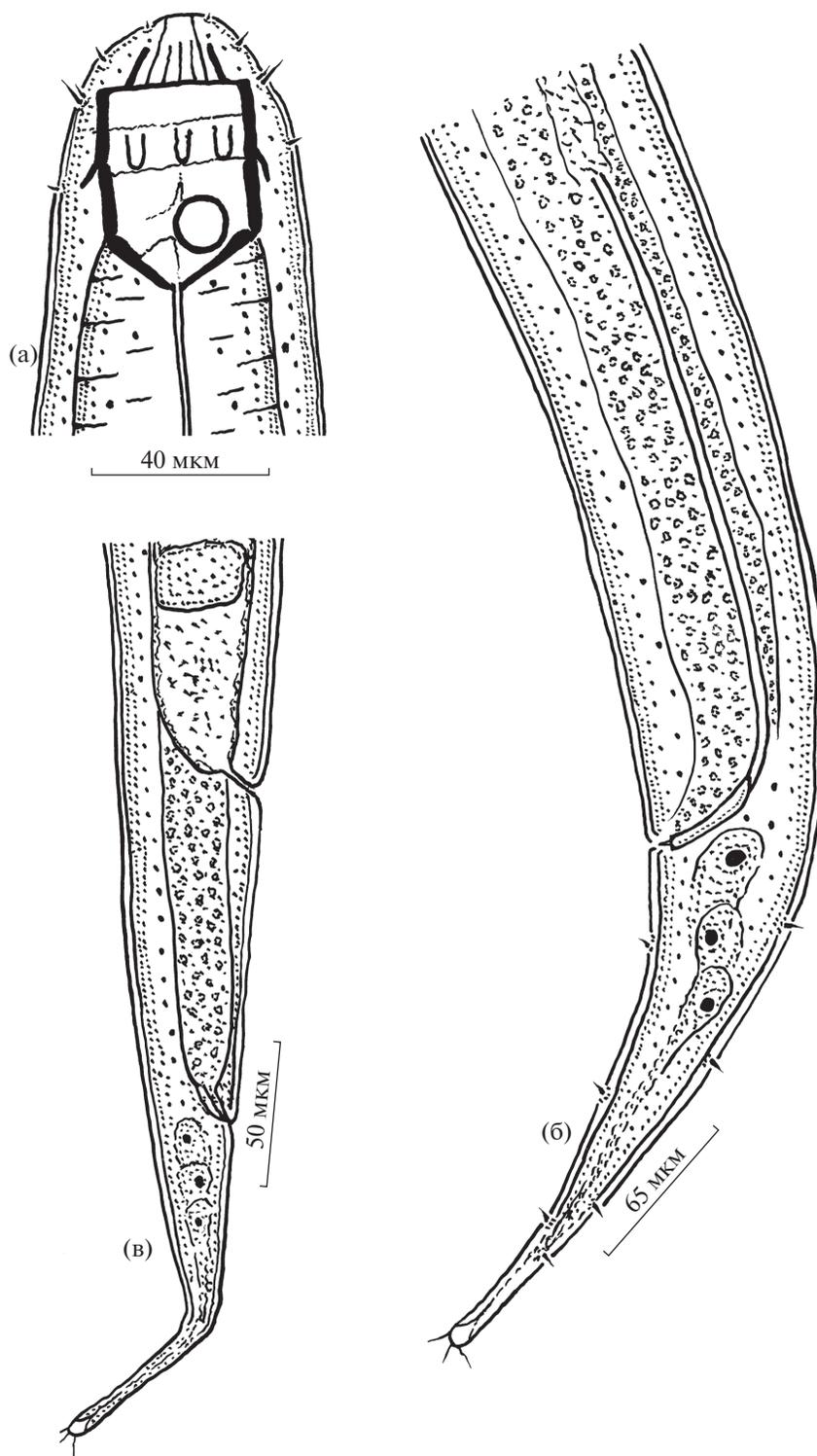


Рис. 3. Строение самца (а, б) и самки (в) *Parasphaerolaimus stagnalis* sp. n.: а — голова, б, в — задний конец тела.

наиболее близок к *P. crassus* (Timm, 1961), обнаруженному в Бенгальском заливе (Timm, 1961). Отличается от него более короткими головными и субцефалическими щетинками (их длина соответ-

ственно равна 5–6 и 10–12 мкм против 10 и 16–30 мкм длины у *P. crassus*), более далеко от переднего конца тела расположенной вульвой (80.9–81.8% против 63% у *P. crassus*) и более длинной



**Рис. 4.** Самец (а, в, г, е, з, и) и самка (б, д, ж, к) *Parasphaerolaimus stagnalis* sp. n.: а, б – общий вид, в, г, д – голова, е – передний конец тела, ж – тело в области вульвы, з, и, к – задний конец тела.

спикулой (292–296 мкм против 51 мкм у *P. crassus*) (Timm, 1961).

Этимология. Видовое название означает “прудовой”, “из пруда”.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность В.А. Гусакову (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН) за микрофотографии новых видов нематод.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России (тема № АААА-А18-118012690105-0 “Фауна, систематика и биология водных беспозвоночных континентальных вод”) при частичной финансовой поддержке Вьетнамского национального фонда по развитию науки и технологии (NAFOSTED), грант FWO 106–NN.2015.04.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Gagarin V.G. 2014. Два новых вида свободноживущих нематод (Nematoda, Sphaerolaimidae) из мангровых зарослей в дельте реки Красной, Вьетнам // Амурский зоол. журн. Т. 6. № 1. С. 3.
- Fonseca G., Bezerra T.N. 2014. Order Monhysterida Filipjev 1929 // Handbook of Zoology. V. 2. P. 435.
- Seinhorst J.V. 1959. A rapid method for the transfer of nematodes from fixative to anhydrous glycerin // Nematologica. V. 4. P. 67.
- Timm R.W. 1961. The marine nematodes of the Bay of Bengal // Proceedings of the Pakistan Academy of Science. V. 1. № 1. P. 1.
- Zograf J.K., Pavlyuk O.N., Trebukhova Y.A., Nguyen Dinh Tu. 2017. Revision of the genus *Parasphaerolaimus* (Nematoda: Sphaerolaimidae) with description of new species // Zootaxa. V. 4232(1). P. 58. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4232.1.4>

## Free-Living Nematodes from Artificial Reservoirs of Vietnam

V. G. Gagarin<sup>1, \*</sup> and Nguyen Dinh Tu<sup>2</sup>

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

<sup>2</sup>*Institute of Ecology and Biological Resources, Vietnamese Academy of Sciences and Technology, Hanoi, Vietnam*  
\*e-mail: [gagarin@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:gagarin@ibiw.yaroslavl.ru)

In samples from four artificial reservoirs 62 species of free-living nematodes have been found, one genus and eleven species are new for the science. The dominant species are *Dichromadora geophila* (de Man, 1876), *Sabatieria foetida* Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2008, *Paradontophora fluviatilis* Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2008 and *Terschellingia longicaudata* de Man, 1922. A list of found nematode species and illustrated description of new species from the family Sphaerolaimidae: *Parasphaerolaimus stagnalis* sp. n. and *Megalampus vietnamicus* sp. n. are provided.

**Keywords:** Vietnam, artificial water bodies, free-living nematodes, *Parasphaerolaimus stagnalis* sp. n., *Megalampus vietnamicus* sp. n.

---

---

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ  
И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

---

---

ПЕРВАЯ НАХОДКА И МОРФОЛОГИЯ МЕЛКОКЛЕТОЧНОГО  
РОДА *Pseudostaurosiropsis* ИЗ АНТРОПОГЕННО  
НАРУШЕННОГО ОЗЕРА В ИНДИИ<sup>1</sup>

© 2020 г. Ч. Радхакришнан<sup>a</sup>, М. Куликовский<sup>b</sup>, \*, А. Глущенко<sup>b</sup>, И. Кузнецова<sup>b</sup>, Б. Картик<sup>a</sup>, \*\*

<sup>a</sup>Лаборатория биоразнообразия и палеобиологии, Агхаркарский исследовательский институт, Пуна, Индия

<sup>b</sup>Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук, Москва, Россия

\*e-mail: max-kulikovsky@yandex.ru

\*\*e-mail: karthickbala@aripune.org

*Pseudostaurosiropsis geocollegarum* (Witkowski) Morales впервые обнаружен в Индии. Это очень редкий и мелкоклеточный вид был найден в оз. Повай в Мумбаи, Махараштра, Индия. Вид был описан из Польши. *P. geocollegarum* отличается от трех других представителей рода *Pseudostaurosiropsis* формой створок, размером и числом штрихов в 10 мкм. В статье обсуждается первая находка в Азии *Pseudostaurosiropsis* с описанием морфологии. Работа подчеркивает необходимость изучения биоразнообразия городских экосистем. Предложена новая таксономическая комбинация *Pseudostaurosiropsis triradiatum* (Morales), Kulikovskiy, Glushchenko et B. Karthick stat. nov. на основе *Pseudostaurosiropsis geocollegarum* f. *triradiatum* Morales 2005.

**Ключевые слова:** диатомовые водоросли, *Pseudostaurosiropsis*, морфология, Индия, городские экосистемы, распространение

**DOI:** 10.31857/S0320965220030146

---

<sup>1</sup> Полный текст статьи публикуется в английской версии журнала.

## УГЛЕВОДОРОДОКИСЛЯЮЩИЕ БАКТЕРИИ ИЗ ГОРОДСКОГО ОЗЕРА: ИДЕНТИФИКАЦИЯ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

© 2020 г. Т. Р. Кравцова<sup>a, \*</sup>, В. В. Ильинский<sup>a</sup>, И. В. Лазебная<sup>b</sup>, О. Е. Лазебный<sup>c</sup>,  
А. Ю. Акулова<sup>a</sup>, И. В. Мошарова<sup>a, d</sup>, О. А. Кокшарова<sup>e</sup>

<sup>a</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

<sup>b</sup>Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, Россия

<sup>c</sup>Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова Российской академии наук, Москва, Россия

<sup>d</sup>Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук, Москва, Россия

<sup>e</sup>Институт физико-химической биологии им. А.Н. Белозерского, МГУ, Москва, Россия

\*e-mail: skypou-92@mail.ru

Поступила в редакцию 27.05.2019 г.

После доработки 30.08.2019 г.

Принята к публикации 23.09.2019 г.

Впервые из бактериопланктона оз. Белое (г. Москва) выделены культивируемые углеводородокисляющие бактерии — штаммы 2012В и 2012С. Жирно-кислотный профиль штаммов 2012В и 2012С представлен в диапазоне C<sub>14:0</sub>–C<sub>19:0</sub>. Спектр наиболее представленных жирных кислот штамма 2012В включает в себя C<sub>15:0</sub> (54%), C<sub>16:0</sub> (17%), C<sub>17:0</sub> (10%) и 10-метил C<sub>18:0</sub> (3.5%), липидный спектр штамма 2012С представлен жирными кислотами C<sub>15:0</sub> (45%), C<sub>16:0</sub> (32%) и C<sub>17:0</sub> (9%). По биохимическим и морфологическим характеристикам штамм 2012В наиболее сходен с представителями рода *Rhodococcus* spp. (Actinobacteria, Nocardiaceae). Проведенный филогенетический анализ с использованием нуклеотидных последовательностей генов 16S рРНК (KP779654.1) и *alkB* (KR422620.1) показал, что штамм 2012В принадлежит к виду *Rhodococcus qingshengii*. Нуклеотидная последовательность гена 16S рРНК штамма 2012С (MG966152) имеет наибольшее сходство (99.57%) с последовательностями *Pseudomonas psychrotolerans* и *P. oryzihabitans*.

**Ключевые слова:** углеводородокисляющие бактерии, филогенетический анализ, 16S рРНК, *alkB*, озеро Белое

**DOI:** 10.31857/S0320965220030092

### ВВЕДЕНИЕ

Городские озера — “экологические барометры здоровья города” (Ravikumar et al., 2013), а бактериопланктонные сообщества — их неотъемлемые компоненты. Загрязняющие вещества, среди которых полициклические ароматические углеводороды, поступающие из выхлопных газов автомобилей, гидрофобные хлорорганические соединения, как хлордан, дильдрин, полихлорированные бифенилы (Long et al., 2003), легко попадают в городские озера по водным стокам и накапливаются в виде донных отложений.

Наиболее дешевый способ биоремедиации — использование УОБ, активно участвующих в естественной биодеградации нефтяных и других углеводородных загрязнений (Grooijmans et al., 2009). В водной среде УОБ утилизируют 0.003–100% углеводородов (Das, Chandran, 2011), что приводит к

ускорению очистки водных систем и позволяет обеспечить сбалансированность биотопа. Показано, что в лабораторных условиях микробному сообществу, состоящему из двух изолятов *Pseudomonas aeruginosa* (Schroeter, 1872; Migula, 1900) и *Rhodococcus* sp. (EU259892), удалось разложить до 90% углеводородов за 6 нед. в жидкой культуре (Cameotra, Singh, 2008).

Таксономический состав УОБ, обитающих в городских озерах России, в литературе фактически не описан, а видовой таксономический состав культивируемых УОБ, выделенных из московских озер, ранее не исследовали. Более полувека назад сообщалось лишь о том, что в водах оз. Белое обнаружены бактерии, способные окислять метан, гексан и нафталин (Кузнецов, 1952).

Известно, что на долю культивируемых УОБ приходится <1% общего числа бактерий в естественном бактериоценозе. В связи с этим идентификация новых культивируемых природных штаммов УОБ, безусловно, влияющих на состоя-

**Сокращения:** ПЦР — полимеразная цепная реакция; УОБ — углеводородокисляющие бактерии.

ние всей биоты городского оз. Белое, представляет особый интерес.

Цель работы – охарактеризовать выделенные впервые из городского оз. Белое культивируемые штаммы УОБ, провести филогенетический анализ и определить их таксономическое положение.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Характеристика вод оз. Белое.** Озеро природно-происхождения – наиболее глубокое из трех озер природно-исторического парка. Его глубина 4.2–13.5 м, площадь 0.2 км<sup>2</sup> (Россолимо, 1925). В 1930-х гг. озеро уже имело статус эвтрофного, а в его донных осадках отмечены процессы анаэробной деструкции органического вещества (Кузнецов, 1970). В 1986 г. оз. Белое вошло в черту г. Москвы.

За период наблюдений температура поверхностного слоя воды в озере варьировала от 0.1–0.5 до 27–30°C. Значения рН колебались от нейтральных 7.22 до слабощелочных 7.99, пики подщелачивания воды – от 9.11 до 8.62. Концентрация ионов аммония изменялась в пределах 0.05–1.73 мг/л, нитратов – 0.22–4.73 мг/л, концентрация нитритов – 0.003–0.12 мг/л, фосфатов – 0.02–0.33 мг/л. Содержание легкоразлагаемого органического вещества, оцененное по параметрам величин перманганатной окисляемости, достигало 4.41–7.13 мг О<sub>2</sub>/л.

Таким образом, по содержанию биогенных элементов степень сапробности оз. Белое в разные сезоны года варьировала от ксеносапробной до полисапробной. Постоянное присутствие в воде биогенных элементов выводит их из числа факторов, лимитирующих развитие гетеротрофных бактерий (Акулова и др., 2014).

**Отбор проб.** Пробы воды из оз. Белое для микробиологического анализа отбирали с глубины ~0.5 м в 5 м от берега, где глубина была ≥1.5 м.

**Выделение чистых культур УОБ.** Чистые культуры выращивали на 2%-ной агаризованной синтетической среде ММС (Mills et al., 1978) с добавлением летнего дизельного топлива, в состав которого входят 20–30% нефтяных, 20–30% ароматических и до ≤40% парафиновых углеводородов. Культуры бактерий хранили на среде ММС в холодильнике при температуре 4–6°C.

**Морфологические признаки.** Морфологию клеток бактериальных штаммов изучали с помощью светового микроскопа Nikon Eclipse E 200F 200 и сканирующего электронного микроскопа Samsan S-2 Cambridge (Великобритания). Образцы для микроскопии отбирали через 1, 3, 7, 16 и 30 сут роста культур на минеральной среде ММС и среде Мюллера (Hansen, Møller, 1975).

Ферментативную активность определяли по методике Сэмбрука (Sambrook et al., 1989). Биоде-

градацию аминокислот и сахаров оценивали по росту штаммов на среде М9 с углеводородами (Sambrook et al., 1989). Жирные кислоты анализировали по методике MIDI (Microbial Identification System) (Sasser, 2001).

Штаммы УОБ идентифицировали по определителю Берги (Bergey et al., 1989), а также с применением молекулярных методов.

**Экстракция геномной ДНК.** Выделение геномной ДНК из бактерий проводили по методике Кокшаровой и др. (Koksharova et al., 1998), амплификацию нуклеотидной последовательности гена 16S рРНК – с помощью ПЦР. Для штамма 2012В использовали праймеры RodF (5'-CAGCAGCTCAACTGCTGGCT-3') и RodR (5'-CATGCTCCGC-CGCTTGTG-3') (Fredriksson et al., 2013), для штамма 2012С – праймеры Ps-F (5'-GGTCTGAGAGGATGATCAGT-3') и Ps-R (5'-TTAGCTCACCTCGCGGC-3') (Widmer et al., 1998). Температурно-временной режим для ПЦР: 94°C – 10 мин; 25 циклов (94°C – 45 с, 54°C – 45 с, 68°C – 2 мин); хранение при 4°C. Продукты ПЦР визуализировали в 1.5%-ном агарозном геле. Амплификацию последовательности гена *alkB* проводили с использованием праймеров *alk-FI* (5'-CATAATAAAGG-GCATCACCG-3') и *alk-RI* (5'-GATTTTCATTCTCGAAACTCC-3') (Kohno et al., 2002).

**Клонирование и секвенирование ПЦР продуктов.** Фрагменты ДНК клонировали с помощью набора CloneJet PCR™ Cloning Kit # K1231 (Fermentas, ЕС). Секвенирование полученных продуктов ПЦР выполняли на автоматическом секвенаторе Applied Biosystems 3730 DNA Analyzer с использованием реагентов ABI PRISM® BigDye™ Terminator v. 3.1 в Центре коллективного пользования “Геном” (Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН).

**Анализ нуклеотидных последовательностей.** Филогенетическую реконструкцию последовательностей проводили методом ближайшего соседа (Neighbor-Joining) (Saitou, Nei, 1987) с помощью программы Blast Tree View (Fast minimum evolution – tree method). Для первичного сравнительного анализа полученных последовательностей использовали GenBank (NCBI) и BLAST (www.blast.ncbi.nlm.nih.gov) (Altschul et al., 1997). Последовательности проверяли на наличие химер с помощью сервиса Bellerophon (Huber et al., 2004). Индексы бутстрепа (1000 итераций) показаны рядом с ветвями (Felsenstein, 1985). Длины ветвей эквивалентны эволюционным расстояниям, используемым для построения филогенетического дерева. Для построения филогенетических деревьев применяли программу MEGA X (Kumar et al., 2018).

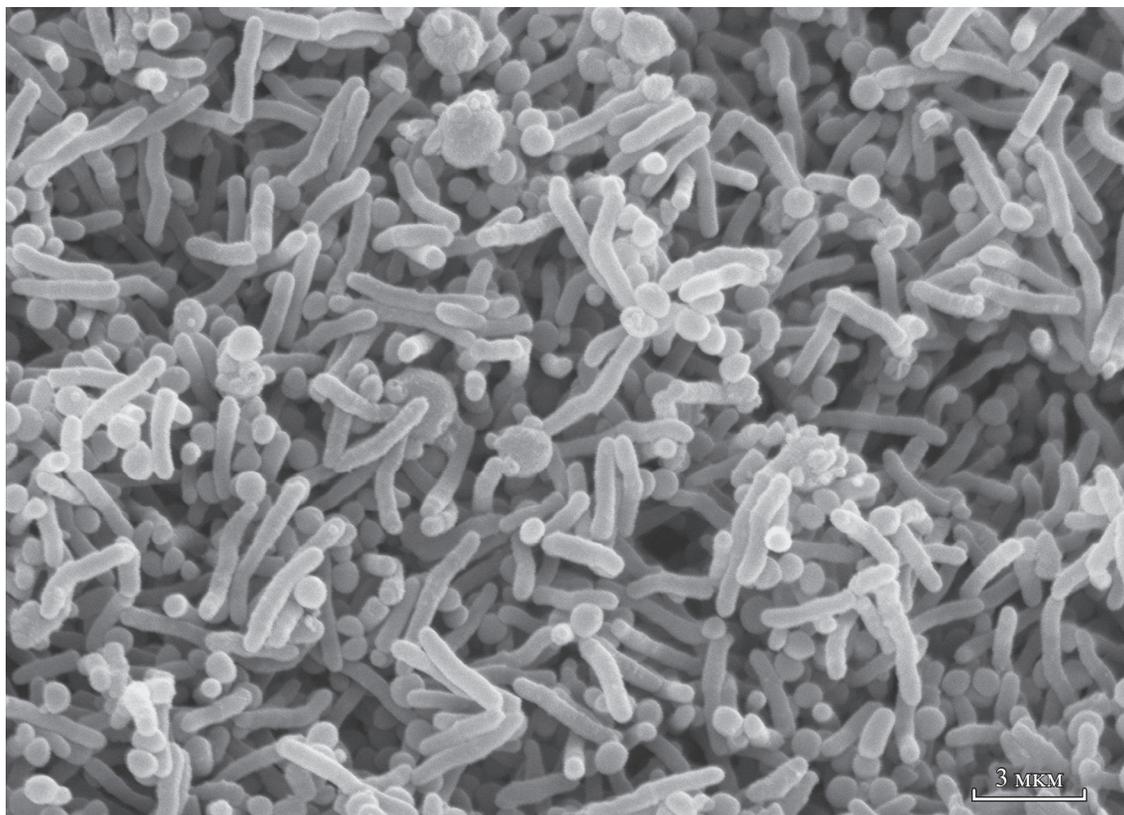


Рис. 1. Морфология клеток штамма 2012В (СЭМ).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Из выделенных культивируемых штаммов для определения таксономического положения выбрано два штамма УОБ, способных к использованию жидких углеводов в качестве единственного источника углерода и энергии.

**Характеристика штамма 2012В.** Колонии клеток розового цвета, выпуклые, матовые, с ровным краем, сухие. Клетки грамположительные, аэробные, неподвижные, неспорообразующие (рис. 1).

На среде ММС с дизельным топливом размер клетки 1–2 мкм, на среде Мюллера – 3–5 мкм. Клетки каталазоположительны и кислотоустойчивы. Жирно-кислотный профиль штамма представлен жирными кислотами с длиной углеродной цепи  $C_{14:0}$ – $C_{19:0}$ . Спектр наиболее представленных жирных кислот включал в себя  $C_{15:0}$  (54%),  $C_{16:0}$  (17%),  $C_{17:0}$  (10%) и 10-метил  $C_{18:0}$  (3.5%).

Штамм 2012В способен утилизировать сахара и ряд аминокислот: L-инозин, L-арабинозу, L-аспарагин, D-фруктозу, мальтозу, D-маннитол и D-сорбитол. Он не утилизирует лактозу, D-ксилозу, а из фунгицидов – беномил и карбендазим (табл. 1).

Недавно продемонстрировано уникальное свойство штамма 2012В, способного к биодеструкции наноматериалов (Сафронова, Кокшарова, 2018). Попадание наноматериалов в почву и воду приводит к негативным последствиям. В этой связи данный штамм может рассматриваться как потенциальный деструктор и этих углеродсодержащих материалов.

**ПЦР и филогенетический анализ штамма 2012В.** В результате ПЦР получен ДНК фрагмент, содержащий нуклеотидную последовательность (1479 пн) гена 16S рРНК малой субъединицы бактериальной рибосомы.

Филогенетический анализ позволил установить, что последовательность гена 16S рРНК попадает в отдельный кластер, сформированный бактериями *Rhodococcus* spp. и поддерживается тремя референтными штаммами – *R. qingshengii* sp. dj1-6<sup>T</sup> (NR\_043535.1), *R. jialingiae* sp. dj1-6-2<sup>T</sup> (NR\_115708.1) и *R. erythropolis* sp. DSM 43066<sup>T</sup> (X79289) с гомологией >99.9% и со штаммом *R. qingshengii* BLH-Y4 (KF704113) со степенью сходства (99.93%) (рис. 2). Все последовательности гена 16S рРНК, входящие в кластер с последовательностью штамма *Rhodococcus* sp. 2012В, принадлежат к представителям одной монофилетической группы.

**Таблица 1.** Сравнительная фенотипическая характеристика штамма *Rhodococcus* sp. 2012В с референтными штаммами рода *Rhodococcus*

Показатели	<i>R. sp.</i> 2012В	<i>R. qingshengii</i> sp. djl-6 <sup>T</sup> (Xu et al., 2007)	<i>R. jialingiae</i> sp. djl-6-2 <sup>T</sup> (Wang et al., 2010)	<i>R. erythropolis</i> sp. DSM 43066 <sup>T</sup> (Xu et al., 2007)
Источник изоляции образца	Оз. Белое (г. Москва)	Почва овощного поля, загрязненного карбеназимом (провинция Цзянсу, Китай)	Осадки сточных вод очистительных сооружений, производства карбеназима (Цзянсу, Китай)	нд
Цвет колонии	Розовый	Оранжевый	Бледно-розовый	Бледно-розовый
Max NaCl, %	5	5	7	5
pH	6–9.2	5–8	4–9	5–8
Углерод и азот как единственный источник питания				
L-аспарагин	+	–	–	+
Беномил	–	+	+	–
Карбендозим	–	+	+	–
L-инозин	+	нд	нд	нд
L-арабиноза	+	нд	нд	нд
D-фруктоза	+	–	+	+
L-молочная кислота	–	–	–	+
Мальтоза	+	–	–	+
D-маннитол	+	–	+	+
D-сорбитол	+	–	–	+
Сахароза	+	+	–	+
D-ксилоза	–	–	–	+

Примечание. “+” – положительный ответ, “–” – отрицательный, нд – нет данных.

Также видовую идентификацию проводили с помощью сравнения морфологических и физиолого-биохимических признаков с референтными штаммами – *R. qingshengii* djl-6<sup>T</sup>, *R. jialingiae* djl-6-2<sup>T</sup> и *R. erythropolis* DSM 43066<sup>T</sup> (Wang et al., 2010; Xu et al., 2007) (табл. 1).

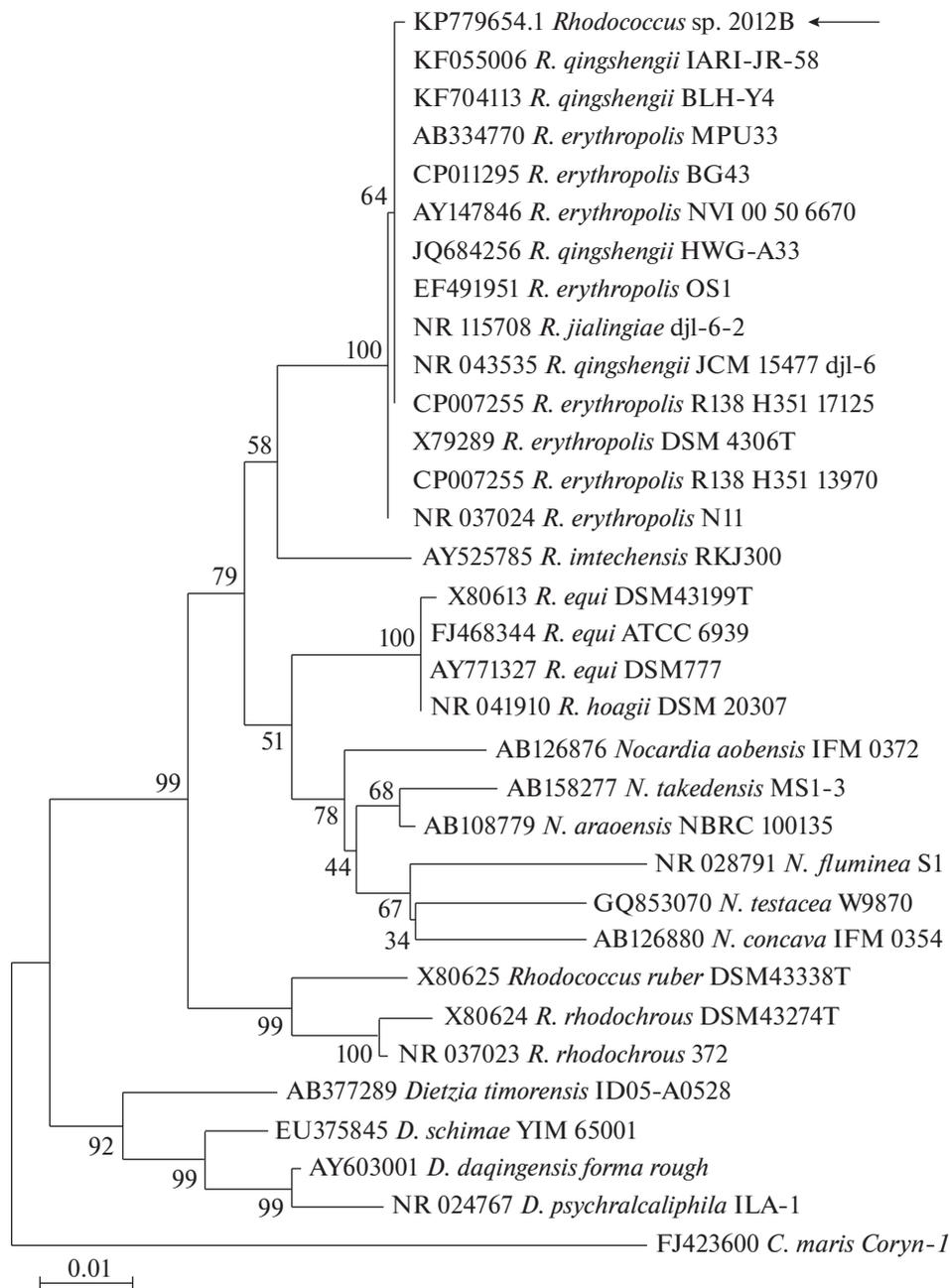
Для уточнения результатов филогенетического анализа, проведенного с использованием рибосомального гена, в качестве дополнительного гена-маркера использовали белок-кодирующую последовательность *alkB* гена. Продукт этого гена – алканмонооксигеназа, обеспечивающая окисление *n*-алканов с длиной углеводородной цепи C<sub>6</sub>–C<sub>17</sub> и катализирующая реакцию деградации углеводов (Чернявская и др., 2012; van Beilen, Funhoff, 2007).

С помощью ПЦР для штамма 2012В получена нуклеотидная последовательность длиной 333 пн, соответствующая фрагменту гена *alkB*, которая позволила построить филогенетическое дерево (рис. 3). Видно, что ближайший родственник

штамма *Rhodococcus* sp. 2012В – штамм *R. qingshengii* BLH-Y4 (KF696707) (идентичность 97.3%), выделенный из почвы Цинхай-Тибетского плато (Xu et al., 2007). Таким образом, уровень сходства последовательностей гена 16SpPHK и *alkB* показал, что по молекулярным таксономическим критериям (Stackebrandt, 2011) штамм 2012В можно отнести к виду *Rhodococcus qingshengii* sp. nov. (Xu et al., 2007).

**Характеристика штамма 2012С.** Клетки грамотрицательные, аэробные, одиночные палочки (рис. 4). На среде ММС с дизельным топливом образуют выпуклые блестящие колонии бежевого цвета с ровным краем, размер клеток 2–3 мкм. На среде Мюллера клетки крупнее (3–5 мкм). Клетки флюоресцируют в проходящем свете. Бактерии давали положительный ответ на каталазу и отрицательный – на кислотоустойчивость.

Состав жирных кислот характеризуется преобладанием длинноцепочечных насыщенных и полиненасыщенных жирных кислот с длиной угле-



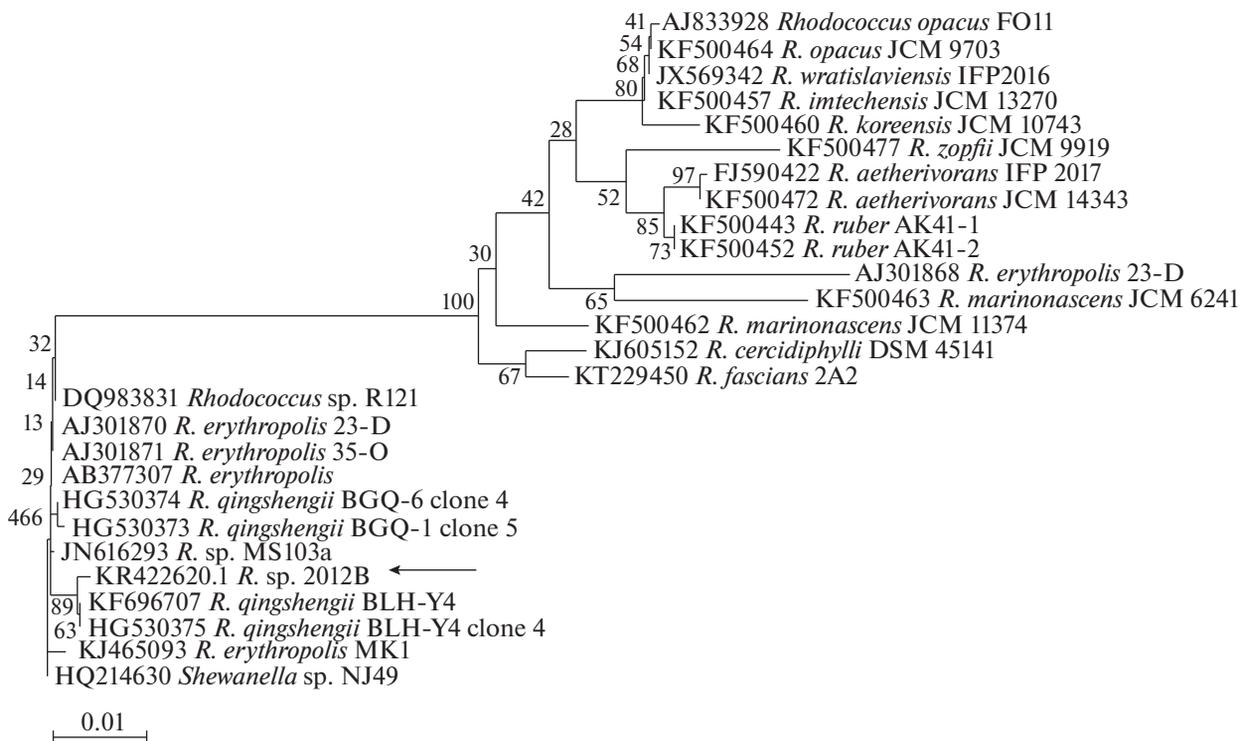
**Рис. 2.** Эволюционные отношения штамма *Rhodococcus* sp. 2012B (KP779654.1) с представителями рода *Rhodococcus* по фрагменту гена 16S рРНК (1286 пн). Эволюционные расстояния рассчитаны методом, описанным в работе Wang et al. (2010), и выражены в единицах количества замен оснований на сайт. Изменение скорости замены оснований в исследованной последовательности моделировали с помощью гамма-распределения (параметр формы = 0.44). В качестве аутгруппы использовали вид *Corynebacterium maris*.

родной цепи  $C_{14:0}$ – $C_{19:0}$ , где наиболее представлено жирными кислотами  $C_{15:0}$  (45%),  $C_{16:0}$  (32%) и  $C_{17:0}$  (9%).

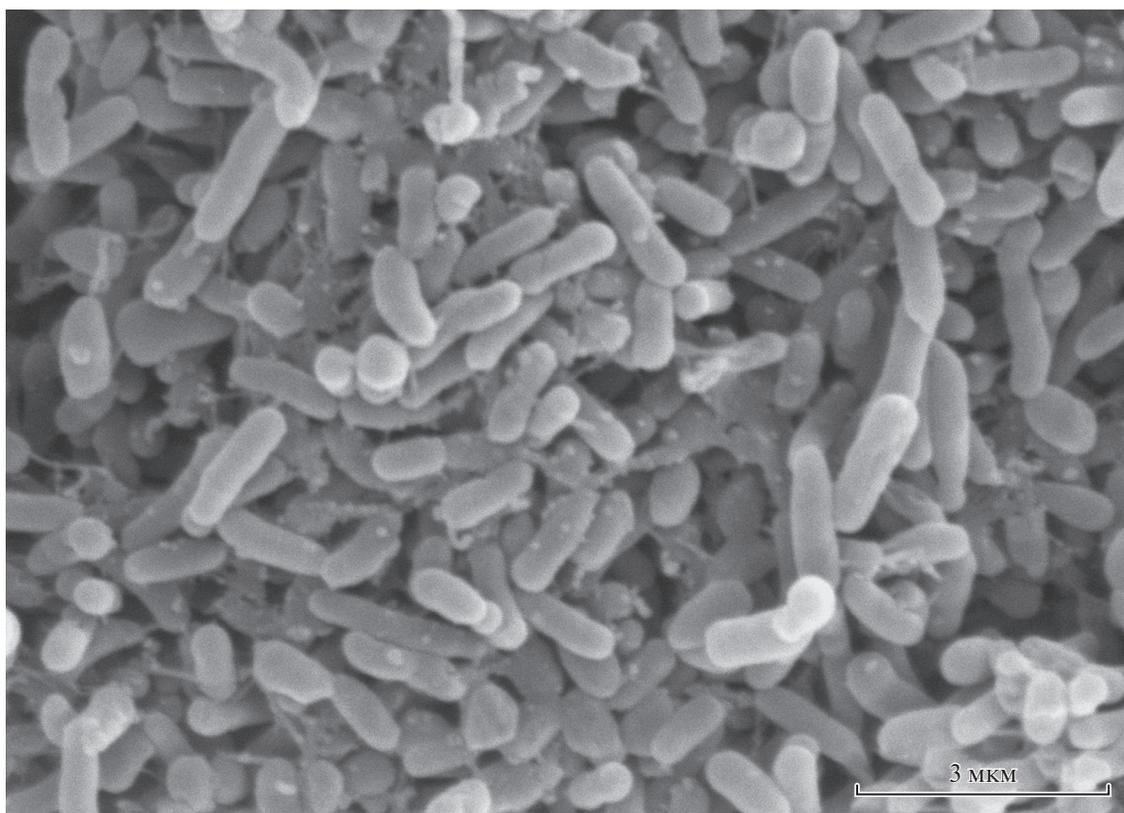
Штамм 2012C способен утилизировать сахара и аминокислоты (L-аспарагин, L-инозин, D-мальтоза, D-сорбитол, L-арабиноза и D-арабитол); не утилизирует лактозу и фунгициды беномил и карбендозим.

**ПЦР и филогенетический анализ штамма 2012C.** В результате ПЦР получен фрагмент ДНК, содержащий нуклеотидную последовательность (936 пн) гена малой субъединицы бактериальной рибосомы 16S рРНК.

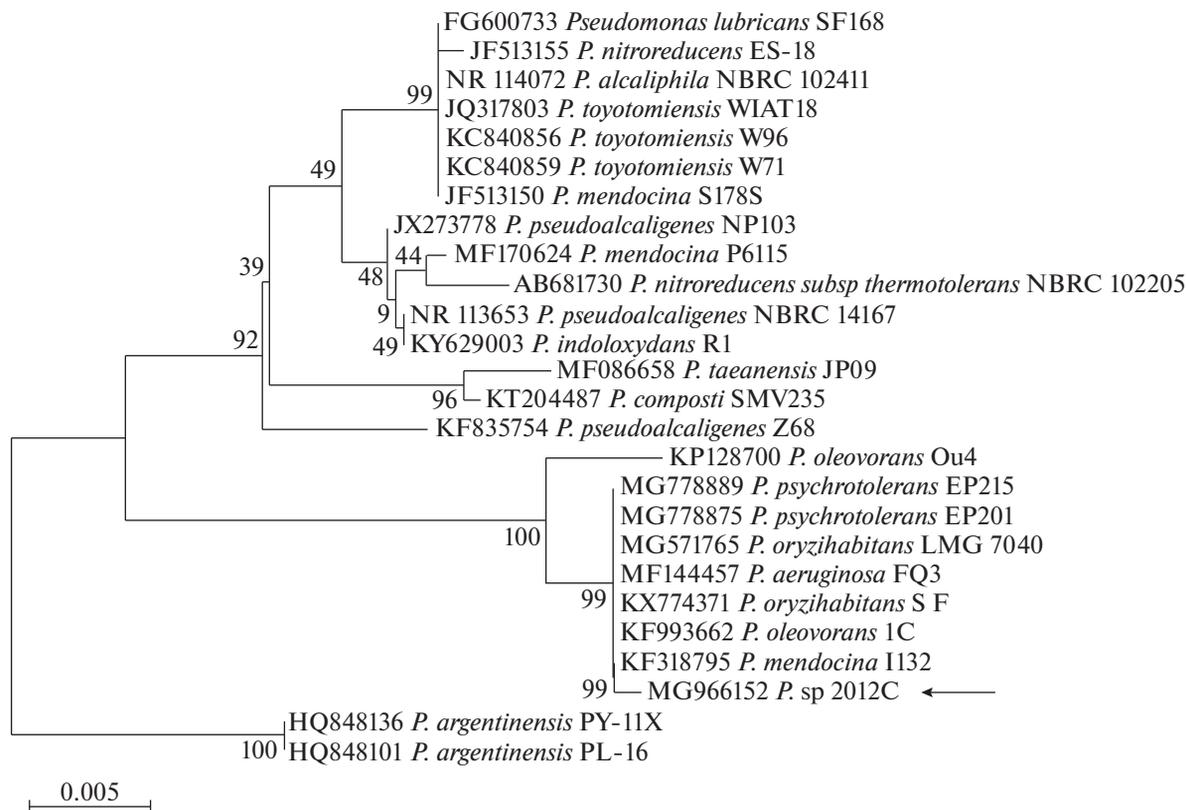
Установлено, что нуклеотидная последовательность гена 16SpРНК наиболее сходна с таковыми различных представителей сем. Pseudomonadaceae



**Рис. 3.** Эволюционные отношения штамма *Rhodococcus* sp. 2012B (KR422620.1) с представителями рода *Rhodococcus* по фрагменту гена *alkB* (272 пн). Эволюционные расстояния рассчитаны с использованием трехпараметрического метода (van Beilen, Funhoff, 2007) и выражены в единицах количества замен оснований на сайт. Изменение скорости замены оснований в исследованной последовательности моделировали с помощью гамма-распределения (параметр формы = 0.41). В качестве аутгруппы использовали штамм NJ49 рода *Shewanella*.



**Рис. 4.** Морфология клеток штамма 2012С (СЭМ).



**Рис. 5.** Эволюционные отношения штамма *Pseudomonas* sp. 2012C (MG966152) с представителями рода *Pseudomonas* по фрагменту гена 16S рРНК (917 пн). Эволюционные расстояния рассчитаны с использованием двух параметрического метода Кимуры (Long et al., 2003) и выражены в единицах количества замен оснований на сайт. Изменение скорости замены оснований в исследованной последовательности моделировали с помощью гамма-распределения (параметр формы = 0.44).

и позволяет отнести штамм 2012C к роду *Pseudomonas* (Proteobacteria, Pseudomonadaceae) (рис. 5). Филогенетический анализ показал, что штамм 2012C сформировал таксономически однородный кластер, в котором представлены штаммы рода *Pseudomonas* с гомологией 99.57%, при этом в кластере объединились бактерии из разных экосистем и разных географических зон. Так, *P. mendocina* (KF318795) выделен из ризосферной почвы в Индии, *P. psychrotolerans* (MG778875) – из бразильского цветка пассифлоры. *P. oryzihabitans* (MG571765.1) из загрязненной почвы в Саудовской Аравии обладает способностью деградировать углеводороды.

Культивирование штамма 2012C проводили на твердой синтетической среде ММС, содержащей в качестве единственного источника углерода летнее дизельное топливо, что свидетельствует о способности штамма 2012C деградировать алифатические углеводороды. С помощью ПЦР при использовании специфических праймеров (Kohn et al., 2002) получена нуклеотидная последовательность длиной ~220 пн, соответствующая

фрагменту гена *alkB*. Полученные результаты дают возможность предположить, что в геноме *Pseudomonas* sp. 2012C присутствуют гены, кодирующие ферменты, отвечающие за окисление алканов с “короткой” углеродной цепью. Таким образом, филогенетический анализ позволил определить штамм *Pseudomonas* sp. 2012C как наиболее близкий к видам *P. psychrotolerans* и *P. oryzihabitans*.

**Выводы.** Из пресного водоема, находящегося в черте г. Москвы, выделены и охарактеризованы культивируемые углеводородокисляющие штаммы. Видовое таксономическое положение штамма *Rhodococcus* 2012B определено как *Rh. qingshengii*, штамм и *Pseudomonas* sp. 2012C наиболее сходны с видами *P. psychrotolerans* и *P. oryzihabitans*. Новые штаммы могут стать основой для создания биопрепаратов, стимулирующих процессы естественного очищения среды от нефтяных углеводородов, в том числе, от наиболее устойчивых полициклических ароматических соединений.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотруднику Института физиологии растений РАН Р.А. Сидорову за помощь при определении состава жирных кислот.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнялась в рамках темы “Физиологическая экология микроорганизмов водных экосистем”, номер госзадания АААА-А16-116021660041-4.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акулова А.Ю., Ильинский В.В., Мошарова И.В. и др. 2014. Состояние гетеротрофного бактериопланктона прибрежья озер Святое и Белое природно-исторического парка “Косинский” (город Москва) в 2011 году // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 16. № 1. С. 1185.
- Кузнецов С.И. 1952. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. Москва: Наука.
- Кузнецов С.И. 1970. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Ленинград: Наука.
- Россолимо Л.Л. 1925. Морфометрия Косинских озер // Труды лимнологической станции в Косине. № 2. С. 3.
- Сафронова Н.А., Кокшарова О.А. 2018. Бактерия *Rhodococcus* sp. – потенциальный деструктор детонационных наноалмазов // Российские нанотехнологии. № 7–8. С. 88.
- Чернявская М.И., Эльгамуди А.А., Туток М.А. 2012. Первичная характеристика бактерий – деструкторов нефти // Вестник Белорусского государственного университета. Т. 2. № 3. С. 44.
- Altschul S.F., Madden T.L., Schäffer A.A. et al. 1997. Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs // Nucleic Acids Res. V. 25. № 17. P. 3389.
- Bergey D.H., Krieg N.R. Holt J.G. 1989. Bergey’s manual of systematic bacteriology. Baltimore, MD: Williams & Wilkins. V. 4. P. 2648.
- Brooijmans R.J.W., Pastink M.I., Siezen R.J. 2009. Hydrocarbon-degrading bacteria: the oil-spill clean-up crew // Microb. Biotechnol. V. 2. № 6. P. 587.
- Cameotra S.S., Singh P. 2008. Bioremediation of oil sludge using crude biosurfactants // Int. Biodeterior. Biodegrad. V. 62. P. 274.
- Das N., Chandran P. 2011. Microbial degradation of petroleum hydrocarbon contaminants: an overview // Biotechnol. Res. Internat. V. 2011. P. 1. 13.
- Felsenstein J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap // Evolution. V. 39. P. 783.
- Fredriksson N.J., Hermansson M., Wilén Britt-Marie. 2013. The choice of PCR primers has great impact on assessments of bacterial community diversity and dynamics in a wastewater treatment plant // PLoS One. V. 8. № 10.
- Hansen J., Møller I. 1975. Percolation of starch and soluble carbohydrates from plant tissue for quantitative determination with anthrone // Anal. Biochem. V. 68. P. 87.
- Huber T., Faulkner G., Hugenholtz P. 2004. Bellerophon: a program to detect chimeric sequences in multiple sequence alignments // Bioinformatics. V. 20. P. 2317.
- Kimura M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences // J. Mol. Evol. V. 16. P. 111.
- Kohno T., Sugimoto Y., Sei K., Mori K. 2002. Design of PCR primers and gene probes for general detection alkane-degrading bacteria // Microbiol. Environ. V. 17. № 3. P. 114.
- Koksharova O., Shubert M., Shestakov S., Cerff R. 1998. Genetic and biochemical evidence for distinct key functions of two highly divergent gapdh genes in catabolic and anabolic carbon flow of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. // Plant Mol. Biol. V. 36. P. 183.
- Kumar S., Stecher G., Li M. et al. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms // Mol. Biol. Evol. V. 35. P. 1547.
- Long G.R., Ayers M.A., Callender E., Van Metre P.C. 2003. Trends in chemical concentration in sediment cores from three lakes in New Jersey and one lake on Long Island, New York. U.S. // Geological Survey. Water-Res. Inv. Rep. V. 02-4272. P. 32.
- Mills A.L., Breule C., Colwell R.R. 1978. Enumeration of petroleum – degrading marine and estuarine microorganisms by the most probable number method // Can. J. Microbiol. V. 24. P. 552.
- Ravikumar P., Mehmood M.A., Somashekar R.K. 2013. Water quality index to determine the surface water quality of Sankey tank and Mallathahalli lake, Bangalore urban district, Karnataka, India // Appl. Water Sci. V. 3. № 1. P. 247.
- Saitou N., Nei M. 1987. The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees // Mol. Biol. Evol. V. 4. P. 406.
- Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. 1989. Molecular cloning: a Laboratory manual. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- Sasser M. 2001. Identification of bacteria by gas chromatography of cellular fatty acids // MIDI Technical Note 101.
- Stackebrandt E. 2011. Molecular taxonomic parameters // Microbiol. V. 32. P. 59.
- van Beilen J.B., Funhoff E.G. 2007. Alkane hydroxylases involved in microbial alkane degradation // Appl. Microbiol. Biotechnol. V. 74. P. 13.
- Wang Z., Xu J., Li Y. et al. 2010. *Rhodococcus jialingiae* sp. nov., an actinobacterium isolated from sludge of a carbendazim wastewater treatment facility // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. V. 60. P. 378.
- Widmer F., Seidler R.J., Gillevet P.M. et al. 1998. A Highly Selective PCR Protocol for Detecting 16S rRNA Genes of the Genus *Pseudomonas* (Sensu stricto) in Environmental Samples // Appl. Env. Microbiol. V. 64. № 7. P. 2545.
- Xu J.L., He J., Wang Z.C. et al. 2007. *Rhodococcus qingshengii* sp. nov., a carbendazim-degrading bacterium // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. V. 57. P. 2754.

## Hydrocarbon-Oxidizing Bacteria from the Urban Lake Beloe (Moscow): Identification and Phylogenetic Analysis

T. R. Kravzova<sup>1,\*</sup>, V. V. Ilinsky<sup>1</sup>, I. V. Lazebnaya<sup>2</sup>, O. E. Lazebny<sup>3</sup>,  
A. U. Akulova<sup>1</sup>, I. V. Mosharova<sup>1,4</sup>, and O. A. Koksharova<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

<sup>2</sup>Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

<sup>3</sup>Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

<sup>4</sup>Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

<sup>5</sup>Belozersky Institute of Physico-Chemical Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

\*e-mail: skypoy-92@mail.ru

Cultured hydrocarbon-oxidizing bacteria were for the first time isolated from bacterioplankton in the urban Lake Beloe (Moscow). The taxonomic position of two bacterial strains (2012B and 2012C) isolated from this lake has been determined. Lipids of the strain 2012B are comprised of C<sub>14:0</sub>–C<sub>19:0</sub> fatty acids, where the most abundant are C<sub>15:0</sub> (54%), C<sub>16:0</sub> (17%), C<sub>17:0</sub> (10%) and 10-methyl C<sub>18:0</sub> (3.5%). Lipids of the strain 2012C are comprised of C<sub>14:0</sub>–C<sub>19:0</sub> fatty acids, where the most abundant are C<sub>15:0</sub> (45%), C<sub>16:0</sub> (32%) and C<sub>17:0</sub> (9%). A phylogenetic analysis of the strain 2012B is performed using the nucleotide sequences of genes 16S rRNA (KP779654.1) and *alkB* (KR422620.1) and is identified as typical member of the genus *Rhodococcus* spp. (Actinobacteria, Nocardiaceae). The combination of molecular identification, biochemical and physiological properties analysis permits to identify the strain 2012B as *Rhodococcus qingshengii* 2012B. A phylogenetic analysis of the strain 2012C is performed using the nucleotide sequences of 16S rRNA (MG966152) and reveals the strain 2012C highest identity (99.57%) with *Pseudomonas psychrotolerans* и *Pseudomonas oryzihabitans*.

**Keywords:** hydrocarbon oxidizing bacteria, phylogenetic analysis, 16S rRNA, *alkB*, White Lake

УДК 581.41

## СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ *Nelumbo nucifera* (Nelumbonaceae) НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА

© 2020 г. Н. П. Савиных<sup>а</sup>, И. А. Коновалова<sup>а</sup>, \*, М. Н. Шаклеина<sup>а</sup>, Е. В. Лелекова<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Вятский государственный университет, Киров, Россия

\*e-mail: S-dulcamara@yandex.ru

Поступила в редакцию 18.04.2019 г.

После доработки 23.05.2019 г.

Принята к публикации 22.07.2019 г.

На основе биоморфологического анализа описана структурная организация *Nelumbo nucifera* Gaertn. Побеговая система представлена полурозеточными поликарпическими вегетативно-генеративными осями; модель побегообразования – моноподиальная полурозеточная. Анатомическое строение стебля, черешка и цветоноса *N. nucifera* соответствует представителям однодольных растений.

**Ключевые слова:** *Nelumbo nucifera*, модульная организация, побеговая система, модель побегообразования, моноподий, центр закрепления, анатомическое строение органов

DOI: 10.31857/S032096522003016X

### ВВЕДЕНИЕ

*Nelumbo nucifera* Gaertn. (лотос орехоносный) – представитель сем. Лotosовые (Nelumbonaceae) класса Двудольные. Согласно классификации И.Г. Серебрякова (Серебряков, 1964), он гидрофит, относится к типу плавающих и подводных трав, хорошо переносит временное понижение уровня воды, оказываясь на суше (Папченков, 1985, 2003). Растению свойственна гетерофиллия: наряду с подводными сидячими чешуевидными у него присутствуют плавающие и поднимающиеся за счет длинных черешков высоко над водой листья с округло-щитковидными листовыми пластинками. Чешуевидные листья плотно охватывают молодые почки, выполняют функцию специализированной почечной чешуи, после развертывания почки в побег отмирают (разрушаются). Цветки крупные, одиночные, пазушные, обоеполые, ярко-розовые.

*N. nucifera* встречается в Китае, Индокитае, на п-ове Индостан, в Индии, на о. Цейлон, в южной Японии, на о-вах Малайского архипелага, Филиппинских о-вах, в Австралии, Республике Азербайджан, Иране (Крюкова, Снигиревская, 2008; Куприянова, 2016).

Территория России включается в северную часть ареала *N. nucifera*. В европейской части страны лотос распространен по берегам Каспийского моря (Гроссгейм, 1940; Снигиревская, 1988), в дельте р. Волга (Лабутина, Балдина, 2009). На Дальнем Востоке он растет в бассейне среднего и нижнего течения р. Амур, в дельте р. Зея, в старицах рек Бу-

рея, Тунгуска, Уссури, на Приханкайской низменности и на о. Путятин (Качура, 1981; Крюкова, 2000; Кудрин, 1990, 2003; Куренцова, 1968; Харкевич и др., 1995). В результате интродукции *N. nucifera* появился в ряде лиманов в дельте р. Кубань и на побережье Азовского моря, где к настоящему времени образует обширные заросли (Лисицына, Папченков, 2000). В Краснодарском крае лотос орехоносный растет в Темрюкском районе, в Долине лотосов (Куприянова, 2016).

*N. nucifera* культивируется в ботанических садах г. Санкт-Петербург (Санкт-Петербургский государственный университет), г. Краснодар (Кубанский госуниверситет) и в дендрарии г. Сочи (Растения..., 2005). Он занесен в Красную книгу РФ (Крюкова, Снигиревская, 2008) со статусом III, региональные Красные книги Астраханской (Красная..., 2004) и Амурской областей (Красная книга..., 2009), Еврейской АО (Красная..., 2006), Хабаровского края (Красная..., 2008) и др. Охраняется на территориях заповедников Астраханский, Хинганский, Ханкайский и ряда памятников природы (Троицкий, 1953; Шехов, 1998).

*N. nucifera* в природе предпочитает заболоченные водоемы с проточной водой и медленным течением (Куренцова, 1968). Встречается по мелководьям (глубиной ≤2–2.5 м) рек и озер, имеющих мощный слой илистых донных отложений. Корневища лотоса располагаются в непромерзающем иле, что позволяет растению выносить морозы до –30°C (Куприянова, 2016). При благоприятных условиях лотос орехоносный часто образует мо-

нодоминантные заросли и выступает в качестве эдификатора сообществ водных растений.

К лимитирующим факторам, ограничивающим существование *N. nucifera*, относят загрязнение поверхностных вод, гидротехническое строительство, мелиоративные работы в поймах рек, выпас, рекреационные нагрузки, а также применение удобрений на площади возделывания риса, что ведет к нарушению естественных местообитаний. Лотос страдает от сбора цветков, плодов и подземных органов, которые поедают кабан и ондатра. Изменения условий среды, приводящие к полному осушению озер, также сокращают его ареал.

*N. nucifera* – один из древнейших представителей цветковых растений, реликт третичной флоры (Куренцова, 1968). Известен с древних времен своей пищевой и фармакологической ценностью (Куприянова, 2016). В связи с этим в настоящее время большое внимание уделяется вопросам генетики, интродукции и акклиматизации *N. nucifera*, мониторинга его распространения, влияния на состояние водоемов, практического применения (Кудрин, 1990, 2003; Куприянова, 2016; Лабутина, Балдина, 2009; Троицкий, 1953; Чуйков, 2013; Шехов, 1998; Ahn et al., 2014; Chaudhuri, Singh, 2013; Diao et al., 2016; Ki et al., 2009; Rho, Yoon, 2017).

Работы по биоморфологии и анатомии неизвестны. Однако именно такие данные позволяют определять запасы, состояние, возможное использование, а также охрану, воспроизведение ценопопуляций и создание искусственных плантаций вида с сохранением основных экосистемных функций естественных водоемов.

Цель работы – изучить структуру побеговой системы и анатомию органов *N. nucifera* на северной границе ареала в европейской части России.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Побеговые системы *N. nucifera* исследованы в посадках в дельте р. Волги в окрестностях с. Самосделка Астраханской обл. в августе 2017 г. В лабораторных условиях проведен анализ побеговых систем, промежуточных почек и поперечных срезов стебля, черешка и цветоноса. В результате натурных исследований изучено 32 особи, для камеральной обработки изъято десять побеговых систем.

За основу исследования принят разработанный И.Г. Серебряковым (Серебряков, 1952, 1954) на базе сравнительно-морфологического метода способ описания конкретных структур, модель побегообразования оценена в соответствии с подходами Т.И. Серебряковой (Серебрякова, 1977, 1981), модульная организация – согласно представлениям Н.П. Савиных (Савиных, 2002). Жиз-

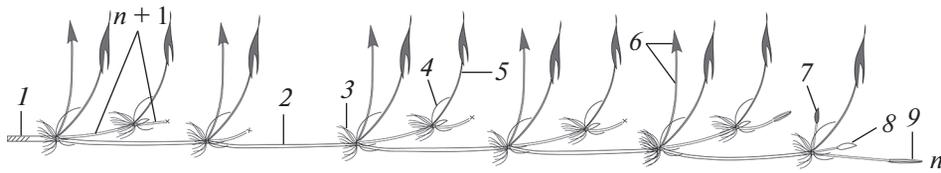
ненная форма охарактеризована в соответствии с классификацией И.Г. Серебрякова (Серебряков, 1964), экологическая группа – по В.Г. Папченкову (Папченков, 1985, 2003). Для лучшего микроскопирования анатомические срезы окрашивали по методу Мейле – перманганатная реакция (Барыкина и др., 2004). В дальнейшем их анализировали, используя микроскоп Motic VA300 со встроенным видеоокуляром.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

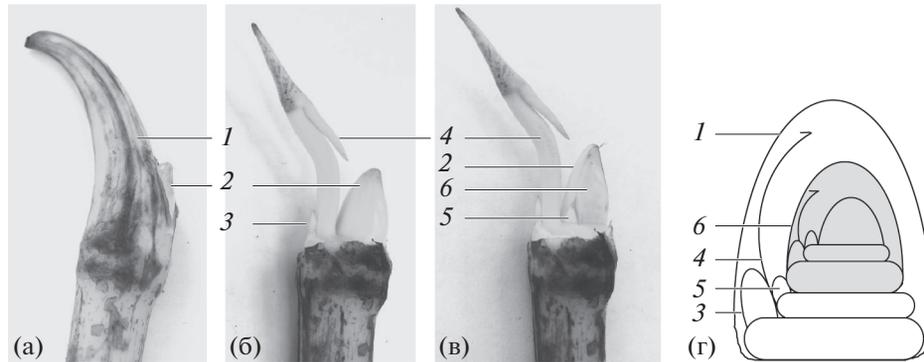
Из грунта было изъято несколько побеговых систем. Они состояли из оси *n*-го порядка длиной до 7 м с сформировавшимися центрами закрепления в каждом узле и отходящими от них боковыми осями длиной до 3 м (рис. 1). Междоузлия главной оси длинные (до 1 м) и толстые (до 1.8 см). У боковых осей они того же строения, но короче и тоньше. В побеговой системе *N. nucifera* закономерно и последовательно чередуются два элементарных модуля. Первый образован длинным междоузлием, узлом с чешуевидным листом и генеративной пазушной почкой или без нее (у боковых осей). Он обеспечивает расселение и репродукцию растения. Далее следует второй элементарный модуль из короткого междоузлия, узла с листом срединной формации и почкой или побегом замещения в его пазухе. Этот модуль служит в основном для ассимиляции, ветвления, заполнения пространства, занятого исходной осью. Структура из модулей повторяется ритмично и закономерно в течение всего вегетационного сезона, соответствует элементарному побегу (Грудзинская, 1960), формирующемуся за один период роста.

Развитие побеговых систем определяется строением почек лотоса. Мы изучили почки побегов всех порядков ветвления в собранных побеговых системах. Они размером 5 × 1.8 см, имеют на поверхности мясистый чешуевидный лист (рис. 2а). В его пазухе находится генеративная почка (рис. 2б). Далее располагается зачаток воздушного листа с особой структурой из двух почек, закрытых общей чешуей (рис. 2в). Меньшая по размеру почка представляет собой пазушную почку листа срединной формации. В будущем она реализуется в побег замещения, выполняющий функцию ветвления и расселения (у этих побегов мы не наблюдали цветков и плодов). Более крупная почка – апикальная, вегетативно-генеративная, в ней заложены структуры двух элементарных модулей следующего кванта роста и конус нарастания (рис. 2г).

Развитие апикальной почки начинается с формирования длинного междоузлия и разворачивания воздушного листа. Чешуевидный лист при этом разрывается, верхушка оси отдалается от исходного центра за счет формирования длинного



**Рис. 1.** Фрагмент побеговой системы *N. nucifera*:  $n$ ,  $n + 1$  – порядки ветвления побегов; 1 – отмирающая часть побега; 2 – часть побега текущего года; 3 – придаточные корни; 4 – чешуевидный лист; 5 – воздушный лист; 6 – цветок; 7 – генеративная почка; 8 – вегетативная почка; 9 – вегетативно-генеративная почка.



**Рис. 2.** Промежуточная почка *N. nucifera*: а – с чешуевидным листом, б – без чешуевидного листа, в – продольный разрез через структуры, г – схема строения (серым цветом отмечен один квант роста). 1 – чешуевидный лист, 2 – почки, закрытые чешуевидным листом, 3 – генеративная почка, 4 – воздушный лист, 5 – вегетативная почка, 6 – вегетативно-генеративная почка.

междоузлия первого элементарного модуля следующего кванта роста. Позднее одновременно развиваются обе боковые структуры: цветок и побег замещения. Образуются узловы придаточные корни. Так формируется центр закрепления *N. nucifera* (рис. 3а). Он состоит из двух сближенных узлов с разрушившимся чешуевидным листом и листом срединной формации, основной цветоножки, бокового побега замещения и длинного междоузлия следующего элементарного побега, узловых придаточных корней (рис. 3б). У таких структур нет почек для формирования побегов в будущем. По-видимому, основная функция их – это закрепление, минеральное питание и репродукция. В них все реализуется здесь и сейчас.

К концу вегетационного сезона нарастание осей прекращается, в стебле апикальных почек откладывается крахмал, формируются специализированные диаспоры, подобные турионам, которые обеспечивают перезимовку и вегетативное размножение. Именно эти структуры используются в пищу.

Морфологическая целостность особи длится не более двух лет и может прекратиться в конце первого вегетационного сезона в ходе морфологической дезинтеграции при разрушении длинных междоузлий и отделении парциальных структур в виде центров закрепления и диаспор.

Таким образом, *N. nucifera* расселяется за счет длинных междоузлий, а размножается вегетативно путем их разрушения (неспециализированная морфологическая дезинтеграция) и специализированными диаспорами.

Традиционно это растение в определителях и флорах называют многолетним. Детальный морфологический анализ показал, что многолетние части в структуре особей у *N. nucifera* отсутствуют из-за раннего морфологического распада особей. Поэтому большую часть своей жизни растение существует в виде клона, состоящего из отдельных недолго живущих особей вегетативного происхождения. Заросли *N. nucifera* формируются за счет высокой энергии вегетативного размножения с образованием потомков с многочисленными длинными придаточными корнями. Это обеспечивает длительное существование растения на занятой территории. На основании вышеизложенного жизненную форму лотоса определяем как поликарпик; летне-зеленый вегетативно подвижный полицентрический малолетник с моноподиальной полурозеточной моделью побегообразования и ранней неспециализированной морфологической дезинтеграцией.

Специфические особенности *N. nucifera* определены и на тканевом уровне. Согласно общепринятым представлениям, в строении стебля выде-

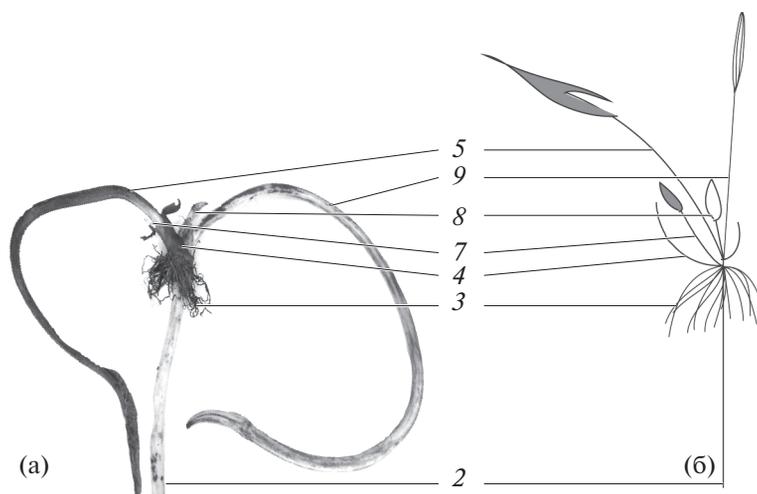


Рис. 3. Центр закрепления *N. nucifera*: а – внешний вид; б – схема; условные обозначения см. на рис. 1.

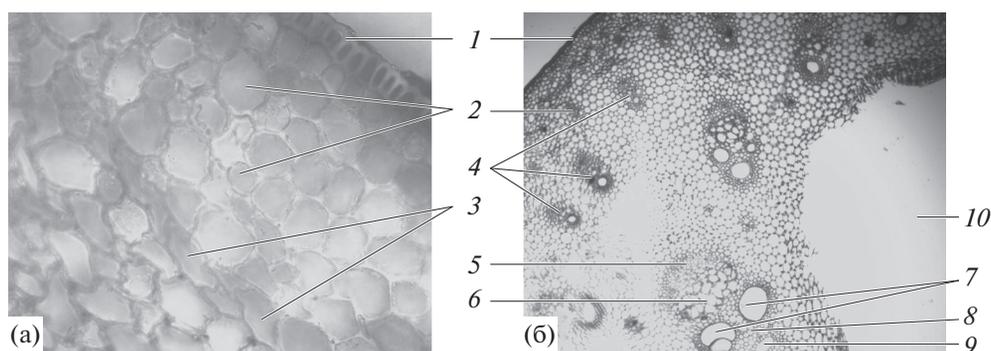


Рис. 4. Эпидерма с первичной корой (а) и фрагмент поперечного среза стебля (б) *N. nucifera*. 1 – клетки эпидермы, 2 – округлые паренхимные клетки первичной коры, 3 – уплощенные паренхимные клетки первичной коры, 4 – проводящие пучки, 5 – склеренхима, 6 – флоэма, 7 – сосуды ксилемы, 8 – древесинная паренхима, 9, 10 – воздухоносные полости.

ляют три анатомо-топографические зоны: покровную ткань, первичную кору и центральный цилиндр.

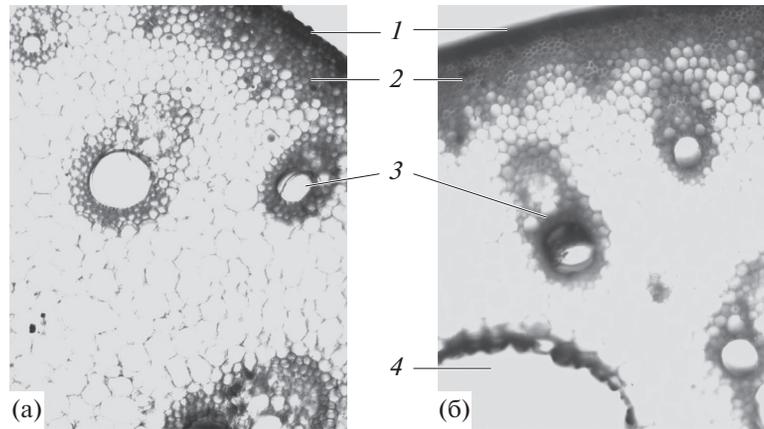
Покровная ткань представлена эпидермой, ее клетки на поперечном срезе имеют цилиндрическую форму. Клеточные стенки утолщены с наружной и боковых сторон, что обеспечивает их прочность и противостояние на разрыв (рис. 4а).

Первичная кора занимает небольшой объем стебля, слагается пятью-шестью слоями клеток округлой или неправильной формы, близкой к ней (рис. 4а). Некоторые из них уплощаются и приобретают неправильную прямоугольную либо близкую к шиловидной форму (рис. 4а). Кора представлена только паренхимными клетками без включения механических элементов, видимо, из-за условий местообитания растения: ось располагается горизонтально, а цветки и листья поддерживаются выталкивающей силой воды.

Глубже расположена стела, не отделенная от первичной коры эндодермой, так как последняя не выражена. Проводящие пучки, в отличие от типичных для двудольных растений, располагаются в несколько концентрических кругов. Ближе к центральной полости их размеры увеличиваются, в тканях паренхимы между пучками образуются крупные межклетники (рис. 4б). Паренхимные клетки содержат много крахмальных зерен, что обеспечивает запас питательных веществ и в стебле.

Сосудисто-волокнистые пучки коллатеральные закрытые, что несвойственно для двудольных. Они имеют небольшую механическую обкладку из склеренхимы (рис. 4б). Проводящие ткани представлены ксилемой и флоэмой, камбий между ними отсутствует.

Флоэма составлена ситовидными трубками, клетками спутницами и лубяной паренхимой (рис. 4б, б). Ксилема включает два крупных сосу-



**Рис. 5.** Фрагмент поперечного среза цветоножки (а) и черешка листа (б) *N. nucifera*. 1 – покровная ткань, 2 – склеренхима, 3 – проводящие пучки, 4 – воздухоносная полость.

да, у мелких пучков может быть один (рис. 4б, 7). Также в состав пучка входит воздухоносная полость.

Таким образом, строение сосудисто-волокнистого пучка *N. nucifera* типично для проводящих пучков однодольных растений.

Цветоножка и черешок ассимилирующего листа имеют одинаковое строение и расположение тканей (рис. 5). Покровная ткань, как и в стебле, представлена эпидермой идентичного строения. Под ней расположен слой механической ткани – склеренхимы, который не выражен в стебле. Появление этой ткани в структуре органов связано с их вертикальным, а также с внутриводным положением и обеспечивает поддержание листьев с крупными листовыми пластинками и цветка. Дальнейшее строение внутренней структуры идентично описанному в стебле.

Внутреннее строение стебля, черешка воздушного листа и цветоноса имеет строение, типичное для однодольных растений, что противоречит принадлежности *N. nucifera* к классу двудольных. Неравномерное утолщение клеточных стенок эпидермы, наличие склеренхимы вокруг проводящих пучков стебля и в первичной коре черешка и цветоноса, крупные воздухоносные полости обеспечивают успешное произрастание лотоса в воде.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Побегообразование лотоса аналогично квантированному росту, описанному для наземных древесных и травянистых растений (Серебрякова, 1971; Шилова, 1988; Шмидт, 1968), а также водных трав (Лапиров, 2008). Квантированность роста у лотоса определяется, видимо, чередованием процессов расселения/цветения и ассимиляции, когда цветки образуются в пазухе чешуе-

видного листа модуля с длинным междоузлем каждый раз после разворачивания ассимилирующего листа. В результате побеговая система *N. nucifera* состоит из полурозеточных поликарпических (из-за многократного одновременного заложения цветков в структуре элементарных побегов в течение вегетационного сезона) вегетативно-генеративных осей, развивающихся по моноподиальной полурозеточной модели побегообразования.

Побегообразование *N. nucifera* с периодическим формированием ритмически развивающихся репродуктивных структур, непрерывным образованием за вегетационный период нескольких следующих друг за другом побегов ветвления и растянутым периодом семенной репродукции аналогично итеративному ветвлению (термин по: Troll, 1964) водных трав. Сходство состоит в ритмичном образовании побегов и их типе. Отличие наблюдается в способе нарастания побеговых систем: моноподиальное с образованием элементарных побегов у лотоса и симподиальное с формированием побегов замещения – при типичном итеративном ветвлении. Более того у побеговых систем лотоса с образованием элементарных побегов не увеличивается число функционально единых осей. По пути типичного итеративного ветвления других водных трав у лотоса образуются побеги замещения. Они формируются одновременно с нарастанием главной оси, в то время как при симподиальном нарастании главная ось прекращает свое развитие. В результате за один вегетационный сезон формируются побеговые системы в виде моноподиев нескольких порядков ветвления, а растение быстро не только занимает значительные пространства, но и заполняет их за счет развития боковых осей.

**Выводы.** *N. nucifera* – древнейший представитель цветковых растений из числа вторично вод-

ных трав, сохранивший исходные признаки этой группы. В их числе – квантированное моноподиальное нарастание с образованием элементарных побегов в сочетании с итеративным ветвлением, за счет чего растение не только занимает пространство, но и осваивает его. По-видимому, структурные единицы из двух элементарных модулей, возникающих ритмически и закономерно в ходе моноподиального нарастания, у *N. nucifera* можно признать промежуточными модулями (термин по: Бобров, 2008), еще одной их категорией наряду с элементарными и универсальными (одноосными побегами). Анатомическое строение стеблей, черешков и цветonoсов лотоса с типичной структурой таковых у эволюционно более продвинутых растений из класса Однодольные демонстрирует гетерохронию – разновозрастность признаков в пределах одного таксона. Поскольку настоящее исследование проведено на небольшом объеме материала в виду охраны вида, требуется дальнейшее изучение *N. nucifera*, в частности его сезонного развития и онтоморфогенеза.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование проведено при финансовой поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований № 16–04–01073.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г. и др. 2004. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. Москва: Изд-во МГУ.
- Бобров Ю.А. 2008. Промежуточный модуль – вспомогательный уровень морфологического анализа // Вестник Тверского государственного университета. Сер. биология и экология. № 9. С. 16.
- Гроссгейм А.А. 1940. Лотос в СССР // Бот. материалы Гербария Бот. ин-та АН СССР. Т. 8. Вып. 4–9. С. 130.
- Грудзинская И.А. 1960. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Бот. журн. Т. 45. № 7. С. 968.
- Качура Н.Н. 1981. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. Москва: Наука.
- Красная книга Амурской области: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. 2009. Благовещенск: Изд-во Белорус. гос. пед. ун-та.
- Красная книга Астраханской области: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты животного и растительного мира. 2004. Астрахань: Нижневолжский центр экологического образования.
- Красная книга Еврейской автономной области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. 2006. Новосибирск: АРТА.
- Красная книга Хабаровского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. 2008. Хабаровск: Издательский дом “Приамурские ведомости”.
- Крюкова М.В. 2000. Флористические находки на Среднеамурской низменности // Бот. журн. Т. 85. № 11. С. 122.
- Крюкова М.В., Снигиревская Н.С. 2008. Семейство Лотосовые – Nelumbonaceae // Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). Москва: Товарищество научных изданий КМК. С. 348.
- Кудрин С.Г. 1990. Водные реликты Хинганского государственного заповедника // Бот. журн. Т. 75. № 10. С. 1461.
- Кудрин С.Г. 2003. Динамика восстановления *Nelumbo komarovii* (Nelumbonaceae) на юго-востоке Амурской области // Бот. журн. Т. 88. № 8. С. 83.
- Куприянова Н.Б. 2016. Краснодарский лотос: успешность интродукции и акклиматизации // Ресурсы региона: культурно-историческое развитие в контексте науки и образования. Славянск-на-Кубани: Кубанский государственный университет. С. 248.
- Куренцова Г.Э. 1968. Реликтовые растения Приморья. Ленинград: Наука.
- Лабутина И.А., Балдина Е.А. 2009. Мониторинг распространения лотоса в дельте Волги // Вестник Московского университета. Сер. 5: География. № 9. С. 27.
- Лапиров А.Г. 2008. Явление квантированности роста в метамерной организации побега некоторых представителей семейства Alismataceae Vent. // Вестник Тверского государственного университета. Серия “Биология и экология”. Вып. 9. С. 122.
- Лисицына Л.И., Папченков В.Г. 2000. Флора водоемов России: Определитель сосудистых растений. Москва: Наука.
- Папченков В.Г. 1985. О классификации макрофитов водоемов // Экология. № 6. С. 8.
- Папченков В.Г. 2003. О классификации растений водоемов и водотоков // Гидробиология: методология, методы: Матер. Школы по гидробиологии. Рыбинск: Дом печати. С. 23.
- Растения Красной книги России в коллекциях ботанических садов и дендрариев. 2005. Москва: Гл. бот. сад РАН; Тула: Гриф и К.
- Савиных Н.П. 2002. Модули у растений // Тез. докл. II Междунар. конф. по анат. и морфол. растений. Санкт-Петербург: Ботанический ин-т им. В.Л. Комарова РАН. С. 95.
- Серебряков И.Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. Москва: Сов. наука.
- Серебряков И.Г. 1954. О методах изучения ритмики сезонного развития растений в стационарных геоботанических исследованиях // Уч. записки МГПИ им. В.П. Потемкина. Т. 37. Вып. 2. С. 3.
- Серебряков И.Г. 1964. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Т. 3. Москва: Наука. С. 148.
- Серебрякова Т.И. 1971. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. Москва: Наука.
- Серебрякова Т.И. 1977. Об основных “архитектурных моделях” травянистых многолетников и модусах

- их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 82. № 5. С. 112.
- Серебрякова Т.И. 1981. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы, структура, спектры, эволюция. Москва: Наука. С. 161.
- Снигиревская Н.С. 1988. Лотос орехоносный. *Nelumbo nucifera* Gaertn. // Красная книга РСФСР (растения). Москва: Росагропромиздат. С. 291.
- Троицкий С.К. 1953. Лотос в Кубанских лиманах // Природа. № 9. С. 119.
- Харкевич С.С., Старченко В.М., Дарман Г.Ф. и др. 1995. Редкие и исчезающие растения Амурской области. Благовещенск: Изд-во Амур. бот. сада НЦ ДВО РАН.
- Чуйков Ю.С. 2013. Лотос орехоносный в дельте Волги – охрана и возможное использование // Астраханский Вестник экологического образования. № 3(25). Астрахань: Нижневолжский экоцентр. С. 145.
- Шехов А.Г. 1998. Интродукция лотосов на Кубани // Природа. № 6. Москва: Наука. С. 37.
- Шилова Н.В. 1988. Ритмы роста и пути структурной адаптации тундровых растений. Ленинград: Наука.
- Шмидт В.М. 1968. О квантированности роста и органогенеза у растений // Вестн. ЛГУ. Вып. 1. № 3. С. 99.
- Ahn J.H., Kim S.B., Kim E.S. et al. 2014. A new flavolignan from *Nelumbo nucifera* leaves // Chem. Nat. Compd. V. 50. № 6. P. 998.
- Chaudhuri P.K., Singh D. 2013. A new triterpenoid from the rhizomes of *Nelumbo nucifera* // Natural Product Research. V. 27. № 6. P. 532.
- Diao Y., Li G.L., Yu A.Q. et al. 2016. Cloning and characterization of the UBC gene from lotus (*Nelumbo nucifera*) // Genet. Mol. Res. V. 15. № 3. P. 1.
- Ki H.K., Sang W.C., Shi Y.R. et al. 2009. Phytochemical constituents of *Nelumbo nucifera* // Nat. Prod. Sci. V. 15. № 2. P. 90.
- Rho T., Yoon K.D. 2017. Chemical Constituents of *Nelumbo nucifera* Seeds // Nat. Prod. Sci. V. 23. № 4. P. 253.
- Troll W. 1964. Die Infloreszenzen. B. 1. Jena: Fischer.

## Structural Organization of *Nelumbo nucifera* on the Northern Border of the Range

N. P. Savinykh<sup>1</sup>, I. A. Konovalova<sup>1, \*</sup>, M. N. Shakleina<sup>1</sup>, and E. V. Lelekova<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Vyatka State University, Kirov, Russia

\*e-mail: S-dulcamara@yandex.ru

The structural organization of *Nelumbo nucifera* is described on the basis of the biomorphological analysis. The shoot system is represented by semirosette polycarpic vegetative-generative axes; the shoot formation model is monopodial semirosette. The anatomy structure of the stem, petiole and peduncle *N. nucifera* corresponds to representatives of monocotyledon plants.

**Keywords:** *Nelumbo nucifera*, modular organization, shoot system, sprout formation model, monopodium, anchoring center, anatomy structure of organs

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС,  
ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.587(275.2):591

МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ СОСТАВА  
И ОБИЛИЯ ЗООПЛАНКТОНА ВОДОХРАНИЛИЩ р. КАМЫ

© 2020 г. В. И. Лазарева<sup>а</sup>, \*

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

\*e-mail: lazareva\_v57@mail.ru

Поступила в редакцию 24.07.2018 г.

После доработки 27.11.2018 г.

Принята к публикации 09.04.2019 г.

В августе 2016 г. исследован пелагический зоопланктон (Cladocera, Copepoda, Rotifera) и меропланктон (велигеры моллюсков рода *Dreissena*) четырех водохранилищ р. Камы (Камского, Воткинского, Нижнекамского и камской части Куйбышевского). Обнаружено 108 видов, выявлено 14 новых для р. Камы, в том числе пять ракообразных – вселенцев из Каспийского моря. Три из них (*Heterocope caspia*, *Eurytemora caspica* и *Cercopagis pengoi*) продвинулись на север до Камского водохранилища, два (*Cornigerius maeoticus* и *Calanipeda aquaedulcis*) достигли верховьев Камского плеса Куйбышевского водохранилища. Установлено, что пять южных видов (*Heterocope caspia*, *Diaphanosoma orghidani*, *Pompholyx sulcata*, *Conochiloides coenobasis* и *Asplanchna henrietta*), впервые обнаруженных в р. Каме в 2016 г., локально формируют высокую численность. Летняя биомасса зоопланктона составляет в среднем 1.8 г/м<sup>3</sup> в Камском водохранилище, 1.3 г/м<sup>3</sup> в Нижнекамском, 1.0 г/м<sup>3</sup> в Воткинском и 0.5 г/м<sup>3</sup> в Куйбышевском, ее уровень близок к таковому в 2000-х гг. Обсуждаются смены видов, биоинвазии, особенности пространственного распределения и многолетние изменения биомассы зоопланктона.

**Ключевые слова:** река Кама, водохранилища, зоопланктон, меропланктон, состав, структура, обилие, виды-вселенцы

**DOI:** 10.31857/S0320965220030110

ВВЕДЕНИЕ

Река Кама – левый, самый крупный и многоводный приток р. Волги, до зарегулирования длины реки была >2000 км, среднемноголетний расход воды в нижнем течении >4000 м<sup>3</sup>/с (Волга..., 1978). Каскад водохранилищ р. Камы создан в период 1954–1979 гг. (Эдельштейн, 1998). Еще в 1970-х гг. отмечали большое влияние зоопланктона р. Камы на состав и структуру сообщества р. Волги ниже ее слияния с р. Камой (Волга..., 1978).

К настоящему времени наиболее изучен зоопланктон верхних Камского и Воткинского водохранилищ (Алексеевнина, Преснова, 2017; Кортунова, 1983; Кортунова, Галанова, 1988; Кузнецова, 2015; Поскрякова, 1977; Преснова, Хулапова, 2015; Селеткова, 2015) существенно менее – Нижнекамского водохранилища и Камского плеса Куйбышевского (Куйбышевское..., 1983, 2008; Поскрякова, 1977). В августе 1975 г. в рамках экспедиции Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН были обследованы водохранилища р. Камы от ее слияния с р. Волгой до устья р. Вишера, зоопланктон всех

четырёх водохранилищ описан Н.П. Поскряковой (1977).

Несмотря на большое количество публикаций о зоопланктоне двух верхних камских водохранилищ, до сих пор отсутствует анализ многолетней динамики его состава и структуры. В большинстве работ лишь констатировано состояние сообщества на момент исследования. Вместе с тем в волжских водохранилищах и других водоемах отмечено существенное изменение этих характеристик (биоинвазии, смены доминантов, увеличение доли ветвистоусых и веслоногих ракообразных, продуктивности сообщества), которое вызвано трансформацией экосистем на фоне потепления климата (Лазарева и др., 2018а, 2018б; Фефилова и др., 2014; Adrian et al., 2006; Lazareva, Sokolova, 2015). Установлено быстрое продвижение на север по р. Волге понто-каспийских ракообразных, ряд которых стали массовыми в Куйбышевском водохранилище и водоемах р. Камы (Лазарева и др., 2018а, 2018б; Тимохина, 2000; Lazareva, 2019).

Цель работы – дать анализ динамики состава и структуры пелагического зоопланктона водохра-

нилищ р. Камы за >40 лет с использованием собственных и литературных данных.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Район исследования.** Зарегулированный участок р. Камы расположен ниже устья р. Вишера и включает три водохранилища (Камское, Воткинское и Нижнекамское), схема их расположения приведена в работе Беляевой и др. (2018). Обширная устьевая область р. Камы после заполнения на р. Волге Куйбышевского водохранилища сформировала два из восьми его плесов (Камский и Волго-Камский) (Дзюбан, 1960). Трофический статус всех камских водохранилищ в летнюю межень 2016 г. по содержанию хлорофилла *a* в планктоне определен как эвтрофный, по сумме хлорофилла и феопигментов в донных осадках Камское водохранилище – эвтрофное, Воткинское и Нижнекамское – мезотрофные (Беляева и др., 2018).

Камское (Пермское, Верхнекамское) водохранилище – верхнее в системе р. Камы, заполнено в 1954 г. Его площадь 1915 км<sup>2</sup>, средняя глубина 6.4 м (максимальная 30 м), коэффициент условного водообмена 4.4 год<sup>-1</sup> (Эдельштейн, 1998). Ниже по реке между городами Пермь и Чайковский расположено Воткинское водохранилище, созданное в 1966 г. Его площадь 1120 км<sup>2</sup>, средняя глубина 8.4 м (максимальная 28 м), коэффициент условного водообмена 5.7 год<sup>-1</sup> (Эдельштейн, 1998). В 1979 г. между городами Чайковский и Набережные Челны создано Нижнекамское водохранилище, которое до сих пор не заполнено до проектной отметки и транзитом пропускает сток р. Кама в Куйбышевское водохранилище. Площадь водоема 1000 км<sup>2</sup>, средняя глубина 8.0 м (максимальная 14 м), коэффициент условного водообмена 6.6 год<sup>-1</sup> (Эдельштейн, 1998). Куйбышевское – одно из крупнейших долинных водохранилищ Средней Волги заполнено в 1957 г. Площадь его зеркала 5900 км<sup>2</sup>, средняя глубина 8.9 м (максимальная >40 м), коэффициент условного водообмена 4.2 год<sup>-1</sup> (Эдельштейн, 1998).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Комплексная экспедиция Института биологии внутренних вод РАН в августе 2016 г. фактически повторила маршрут предыдущей (1975 г.). Во второй половине месяца вдоль затопленного русла р. Камы обследовали Волго-Камский и Камский плесы Куйбышевского водохранилища, а также Нижнекамское, Воткинское и Камское водохранилища. Пробы отбирали на 6–8 станциях в пелагиали каждого водоема в области наибольших глубин. Наиболее южная точка отбора располагалась у слияния р. Камы с р. Волгой против пос. Камское

устье (55°14.776' с.ш., 49°16.355' в.д.) в Волго-Камском плесе Куйбышевского водохранилища, самая северная – в верхней части Камского водохранилища у г. Усолье (59°26.242' с.ш., 56°41.322' в.д.).

Ракообразных и коловраток учитывали в тотальных пробах зоопланктона, которые отбирали сетью Джели с диаметром входного отверстия 12 см и ситом с диагональю ячеей 105 мкм. Сборы фиксировали 4%-ным формалином и просматривали в лаборатории под стереомикроскопом StereoDiscovery-12 (Carl Zeiss, Jena). В пробах определяли численность и биомассу каждого обнаруженного вида, рассчитывали общие значения этих показателей для четырех крупных таксономических групп (Cladocera, Cyclopoida, Calanoida, Rotifera) и всего сообщества. К доминантам относили виды с обилием ≥10% общей численности ракообразных или коловраток.

Концентрацию растворенного кислорода, температуру и электропроводность воды измеряли ручным зондом YSI ProODO (YSI Inc., USA) с оптическим датчиком кислорода.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Гидрофизические условия.** Глубина в точках отбора проб на русле р. Камы варьировала от 8 до 23 м, средние ее значения во всех водохранилищах были близки (11–16 м). Прозрачность воды по белому диску составляла 90–170 см. Цветность была низкой 25–45 град Сг–Со, наибольшие значения отмечены в Воткинском водохранилище. Уровень рН воды всех водохранилищ изменялся в пределах 7.8–8.6.

Электропроводность воды р. Камы в августе, отражающая уровень ее минерализации, ступенчато возрастала снизу вверх от Волго-Камского плеса Куйбышевского (275–360 мкS/см)<sup>1</sup> к верхней части Камского водохранилища (730–860 мкS/см). На отдельных его участках (у городов Березники и Усолье, ниже слияния рек Иньва и Косьва) в придонном слое она достигала 3480–4870 мкS/см. Это связано с выносом в русло р. Камы природных рассолов, широко распространенных вдоль левого берега р. Камы вблизи г. Соликамск, а также с загрязнением вод отходами промышленных предприятий по добыче калийных солей (Печеркин и др., 1980). Минимальные значения (175–250 мкS/см) электропроводности воды регистрировали в Нижнекамском водохранилище выше устья р. Белая и в Воткинском водохранилище от плотины Воткинской ГЭС до устья р. Тулва.

Период работ в августе 2016 г. характеризовался очень высоким (>24°C) прогревом воды, что на 6–6.4°C выше нормы. Норма для августа состав-

<sup>1</sup> Все значения электропроводности даны при температуре 18°C.

ляет 18°C в Камском и Воткинском водохранилищах, 19°C в Нижнекамском и камской части Куйбышевского водохранилища (Многолетние..., 1988). Наибольшую температуру (до 25.5°C) поверхностного слоя наблюдали в Куйбышевском водохранилище. Вследствие такого прогрева был слабо выражен подъем температуры воды вблизи крупных городов (+1°C у г. Чайковский и ниже г. Пермь) и зоны сброса подогретых вод (+0.3°C у Пермской ГРЭС). У дна водоемов на большей части затопленного русла р. Камы температура была на 0.1–1.1°C ниже, чем у поверхности. Максимальную разницу между поверхностной и придонной температурой воды (3–7°C) регистрировали в условиях прямой стратификации на глубоководных (13–24 м) участках вблизи плотин ГЭС в Камском и Воткинском водохранилищах. Минимальные значения температуры воды у дна были 18–24°C.

В трофогенном горизонте (0–3 м) всех обследованных водоемов днем наблюдали перенасыщение (до 165%) воды растворенным кислородом (O<sub>2</sub>) вследствие массового развития водорослей. Содержание O<sub>2</sub> в устьевой области р. Кама (Куйбышевское водохранилище) и выше в Нижнекамском водохранилище превышало 8 мг/л (>80% насыщения) во всем столбе воды. По руслу р. Камы в Воткинском и Камском водохранилищах отмечали значительный дефицит O<sub>2</sub> на глубине >8 м. Содержание O<sub>2</sub> <1.5 мг/л (<20% насыщения) в слое 1–6 м над дном наблюдали на нижнем участке Воткинского водохранилища от плотины до устья р. Тулва. Также регистрировали почти по всему руслу р. Камы в пределах Камского водохранилища, на приплотинном участке которого между городами Пермь и Добрянка слой с аноксией (O<sub>2</sub> <1 мг/л) достигал 5–14 м над дном.

**Состав и структура зоопланктона.** В зоопланктоне водохранилищ р. Кама известно 180 видов, их основа представлена коловратками (48%) и ветвистоусыми ракообразными (33%) (табл. 1). Летом 2016 г. в пелагиали обнаружено 108 видов (Cladocera 33, Copepoda 22 и Rotifera 53), 92 из них отмечены в Куйбышевском водохранилище, 61 – в Нижнекамском, 75 – в Воткинском и 72 – в Камском. Наиболее часто (>80% проб) встречались 7 видов в Куйбышевском водохранилище, 13 – в Нижнекамском, 21 – в Воткинском и 20 – в Камском (табл. 1). Обычными для всех водохранилищ р. Камы были кладоцеры *Limnospira frontosa*, *Diaphanosoma orghidani*, *Daphnia galeata* и *Bosmina longirostris*, копеподы *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides*, *T. crassus* и *Heterocope caspia*, коловратки *Polyarthra luminosa*, *P. major* и два подвида *Euchlanis dilatata*. Кроме того, в более северных Камском и Воткинском водохранилищах часто встречались ракообразные *Daphnia cristata*, *Bosmina crassicornis*, *B. coregoni*, *Cyclops vici-*

*nus*, *Eurytemora caspica* и коловратки *Trichocerca similis*, *Polyarthra longiremis*, *Asplanchna priodonta*, *A. herricki*, *Brachionus angularis*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Kellicottia longispina*, *Conochilus unicornis* и *Pompholyx sulcata*.

Сравнительный анализ новых данных и списков зоопланктона, опубликованных по материалам 1970–2000-х г. (Кортунова, Галанова, 1988; Селеткова, 2015; Тимохина, 2000), показал, что состав видов существенно изменился. В каждом водоеме выявлено от 20 до >30 видов (преимущественно коловраток), которых ранее не регистрировали (табл. 1). Большинство из них (40–65%) обычны для современного зоопланктона волжских водохранилищ (Лазарева, 2007; Лазарева и др., 2018а; Экологические..., 2001), а также других водоемов лесной зоны Европейской России (Боруцкий и др., 1991; Пидгайко, 1984). Остальные новые для р. Камы виды можно разделить на три группы: южные пресноводные формы, которые расширяют свой ареал на север в связи с потеплением климата; понто-каспийские инвазионные ракообразные, расселившиеся в р. Каме по р. Волге из Каспийского моря, и виды-вселенцы, проникшие в бассейн р. Волги с других континентов.

В первую группу входят ракообразные *Diaphanosoma orghidani*, *Acanthocyclops americanus* и коловратки *Asplanchna henrietta*, *Brachionus diversicornis*, *B. budapestinensis*, *Keratella tropica*, *Pompholyx sulcata*, *Conochiloides coenobasis*. Эти виды еще в прошлом веке достигли Верхней Волги (Лазарева, 2007; Экологические..., 2001), а теперь обнаружены и в камских водохранилищах (табл. 2). В эту же группу можно отнести первую находку в р. Каме против устья р. Иж (Нижнекамское водохранилище, 56° с.ш.) *Diaphanosoma mongolianum* (>300 экз./м<sup>3</sup>) совместно с более многочисленной *D. orghidani* (2 тыс. экз./м<sup>3</sup>). *Diaphanosoma mongolianum* распространена в Палеарктике до 57° с.ш., но чаще встречается в южной ее части (Коговчинский, 1987). Отметим, что ряд южных видов в камских водохранилищах образуют многочисленные популяции (ракообразные 5–20, коловратки 10–125 тыс. экз./м<sup>3</sup>) и локально входят в состав доминантов зоопланктона (табл. 2).

Ко второй группе относятся каспийские копеподы *Heterocope caspia*, *Eurytemora caspica* и средиземноморская *Calanipeda aquaedulcis*, а также хищные каспийские кладоцеры *Cornigerius maeoticus* и *Cercopagis pengoi*. *Calanipeda aquaedulcis* и *Cornigerius maeoticus* найдены только в камской части Куйбышевского водохранилища (до 55° с.ш.), *Cercopagis pengoi* отмечен, кроме того, в верховье Воткинского водохранилища и приплотинном участке Камского (до 58° с.ш.), а *Heterocope caspia* и *Eurytemora caspica* заселили все водохранилища р. Камы до 59° с.ш. (табл. 2). Среди

Таблица 1. Видовой состав зоопланктона водохранилищ р. Камы

Таксон	Водохранилище						
	Камское		Воткинское		Нижекамское	Куйбышевское	
	1	4	2	4	4	3	4
РАКООБРАЗНЫЕ – CRUSTACEA							
Сем. Sididae							
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller, 1776)	+	+	++	+	–	+	–
<i>Limnospira frontosa</i> Sars, 1862	+	+++	++	+++	+++	+	++
<i>Diaphanosoma</i> gr. <i>brachyurum</i> (Lievin, 1848)	++	++	++	++	++	+	+
<i>D. orghidani</i> Negrea, 1982*	–	++	–	+++	+++	–	+++
<i>D. mongolianum</i> Ueno, 1938*	–	–	–	–	++	–	–
<i>Latona setifera</i> (O.F. Müller, 1776)	+	–	+	–	–	–	–
Сем. Daphniidae							
<i>Daphnia</i> ( <i>Daphnia</i> ) <i>cristata</i> Sars, 1862	+	+++	++	++	+	+	+
<i>D. (D.) longiremis</i> Sars, 1862	–	–	++	–	–	–	–
<i>D. (D.) galeata</i> Sars, 1864	++	+++	+++	+++	+++	+	+++
<i>D. (D.) cucullata</i> Sars, 1862	++	++	+++	++	++	+	++
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (O.F. Müller, 1785)	+	–	++	+	+	+	+
<i>C. cf. dubia</i> Richard, 1894	+	–	+	–	–	+	–
<i>C. pulchella</i> Sars, 1862	–	+	+	–	–	+	+
<i>C. reticulata</i> (Jurine, 1820)	–	–	+	–	–	–	–
<i>C. laticaudata</i> P.E. Müller, 1867	–	–	+	–	–	–	–
<i>C. rotunda</i> Sars, 1862	+	–	–	–	–	–	–
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller, 1776)	+	–	+	–	–	+	–
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller, 1776)	+	–	+	–	–	–	–
Сем. Moinidae							
<i>Moina micrura</i> Kurz, 1874	+	+	–	++	++	+	++
<i>M. macrocopa</i> (Straus, 1820)	+	–	–	–	–	+	–
Сем. Macrothricidae							
<i>Macrothrix laticornis</i> (Jurine, 1820)	+	–	–	–	–	+	–
<i>M. hirsuticornis</i> Norman et Brady, 1867	+	–	+	–	–	–	–
Сем. Пьюкрипиды							
<i>Plyocryptus agilis</i> Kurz, 1874	–	–	–	–	–	+	–
<i>I. acutifrons</i> Sars, 1862	+	–	+	–	–	–	+
<i>I. sordidus</i> (Lievin, 1848)	+	–	+	–	–	–	–
Сем. Euryceridae							
<i>Eurycerus</i> (s.str) <i>lamellatus</i> (O.F. Müller, 1776)	+	–	+	–	–	–	–
Сем. Chydoridae							
<i>Pleuroxus trigonellus</i> (O.F. Müller, 1785)	–	–	+	–	–	–	–
<i>P. adunctus</i> (Jurine, 1820)	+	–	++	+	–	–	–
<i>P. truncatus</i> (O.F. Müller, 1785)	–	–	+	–	–	–	–
<i>P. uncinatus</i> Baird, 1850	+	–	++	–	–	–	–
<i>Alonella exigua</i> (Lilljeborg, 1901)	–	–	+	–	–	–	–
<i>A. excisa</i> (Fischer, 1854)	–	–	+	–	–	–	–
<i>Rhynchotalona falcata</i> (Sars, 1862)	+	+	–	–	–	–	+
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch, 1841)	+	–	++	+	–	+	+

Таблица 1. Продолжение

Таксон	Водохранилище						
	Камское		Воткинское		Нижекамское	Куйбышевское	
	1	4	2	4	4	3	4
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1785)	++	+++	+++	++	+	+	++
<i>C. gibbus</i> Sars, 1891	+	+	–	+	–	–	+
<i>C. ovalis</i> Kurz, 1874	+	–	+	–	–	+	–
<i>Alona quadrangularis</i> (O.F. Müller, 1785)	+	–	++	–	–	+	–
<i>A. affinis</i> (Leydig, 1860)	+	–	+	++	++	–	+
<i>A. intermedia</i> (Sars, 1862)	+	–	–	–	–	+	–
<i>A. costata</i> Sars, 1862	–	–	+	–	–	–	–
<i>A. guttata</i> Sars, 1862	–	–	+	–	–	–	–
<i>Coronatella rectangula</i> (Sars, 1862)	+	–	+	+	–	+	+
<i>Acroperus harpae</i> (Baird, 1834)	+	–	+	–	–	–	+
<i>Alonopsis elongatus</i> Sars, 1862	+	–	–	–	–	–	–
<i>Camptocercus rectirostris</i> Sars, 1862	+	–	+	–	–	–	–
<i>Leydigia leydigii</i> (Schoedler, 1863)	+	+	+	+	–	+	+
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer, 1851)	+	–	+	–	–	–	–
<i>Monospilus dispar</i> Sars, 1862	+	–	+	++	+	+	+
Сем. Bosminidae							
<i>Bosmina</i> (s.str) <i>longirostris</i> (O.F. Müller, 1785)	++	++	+++	+++	++	+	+++
<i>B. (Eubosmina)</i> cf. <i>coregoni</i> Baird, 1857	++	+++	++	++	++	+	+
<i>B. (E.)</i> cf. <i>kessleri</i> Uljanin, 1864	+	–	–	–	+	+	+
<i>B. (E.)</i> cf. <i>longispina</i> Leydig, 1860	+	+	+++	++	+	+	+
<i>B. (E.)</i> cf. <i>crassicornis</i> (Lilljeborg, 1887)	+	++	–	+++	+++	+	+
<i>Bosminopsis deitersi</i> Richard, 1895	+	+	–	–	–	+	+
Сем. Polyphemidae							
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus, 1761)	+	–	++	+	–	+	+
Сем. Podonidae							
<i>Cornigerius maeoticus</i> (Pengo, 1879)*	–	–	–	–	–	+	+
Сем. Cercopagidae							
<i>Bythotrephes brevimanus</i> × <i>B. cederströmii</i>	+	++	++	++	+	+	++
<i>Bythotrephes lilljeborgi</i> (Korovchinsky, 2018)*	–	–	–	–	+	–	–
<i>Cercopagis</i> (s.str.) <i>pengoi</i> (Ostroumov, 1891)*	–	++	–	+	–	+	+
Сем. Leptodoridae							
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844)	+	+++	++	++	+++	+	++
Сем. Cyclopidae							
<i>Halicyclops neglectus</i> Kiefer, 1935*	–	–	–	–	–	–	+
<i>Macrocyclops albidus</i> (Jurine, 1820)	+	–	++	–	–	+	–
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851)	+	–	+	+	–	–	–
<i>E. macruroides</i> (Lilljeborg, 1901)	+	–	–	–	–	–	–
<i>E. macrurus</i> (Sars, 1863)	+	–	–	–	–	–	–
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer, 1853)	+	–	+	–	+	+	+
<i>Ectocyclops phaleratus</i> (Koch, 1838)	+	–	–	–	–	–	–
<i>Cyclops vicinus</i> Uljanin, 1875	+	+++	++	++	++	+	+
<i>C. kolensis</i> Lilljeborg, 1901	+	–	–	+	–	+	++

Таблица 1. Продолжение

Таксон	Водохранилище						
	Камское		Воткинское		Нижнекамское	Куйбышевское	
	1	4	2	4	4	3	4
<i>C. strenuus</i> Fischer, 1851	+	–	++	–	–	–	–
<i>C. insignis</i> Claus, 1857*	–	–	–	+	–	–	–
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine, 1820)	+	+	++	+	–	+	+
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer, 1853)	+	–	+	–	–	+	+
<i>A. robustus</i> (Sars, 1863)	+	–	–	–	–	–	–
<i>A. americanus americanus</i> (Marsh, 1893)	–	++	–	++	+	+	+++
<i>A. a. spinosus</i> Monchenko, 1961	–	–	–	–	+	–	+
<i>Diacyclops languidoides</i> (Lilljeborg, 1901)*	–	–	–	–	–	–	+
<i>D. bicuspidatus</i> (Claus, 1857)	+	–	+	–	+	+	–
<i>D. bisetosus</i> (Rehberg, 1880)	–	–	+	–	–	–	–
<i>Metacyclops minutus</i> (Claus, 1863)	+	–	–	–	–	–	–
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	++	+++	+++	+++	+++	+	+++
<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars, 1863)	++	+++	+++	+++	+++	+	++
<i>T. crassus</i> (Fischer, 1853)	++	++	++	+++	+++	+	+++
<i>T. taihokuensis</i> (Harada, 1931)*	–	–	+	–	–	–	–
Сем. Diaptomidae							
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars, 1863)	+	+	++	++	+++	+	++
<i>E. graciloides</i> (Lilljeborg, 1888)	+	++	++	+	++	+	+
<i>E. coeruleus</i> (Fischer, 1835)	–	–	–	–	–	+	–
<i>E. transylvanicus</i> (Daday, 1890)*	–	+	–	–	–	–	–
Сем. Pseudodiaptomidae							
<i>Calanipeda aquaedulcis</i> Kritschagin, 1873*	–	–	–	–	–	–	++
Сем. Temoridae							
<i>Heterocope appendiculata</i> Sars, 1863	+	+	++	–	–	+	+
<i>H. caspia</i> Sars, 1897*	–	+++	–	+++	+++	+	+++
<i>Eurytemora velox</i> (Lilljeborg, 1853)	+	++	+++	+	–	+	+
<i>E. caspica</i> Sukhikh et Alekseev, 2013*	–	++	–	+++	++	–	++
<i>E. affinis</i> (Poppe, 1880)	+	–	–	–	–	+	–
<i>E. lacustris</i> (Poppe, 1887)	+	–	+	–	–	+	–
КОЛОБРАТКИ – ROTIFERA							
Сем. Notommatidae							
<i>Cephalodella volvocicola</i> (Zawadowsky, 1916)*	–	–	–	–	–	–	+
<i>C. gibba</i> (Ehrenberg, 1832)	+	–	–	–	–	–	–
<i>C. crassipes</i> (Lord, 1903)*	–	–	–	–	–	–	+
Сем. Trichocercidae							
<i>Trichocerca</i> (s.str.) <i>cylindrica</i> (Imhof, 1891)	+	++	–	+	+	+	++
<i>T.</i> (s.str.) <i>capucina</i> (Wierz. et Zachar., 1893)	+	++	++	++	–	+	+
<i>T.</i> (s.str.) <i>rattus</i> (O.F. Müller, 1776)	+	–	–	–	–	–	+
<i>T.</i> (s.str.) <i>stylata</i> (Gosse, 1851)	–	–	–	–	–	+	+
<i>T.</i> (s.str.) <i>mucosa</i> (Stokes, 1896)*	–	–	–	–	–	–	+
<i>T.</i> (s.str.) <i>pusilla</i> (Lauterborn, 1898)	+	+	–	+	–	+	+
<i>T.</i> (s.str.) <i>elongata</i> (Gosse, 1886)	+	–	–	–	–	–	–

Таблица 1. Продолжение

Таксон	Водохранилище						
	Камское		Воткинское		Нижекамское	Куйбышевское	
	1	4	2	4	4	3	4
<i>T. (s.str.) longiseta</i> (Schrank, 1802)	+	–	–	–	–	–	–
<i>T. (Diurella) porcellus</i> (Gosse, 1886)	+	+	++	+	+	+	–
<i>T. (D.) similis</i> (Wierzejski, 1893)	+	+++	–	+++	++	+	++
<i>T. (D.) rousseleti</i> (Voigt, 1902)*	–	+	–	–	–	–	–
<i>T. (D.) brachyura</i> (Gosse, 1851)	+	–	–	–	–	–	–
<i>T. (D.) weberi</i> (Jennings, 1903)	+	–	+	–	–	–	–
<i>T. (D.) tenuior</i> (Gosse, 1886)	+	–	–	–	–	–	–
<i>T. (D.) heterodactyla</i> (Tschugunoff, 1921)*	–	+	–	–	–	–	–
Сем. Gastropodidae							
<i>Ascomorpha ecaudis</i> Perty, 1850*	–	+	–	–	–	–	–
<i>A. ovalis</i> (Bergendal, 1892)*	–	++	–	–	+	–	–
Сем. Synchaetidae							
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg, 1832	+	++	–	++	++	+	++
<i>S. tremula</i> (O.F. Müller, 1786)	–	+	–	++	++	+	++
<i>S. grandis</i> Zacharias, 1893	–	–	++	–	–	–	–
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin, 1943	++	–	–	+	–	–	+
<i>P. minor</i> Voigt, 1904	–	++	++	++	+	–	+
<i>P. dolichoptera</i> Idelson, 1925	+	–	++	–	–	+	–
<i>P. remata</i> Skorikov, 1896	+	–	++	–	–	+	–
<i>P. longiremis</i> Carlin, 1943	+	++	–	+++	+	–	++
<i>P. euryptera</i> Wierzejski, 1891*	–	++	–	++	+	–	+
<i>P. luminosa</i> Kutikova, 1962	+	+++	–	+++	+++	+	++
<i>P. major</i> Bruckhardt, 1900	+++	+++	+++	+++	+++	+	++
<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof, 1891)	+	–	++	–	–	+	+
<i>Ploesoma truncatum</i> (Levander, 1894)	+	–	–	–	–	–	+
Сем. Asplanchnidae							
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	+	+++	++	++	+	–	+
<i>A. henrietta</i> Langhaus, 1906*	–	+	–	++	+	–	++
<i>A. herricki</i> Guerne, 1888*	–	+++	–	+++	++	–	–
<i>A. sieboldi</i> (Leydig, 1854)	–	+	–	+	+	+	–
<i>A. girodi</i> Guerne, 1888	–	–	–	–	–	+	–
<i>A. brightwelli</i> Gosse, 1850*	–	+	–	+	–	–	+
Сем. Lecanidae							
<i>Lecane (s.str.) luna</i> (O.F. Müller, 1776)	+	++	+	–	–	–	–
<i>L. (Monostyla) bulla</i> (Gosse, 1886)	+	–	+	–	–	–	–
<i>L. (M.) closterocerca</i> (Schmarda, 1859)	–	–	+	–	–	–	–
<i>L. (M.) lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)	+	–	+	–	–	–	–
<i>L. (M.) copeis</i> (Harring et Myers, 1926)	+	–	–	–	–	–	–
Сем. Trichotriidae							
<i>Trichotria truncata</i> (Whitelegge, 1889)	+	–	++	–	–	–	–
<i>T. pocillum</i> (O.F. Müller, 1776)	–	–	++	–	–	–	–
<i>T. similis</i> (Stenroos, 1898)	–	–	++	–	–	–	–

Таблица 1. Продолжение

Таксон	Водохранилище						
	Камское		Воткинское		Нижекамское	Куйбышевское	
	1	4	2	4	4	3	4
<i>T. tetractis</i> (Ehrenberg, 1830)	+	–	++	–	–	–	–
<i>T. curta</i> (Skorikov, 1914)	+	–	–	–	–	–	–
Сем. Mytilinidae							
<i>Mytilina ventralis</i> (Ehrenberg, 1832)	+	–	–	+	–	–	–
Сем. Euchlanidae							
<i>Euchlanis dilatata dilatata</i> Ehrenberg, 1832	+	++	+++	++	–	+	++
<i>E. d. lucksiana</i> (Hauer, 1939)	+	++	–	+++	+++	–	++
<i>E. triquetra</i> Ehrenberg, 1838	+	–	+	–	–	–	–
<i>Dipleuchlanis propatula</i> (Gosse, 1886)	–	–	–	–	–	–	+
Сем. Brachionidae							
<i>Brachionus calyciflorus</i> Pallas, 1776	+	+	+++	++	–	+	++
<i>B. angularis</i> Gosse, 1851	+	++	++	+++	++	+	++
<i>B. quadridentatus</i> Hermann, 1783	+	–	++	–	–	+	+
<i>B. diversicornis</i> (Daday, 1883)	+	++	–	++	++	+	++
<i>B. budapestinensis</i> Daday, 1885	+	+	–	++	+	–	+
<i>B. variabilis</i> Hempel, 1896	+	–	–	–	–	–	–
<i>B. leydigii</i> Cohn, 1862	–	–	+	–	–	+	–
<i>B. urceus</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	+	–	–	+	–
<i>B. bennini</i> Lessling, 1924	+	–	+	–	–	–	+
<i>B. nilsoni</i> Ahlstrom, 1940	+	–	+	–	–	–	–
<i>B. rubens</i> Ehrenberg, 1838	+	–	–	–	–	–	–
<i>Platias quadricornis</i> (Ehrenberg, 1838)	–	–	+	–	–	–	–
<i>P. polyacanthus</i> (Ehrenberg, 1834)*	–	–	–	–	–	–	+
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	++	+++	+	+++	++	+	++
<i>K. irregularis</i> (Lauterborn, 1898)*	–	–	–	+	++	–	–
<i>K. quadrata</i> (O.F. Müller, 1786)	+	+++	+++	+++	+	+	++
<i>K. valga</i> (Ehrenberg, 1834)	+	–	+	–	–	+	–
<i>K. testudo</i> (Ehrenberg, 1832)	+	–	–	–	–	–	–
<i>K. tropica</i> (Apstein, 1907)*	–	–	–	–	–	–	+
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879)	++	+++	+++	+++	++	+	–
<i>K. bostoniensis</i> (Rousselet, 1908)*	++	–	–	–	–	–	–
Сем. Conochilidae							
<i>Conochilus hippocrepis</i> (Schrank, 1803)	–	+	–	+	++	–	+
<i>C. unicornis</i> Rousselet, 1892	–	++	–	+++	+	+	+
<i>Conochiloides coenobasis</i> Skorikov, 1914*	–	+	–	++	++	–	++
Сем. Testudinellidae							
<i>Testudinella patina</i> (Hermann, 1783)	+	–	+	–	–	–	–
<i>T. parva</i> (Ternetz, 1892)*	–	–	–	–	–	–	+
<i>Pompholyx sulcata</i> Hudson, 1885*	–	+++	–	+++	++	–	+
<i>P. complanata</i> Gosse, 1851	+	–	–	–	–	–	–
Сем. Filiniidae							
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	++	++	++	++	++	–	+

Таблица 1. Окончание

Таксон	Водохранилище						
	Камское		Воткинское		Нижекамское		Куйбышевское
	1	4	2	4	4	3	4
<i>F. terminalis</i> (Plate, 1886)	–	–	–	–	–	+	–
Сем. Hexarthridae							
<i>Hexarthra mira</i> (Hudson, 1871)	+	++	–	+	+	–	++
Сем. Collothecidae							
<i>Collotheca pelagica</i> (Rousselet, 1893)*	–	+++	–	++	++	–	++
Всего видов	121	72	95	75	61	80	92

Примечание. 1 – 2002–2013 гг. (Крайнев и др., 2018; Кузнецова, 2015; Селеткова, 2015), 2 – 1979–2014 гг. (Кортунова, Галанова, 1988; Кузнецова, 2015; Преснова, Хулапова, 2015; Сидоровский и др., 2018), 3 – 1990–2002 гг. без указания встречаемости (Тимохина, 2000), 4 – данные автора.

“+++” – вид встречается в большинстве проб (>80%), “++” – обычен (30–79% проб), “+” – редок (<30% проб), “–” – не обнаружен.

\* Зарегистрирован впервые в водохранилищах р. Камы.

Таблица 2. Встречаемость (В, % числа проб) и максимальная численность ( $N_{\max}$ , экз./м<sup>3</sup>) некоторых вселенцев в водохранилищах р. Камы летом 2016 г.

Таксон	Водохранилище							
	Куйбышевское*		Нижекамское		Воткинское		Камское	
	$N_{\max}$	В	$N_{\max}$	В	$N_{\max}$	В	$N_{\max}$	В
	Crustacea							
<i>Heterocope caspia</i> **	19–33	100	2–3	80	11–19	100	3–5	90
<i>Acanthocyclops americanus</i>	3–6	100	0.06	30	1–2	60	0.1	40
<i>Calanipeda aquaedulcis</i>	1–5	70	–	–	–	–	–	–
<i>Eurytemora caspica</i>	0.2–0.5	80	0.2	70	3	100	0.8	75
<i>Diaphanosoma orghidani</i> **	2–5	100	1–2	80	1	100	7–21	60
<i>Cornigerius maeoticus</i>	0.1–0.3	50	–	–	–	–	–	–
<i>Cercopagis pengoi</i>	0.02	30	–	–	0.02	15	0.05	40
	Rotifera							
<i>Brachionus diversicornis</i>	2	50	0.1	30	1–9	40	0.8	40
<i>Brachionus budapestiensis</i>	0.08	15	0.07	15	1	40	0.8	25
<i>Keratella tropica</i>	0.8	50	–	–	–	–	–	–
<i>Pompholyx sulcata</i> **	0.3	15	89–125	70	1–5	100	2–4	90
<i>Conochiloides coenobasis</i> **	24	70	17–22	70	9–10	70	21	25
<i>Asplanchna henrietta</i> **	1	70	0.08	15	6–14	60	1.6	25

Примечание. Прочерк – вид отсутствует в пробах.

\* Здесь и в табл. 3 и 4 приведены данные для Волго-Камского и Камского плесов водохранилища.

\*\* Вид входит в состав доминантов.

них многочисленна копепода *Heterocope caspia*, которая доминировала в Куйбышевском и локально в Воткинском водохранилищах (Лазарева и др., 2018б; Lazareva, 2019). Остальные виды сравнительно малочисленны (<5 тыс. экз./м<sup>3</sup>).

В третьей группе один вид – американская коловратка *Kellicottia bostoniensis*, которая вселилась в бассейн р. Волги из Западной Европы и быстро

распространяется в восточном направлении (Zhdanova et al., 2016). К 2012 г. она заселила фактически все Камское водохранилище, но в августе 2016 г. вид в планктоне отсутствовал (Kraïnev et al., 2018).

Помимо перечисленных выше, зарегистрирована группа (10 видов) новых, но редких форм, которые малочисленны или найдены в един-

**Таблица 3.** Численность ( $N$ , тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомасса ( $B$ , мг/м<sup>3</sup>) зоопланктона водохранилищ р. Камы летом 2016 г.

Таксон	Водохранилище							
	Куйбышевское		Нижнекамское		Воткинское		Камское	
	$N$	$B$	$N$	$B$	$N$	$B$	$N$	$B$
Cladocera	$6 \pm 2$	$200 \pm 50$	$13 \pm 5$	$830 \pm 310$	$6 \pm 2$	$260 \pm 100$	$24 \pm 9$	$990 \pm 260$
	0.5–19	14–20	1–30	40–1810	2–16	10–640	2–76	110–1800
Cyclopoida	$32 \pm 8$	$130 \pm 50$	$52 \pm 13$	$375 \pm 130$	$106 \pm 24$	$480 \pm 110$	$114 \pm 23$	$500 \pm 76$
	4–80	10–370	10–99	60–890	35–228	85–875	36–229	170–780
Calanoida	$9 \pm 4$	$170 \pm 90$	$1 \pm 0.5$	$40 \pm 20$	$6 \pm 3$	$70 \pm 28$	$2 \pm 0.8$	$80 \pm 35$
	0.3–36	2–870	0.1–3	4–130	0.3–20	14–200	<0.1–6	<0.1–310
Rotifera	$16 \pm 6$	$25 \pm 10$	$141 \pm 88$	$60 \pm 30$	$56 \pm 14$	$170 \pm 60$	$66 \pm 36$	$240 \pm 160$
	0.5–73	0.1–100	0.2–447	0.1–200	14–123	30–490	6–313	20–1320
Весь зоопланктон	$63 \pm 7$	$530 \pm 120$	$207 \pm 102$	$1310 \pm 460$	$173 \pm 29$	$980 \pm 180$	$208 \pm 60$	$1810 \pm 360$
	28–99	130–1010	14–539	105–2910	105–325	410–1770	87–619	720–3840
Меропланктон ( <i>Dreissena veliger</i> )	$21 \pm 5$	$15 \pm 7$	$13 \pm 9$	$22 \pm 16$	$6 \pm 3$	$12 \pm 5$	$0.6 \pm 0.3$	$0.9 \pm 0.3$
	0–44	0.2–71	0.6–59	0.5–106	0.6–26	1–47	0–2	0–2.4

Примечание. Над чертой – среднее и его ошибка, под чертой – min–max.

ственном экземпляре (табл. 1). Среди них наиболее часто во всех водохранилищах, особенно в Камском, встречалась коловратка *Collotheca pelagica*. Этот вид обычен также в Верхней и Средней Волге (Лазарева и др., 2018а). Следует отметить первую находку копеподы *Eudiaptomus transylvanicus* (20 экз./м<sup>3</sup>) в приплотинном участке Камского водохранилища. Вид широко распространен в водоемах лесной зоны (Боруцкий и др., 1991), но в водохранилищах рек Волги и Камы ранее его не обнаруживали (Волга..., 1978; Лазарева, 2007; Лазарева и др., 2018а). По нашим сборам из Нижнекамского водохранилища описан новый вид рода *Bythotrephes* – *B. lilljeborgi* Korovchinsky, 2018 (Korovchinsky, 2018), тогда как другие представители рода, обитающие в реках Кама и Волга, отнесены к гибридам *Bythotrephes brevimanus* × *B. cederströmii* (Korovchinsky, 2019). Ранее их указывали как *Bythotrephes longimanus* (Leydig, 1860).

Наиболее многочисленными представителями зоопланктона каждого водохранилища были 3–6 видов ракообразных и 2–4 вида коловраток. В августе основу (60–90%) численности ракообразных ( $N_{cr}$ ) во всех водохранилищах формировали копеподы. Доминировали *Mesocyclops leuckarti* (в среднем 20–60 тыс. экз./м<sup>3</sup> или 40–60%  $N_{cr}$ ) и *Thermocyclops crassus* (7–30 тыс. экз./м<sup>3</sup> или 10–20%  $N_{cr}$ ). В северных Воткинском и Камском водохранилищах также многочислен *T. oithonoides* (24–30 тыс. экз./м<sup>3</sup> или 17–25%  $N_{cr}$ ), а в южном Куйбышевском водохранилище – вселенец *Heterocope caspia* (8 тыс. экз./м<sup>3</sup> или 18%  $N_{cr}$ ).

Локально, чаще всего в устье крупных притоков Камы, высокую численность формировали кладоцеры. Так, в устье р. Кондас (Камское водохранилище) 16%  $N_{cr}$  образовывали мелкие (0.3–0.8 мм) *Diaphanosoma orghidani* (21 тыс. экз./м<sup>3</sup>) и *Chydorus sphaericus* (28 тыс. экз./м<sup>3</sup>), а крупная (до 1.8 мм) *Daphnia galeata* была особенно обильна (15–26 тыс. экз./м<sup>3</sup> или 15–20%  $N_{cr}$ ) вблизи устья рек Обва и Иньва в Камском водохранилище, р. Тулва – в Воткинском, рек Сива и Иж – в Нижнекамском.

Среди коловраток высокую численность (10–220 тыс. экз./м<sup>3</sup>) формировали 11 видов: *Brachionus angularis*, *Pompholyx sulcata*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Conochilus hippocrepis*, *Euchlanis dilatata lucksiana*, *Conochiloides coenobasis*, *Polyarthra luminosa*, *P. major*, *Synchaeta pectinata* и *Asplanchna henrietta*. Их обилие в пелагиали водохранилищ распределено крайне неравномерно (коэффициент вариации 150–430), большинство видов доминировали локально в отдельных участках водоемов. Максимальную (>300 тыс. экз./м<sup>3</sup>) численность коловраток ( $N_{tot}$ ) регистрировали в Камском водохранилище вблизи устья р. Кондас (доминировал *Brachionus angularis* – 220 тыс. экз./м<sup>3</sup> или >70%  $N_{tot}$ ) и верхнем речном участке Нижнекамского водохранилища от плотины Воткинской ГЭС до г. Сарапул (табл. 3). В последнем была многочисленна большая группа коловраток, в которой преобладали *Pompholyx sulcata* (90–125 тыс. экз./м<sup>3</sup>, 26%  $N_{tot}$ ), *Keratella cochlearis* (100–119 тыс. экз./м<sup>3</sup>, 26%  $N_{tot}$ ), *Conochilus*

*hippocrepis* (100–113 тыс. экз./м<sup>3</sup>, 26%  $N_{\text{tot}}$ ) и *Euchlanis dilatata lucksiana* (33–39 тыс. экз./м<sup>3</sup>, 9%  $N_{\text{tot}}$ ).

В верховье Камского водохранилища у г. Березники при численности коловраток 95 тыс. экз./м<sup>3</sup> доминировали *Conochiloides coenobasis* (21 тыс. экз./м<sup>3</sup>, 22%  $N_{\text{tot}}$ ) и *Brachionus angularis* (16 тыс. экз./м<sup>3</sup>, 17%  $N_{\text{tot}}$ ), на участке от слияния рек Иньва и Косьва до плотины Камской ГЭС при сравнительно небольшой общей численности группы (6–52 тыс. экз./м<sup>3</sup>) доминирование было слабо выраженным, преобладали *Keratella cochlearis* (<25%  $N_{\text{tot}}$ ) и *Polyarthra major* (<17%  $N_{\text{tot}}$ ).

Между устьем рек Нытвы и Тулвы в средней части Воткинского водохранилища при численности коловраток (60–120 тыс. экз./м<sup>3</sup>) доминировали *Polyarthra luminosa* (до 18 тыс. экз./м<sup>3</sup>, в среднем 17%  $N_{\text{tot}}$ ) и *Synchaeta pectinata* (до 36 тыс. экз./м<sup>3</sup>, 11%  $N_{\text{tot}}$ ), вблизи устья р. Очер наряду с этими видами была сравнительно многочисленна *Asplanchna henrietta* (14 тыс. экз./м<sup>3</sup>, 11%  $N_{\text{tot}}$ ). От разлива у пос. Елово до плотины Воткинской ГЭС количество коловраток достигало 15–60 тыс. экз./м<sup>3</sup>, преобладали *Keratella cochlearis* (<20 тыс. экз./м<sup>3</sup>, 18%  $N_{\text{tot}}$ ) и *K. quadrata* (<13 тыс. экз./м<sup>3</sup>, 9%  $N_{\text{tot}}$ ), а в приплотинном участке ~80%  $N_{\text{tot}}$  формировал *Conochilus hippocrepis* (13 тыс. экз./м<sup>3</sup>).

На нижнем участке Нижнекамского водохранилища численность коловраток была очень мала (<10 тыс. экз./м<sup>3</sup>), только *Conochilus hippocrepis* в устье р. Белой достигал 5 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Таким же низким было количество коловраток в Камском и Волго-Камском плесах Куйбышевского водохранилища, лишь в устье р. Вятка оно возрастало >70 тыс. экз./м<sup>3</sup> (рис. 1а). Здесь доминировали *Brachionus angularis* (31 тыс. экз./м<sup>3</sup>, 42%  $N_{\text{tot}}$ ) и *Conochiloides coenobasis* (24 тыс. экз./м<sup>3</sup>, 33%  $N_{\text{tot}}$ ). На остальной части р. Кама в пределах этого водохранилища наряду с указанными двумя видами небольшое количество (1–1.5 тыс. экз./м<sup>3</sup>) образовывали *Polyarthra luminosa*, *P. major*, *Brachionus calyciflorus* и *Asplanchna henrietta*.

**Численность и биомасса.** Общая численность зоопланктона в камской части Куйбышевского водохранилища была в среднем в три раза ниже, а количество меропланктона (велигеры моллюска *Dreissena*) многократно выше, чем в трех других (табл. 3). Повсеместно преобладали коловратки (25–68% общей численности) и циклопидные копеподы (25–61%). Численность сообщества, особенно коловраток и кладоцер, резко (в 2–10 раз) снижалась в средней части Нижне-Камского водохранилища и оставалась низкой до устья р. Камы (рис. 1а). Вклад меропланктона в суммарное количество животного планктона достигал 25% в

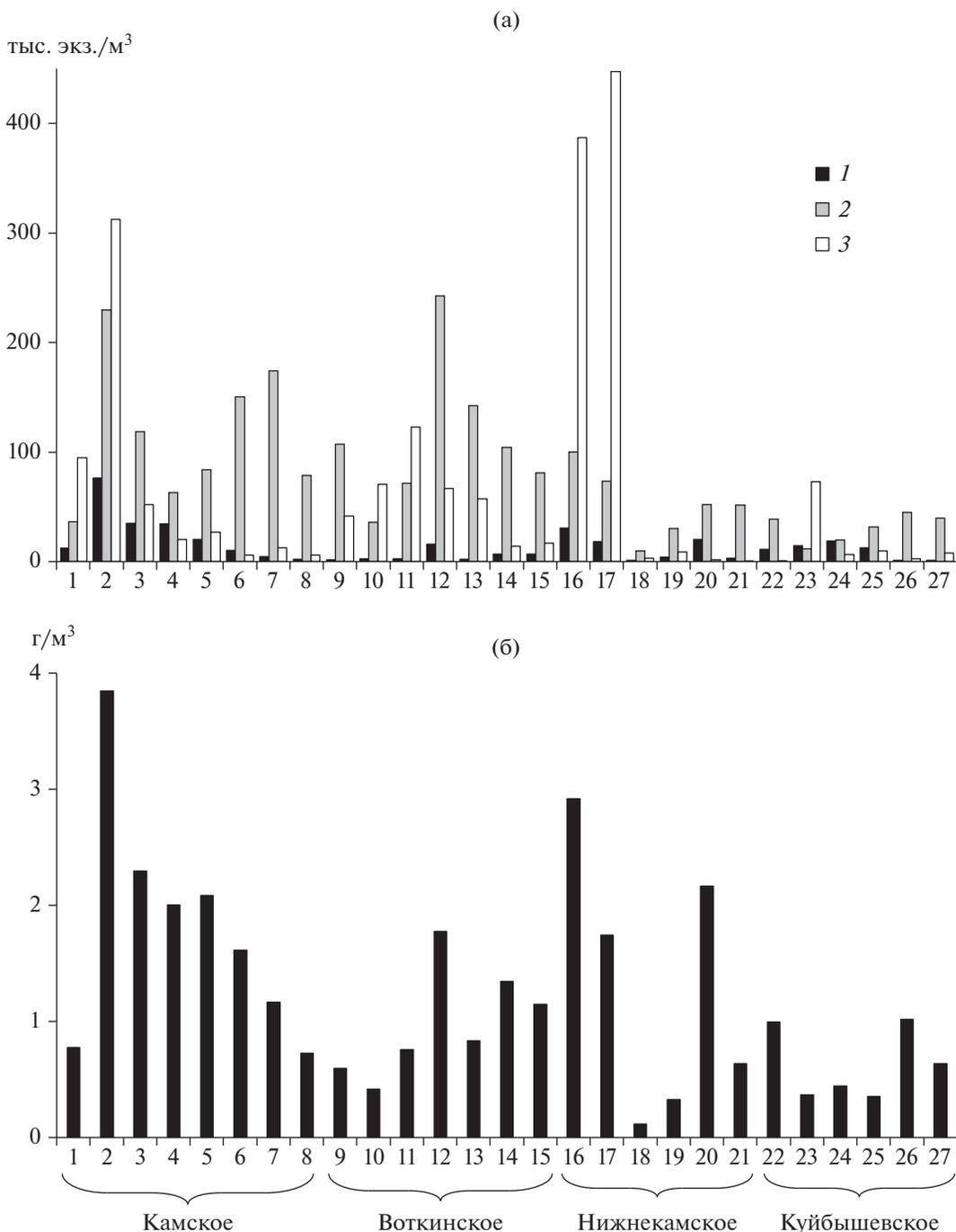
Куйбышевском водохранилище, в остальных не превышал 6%.

Наибольшую биомассу зоопланктона регистрировали в Камском и Нижнекамском водохранилищах, наименьшую – в Куйбышевском (табл. 3). В Камском водохранилище она превышала 1 г/м<sup>3</sup> почти по всему руслу р. Камы и достигала максимума (~4 г/м<sup>3</sup>) в устье р. Кондас (рис. 1б). В Воткинском водохранилище ее высокие значения (1.1–1.8 г/м<sup>3</sup>) отмечены в устье р. Тулва и на участке от г. Воткинск до плотины ГЭС. В Нижнекамском водохранилище наблюдались очень большие вариации биомассы (до 30 раз) с максимумами (1.7–2.9 г/м<sup>3</sup>) на верхнем участке от устья р. Сива до г. Сарапул и в устье р. Иж. В Куйбышевском водохранилище биомасса зоопланктона достигала 1 г/м<sup>3</sup> только в верховье Камского плеса ниже г. Елабуга.

Основу биомассы повсеместно формировали кладоцеры (27–63% общей биомассы) и циклопидные копеподы (25–49%  $B_{\text{sum}}$ ), среди которых доминировали *Mesocyclops leuckarti* (22–29%) и *Daphnia galeata* (15–43%). В Куйбышевском водохранилище вместе с указанными выше видами значительную долю биомассы (32%) формировали Calanoida, преимущественно *Heterocope caspia* (24%). Вклад этого вселенца в биомассу зоопланктона был также высоким (20%) в Нижне-Камском водохранилище, в северных Воткинском и Камском – только 7–8%.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Экспедиция Института биологии внутренних вод РАН летом 2016 г. оказалась первой за 40 лет, в которой одновременно в течение недели обследовали зоопланктон всех водохранилищ р. Камы. Как результат, выявлены новые местообитания многих, преимущественно южных, видов. Обзор расселения понто-каспийских солоновато-водных ракообразных в водохранилищах Волго-Камского каскада приведен в работах В. И. Лазаревой (Лазарева и др., 2018б; Lazareva, 2019). Здесь заметим только, что до 2016 г. в р. Кама выше плотины Нижнекамской ГЭС не находили вселенцев из Каспийского и Азовского морей (Истомина и др., 2016; КОРТУНОВА, ГАЛАНОВА, 1988; Куйбышевское..., 1983; Преснова, Хулапова, 2015; Селеткова, 2015; Тимохина, 2000; Попов, 2011). В 2016 г. установлено, что три (*Heterocope caspia*, *Eurytemora caspica* и *Cercopagis pengoi*) из пяти вселенцев этой группы продвинулись по реке на север до Камского водохранилища. Остальные два вида *Cornigerius maeoticus* и *Calanipeda aquaedulcis* к 2016 г. проникли вверх по р. Каме только до верховьев Камского плеса Куйбышевского водохранилища.



**Рис. 1.** Распределение обилия основных групп зоопланктона (а) и его общей биомассы (б) по продольному профилю р. Камы от верховья Камского водохранилища у г. Усолье до слияния с р. Волгой в Куйбышевском водохранилище у с. Атабаево. 1 – Cladocera, 2 – Copepoda, 3 – Rotifera. По оси абсцисс станции: 1–8 в Камском, 9–15 в Воткинском, 16–21 в Нижнекамском и 22–27 в Куйбышевском водохранилищах.

В 2015–2016 гг. *Eurytemora* gr. *affinis*, обитающая в водохранилищах рек Волги и Камы, определена как *E. caspica* (Лазарева и др., 2018а, 2018б; Lazareva, 2019), что подтверждено молекулярно-генетическими исследованиями (Сухих и др., 2020). *E. caspica* – новый вид, недавно описанный по материалам из дельты р. Волги и Северного Каспия

(Sukhikh, Alekseev, 2013). Типичная *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) не обнаружена ни в одной пробе.

Среди южных видов, расширяющих ареал к северу, во второй половине 2000-х годов как обычные для рек юго-восточной части Республики Татарстан, в том числе притоков р. Камы ука-

**Таблица 4.** Многолетние изменения структуры и обилия летнего (июль–август) зоопланктона водохранилищ р. Камы

Водохранилище	$N_{\text{sum}}$ , тыс. экз./м <sup>3</sup>	$B_{\text{sum}}$ , г/м <sup>3</sup>	Доля группы, % $B_{\text{sum}}$		
			I	II	III
<b>Камское:</b>					
1970-е	50–300	0.9–2.3	48	49	3
2000-е	90–100	0.4–1.6	66	24	10
2016 г.	208	1.8	55	32	13
<b>Воткинское:</b>					
1970-е	40	1–1.8	90	8	2
1980-е	400	1.5–4.4	47	33	20
2000-е	115–225	0.6–2.1	80	20	<1
2016 г.	170	1.0	30	56	17
<b>Нижнекамское:</b>					
1970-е	16	0.3	70	15	15
1980-е	178–253	1.5–2.2	22	27	51
2006–2011	51–87	0.5–1.1	53	37	10
2016 г.	207	1.3	63	32	5
<b>Куйбышевское:</b>					
1970-е	60–96	0.4–0.9	50	20	30
1980-е	50–260	0.9–2.5	70	25	5
1990-е	36–160	0.7–2.1	50	30	20
2000-е	2–75	0.02–0.5	14	77	9
2016 г.	63	0.01–0.07	38	57	5

Примечание. I – Cladocera, II – Sorepoda, III – Rotifera;  $N_{\text{sum}}$  – численность зоопланктона,  $B_{\text{sum}}$  – биомасса. Источники данных: 1970-е годы (Кортунова, 1983; Поскрякова, 1977), 1980-е годы – (Кортунова, Галанова, 1988; Куйбышевское..., 1983; Махотина, 1985; Тимохина, 2000), 1990-е годы – (Куйбышевское..., 2008), 2000-е годы – (Истомина и др., 2016; Кузнецова, 2015; Куйбышевское..., 2008; Преснова, Хулапова, 2015; Селеткова, 2015; Шакирова и др., 2013), 2016 г. – данные автора.

заны два вида коловраток рода *Brachionus* (*B. diversicornis* и *B. budapestinensis*) (Подшивалина, Яковлев, 2012). В той же работе отмечены находки *Keratella tropica* в р. Каме и ее левобережных притоках южнее г. Набережные Челны. Нами этот вид найден на том же участке реки (Волго-Камский и Камский плесы Куйбышевского водохранилища), тогда как *Brachionus diversicornis* и *B. budapestinensis* были обычны во всех водохранилищах р. Камы (табл. 2).

Появились сведения о находках без указания даты восточно-азиатской копеподы *Thermocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) (syn. *T. asiaticus*) на нижнем участке Воткинского водохранилища и в устьевой области р. Иж в зоне подпора Нижнекамского водохранилища (Сидоровский и др., 2018). В 2016 г. в наших сборах из камских водохранилищ этот вид отсутствовал, но в 2017 г. он обнаружен в р. Волге ниже г. Волгограда (Лазарева и др., 2018б), а в 2018 г. найден в устьевой области р. Сура (Чебоксарское водохранилище) (Жихарев и др., 2019). Велика вероятность, что именно из притоков теплолюбивые виды проникают в водохранилища.

Как и ранее (Кортунова, 1983; Кортунова, Галанова, 1988; Поскрякова, 1977; Преснова, Хулапова, 2015; Селеткова, 2015), в водохранилищах р. Камы в 2016 г. основное количество рачкового планктона формировали обычные для таежной зоны циклопидные копеподы *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides* и *T. crassus*, а также клadoцера *Daphnia galeata*, которую в ранних работах идентифицировали как *D. longispina* (O.F. Müller). В водохранилищах р. Волги, как результат потепления отмечено увеличение обилия циклопидных копепод родов *Mesocyclops* и *Thermocyclops*, особенно *T. crassus* (Лазарева и др., 2018а,б; Lazareva, Sokolova, 2015). Тоже зарегистрировано в водоемах Западной Европы (Adrian et al., 2006). Подобное, возможно, имеет место и в водохранилищах р. Камы, но выявить это нам не удалось, поскольку данные кратковременного обследования в августе 2016 г. трудно сравнить с результатами более ранних работ, выполненных в другие сроки вегетационного периода. Однако выявлена тенденция к росту доли копепод в биомассе зоопланктона и снижению вклада клadoцер (табл. 4), что особенно заметно в Куйбышевском водохра-

нилище, начиная с 2000-х гг. Это связано в основном с распространением и ростом численности крупной копеподы-вселенца *Heterocope caspia*.

До середины 2000-х гг. в Камском водохранилище были многочисленны обычные для второй половины лета *Bosmina coregoni* (Поскрякова, 1977; Селеткова, 2015), а в Воткинском — *B. longirostris* и *Eurytemora velox* (Кортунова, Галанова, 1988; Преснова, Хулапова, 2015). В августе 2016 г. все три вида были малочисленны. Однако обнаружена сравнительно высокая численность вселенцев *Heterocope caspia* и *Diaphanosoma orghidani*. В Нижнекамском водохранилище в августе следующего 2017 г. как обычные виды ракообразных отмечены *Mesocyclops leuckarti*, *Daphnia galeata* и *Bosmina coregoni* (Мельникова и др., 2019), которые были таковыми и в наших сборах.

В 2016 г. зарегистрировано 11 многочисленных видов коловраток, пик развития которых приходится на период май–сентябрь. Однако ранее только пять (*Synchaeta pectinata*, *Polyarthra major*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata* и *Euchlanis dilatata*) или <50% из них относили к массовым (Кортунова, 1983; Кортунова, Галанова, 1988), в том числе в работах по материалам недавних лет (2011–2015 гг.) (Кузнецова, 2015; Селеткова, 2015; Истомина и др., 2016). Отчасти это указывает на быструю смену короткоциклового вида *Rotifera* в зоопланктоне водохранилищ. Такую смену подтверждает сравнительно высокая (30%) доля новых для р. Камы видов южного происхождения среди доминантов этой группы (*Pompholyx sulcata*, *Conochiloides coenobasis* и *Asplanchna henrietta*). Но важным следует признать и тот факт, что в рыбохозяйственных работах мелких коловраток (*Polyarthra*, *Conochilus*, *Synchaeta*) с малым вкладом в биомассу сообщества часто определяют только до рода.

В 1970-х гг. состав зоопланктона камского участка Куйбышевского водохранилища почти не отличался от такового в его Волжском плесе (Куйбышевское..., 1983). Сейчас в Камском и, особенно, Волго-Камском плесах он далек от наблюдаемого в Волжском и близок к составу сообщества южной части водоема (Лазарева и др., 2018а). Причиной этого стало широкое распространение и высокая численность вселенцев из Каспия, большинство которых еще не проникли в Волжский плес (Лазарева и др., 2018а, 2018б; Lazareva, 2019).

Обилие зоопланктона всех камских водохранилищ характеризуется большими колебаниями год от года (Алексеевнина, Преснова, 2017; Истомина и др., 2016; Кортунова, 1983; Кортунова, Галанова, 1988; Куйбышевское..., 2008; Махотина, 1985; Селеткова, 2015). В 2016 г. биомасса сообщества большинства из них была близка к отмеченной в 2000-х гг., а численность приближалась к максимальной для этого периода (табл. 4). В

Воткинском и Камском водохранилищах наиболее высокую биомассу регистрировали в 1970–1980-е гг., в камских плесах Куйбышевского — до середины 1990-х. В 1980–1990-х гг. пик биомассы отмечен также в Рыбинском водохранилище (Верхняя Волга) (Lazareva, Sokolova, 2015). Наши данные (табл. 4) по количеству зоопланктона в Нижнекамском водохранилище близки к отмеченным в первые годы существования водоема (Махотина, 1985), тогда как структура сообщества сходна с зарегистрированной во второй половине 2000-х гг. (Шакирова и др., 2013). Существенно ниже обилие сообщества (в среднем 32 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 0.16 г/м<sup>3</sup>) наблюдалось в августе 2017 г. (Мельникова и др., 2019), что лишний раз подтверждает его большие колебания год от года.

**Выводы.** В 2016 г. в пелагиали камских водохранилищ обнаружено 108 видов зоопланктона — от 61 до 92 в каждом из четырех водоемов, преобладали коловратки (50% списка). Выявлено 14 новых для р. Камы видов-вселенцев, представленных тремя группами: южными пресноводными формами (8 видов), расширяющими ареал на север в связи с потеплением климата; понто-каспийскими солоновато-водными ракообразными (5 видов), проникшим в р. Каму по р. Волге, и вселенцами с других континентов (1 вид). Наибольшую численность зоопланктона каждого водохранилища формирует небольшой набор видов: 3–6 — ракообразных и 2–4 — коловраток. Группировки доминантов наиболее разнообразны вблизи устьевых областей крупных притоков р. Камы и в верхних участках всех четырех водохранилищ. Четыре южных вида (*Diaphanosoma orghidani*, *Pompholyx sulcata*, *Conochiloides coenobasis* и *Asplanchna henrietta*), впервые обнаруженные в р. Каме в 2016 г., а также один вселенец из Каспия (*Heterocope caspia*) локально формируют высокую численность в зоопланктоне р. Камы, в том числе в северных Камском и Воткинском водохранилищах. Биомасса зоопланктона в августе максимальна (>1 г/м<sup>3</sup>) в Камском и Нижнекамском водохранилищах, минимальна (0.5 г/м<sup>3</sup>) — в Куйбышевском. В 2016 г. биомасса зоопланктона Камского, Воткинского и камской части Куйбышевского водохранилищ была близка к таковой в 2000-х гг., а численность сходна с наибольшей для этого периода. В Нижнекамском водохранилище биомасса сообщества была высокой и сходной с отмеченной в 1980-х гг.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признательна А.И. Цветкову (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН) за предоставленные гидрофизические характеристики водохранилищ р. Камы.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № АААА-А18-118012690106-7).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеевнина М.С., Преснова Е.В.* 2017. Структура планкто- и бентоценозов центрального района Воткинского водохранилища и ее изменения в многолетнем аспекте // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов: Тр. VI Междунар. науч.-практ. конф. Т. 3. Пермь: Пермский гос. нац. исслед. ун-т. С. 4.
- Беляева П.Г., Минеева Н.М., Сигарева Л.Е. и др.* 2018. Содержание растительных пигментов в воде и донных отложениях водохранилищ р. Камы // Тр. Ин-та биологии и внутр. вод РАН. Вып. 81(84). С. 97.
- Боруцкий Е.С., Степанова Л.А., Кос М.С.* 1991. Определитель Calanoida пресных вод СССР. Ленинград: Наука.
- Волга и ее жизнь. 1978. Ленинград: Наука.
- Дзюбан Н.А.* 1960. О районировании Куйбышевского водохранилища // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. № 8–9. С. 53.
- Жихарев В.С., Гаврилко Д.Е., Шурганова Г.В.* 2019. Находка тропического вида *Thermocyclops taihokuensis* Nagada, 1931 (Copepoda: Cyclopoidea) в европейской части России // Поволж. экол. журн. № 2. С. 264. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-2-264-270>
- Истомина А.М., Беляева П.Г., Истомин С.Г. и др.* 2016. Современное состояние планктона бентоса и ихтиофауны Воткинского водохранилища // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов и пути их рационального использования: Матер. докл. Всерос. конф. с междунар. участием, посвященной 85-летию Татарского отделения Гос. науч.-исслед. ин-та озер. и реч. рыб. хоз-ва (Казань, 24–29 октября 2016 г.). Казань: Гос. науч.-исслед. ин-т озерн. и речн. рыб. хоз-ва. С. 430.
- Кортунова Т.А.* 1983. Зоопланктон Камского водохранилища и его продукция // Комплексные исследования рек и водохранилищ Урала. Пермь: Пермск. гос. ун-т. С. 68.
- Кортунова Т.А., Галанова А.А.* 1988. Зоопланктон // Биология Воткинского водохранилища. Иркутск: Иркутск. гос. ун-т. С. 50.
- Кузнецова Е.М.* 2015. Зоопланктон Камского водохранилища в летний период 2013 г. // Фундаментальные и прикладные исследования в биологии и экологии: Матер. рег. студенческой науч. конф. 14–19 апр. 2014 г. Пермь: Пермский гос. нац. исслед. ун-т. С. 57.
- Куйбышевское водохранилище. 1983. Ленинград: Наука.
- Куйбышевское водохранилище (научно-информационный справочник). 2008. Тольятти: Ин-т экологии волжского бассейна РАН.
- Лазарева В.И.* 2007. Состав ракообразных и коловраток Рыбинского водохранилища // Экология водных беспозвоночных. Нижний Новгород: Вектор ТиС. С. 127.
- Лазарева В.И., Сабитова Р.З., Соколова Е.А.* 2018а. Особенности структуры и распределения позднелет-
- него (август) зоопланктона в водохранилищах Волги // Труды Ин-та биологии внутр. вод РАН. Вып. 82(85). С. 28.
- Лазарева В.И., Сабитова Р.З., Быкова С.В. и др.* 2018б. Распределение летнего зоопланктона в каскаде водохранилищ Волги и Камы // Тр. Ин-та биологии внутренних вод РАН. Вып. 83(86). С. 62.
- Махотина М.К.* 1985. Характеристика зоопланктона Нижнекамского водохранилища на первом этапе его формирования. Санкт-Петербург: Гос. науч.-исслед. ин-т озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 240. С. 112.
- Мельникова А.В., Любина О.С., Гвоздарева М.А. и др.* 2019. Оценка качества воды Нижнекамского водохранилища по гидробиологическим показателям // Вода: химия и экология. № 3–6. С. 67.
- Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Бассейн реки Камы. 1988. Ленинград: Гидрометеоздат. Т. 1. Вып. 25.
- Печеркин И.А., Двинских С.А., Тихонов В.П., Китаев А.Б.* 1980. Факторы загрязнения водных масс Камского водохранилища и пути его предотвращения // Биологические ресурсы водоемов Западного Урала. Пермь: Пермск. ун-т. С. 9.
- Пидгайко М.Л.* 1984. Зоопланктон водоемов Европейской части СССР. Москва: Наука.
- Подшивалина В.Н., Яковлев В.А.* 2012. Мониторинг состояния малых и средних рек лесостепного Заволжья по зоопланктону // Вода: химия и экология. № 1. С. 56.
- Поскрякова Н.П.* 1977. Зоопланктон Камы в августе 1975 г. // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Ленинград: Наука. № 36. С. 57.
- Преснова Е.В., Хулапова А.В.* 2015. Структура и распределение зоопланктона в центральном районе Воткинского водохранилища // Вестник Пермского ун-та. Биология. Вып. 4. С. 366.
- Селеткова Е.Б.* 2015. Зоопланктон Камского водохранилища // Биоценозы рек и водохранилищ Западного Урала. Санкт-Петербург: Гос. науч.-исслед. ин-т озер. и реч. рыб. хоз-ва. С. 136.
- Сидоровский С.А., Каргапольцева И.А., Холмогорова Н.В.* 2018. Каталог ракообразных (Arthropoda, Crustacea) республики Удмуртия // Амурский зоологический журнал. Т. 10. № 2. С. 101.
- Сухих Н.М., Лазарева В.И., Алексеев В.Р.* 2020. Копепода *Eurytemora caspica* Sukhikh et Alekseev, 2013 (Crustacea, Calanoida) в водохранилищах Волги и Камы // Биология внутр. вод. № 2. С. 129.
- Тимохина А.Ф.* 2000. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища. Тольятти: Ин-т экологии волж. бассейна РАН.
- Фефилова Е.Б., Батурина М.А., Кононова О.Н. и др.* 2014. Многолетние изменения в сообществах гидробионтов в Харбейских озерах // Журн. Сибирского фед. ун-та. Биология. № 7. С. 240.
- Шакирова Ф.М., Говоркова Л.К., Анохина О.К.* 2013. Современное состояние Нижнекамского водохранилища и возможности рационального освоения его рыбных ресурсов // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 15. № 3(1). С. 518.

- Эдельштейн К.К. 1998. Водохранилища России: экологические проблемы и пути их решения. Москва: ГЕОС.
- Экологические проблемы Верхней Волги. 2001. Ярославль: Ярослав. гос.-техн. ун-т.
- Adrian R., Wilhelm S., Gerten D. 2006. Life-history traits of lake plankton species may govern their phenological response to climate warming // *Global Change Biology*. V. 12. P. 1652.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01125.x>
- Korovchinsky N.M. 1987. A study of *Diaphanosoma* species (Crustacea: Cladocera) of the "mongolianum" group // *Int. Rev. gesamt. Hydrobiol., Hydrogr.* V. 72. № 6. P. 727.
- Korovchinsky N.M. 2018. Further revision of the genus *Bythotrephes* Leydig (Crustacea: Cladocera: Onychopoda): redescription of *B. brevimanus* Lilljeborg, reevaluation of *B. cederströmii* Schödler, and description of a new species of the genus // *Zootaxa*. V. 4379. № 3. P. 347.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4379.3.2>
- Korovchinsky N.M. 2019. Morphological assessment of the North Eurasian interspecific hybrid forms of the genus *Bythotrephes* Leydig, 1860 (Crustacea: Cladocera: Cer-  
copagididae) // *Zootaxa*. V. 4550. № 3. P. 340.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4550.3.3>
- Kraïnev E.Yu., Tselishcheva E.M., Lazareva V.I. 2018. American rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in the Kama Reservoir (Kama River, Russia) // *Inland Water Biology*. V. 11. № 1. P. 42.  
<https://doi.org/10.1134/S199508291801008X>
- Lazareva V.I. 2019. Spreading of Alien Zooplankton Species of Ponto-Caspian Origin in the Reservoirs of the Volga and Kama Rivers // *Russ. J. Biol. Invasions*. № 4. P. 328.  
<https://doi.org/10.1134/S2075111719040040>
- Lazareva V.I., Sokolova E.A. 2015. Metazooplankton of the Plain Reservoir during Climate Warming: Biomass and Production // *Inland Water Biology*. V. 8. № 3. P. 250.  
<https://doi.org/10.1134/S1995082915030098>
- Popov A.I. 2011. Alien species of zooplankton in Saratov Reservoir (Russia, Volga River) // *Rus. J. Biol. Invasions*. V. 2. Issue 2–3. P. 126.
- Sukhikh N.M., Alekseev V.R. 2013. *Eurytemora caspica* sp. nov. from the Caspian Sea – one more new species within the *E. affinis* complex (Copepoda: Calanoida, Temoridae) // *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. V. 317. № 1. P. 85.

## Changes in the Composition and Abundance of Zooplankton Community in the Kama River Reservoirs

V. I. Lazareva\*

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

\*e-mail: lazareva\_v57@mail.ru

In August 2016, the pelagic zooplankton (Cladocera, Copepoda, Rotifera) and meroplankton (veligers of mollusks of the genus *Dreissena*) were studied in four reservoirs of the Kama River (Kama, Votkinsk, Nizhnekamsk reservoirs, and the Kama part of the Kuibyshev Reservoir). A total of 108 species were found; 14 species were new for the Kama River including five crustaceans which were introduced from the Caspian Sea. Three of them (*Heterocope caspia*, *Eurytemora caspica*, and *Cercopagis pengoi*) moved to the north to the Kama Reservoir; two species (*Cornigerius maeoticus* and *Calanipeda aquaedulcis*) reached the upper part of the Kama Reach of the Kuibyshev Reservoir. It is found that five southern species (*Heterocope caspia*, *Diaphanosoma orghidani*, *Pompholyx sulcata*, *Conochiloides coenobasis* and *Asplanchna henrietta*) that were first recorded in the Kama River in 2016 locally form high abundance. The summer zooplankton biomass averages 1.8 g/m<sup>3</sup> in the Kama Reservoir, 1.3 g/m<sup>3</sup> in the Nizhnekamsk Reservoir, 1.0 g/m<sup>3</sup> in the Votkinsk Reservoir, and 0.5 g/m<sup>3</sup> in the Kuibyshev reservoir; its values are similar to those recorded in the 2000s. The species replacement, bioinvasions, patterns of spatial distribution, and long-term changes in the zooplankton biomass are discussed.

**Keywords:** Kama River, reservoirs, zooplankton, meroplankton, composition, structure, abundance, alien species

## РЕОФИЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА МАКРОЗООБЕНТОСА ЗАПАДНОГО ТЯНЬ-ШАНЯ

© 2020 г. М. В. Чертопруд<sup>а, \*</sup>, Д. М. Палатов<sup>а, b</sup>, Е. С. Чертопруд<sup>а, b</sup>

<sup>а</sup>Московский государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

<sup>b</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия

\*e-mail: [lymnaea@yandex.ru](mailto:lymnaea@yandex.ru)

Поступила в редакцию 25.04.2019 г.

После доработки 23.05.2019 г.

Принята к публикации 18.08.2019 г.

На материале 370 оригинальных количественных проб из водотоков Западного Тянь-Шаня на территории Киргизии описаны региональное разнообразие и особенности реофильных сообществ макрозообентоса. Выявлены различия в составе и структуре сообществ трех высотно-температурных зон региона в высотном диапазоне от 1000 до 3700 м над уровнем моря. Выделено 23 типа сообществ, отнесенных к пяти ранее выделенным классам: ритраль (плотные субстраты на быстром течении), креналь (мозаичные субстраты малых водотоков), пелаль (мягкие грунты), рипаль (мозаичные субстраты береговой кромки) и эфемераль (временные биотопы). Показано, что сообщества низкогорной зоны структурно близки к сообществам других низкогорий южно-палеарктических регионов (Кавказ, Балканы), сообщества среднегорной зоны – к таковым низкоарктических регионов (Кольский п-ов, Ямал), сообщества высокогорной зоны – к высокоарктическим сообществам (арх. Шпицберген). Действие высотной и широтной поясности для горных сообществ реофильного макрозообентоса Палеарктики в общих чертах сходно и опосредовано главным образом летней температурой воды.

*Ключевые слова:* макрозообентос, реофильные сообщества, водные беспозвоночные, высотная поясность, горные водотоки, Тянь-Шань, Киргизия

DOI: 10.31857/S0320965220020035

### ВВЕДЕНИЕ

В серии публикаций последних лет (Chertoprud, 2011; Chertoprud, Palatov, 2013, 2017; Chertoprud et al., 2017, 2018; Palatov, Chertoprud, 2012, 2018; Palatov et al., 2016) рассматривались разнообразие реофильных сообществ макрофауны различных регионов Евразии: от арх. Шпицберген и п-ова Ямал до Балкан и Гималаев. Эти исследования показали, что все варианты таких сообществ в любом регионе укладываются в единую схему: большинство типов сообществ повторяются в разных регионах, сохраняя набор и, отчасти, количественное соотношение семейств и жизненных форм, но различаясь составом родов и видов. Таким образом, основной действующий здесь географический принцип – принцип параллельности сообществ разных регионов, многократно описанный для различных объектов (Чертопруд, Песков, 2003; Thorson, 1958). Однако, это не единственная выявленная закономерность. Климат, рельеф местности, характер растительности и другие элементы ландшафта также существенно воздействуют на структуру большинства типов

сообществ. Еще большее влияние может оказывать биогеографический аспект: в ряде регионов, особенно на островах, таксономический состав бентосных беспозвоночных настолько своеобразен, что классического замещения близкородственных видов не наблюдается, и экологические ниши перехватываются неожиданными для них таксонами. Крайний вариант такой перестройки сообществ описан для арх. Шпицберген в Арктике, где почти все структурные типы донных сообществ в текучих и стоячих водах составлены из различных видов сем. Chironomidae. Это может быть следствием экстремальных условий арктической среды, но также резко обедненной островной фауны. Понятно, что эти факторы могут взаимно усиливать друг друга, но представляет особый интерес рассмотрение их действия по отдельности.

Экстремальные условия среды, близкие к высокоарктическим и перигляциальным, могут наблюдаться в любом регионе, где есть высокие горы с ледниками. В качестве примера мы рассматриваем один из высокогорных регионов Центральной Азии – горный массив Западный Тянь-Шань в пределах Киргизии. Помимо наличия высокогор-

ных ландшафтов с ультрахолодноводными ледниковыми водотоками, он интересен как типичный для всей Центрально-азиатской биогеографической подобласти, реофильные сообщества которой до сих пор не были описаны нами, за исключением небольшой серии высокогорных проб из Южных Гималаев (Chertoprud et al., 2018). Учитывая засушливый континентальный климат, общее преобладание безлесных ландшафтов, повсеместное развитие скотоводства и существенную специфику таксономического состава макробентоса, сообщества подобласти могут существенно отличаться от таковых других регионов Палеарктики. Большой интерес представляет также исследование высотно-температурной поясности сообществ в регионе, где можно наблюдать все переходы условий — от высокогорных субнивальных до почти равнинных, близких к субтропическим.

Исследования фауны реофильных беспозвоночных водотоков Тянь-Шаня (как и большинства горных районов Азии) немногочисленны, к настоящему времени видовые определения доступны далеко не для всех таксонов (особенно много пробелов в изучении личинок насекомых). Экологические особенности бентосных организмов и их сообществ изучали здесь также не слишком активно. Несколько работ посвящено описанию бентосных сообществ водотоков Тянь-Шаня и окрестных равнин, с акцентом на предгорные и равнинные реки (Овчинников, 1936; Янковская, 1948; Кустарева, Иванова, 1980). Они кратко описывают состав и количественную характеристику лито-, пело- и псаммореофильных биоценозов. Особенности сообществ макробентоса горных потоков Тянь-Шаня (на примере двух рек Северного Прииссыккуля) обсуждаются в монографии К.А. Бродского (1976), но это анализ специфики типичного горного потока (очень быстрой малой горной реки), а не разнообразия местных сообществ. Ряд работ посвящен зональному и биотопическому распределению отдельных таксонов: некоторых двукрылых (Бродский, Оморов, 1972; Кустарева, Иванова, 1979), поденок (Оморов, Хайтов, 1992), веснянок (Оморов, 1977), ручейников (Оморов, 1975) и водных насекомых в целом (Бродский, 1935; Бродский, Оморов, 1973). Другие известные работы имеют таксономический или фаунистический характер.

Цель работы — на собственном материале описать многообразие сообществ реофильной макрофауны Западного Тянь-Шаня и проанализировать особенности сообществ для региона в целом и для высокогорных условий в частности.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

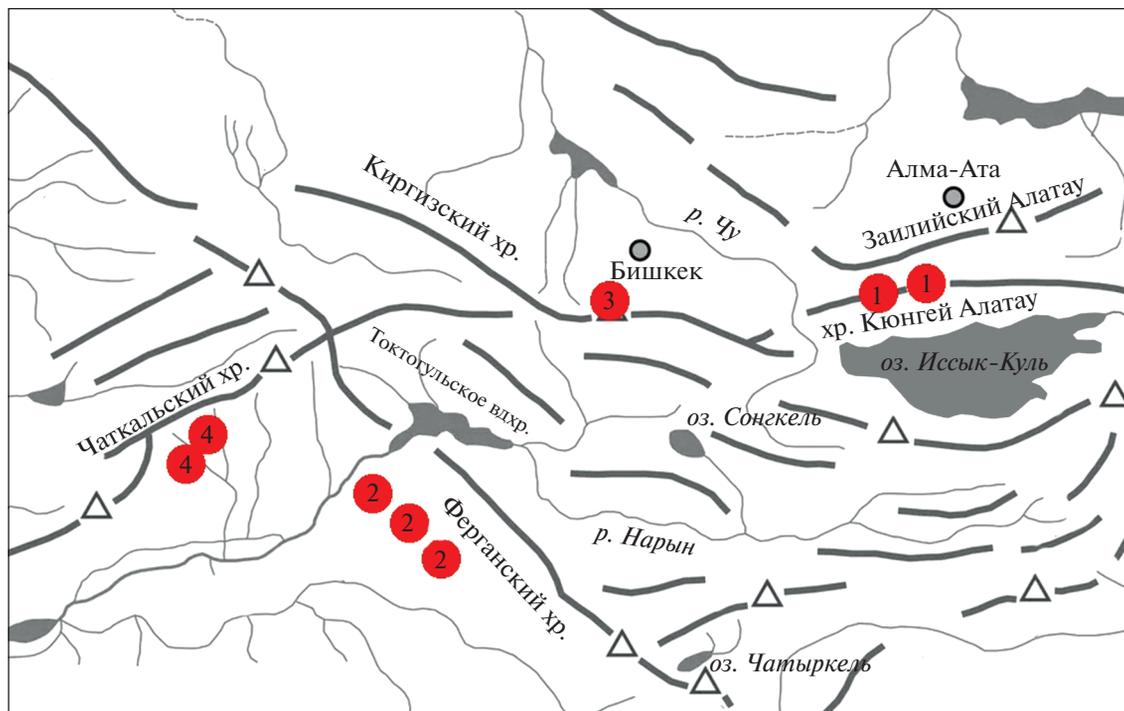
**Район исследования.** Материал собран в 127 водотоках разных районов Республики Киргизия, обследованных маршрутным методом. Съемки

охватили хребты Кюнгей Алатау (маршрут Каинды—Чолпон-Ата, август 2014 г., ~120 проб), Киргизский хребет (район Бишкек-Ала-Арча, август 2017 г., 40 проб), Ферганский хребет (маршрут Кара-Куль—Арсланбоб, август 2017 г., ~180 проб) и Чаткальский хребет (район Чаткал—Сары-Челек, май 2016 г., 30 проб) (рис. 1). Захвачены высотные зоны от 1000 до 3700 м над уровнем моря, обследованы все доступные размерные классы водотоков — от родников и ручьев первого порядка до рек шириной 15–20 м (Чон-Кемин, Карасу и др.).

Высотная изменчивость ландшафтов на Тянь-Шане сглажена низкой лесистостью. В целом низкогорье в регионе можно охарактеризовать как засушливую степь с фрагментами зарослей кустарников и садов; среднегорье — степь с фрагментами лесов из ели Шренка; высокогорье — субальпийские и альпийские луга, постепенно замещающиеся к вершинам гор осыпями, скалами и ледниками. В одном районе (вокруг пос. Арсланбоб на южном макросконе Ферганского хребта) на высотах 1200–1800 м распространен широколиственный лес из грецкого ореха (вероятно, вторичный). В целом местность на высотах 1000, 2000 и 3000 м может выглядеть сходно — как склоновое пастбище овец и коров. Летом большая часть скота пасется в верхних эшелонах пастбищ, где трава растет лучше (местами до высоты 3500 м), а к зиме спускается в низкогорья.

Кроме того, на более высоких участках хребтов в долинах (высота от 3500–4000 м) располагаются многолетние ледники. Большинство водотоков на таких участках имеет ледниковые истоки, но некоторые ручьи уже на приледниковой морене образуют небольшие озера, другие уходят в толщу моренных отложений и выходят из нее вторичными родниками. Таким образом, даже вблизи ледников генезис и характер водотоков может заметно различаться. Ниже, вдали от ледников, большинство малых водотоков имеет родниковое питание, но могут встречаться реки, берущие начало в ледниковом высокогорье. Водотоки с ледниковым питанием обычно отличаются мутной, более холодной водой и характерной суточной динамикой водорасхода (максимум во второй половине дня, минимум к утру). Максимальная летняя температура в изученных водотоках варьировала от 0°C в ледниковых истоках до 22°C в ручьях низкогорий.

**Методы сбора и обработки проб.** Пробы отбирали полусферическим скребком с площадью 0.02 м<sup>2</sup> и размером ячеей 1 мм отдельно для каждого типа биотопа — грунта, глубины и скорости течения. Каждая проба объединяла, как правило, 5 или 10 подпроб с одного биотопа на дистанции до пяти метров. В общей сложности собрано ~370 количественных проб. При описании местообитаний измеряли основные гидрологические характеристики: ширину и водорасход водотока,



**Рис. 1.** Схема Западного Тянь-Шаня. Районы сбора проб: 1 – хр. Кюнгей Алатау, 2 – Ферганский хр., 3 – Киргизский хр., 4 – Чаткальский хр.

локальную глубину и скорость течения, тип субстрата, заиленность, освещенность, минерализацию и температуру воды.

Большую часть организмов определяли до уровня родов с помощью серии Определителей (Определитель..., 1994–2006), другую часть – до уровня видов с помощью ряда специальных работ по отдельным таксонам (Мартинов, 1935; Тесленко, Жильцова, 2009; Kluge, 2015). В качестве основного показателя обилия таксонов при выделении типов сообществ применяли относительный метаболизм, рассчитанный на основе численности и биомассы таксонов по стандартной формуле (Алимов, 1979).

**Выделение типов сообществ.** Принятая нами схема разделения сообществ на типы основана на методе Браун–Бланке (Braun–Blanquet, 1964), распространенном в геоботанике, но оперирующем с количественными данными. Исходной таблицей данных служила таблица относительного метаболизма определенных таксонов (роды или виды), достигающих 5% сообщества по обилию хотя бы в одной пробе. В этом массиве данных мы последовательно выявляли комплексы таксонов со сходным распространением, либо одиночные таксоны, доминирующие в скольких-то станциях, и группировали соответствующие станции. Эти группы рассматривали как потенциальные типы сообществ. Далее проводилась экологическая интерпретация этих групп: привязка их к биотопу, выявление обуславливающих

их распространение факторов и оценка внутренней изменчивости. Если группа проб была достаточно устойчива по таксономической структуре, проводилось описание типа сообщества: его состав и структура доминирования, биотопическая приуроченность, вычисление средних показателей сообщества и т.д.

**Номенклатура сообществ.** Названия типов сообществ в данной работе – составные, как и в наших предыдущих работах (Chertoprud, 2011; Chertoprud, Palatov, 2013, 2017). Конечная часть слова обозначает крупный класс сообществ (креналь, ритраль, пелаль, рипаль), а префиксы – специфические факторы абиотической среды, определяющие данный тип, либо – сверхдоминирующий эврибионтный таксон. Как правило, корни в названии терминов имеют греческое происхождение и уже употребляются в гидробиологической литературе. Префикс “эу-” обозначает центральное сообщество данного класса, не связанное с особыми факторами, префикс “эпи-” – специфичную с малым размером водотока. В остальных случаях ниже приводится этимология названий сообществ.

**Высотно-температурное зонирование.** В настоящей работе мы отказались от априорного выделения высотно-температурных зон и провели тотальную классификацию имеющихся данных. Тем не менее, для большинства выделенных типов сообществ (кроме двух) обнаружено четкое разделение

**Таблица 1.** Структура доминирования (% общего метаболизма) сообществ макрозообентоса низкогорной зоны Тянь-Шаня на уровне родов

Тип сообщества	Макротаксон	Вид	%
Гаммарокреналь*	<b>Креналь</b>		
	AM	<i>Gammarus</i>	76.4
	E	<i>Baetis</i>	5.2
Эурираль	<b>Ритраль</b>		
	TR	<i>Hydropsyche</i>	45.0
	E	<i>Baetis</i>	16.9
	D	<i>Tetisimulium</i>	11.2
	D	<i>Tianshanella</i>	5.6
Эпиритраль	E	<i>Iron</i>	5.4
	E	<i>Baetis</i>	28.7
	P	<i>Agnetina</i>	23.8
	TR	<i>Agapetus</i>	11.7
	TR	<i>Rhyacophila</i>	11.2
	TR	<i>Glossosoma</i>	6.1
	D	<i>Odagmia</i>	6.0
Химароритраль	D	<i>Tianshanella</i>	49.7
	D	<i>Tetisimulium</i>	15.1
	E	<i>Caucasiron</i>	8.0
	Ch	<i>Eukiefferiella</i>	6.2
	E	<i>Iron</i>	5.8
	Ch	<i>Diamesa</i>	5.3
	E	<i>Himalogena</i>	5.1
	TR	<i>Agapetus</i>	31.4
Лентиритраль	E	<i>Afghanurus</i>	14.5
	TR	<i>Glossosoma</i>	13.5
	TR	<i>Hydropsyche</i>	7.8
	E	<i>Drunella</i>	7.6
	E	<i>Baetis</i>	7.1
	TR	<i>Brachycentrus</i>	33.0
	D	<i>Odagmia</i>	29.1
Фиторитраль	E	<i>Baetis</i>	24.4
	<b>Пелаль</b>		
	Ch	<i>Polypedilum</i>	73.1
Эпипелаль	D	<i>Hexatoma</i>	12.1
	OL	<i>Tubifex</i>	60.5
	Ch	<i>Macropelopia</i>	6.2
	Ch	<i>Micropsectra</i>	5.9
	Ch	<i>Pagastia</i>	5.5
	O	<i>Cordulegaster</i>	5.2
	Эурипаль	<b>Рипаль</b>	
E		<i>Baetis</i>	29.3
TR		<i>Limnephilus</i>	18.7
O		<i>Cordulegaster</i>	12.5
P		<i>Agnetina</i>	7.5
C		<i>Agabus</i>	7.3
AM		<i>Gammarus</i>	7.2
D	<i>Dixa</i>	6.2	
Креноэфмераль*	<b>Эфмераль</b>		
	C	<i>Anacaena</i>	18.2
	C	<i>Agabus</i>	16.1
	C	<i>Helophorus</i>	13.7
	C	<i>Laccobius</i>	9.3
	Ch	<i>Macropelopia</i>	7.6
GA	<i>Galba</i>	5.8	

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3 указана средняя доля каждого рода в сообществе по метаболизму, %. Даны роды со средней долей в сообществе  $\geq 5\%$ . Макротаксоны: BI – Bivalvia, C – Coleoptera, GA – Gastropoda, OL – Oligochaeta, AM – Amphipoda, Ch – Diptera Chironomidae, D – прочие Diptera, E – Ephemeroptera, P – Plecoptera, TR – Trichoptera, TU – Turbellaria.

\* Данные относятся и к среднегорной зоне.

на несколько вариантов, расходящихся, главным образом, по температурному признаку. В соответствии с этим, выделены три частично пересекающихся зоны, которым соответствуют разные варианты каждого типа сообществ (табл. 1–3).

Зона 1 (низкогорная): абсолютные высоты ~1000–2000 (в среднем 1740 м), летняя температура воды ~13–20°C (в среднем 15.3°C), 34 пробы.

Зона 2 (среднегорная): высоты ~1500–2800 (в среднем 2120) м, летняя температура 7–14 (в среднем 10.7°C), 282 пробы.

Зона 3 (высокогорная): высоты ~2500–3700 (в среднем 3100) м, летняя температура 0–8 (в среднем 4.3°C), 60 проб.

Видно, что основная часть материала относится к среднегорной зоне, в которой расположено большинство природных водотоков региона (табл. 2). В низкогорной зоне реки выходят на равнину и часто деградируют под антропогенным воздействием (табл. 1). Водотоки высокогорной зоны труднодоступны, при этом весьма однородны и бедны макробентосом (табл. 3). Поскольку эти зоны выделены эмпирически, на основе выделенных вариантов сообществ, границы между ними нечеткие: иногда в пробах с одной высоты и со сходными значениями температуры встречались сообщества разных вариантов, и наоборот. Абсолютизировать влияние как высоты, так и температуры воды нельзя, так как температура воды зависит не только от высоты, также влияние оказывает существенная суточная и погодная динамика (в измерениях не учитывалась).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### Основные классы сообществ

В работах по различным регионам Палеарктики (Chertoprud, 2011; Chertoprud, Palatov, 2013, 2017; Chertoprud et al., 2018; Palatov, Chertoprud, 2012, 2018) мы выделили пять основных классов реофильных сообществ макрозообентоса, имеющих наиболее глубокие различия уже на уровне жизненных форм макрофауны, и довольно четко очерченных биотопически. Это креналь – сообщества ручьев и родников на мелкомозаичных субстратах, ритраль – сообщества плотных субстратов на быстром течении, пелаль – сообщества мягких грунтов, фиталь – сообщества зарослей макрофитов без явного течения, рипаль – сообщества мозаичных береговых субстратов. Этого разделения мы будем по возможности придерживаться и в данной работе.

Типизация данных по сообществам Тянь-Шаня позволила выделить 23 типа сообществ, шесть из них включают по два варианта, приуроченных к первой и второй высотно-температурным зонам. Остальные типы не обнаружили контрастные варианты в разных высотных зонах, либо

**Таблица 2.** Структура доминирования (% общего метаболизма) сообществ макрозообентоса среднегорной зоны Тянь-Шаня на уровне родов

Тип сообщества	Макротаксон	Вид	%	Тип сообщества	Макротаксон	Вид	%	
<b>Ритраль</b>				<b>Креналь</b>				
Эпиритраль	E	<i>Baetis</i>	20.8	Гипокреналь	D	<i>Tipula</i>	21.8	
	Ch	<i>Diamesa</i>	12.2		P	<i>Mesonemura</i>	19.5	
	D	<i>Tetisimulium</i>	8.9		TU	<i>Seidlia</i>	8.9	
	P	<i>Mesoperlina</i>	6.5		E	<i>Baetis</i>	8.4	
	E	<i>Iron</i>	5.7		P	<i>Amphinemoura</i>	7.1	
Химароритраль	D	<i>Metacnephia</i>	44.8	Реокреналь	TR	<i>Dinarthrum</i>	5.4	
	D	<i>Asioreas</i>	21.1		E	<i>Ameletus</i>	5.3	
	E	<i>Baetis</i>	7.6		TR	<i>Allomyia</i>	52.5	
	Ch	<i>Iron</i>	6.4		TR	<i>Pseudostenophylax</i>	13.5	
	D	<i>Diamesa</i>	6.1		E	<i>Ameletus</i>	7.0	
	E	<i>Deuterophlebia</i>	5.3		Ch	<i>Pagastia</i>	6.2	
	E	<i>Iron</i>	46.4		TU	<i>Seidlia</i>	6.1	
Химароэпиритраль	E	<i>Caucasiron</i>	10.7	Мадикреналь	D:	<i>Thaumalea</i>	36.5	
	E	<i>Baetis</i>	7.5		D:	<i>Oxycera</i>	15.7	
	D	<i>Tetisimulium</i>	5.2		P:	<i>Mesonemura</i>	8.5	
	TR	<i>Glossosoma</i>	54.3		TU:	<i>Seidlia</i>	8.5	
Лентиритраль	E	<i>Baetis</i>	9.1	D:	<i>Dixa</i>	6.9		
	TU	<i>Seidlia</i>	8.4	D:	<i>Tipula</i>	5.3		
	E	<i>Baetis</i>	40.3	<b>Пелаль</b>				
Фиторитраль	D	<i>Tetisimulium</i>	18.6	Эпипелаль	Ch	<i>Pagastia</i>	49.8	
	P	<i>Amphinemura</i>	8.0		Ch	<i>Microsectra</i>	13.9	
	D	<i>Schoenbaueria</i>	7.2		OL	<i>Isochaetides</i>	11.0	
	D	<i>Montisimulium</i>	6.7		Кренопелаль	Ch:	<i>Macropelopia</i>	46.2
	E	<i>Baetis</i>	24.6			BI	<i>Euglesa</i>	11.1
P	<i>Mesoperlina</i>	11.5	Ch	<i>Microsectra</i>		6.6		
Бриоритраль	TR	<i>Dinarthrum</i>	11.3	Ch	<i>Endochironomus</i>	5.2		
	D	<i>Tipula</i>	6.4	<b>Рипаль</b>				
	E	<i>Ameletus</i>	5.2	Эурипаль	E	<i>Ameletus</i>	44.2	
	TU	<i>Seidlia</i>	5.1		E	<i>Baetis</i>	12.7	
	TR	<i>Rhyacophila</i>	5.0		Ch	<i>Pagastia</i>	6.3	
	Псефоритраль	TR	<i>Dinarthrum</i>		49.4	P	<i>Mesoperlina</i>	5.3
		D	<i>Atherix</i>		8.9	D	<i>Tipula</i>	5.2
AM		<i>Gammarus</i>	6.9		Гаммарорипаль	AM	<i>Gammarus</i>	60.7
D		<i>Tipula</i>	5.0			E	<i>Ameletus</i>	8.8
Мадиритраль	TR	<i>Tinodes</i>	64.7	TR		<i>Dinarthrum</i>	7.1	
	D	<i>Thaumalea</i>	7.8	E	<i>Baetis</i>	5.5		
	D	<i>Pericoma</i>	6.7	P	<i>Mesonemura</i>	5.0		
	Ch	<i>Orthocladus</i>	5.6					
	Ch	<i>Metriocnemus</i>	5.2					

**Таблица 3.** Структура доминирования сообществ макрозообентоса высокогорной зоны Тянь-Шаня на уровне родов

Тип сообщества	Макротаксон	Вид	%
<b>Риталь</b>			
Криориталь	Ch	<i>Diamesa</i>	34.9
	TR	<i>Himalopsyche</i>	19.4
	E	<i>Iron</i>	12.5
	P	<i>Eucapnopsis</i>	7.0
	P	<i>Mesyatsia</i>	5.3
	E	<i>Baetis</i>	5.2
Ультракриориталь	Ch	<i>Diamesa</i>	97.9
<b>Креналь</b>			
Криокреналь	Ch:	<i>Diamesa</i>	53.4
	Ch	<i>Metriocnemus</i>	17.4
	D	<i>Dicranota</i>	7.7
	Ch	<i>Chaetocladius</i>	6.7
	D	<i>Tipula</i>	6.0
	Ch	<i>Pagastia</i>	4.9
<b>Пелаль</b>			
Криопелаль	OL	<i>Enchytraeidae</i>	25.2
	Ch	<i>Chaetocladius</i>	13.7
	Ch	<i>Orthocladius</i>	11.5
	Ch	<i>Pagastia</i>	11.4
	Ch	<i>Diamesa</i>	9.6
	Ch	<i>Rheocricotopus</i>	5.2

принадлежали к одной зоне. Все сообщества третьей зоны оказались специфичны по структуре и выделены в собственные типы. В общей сложности к выделенным нами типам относится 357 описаний сообществ, еще 22 специфичных по структуре пробы типизировать не удалось.

Из выделенных нами 23 типов сообществ 11 относятся к классу ритрала, пять — к кренали, четыре — к пелали, два — к рипали. Класс фитали не представлен, но еще один тип сообществ отнесен в нетипичный для водотоков класс эфемерали (временных водоемов), более подробно описанный далее. Ниже приведено краткое описание всех типов: местообитания, доминирующие и характерные таксоны, распространение в других регионах. Из-за отсутствия определения многих видов, а также для компактности изложения описания сообществ в основном приводятся на уровне родов.

### Сообщества ритрала

Класс сообществ, развивающихся на плотных грунтах водотоков, с явными адаптациями обитателей к течению. В горах Тянь-Шаня наиболее типичный класс, собрано 180 описаний из 11 (с учетом высотных вариантов — 15) типов. Обычно

занимает большую часть площади дна водотоков, кроме маленьких ручьев и родников.

**Эурираль.** Сообщество каменистых перекаатов рек с хорошо освещенным руслом при течении, как правило, 0.3–0.6 м/с. На Тянь-Шане описано для немногих относительно крупных водотоков в первой (низкогорной) зоне (высота <1800 м). Имеет типичную для Палеарктики структуру: доминируют ручейники рода *Hydropsyche*, из субдоминантов типичны поденки *Baetis*, мошки (*Tetisimulium*, *Metacnephia*), гептагениды (род *Iron*), наиболее специфично появление эндемичных блефарицерид *Tianshanella monstruosa* (Brodskij, 1930). Близкие по структуре сообщества описаны нами для Гималаев (Chertoprud et al., 2018), где также характерны для предгорий и низкогорий (с субтропическим и тропическим климатом).

**Эпиритраль.** Сообщество каменистых перекаатов малых рек и ручьев со слабо развитыми обрастаниями на камнях, при скорости течения 0.2–0.6 м/с. Встречается в регионе очень часто, описано для первой и второй высотных зон. Как и в других регионах, комплекс доминантов довольно обширен, включает реофильных поденок (*Baetis*, Нертагенииды), мошек и хирономид, различных веснянок, ручейников семейств Rhyacophilidae и Glossosomatidae. При увеличении высоты сообщество закономерно меняется: появляются холодноводные хирономиды рода *Diamesa*, сменяется состав ручейников, веснянок и мошек. В целом, сообщество первой зоны структурно близко к эпиритралу большинства регионов Палеарктики. Сообщество второй зоны специфичнее, но близко к таковым горно-лесного пояса Кавказа и Малой Азии (Palatov, Chertoprud, 2018).

**Химароритраль** (от греч. *hiemarros* — бурный поток). Сообщество экстремальных для бентоса скоростей течения (обычно 0.8–1.5 м/с) в реках. Встречается на Тянь-Шане нередко, в горных реках может занимать большую часть дна, оттесняя другие типы сообществ ритрала к берегам и отмелям. Описано для первой и второй зон, в обоих преобладают двукрылые из Simuliidae (типично для химароритрала многих регионов) и Vlephariceridae встречается реже, но описано, в частности, для Кавказа и Балкан). Доминирующие роды обоих семейств сменяются в разных высотнотемпературных зонах (табл. 1, табл. 2).

**Химароэпиритраль.** Вариант предыдущего сообщества, характерный для порогов в малых водотоках (в том числе с нестабильным грунтом), по-видимому, неблагоприятных для малоподвижных симулиид и блефарицерид. Описан второй зоны, доминируют поденки, главным образом гептагениды *Iron* gr. *montanus* и *Caucasiron* gr. *guttatus*. Тип известен для среднегорной зоны Гималаев (Chertoprud et al., 2018) и для Кавказа (Palatov, Chertoprud, 2018).

**Лентиритраль** (от греч. *lentos* – медленный). Сообщество каменистых грунтов при умеренном течении (обычно 0.1–0.4 м/с), в спокойной прозрачной воде. Характерно для водотоков с родниковым питанием, описано для первой и второй зон. Как и в других регионах, доминируют панцирные малоподвижные соскребатели – на Тянь-Шане это главным образом ручейники сем. *Glossosomatidae* (родов *Glossosoma* и *Agapetus*), среди прочих видов разнообразны поденки и веснянки (табл. 1, табл. 2). На Тянь-Шане род *Agapetus* более тепловоден и доминирует в первой зоне (как в тропиках и субтропиках Гималаев), а *Glossosoma* – во второй (как обычно на Кавказе).

**Фиторитраль** (от греч. *phyton* – растение). Сообщество макрофитов и затопленной наземной травянистой растительности при быстром и умеренном течении. На Тянь-Шане встречается изредка и только на затопленной траве, описано для первой и второй высотных зон. Имеет типичный для этого типа небольшой комплекс доминантов *Baetis* + *Simuliidae* (разные виды в разных регионах), в первой зоне к ним добавляется полуприкрепленный ручейник-хвататель *Brachycentrus* (*Oligoplectrodes*) sp. (род *Brachycentrus* – характерный, но обычно не массовый в этом сообществе таксон).

**Бриоритраль** (от греч. *bryon* – мох). Сообщество, населяющее водные мхи на умеренном и быстром течении. В регионе встречается чаще предыдущего, в нем также доминируют поденки рода *Baetis*, но почти нет мошек и много щелевых ползающих таксонов (веснянки *Mesoperlina*, ручейники *Dinarthrum* и т.п.). В большинстве регионов отмечается редко, описано как минорный тип для Кавказа (Palatov, Chertoprud, 2018) и как массовый – для арктических районов: п-ова Ямал (Palatov, Chertoprud, 2012) и Кольского п-ова (Chertoprud, Palatov, 2013a).

**Псефоритраль** (от греч. *psēfos* – галька). Сообщество гравийно-галечного и каменисто-галечного грунта рек. На Тянь-Шане встречается изредка, описано для второй зоны, среди макробентоса доминирует мелкий щелевой ручейник *Dinarthrum* (сем. *Lepidostomatidae*). Подобная структура описана для среднегорной зоны Гималаев (Chertoprud et al., 2018), в других регионах она существенно отличается.

**Мадиритраль** (от греч. *madido* – мокрый). Своеобразный тип сообществ тонкослойных водопадов и сливов по валунам (обычно в ручьях) при глубине от 1–2 мм до 3–5 см и скорости течения ≤0.3 м/с. Встречается редко, описано для второй зоны. Доминирует червеобразный галерейный ручейник *Tinodes* sp. (сем. *Psychomiidae*), иногда покрывающий прикрепленными домиком почти всю поверхность скалы. Как минорный

тип сообщество наблюдалось для Кавказа, иногда смешивалось с мадикреналью.

**Криоритраль** (от греч. *kryos* – холодный). Специфичное по структуре сообщество холодных горных потоков высокогорной третьей зоны (температура воды 3–9, в среднем 5.5°C). Сообщество таксономически обеднено и практически лишено фильтраторов, а также панцирных альгофагов-соскребателей, в комплекс доминантов входят хириномиды *Diamesa*, хищные ручейники *Himalopsyche*, веснянки *Eucapnopsis* и *Mesyatsia*, поденки *Iron* и *Baetis*. Из известных нам ранее типов сообщество ближе всего к высокогорному сообществу эпиритрали Южных Гималаев (Chertoprud et al., 2018).

**Ультракриоритраль**. Крайне обедненное сообщество ультрахолодноводных приледниковых водотоков в высокогорной зоне (температура воды 0–4.5, в среднем 2.7°C). Полностью сформировано несколькими видами хириномид рода *Diamesa*, другие таксоны обычно отсутствуют. Данный тип описан для ледниковых водотоков арх. Шпицберген (Chertoprud et al., 2017) и горных ручьев Кольского п-ова (Chertoprud, Palatov, 2013).

В целом, класс ритральных сообществ в горах Тянь-Шаня развит хорошо, и региональные особенности природы (континентальность и засушливость климата, безлесность и скотоводство) сказываются на нем слабо. Налицо все типичные для ритрали жизненные формы и семейства макробентоса. Наличие субнивальных высокогорных условий дает два специфичных типа сообществ – криоритраль и ультракриоритраль, отсутствующих в большинстве других регионов.

### Сообщества кренали

Класс сообществ, развивающихся на мозаичных субстратах малых водотоков (ручьев и родников), обычно с преобладанием детритофагов-разгрызателей. В пробах встречается часто, дано 80 описаний, отнесенных к пяти типам сообществ.

**Гаммарокреналь**. Сообщество малых постоянных водотоков и родников различных типов с большой плотностью и резким доминированием (обычно 60–90% по метаболизму) бокоплавов рода *Gammarus* (табл. 2), представленных в регионе большим количеством локально распространенных эндемичных видов, близких к *G. turanus* (Martynov, 1935). Другие таксоны не играют заметной роли. Встречается в первой и второй высотных зонах (отмечено на высоте ≤2360 м), не обнаруживая явной высотной изменчивости (хотя с высотой встречается реже). В низкогорье – наиболее типичное кренальное сообщество. Этот тип распространен по всей Южной Палеарктике (Chertoprud, Palatov, 2017; Palatov, Chertoprud, 2018).

**Гипокреналь.** Сообщество малых ручьев с мозаичным донным субстратом, где отсутствуют или редки бокоплавы (возможно, вследствие низкой температуры воды или большой вероятности зимнего промерзания). Описано для второй высотной зоны (табл. 2). Доминирование неустойчиво, обычно преобладают веснянки сем. *Nemouridae* (*Mesonemoura*, *Amphinemura*) и долгоножки (*Tipula*). В отличие от гипокренали большинства изученных нами регионов, малочисленны ручейники-лимнефилиды, которых лишь отчасти замещают *Lepidostomatidae* (род *Dinarthrurum*).

**Реокреналь.** Сообщество холодных (5–8°C), но постоянных родниковых ручьев с заметным течением (0.1–0.2 м/с) и мозаичным грунтом. Описано для второй зоны. Структура своеобразна, преобладают ручейники: литофильные соскребатели *Allomyia* (сем. *Apataniidae*) и лимнефилиды рода *Pseudostenophylax* (табл. 2). Интересно, что *Apataniidae* – наиболее характерные обитатели этого типа сообщества, но редко доминируют в нем, обычно уступая по обилию лимнефилидам.

**Мадикреналь.** Сообщество “пленочных” водотоков: как правило, мокрых камней по краям родников. Описано для второй зоны. Доминируют в основном специфические мадидные двукрылые с воздушным дыханием: *Thaumalea*, *Oxycera*, *Dixa*, а также общекренальные двукрылые, веснянки и планарии (табл. 2). Сходные по структуре сообщества известны из самых разных регионов: от Европейской России (Chertoprud, 2011) до Гималаев (Chertoprud et al., 2018).

**Криокреналь.** Сообщество очень холодных (2–7, в среднем 4.6°C) малых ручьев со смешанным питанием и субстратами в третьей высотной зоне. Представлено, главным образом, хириномидами, из которых доминирует криофильный род *Diamesa*, также характерны *Metriocnemus*, *Chaetocladius*, *Pagastia*, из других групп присутствуют долгоножки *Tipula* и педицииды *Dicranota* (табл. 3).

Класс кренали выглядит несколько обедненным по разнообразию типов – многие варианты не встречены, несмотря на большое количество проб. Подобная ситуация имела место для арктических регионов (Кольский п-ов, п-ов Ямал) и может быть связана с общей суровостью климата (вызывающей зимнюю элиминацию сообществ кренали), а также безлесностью территорий и отсутствием в ручьях листового опада. С другой стороны, наблюдается и типичная черта южной части Палеарктики – оккупация большинства кренальных биотопов бокоплавами рода *Gammarus* и сообществом гаммарокренали, что также снижает распространение других типов сообществ.

### Сообщества пелали

Класс сообществ мягких (илисто-песчаных) грунтов в водотоках различного типа, обычно с преобладанием инфауны. В горах относительно минорный класс сообществ, дано 53 описания, отнесенные к шести типам.

**Псаммопелаль** (от греч. *psammon* – песок). Сообщество песчаного грунта в реках при скорости течения 0.2–0.4 м/с. Описано для первой зоны, встречается на Тянь-Шане редко (5 описаний). Доминируют псаммофильные хириномиды рода *Polypedilum*, характерны также болотницы *Hexatoma* и ряд малочисленных хириномид (табл. 1). Подобные сообщества встречаются в большинстве регионов Евразии, но в данном случае их структура существенно обеднена (отсутствуют двусторчатые моллюски и олигохеты, состав двукрылых также беден).

**Эпипелаль.** Сообщество илистых, илисто-детритных и илисто-песчаных грунтов малых рек и ручьев. Встречается нередко (30 описаний), описано для первой и второй зон, в которых существенно различается. В первой зоне доминируют олигохеты рода *Tubifex* (сем. *Tubificidae*), среди субдоминантов преобладают различные хириномиды (табл. 1, табл. 2). Во второй зоне довольно резко доминирует крупная хириномида рода *Pagastia*, характерны также хириномиды *Micropsectra* и тубифициды *Isochaetides*, другие таксоны не достигают заметного обилия. В Евразии сообщества эпипелали, обычно с преобладанием хириномид и горошинок, описаны для многих регионов (Chertoprud, 2011; Chertoprud, Palatov, 2013, 2017; Palatov et al., 2016).

**Кренопелаль.** Сообщество илисто-детритного дна в родниках и родниковых ручьях без существенного течения, описано для второй зоны, встречается изредка. Преобладает хириномида *Macropelopia*, также характерны другие хириномиды и горошинки рода *Euglesa* (табл. 2). Близкие варианты известны для других регионов Палеарктики (Chertoprud, 2011; Palatov et al., 2016), но *Macropelopia* как первый доминант отмечается впервые.

**Криозипелаль.** Сообщество илисто-детритного дна холодных (2–8, в среднем 4.5°C) водотоков (в основном ручьев и родников) третьей высотной зоны. Доминирование неустойчиво, характерны олигохеты в целом почвенного сем. *Enchytraeidae* и ряд холодноводных хириномид. По-видимому, сообщество имеет эфемерный характер, элиминируя зимой, как и другие высокогорные сообщества. В сходных сообществах Кавказа и Кольского п-ова доминируют, главным образом, хириномиды рода *Pseudodiamesa* (Chertoprud, Palatov, 2013; Palatov et al., 2016), реофильные сообщества с преобладанием энхитреид отмечены в ручьях арх. Шпицберген (Chertoprud et al., 2017) и в

рипали холодных водотоков Камчатки (Чебанова, 2009).

В целом класс пелали Тянь-Шаня значительно беднее по разнообразию сообществ и таксонов, по сравнению с большинством других горных регионов. В нем отсутствуют многие типичные пелофильные таксоны (перловицы, роющие поденки и ручейники, стрекозы), почти все сообщества представлены только хирономидами и олигохетами. Роль олигохет при этом повышается, что может быть связано и с отсутствием в таких сообществах ряда хищных таксонов, богатых биогенным питанием водотоков (за счет массового скотоводства), и пониженной температурой воды, обеспечивающей благоприятный кислородный режим даже при высокой органической нагрузке. В центрально-азиатских равнинных водотоках (Ферганская и Чуйская долины) сообщества пелали значительно богаче и содержат специфические группы крупных двустворчатых моллюсков (*Anodonta*) и роющих поденок (*Palingenia*) (Овчинников, 1936; Янковская, 1948).

### Сообщества рипали

Сообщества мозаичных, главным образом органических субстратов береговой кромки водотоков. Встречаются нередко (52 описания), но занимают небольшую площадь.

**Эурипаль.** Сообщество мозаики органических субстратов береговой кромки – подмываемых водой корней, наземной травы при умеренном течении. Описано для первой и второй зон, встречается довольно часто (табл. 1, табл. 2). В первой зоне наиболее массовы общепалеарктические рода *Baetis* и *Limnephilus*, стрекоз представляет род *Cordulegaster* (центрально-азиатский вид *C. coronata* Morton, 1916). Эурипаль первой зоны близка по структуре с таковой равнинной Палеарктики, отличаясь, главным образом, отсутствием равнокрылых стрекоз. Во второй зоне доминируют холодноводные плавающие поденки *Ameletus*, что типично, например, для эурипали Кольского п-ова (Chertopud, Palatov, 2013) и высокогорной зоны Гималаев (Chertopud et al., 2018).

**Гаммарорипаль.** Сообщество тех же биотопов, но с резким доминированием бокоплавов рода *Gammarus*, отчасти вытесняющих другие таксоны (табл. 2). Подобные варианты известны для многих регионов (Chertopud, Palatov, 2017; Palatov, Chertopud, 2018).

### Сообщества эфемерали

Предварительно описываемый класс сообществ, в целом, не реофильный и характерный для временных стоячих водоемов, в основном, дождевых и снеговых луж. Подобным водоемам и их сообществам посвящена довольно обширная

литература (например, Williams, 2006). Основные свойства этих сообществ: сезонность (существуют несколько недель или месяцев в году), быстрая динамика температуры, кислородного режима и сапробности, преобладание животных с короткими жизненными циклами (*Chironomidae*, *Culicidae*, *Cladocera*, *Cyclopoida*) или способных расселяться по воздуху (*Coleoptera*, *Heteroptera*). В некоторых случаях подобные сообщества могут развиваться и в слаботекучих водах, поэтому они нашли место среди наших данных.

**Креноэфемераль.** Сообщество луж со слабой родниковой подпиткой, которая создает некоторую проточность и пониженную температуру воды летом, но, по-видимому, не спасает от зимнего промерзания водоема. На Тянь-Шане подобные водоемы, как правило, служат водопоями скота и характеризуются повышенной сапробностью. Субстраты включают ил, глину, детрит, ползатоленную наземную растительность. Доминируют жесткокрылые, главным образом водлобы и плавунцы (роды *Anacaena*, *Laccobius*, *Helophorus*, *Agabus*, *Hydroporus*), характерны также некоторые хирономиды (*Macropelopia*) и малый прудовик *Galba*. Данный тип не описывался нами ранее, хотя подобные сообщества иногда наблюдались в различных регионах.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

### Зоогеографические замечания

Взгляды на положение Тянь-Шаня в зоогеографических построениях и схемах различны, однако большинство из них рассматривает его в составе Центрально-азиатской подобласти, фауна которой связана своим происхождением с Гималаями (Иззатулаев, Старобогатов, 1985; Vanagescu, 1992). Действительно, на уровне подродов и групп видов реофильных амфибиотических насекомых здесь обнаруживается немало сходства с другими регионами Центральной Азии (Гиссаро-Алай, Памир, Гиндукуш) и даже с южными склонами Гималаев. Так, от Тянь-Шаня вплоть до Северной Индии широко распространены поденки *Ameletus* gr. *alexandrae* Brodsky, 1930, *Baetis* (*Rhodo-baetis*) gr. *oreophilus* Kluge, 1982, *Baetiella muchei* (Braasch, 1978), *Iron* gr. *montanus*, *I. (Ironopsis)* gr. *rheophilus* (Brodsky, 1930), *Rhithrogena (Himalogena)* spp.; веснянки *Kyphopteryx* spp., *Mesoperlina* spp., *Mesyatsia tianshanica* (Zhiltzova, 1972), *Capnia* gr. *pedestris* Kimmins, 1946, *Eucapnopsis stigmatica* Okamoto, 1922; ручейники *Himalopsyche* gr. *gigantea* (Martynov, 1914), *Rhyacophila obscura* Martynov, 1927, *Pseudostenophylax micraulax* (McLachlan, 1878); ряд видов амфибиотических двукрылых (Жильцова, 2003; Chertopud et al., 2018; Gupta, Majumdar, 2013; Markarchenko et al., 2018). Впрочем, некоторые группы насекомых, обычные для Гиссаро-Алая (напри-

мер, представители рода *Tenuibaetis*), здесь, по-видимому, отсутствуют. Доля широко распространенных, транспалеарктических видов в реофильной фауне региона очень мала. Из амфибиотических насекомых удалось обнаружить лишь два вида *Baetis* (*B. buceratus* Eaton, 1870 и *B. rhodani* (Pictet, 1843)), оба — в теплых водотоках с озерным питанием на территории заповедника Сары-Челек.

Фауна реофильных амфипод Тянь-Шаня слагается преимущественно рядом эндемичных, морфологически близких представителей рода *Gammarus*, видовой статус многих из которых нуждается в ревизии (Мартынов, 1935; Sidorov et al., 2018; Zhao et al., 2017). Помимо своеобразного эндемика оз. Иссык-Куль *Issykogammarus hamatus* Chevreaux, 1908, отсюда известно два вида стигобионтных бокоплавов *Stygobromus kazakhstanica* Kulkina, 1992 и *Tadzocrangonyx setiferus* (Birstein et Ljovushkin, 1972). Последний принадлежит к центрально-азиатскому роду, ареал которого охватывает Тянь-Шань и Гиссаро-Алай (Sidorov et al., 2018). Однако, на Тянь-Шане не обнаружен целый ряд характерных центрально-азиатских родов Gammaridae (например, *Sarothrogammarus*, *Comatogammarus* или *Barnardiorum*), обычных уже в родниках Гиссарского и Зеравшанского хребтов.

Реофильные гастроподы на Тянь-Шане представлены лишь тремя эндемичными видами кренальных гидробиид, обитающими в низкогорьях северного склона. Это *Martensamnicola kazakhstanica* Izzatullaev, Sitnikova et Starobogatov, 1985 из родников близ г. Шымкент, *Sibirobythinella almaatiana* Izzatullaev, Sitnikova et Starobogatov, 1985, описанная с Заилийского Алатау (род известен также на юге Сибири) и *Chirgisia alaarchaensis* Glöer, Boeters et Pešić, 2014, эндемичная для Киргизского хребта и встречающаяся в реокренах долины р. Ала-арча в составе гаммарокренальных сообществ (Glöer et al., 2014). Центральные районы Тянь-Шаня, видимо, лишены специфических реофильных гастропод, они появляются лишь в низкогорьях Алайского хребта (*Valvatamnicola archangelskii* (Zhadin, 1952), их разнообразие значительно увеличивается к юго-западу).

Таким образом, для водотоков Тянь-Шаня характерна типичная для Центральной Азии реофильная фауна, несколько обедненная по сравнению с Гиссаро-Алаем и более южными регионами за счет ряда родов ракообразных и моллюсков. Возможно, так проявляются последствия значительного оледенения Тянь-Шаня во времена последних ледниковых эпох.

### Особенности сообществ региона: высотная зональность

При обсуждении особенностей реофильных сообществ региона, на наш взгляд, уместно разбить данные на выделенные ранее высотно-температурные зоны. Несмотря на внешнее сходство ландшафтов и водотоков в низко-, средне- и высокогорной зонах, состав и структура сообществ в них существенно варьируют.

Низкогорная зона включает довольно разнообразные сообщества, хотя материала по ним оказалось немного. Структура сообществ проявляет слабую специфику — во многих регионах Палеарктики (и равнинных, и горных) комплекс доминирующих родов в соответствующих типах сообществ примерно сходен. Особенно много параллелей выявлено с горными регионами Средиземноморья — Кавказа и Балкан. Налицо характерное преобладание в кренали бокоплавов рода *Gammarus*, стандартный комплекс доминантов в ритрале (*Hydropsyche* — *Baetis* — *Simuliidae* — *Heptageniidae*) и структурно бедная пелаль, представленная хирономидами и олигохетами. В равнинных регионах ритраль, как правило, беднее, пелаль богаче таксонами и сообществами, появляется фиталь.

Среднегорная зона объединяет большую часть собранного материала и большинство выделенных типов сообществ. Структурно сообщества этой зоны наиболее близки к таковым других холодноводных горных регионов (Кольский п-ов, Байкальский хребет, высокогорная зона Гималаев). От горных регионов с более мягким климатом (и от низкогорной зоны Тянь-Шаня) эти сообщества отличаются заметным таксономическим обеднением (выпадает много более тепловодных родов и семейств), появлением небольшого ряда новых таксонов (например, *Ameletus* в рипали) и довольно резким, во многих случаях, доминированием одного—двух таксонов. При этом типизация их также меняется: метод выделения комплексов совместно встречающихся видов редуцируется до классификации по первому доминанту. Возрастает сходство разных типов сообществ, особенно на уровне семейств, за счет увеличения роли Chironomidae, Simuliidae, Baetidae и Ameletidae.

Высокогорная зона представлена криофильными сообществами, связанными с очень холодными приледниковыми ручьями. В трех типах сообществ резко доминируют различные хирономиды (наиболее типичен род *Diamesa*), в одном — также олигохеты-энхитреиды. Сходная структура сообществ (хотя с доминированием различных видов хирономид рода *Diamesa*) описана для водотоков арх. Шпицберген (Chertoprud et al., 2017), но также Альп и ряда других высокогорных районов (Milner et al., 2001). По-видимо-

му, определяющим фактором для этих сообществ является очень низкая (до 4–5°C) летняя температура воды; хотя рассматриваются и другие факторы (Jacobsen, Dangles, 2012; Ig, Castella, 2006; Milner, Petts, 1994). Описания видов хирономид рода *Diamesa* на Тянь-Шане и Памире, в том числе по нашим данным, еще только начались (Markarchenko et al., 2018), и многие личинки пока не определимы до вида.

Вопрос о региональных особенностях реофильных сообществ макробентоса Тянь-Шаня не имеет однозначного ответа: сообщества разных высотно-температурных зон близки по структуре к таковым в совершенно различных регионах. Низкогорная зона Тянь-Шаня примерно соответствует теплоумеренным и субтропическим регионам (Причерноморье, Балканы, среднегорные Гималаи), среднегорная зона Тянь-Шаня – низкоарктическим регионам (Кольский п-ов, п-ов Ямал), высокогорная зона – высокоарктическим регионам (арх. Шпицберген). По нашему мнению, ключевой структурирующий фактор в данном случае – летняя температура воды. Действительно, три описанные выше градации примерно соответствуют зонам летней температуры: 0–5, 5–12 и 12–20°C. Действие температуры, разумеется, может дополняться ландшафтными особенностями – характером увлажнения, растительности, почв, антропогенной нагрузки, сезонностью и т.п. Кроме того, высотные диапазоны одних и тех же температурных зон с характерными для них особенностями сообществ закономерно меняются в зависимости от географической широты и общего климата региона. Например, для сообщества эурипали зона доминирования холодноводных поденок рода *Ameletus* в Гималаях находится на высотах 2000–3000 м (возможно, и выше), на Тянь-Шане – на 1500–2800 м, на Байкальском хребте – 500–1500 м, на Кольском п-ове – 300–1000 м.

Таким образом, действие высотной и широтной поясности для горных сообществ реофильного макробентоса в общих чертах сходно и опосредовано летней температурой воды. По мере нарастания как географической широты, так и абсолютной высоты, в горах температура падает, приводя к сходным изменениям сообществ. Наибольшее сходство наблюдается между высокоарктическими и высокогорными сообществами ледниковых ручьев, за счет резкого упрощения их структуры (повсеместно доминируют хирономиды одного рода *Diamesa*). Близкие эффекты уже были описаны для наземных растительных сообществ как “правило предвращения” (Вальтер, АLEXIN, 1936). Для пресноводной биоты эти закономерности рассматривались лишь на уровне видовой разнообразия (Jacobsen, Dangles, 2012). Впрочем, детали формирования структурно сходных сообществ в высокогорьях и Арктике еще предстоит исследовать.

**Выводы.** Реофильные сообщества донных беспозвоночных Западного Тянь-Шаня имеют особенности, типичные для горных регионов, а именно: большое разнообразие и встречаемость типов ритрали и кренали, угнетение типов пелали и рипали и отсутствие фитали. Структура большинства типов сообществ Западного Тянь-Шаня сильно варьирует в зависимости от высотно-температурных зон. В низкогорной зоне сообщества структурно сходны с большинством регионов Южной Палеарктики, в среднегорной зоне – с рядом холодноводных горных и гипоарктических регионов, в высокогорной приледниковой зоне (при резком таксономическом обеднении) – с сообществами водотоков Высокой Арктики (арх. Шпицберген). Ключевым фактором этой градации является, по-видимому, летняя температура воды. Характерно отсутствие в регионе многих типичных для Палеарктики реофильных таксонов и резкое доминирование одного-двух видов во многих сообществах. Фаунистически регион относится к Центральной Азии, представляя собой ее несколько обедненный северный форпост.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарим наших товарищей по экспедициям Г.В. Борисенко, А.С. Дубинину, А.В. Лиманскую, С.В. Лопатина, В.В. Марьянского и М.Л. Синдаловскую (Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова), принимавших участие в сборе полевого материала.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках госзадания НИР Московского государственного университета АААА-А16-116021660062-9 и гранта МГУ имени М.В. Ломоносова для поддержки ведущих научных школ МГУ “Депозитарий живых систем Московского университета” в рамках Программы развития МГУ.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. 1979. Интенсивность обмена у водных пойкилотермных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Ленинград: Наука. С. 5.
- Бродский К.А. 1935. Материалы к познанию фауны беспозвоночных горных потоков Средней Азии. 1. Река Иссык // Труды Среднеазиатского гос ун-та. Сер. VIIa, Зоология. Вып. 15. С. 5.
- Бродский К.А. 1976. Горный поток Тянь-Шаня. Эколого-фаунистический очерк. Ленинград: Наука.
- Бродский К.А., Оморев Э.О. 1972. Распределение личинок комаров сем. Vlepharoceridae и Deuterophlebiidae (Diptera) р. Акбура (Алайский хребет) // Энтомолог. обозр. Т. 51. Вып. 1. С. 66.
- Бродский К.А., Оморев Э.О. 1973. Вертикальная зональность горных потоков Тянь-Шаня по распределе-

- нию характерных водных насекомых // Гидробиол. журн. Т. 9. № 2. С. 40.
- Вальтер Г., Алехин В.В. 1936. Основы ботанической географии. Москва: Биомедгиз.
- Жильцова Л.А. 2003. Веснянки (Plecoptera). Группа Euholognatha. Санкт-Петербург: Наука.
- Иззатулаев З.И., Старобогатов Я.И. 1985. Зоогеографическая характеристика пресноводных моллюсков Центральной Азии и вопрос о существовании Нагорноазиатской подобласти Палеарктики // Зоол. журн. Т. 64. №. 4. С. 506.
- Кустарева Л.А., Иванова Л.М. 1980. Бентос притоков озера Иссык-Куль. Фрунзе: Илим.
- Кустарева Л.А., Иванова Л.М. 1979. Особенности распределения личинок хирономид (Chironomidae) в реке Чолпон-ата (Иссык-Кульская котловина) // Ихтиологические и гидробиологические исследования в Киргизии. Фрунзе: Илим. С. 68.
- Мартынов А.В. 1935. К познанию Amphipoda текущих вод Туркестана // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 2. Вып. 2–3. С. 409.
- Овчинников И.Ф. 1936. Гидрологический и гидробиологический обзор главнейших водоёмов долины реки Чу // Труды Киргизской комплексной экспедиции АН СССР. Т. 3. Вып. 1. С. 115.
- Оморев Э.О. 1975. К экологии ручейников (Trichoptera) горных потоков Южного Тянь-Шаня (на примере фауны р. Ак-буры) // Энтомол. обзор. 1975. Т. 54. № 4. С. 773.
- Оморев Э.О. 1977. К экологии веснянок (Plecoptera) горных потоков Южного Тянь-Шаня (на примере фауны реки Акбуры) // Ихтиологические и гидробиологические исследования в Киргизии. Фрунзе: Илим. С. 45.
- Оморев Э.О., Хаитов Х.Х. 1992. Вертикальное распределение поденок (Ephemeroptera) в реке Ак-Бура и ее притоке Кичик-Алае (Алайский хребет) // Энтомол. обзор. Т. 71. № 1. С. 17.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 1994–2006. Т. 1–6. Санкт-Петербург: Зоол ин-т РАН.
- Тесленко В.А., Жильцова Л.А. 2009. Определитель веснянок (Insecta, Plecoptera) России и сопредельных стран. Имаго и личинки. Владивосток: Дальнаука.
- Чебанова В.В. 2009. Бентос лососевых рек Камчатки. Москва: ВНИРО.
- Чертопруд М.В., Песков К.В. 2003. Географические параллели организации литореофильных сообществ малых рек Восточной Европы и Северной Азии // Журн. общ. биол. Т. 64. № 1. С. 78.
- Янковская А.И. 1948. Материалы к гидробиологии бассейна Кара-Дарьи // Изв. АН УзССР. № 1. С. 60.
- Banarescu P. 1992. Zoogeography of Fresh Waters. V. 2. Aula Verlag: Wiesbaden.
- Braun-Blanquet J. 1964. Planzensociologie. Wien; N.Y.: Springer-Verlag.
- Chertoprud M. 2011. Diversity and classification of rheophilic communities of macrozoobenthos in middle latitudes of European Russia // Biology Bull. Rev. V. 1. № 3. P. 165. <https://doi.org/10.1134/S2079086411030017>
- Chertoprud M., Palatov D. 2013. Rheophilic communities of macrobenthos of the Southwestern Kola Peninsula // Inland Water Biology. № 6. P. 289. <https://doi.org/10.1134/S1995082913040056>
- Chertoprud M., Palatov D. 2017. Stream Macrozoobenthic Communities of the Eastern Balkans // Inland Water Biology. V. 10. № 3. P. 286. <https://doi.org/10.1134/S1995082917030051>
- Chertoprud M., Palatov D., Dimante-Deimantovica I. 2017. Macrobenthic communities in water bodies and streams of Svalbard, Norway // J. Natural History. V. 51. № 47–48. P. 2809. <https://doi.org/10.1080/00222933.2017.1395092>
- Chertoprud M., Palatov D., Chertoprud E. 2018. Rheophilic Macrozoobenthos Communities of the Southern Himalayas // Inland Water Biology. V. 11. № 4. P. 435. <https://doi.org/10.1134/S1995082918040041>
- Glöer P., Boeters H., Pešić V. 2014. Freshwater molluscs of Kyrgyzstan with description of one new genus and species (Mollusca: Gastropoda) // Folia Malacologica. V. 22. <https://doi.org/10.12657/folmal.022.009>
- Gupta I.J., Majumdar M. 2013. Species of the Order Trichoptera Represented in the National Zoological Collection of the Zoological Survey of India, Kolkata // Records of the Zoological Survey of India. V. 113. № 4. P. 181.
- Jacobsen D., Dangles O. 2012. Environmental harshness and global richness patterns in glacier-fed streams // Global Ecology and Biogeography. V. 21. P. 647.
- Ilg C., Castella E. 2006. Patterns of macroinvertebrate traits along three glacial stream continuums // Freshwater Biol. V. 51. P. 840. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01533.x>
- Kluge N.J. 2015. Central Asian mountain Rhithrogenini (Ephemeroptera: Heptageniidae) with pointed and ephemeropteroid claws in the winged stages // Zootaxa. V. 3994. № 3. P. 301. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3994.3.1>
- Makarchenko E.A., Semenchenko A.A., Palatov D.M. 2018. New data on taxonomy and systematics of the genus *Diamesa* Meigen (Diptera: Chironomidae: Diamesinae) from Tien Shan and Pamir mountains, with description of two new species // J. Limnol. V. 77. P. 26. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2018.1783>
- Milner A., Petts G. 1994. Glacial rivers: physical habitat and ecology // Freshwater Biol. V. 32. P. 295.
- Milner A., Brittain J., Castella E., Petts G. 2001. Trends of macroinvertebrate community structure in glacier-fed rivers in relation to environmental conditions: a synthesis // Freshwater Biol. V. 46. P. 1833.
- Palatov D., Chertoprud M. 2012. The Rheophilic fauna and Invertebrate Communities of the Tundra Zone: A Case Study of the Southern Yamal // Inland Water Biology. V. 5. № 1. P. 19. <https://doi.org/10.1134/S1995082912010117>
- Palatov D., Chertoprud M., Frolov A. 2016. Soft-bottom macrobenthic fauna and assemblages in watercourses of Eastern Black sea coast mountainous regions // Inland Water Biology. V. 9. № 2. P. 150. <https://doi.org/10.1134/S1995082916020140>
- Palatov D., Chertoprud M. 2018. Macrozoobenthic communities of compact grounds in streams of eastern Black

- Sea region // *Russ. J. Ecol.* V. 49. № 1. P. 80.  
<https://doi.org/10.1134/S1067413618010125>
- Sidorov D., Hou Z., Sket B.* 2018. Three new remarkable amphipod species (Crustacea: Gammaridae) from springs and subterranean waters of Central Asia // *Zootaxa*. V. 4444. № 4. P. 437.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4444.4.5>
- Thorson G.* 1958. Parallel level-bottom communities, their temperature adaptation, and their “balance” between predators and food animals // *Perspectives in marine biology*. Berkely: Univ. California Press. P. 67.
- Williams D.* 2006. *The Biology of Temporary Waters*. New York: Oxford Univ. Press.
- Zhao S., Meng K., Hou Z.* 2017. Two new *Gammarus* species and a new name (Crustacea: Amphipoda: Gammariidae) from Northwest China // *Zootaxa*. V. 4273. № 2. P. 195.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4273.2.3>

## Lotic Macrozoobenthic Communities of the Western Tien Shan

M. V. Chertoprud<sup>1, \*</sup>, D. M. Palatov<sup>1, 2</sup>, and E. S. Chertoprud<sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup>*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

<sup>2</sup>*Severtsov Institute of Ecology and Evolution Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

\*e-mail: [lymnaea@yandex.ru](mailto:lymnaea@yandex.ru)

Based on 370 original quantitative samples taken from lotic waters in the Western Tien Shan (Kyrgyzstan), regional diversity and characteristics of macrozoobenthic communities are described. We revealed altitudinal differences in the composition and structure of communities in three zones ranging from 1000 to 3700 m above sea level. 23 types of communities were assigned to 5 classes described previously: rhithral (hard-bottom substrates in the fast flow), crenal (mosaic substrates of small springs and brooks), pelal (soft-bottom substrates), rhipal (mosaic substrates of the coastal edge) and ephemeral (temporary biotopes). It was shown that communities of low mountains in Tien Shan are structurally similar to communities of low mountains in other southern Palaeartic regions (Caucasus, Balkans), communities of middle mountains are similar to those of the low Arctic (Kola Peninsula, Yamal) and communities of high mountains are similar to those of the high Arctic (Svalbard). Thus, the effects of altitudinal and latitudinal zonation on mountain lotic communities in the Palaeartic are generally similar and are mainly mediated by summer water temperature.

**Keywords:** macrozoobenthos, lotic communities, freshwater invertebrates, altitudinal zonation, mountain streams, Tien Shan, Kyrgyzstan

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС,  
ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.583(285.2):591(517.3)

ЗООПЛАНКТОН ПУЛЬСИРУЮЩИХ ОЗЕР ОРОГ И ТАЦЫН-ЦАГАН  
(ЗАПАДНАЯ МОНГОЛИЯ) В НАЧАЛЕ ПЕРИОДА СТАБИЛИЗАЦИИ  
УРОВЕННОГО РЕЖИМА

© 2020 г. А. В. Крылов<sup>а, \*</sup>, Б. Мэндсайхан<sup>б</sup>, Ч. Аюушсурэн<sup>с</sup>, А. И. Цветков<sup>а</sup>

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

<sup>б</sup>Институт географии и геоэкологии Академии наук Монголии, Улан-Батор, Монголия

<sup>с</sup>Институт общей и экспериментальной биологии Академии наук Монголии, Улан-Батор, Монголия

\*e-mail: krylov@ibiw.ru

Поступила в редакцию 13.02.2018 г.

После доработки 24.12.2018 г.

Принята к публикации 06.02.2019 г.

Проанализированы межгодовые изменения зоопланктона периодически пересыхающих озер в начале периода стабилизации их уровенного режима при значительных колебаниях количества атмосферных осадков, температуры воздуха и минерализации воды. Показано, что ведущую роль в изменении структуры зоопланктона играет количество атмосферных осадков, увеличение которого может опосредованно обогащать кормовую базу беспозвоночных. В этих условиях ряд структурных характеристик зоопланктона свидетельствует об эвтрофировании озер, интенсивность которого зависит от площади водоема и связи с питающей рекой. Аналогичные изменения зоопланктона отмечены в годы с повышенной температурой воздуха. При резком возрастании минерализации воды обнаружено увеличение количественных показателей зоопланктона за счет *Soropoda*.

**Ключевые слова:** зоопланктон, минерализация воды, количество атмосферных осадков, Долина Озер (Западная Монголия)

**DOI:** 10.31857/S0320965220030109

ВВЕДЕНИЕ

Сокращение водности, уменьшение уровня и увеличение минерализации воды – ожидаемые последствия трансформации экосистем континентальных водоемов в условиях глобального изменения климата. Наиболее ярко они будут проявляться в аридной зоне, где, впрочем, в той или иной степени наблюдались и ранее. К числу таких территорий относится Долина Озер (Западная Монголия) – межгорное понижение в Центральной Азии, разделяющее горы Хангая и Гобийского Алтая, где преобладают песчаные и каменистые равнины, встречаются солончаки и такыры с барханами. В Долине Озер отмечены периодические изменения уровня поверхностных и грунтовых вод, которые определяют чередование разного состояния озерных котловин. В сухой период озера полностью пересыхают, в переходный заполняются лишь летом и исчезают к осени, во влажный период они стабильно заполнены водой. Яркий пример таких водоемов – озера Орог (45°04.040' с.ш., 100°36.411' в.д.) и Тацын-Цаган (45°10.431' с.ш., 101°28.592' в.д.), для которых ранее были выделены сухой (3–6 лет), переходный

(2–4 года) и влажный (10–30 лет) периоды (Лимнология..., 2014; Dgebuadze, 1995). Высота расположения оз. Орог 1217 м над у. м., максимальная площадь 140 км<sup>2</sup> (в 2013–2016 гг. ~92–98 км<sup>2</sup>, в 2017 г. 107.3 км<sup>2</sup>, максимальная глубина 4.5 м. В озеро впадает р. Туин-Гол. В многоводные годы вода в нем пресная, в маловодные – солоноватая. Высота расположения оз. Тацын-Цаган 1248 м над уровнем моря, его площадь в 2014–2017 гг. была ~5–7 км<sup>2</sup>, в озеро впадает р. Тацын.

Период исследований озер пришелся на начало стабилизации уровенного режима водоемов – котловины стали заполняться водой, не пересыхали к осени, что свидетельствовало о наступлении влажного периода их многолетней динамики (Прокин, Жаворонкова, 2015). В его начале наблюдались межгодовые вариации электропроводности воды, а также значительные колебания поверхностного стока и температуры воздуха.

Цель работы – исследовать структуру зоопланктона озер Орог и Тацын-Цаган в начале периода стабилизации уровня воды, характеризующегося межгодовыми колебаниями минерализа-

**Таблица 1.** Количество атмосферных осадков и температура воздуха в районах исследованных озер

Год	Количество осадков, мм	Средняя температура воздуха, °С					
		апрель—август	апрель	май	июнь	июль	август
Сомон Богд							
2013	61.2	7.4	16.2	20.6	22.2	22.2	17.7
2014	74.8	9.8	14.6	19.5	22.9	20.7	17.5
2015	66.6	8.9	14.7	19.1	22.8	22.9	17.7
2016	108.0	9.9	14.0	19.2	23.6	21.3	17.6
2017	39.1	9.9	16.5	23.5	26.2	21.6	19.5
Сомон Барун-Баян-Улан							
2014	93.4	6.5	15.7	19.0	22.8	20.5	17.2
2015	83.7	9.4	13.7	18.8	22.0	22.3	17.1
2016	116.4	8.4	13.9	18.7	23.4	21.2	17.1
2017	52.8	9.4	13.6	23.0	25.7	20.8	17.3

ции воды, температуры воздуха и количества атмосферных осадков.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для работы послужили пробы зоопланктона, собранные в оз. Орог в августе 2013–2017 гг. и в оз. Тацын-Цаган в августе 2014–2017 гг. Изучались сообщества открытого мелководья, зарослей воздушно-водных макрофитов и центра водоемов. На глубинах >1 м пробы собирали сетью Джеди (диаметр входного отверстия 12 см, планктонный газ с размером ячеек 64 мкм), на глубинах <1 м – ведром, процеживая 50–100 л воды через газ с размером ячеек 64 мкм. Пробы фиксировали 4%-ным формалином, камеральную обработку проводили по стандартной методике (Методика изучения..., 1975). Параллельно с отбором проб измеряли глубину, прозрачность воды диском Секки, pH, температуру и электропроводность воды зондом “YSI ProPlus”. Сведения о количестве атмосферных осадков и температуре воздуха получали для оз. Орог по данным метеорологического поста в сомоне Богд (44°40'11" с.ш., 102°10'28" в.д.) и для оз. Тацын-Цаган – в Барун-Баян-Улан (45°10'42" с.ш., 101°25'9" в.д.).

Статистический анализ включал проверку нормальности распределения по критерию Колмогорова–Смирнова, множественные сравнения групповых средних проводили по критерию наименьшей значимой разности (LSD-test), определяли коэффициент корреляции Пирсона ( $p < 0.05$ ).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Озеро Орог.** Наибольшее количество атмосферных осадков наблюдалось в 2016 г., наименьшее – в 2017 г. (табл. 1). Максимальная температура

воздуха в мае отмечена в 2013 и 2017 гг., в июне и июле – в 2017 г., в августе – в 2015 г., а средняя за период с апреля по август – в 2017 г. (табл. 1). В 2013 г. зарегистрированы минимальные глубины, в последующие годы они почти не изменялись, а в 2017 г. заметно возросли (табл. 2), что сопровождалось затоплением участков суши и увеличением степени зарастания макрофитами с 5 до 10%. Прозрачность воды отличалась низкими значениями, которые ежегодно немного возрастали (табл. 2). Наибольшая температура воды зафиксирована в 2014 г., наименьшая – в 2015 г., при этом ежегодно (за исключением 2015 г.) в центре водоема она была ниже, чем в прибрежье. Электропроводность воды максимального значения достигла в 2015 г., в дальнейшем снижалась. Как правило, в прибрежье она была больше, чем в центре водоема.

В 2013 г. в составе зоопланктона обнаружено 16 видов (12 – Rotifera, 2 – Copepoda, 2 – Cladocera), в 2014 г. – 14 (8, 2, 4 соответственно), в 2015 г. – 8 (5, 2, 1), в 2016 г. – 13 (8, 3, 2), в 2017 г. – 19 (13, 2, 4). Максимальное число видов в пробе зарегистрировано в прибрежье, причем, среди зарослей макрофитов было больше Cladocera (табл. 3). В среднем за весь период изучения в центре водоема по сравнению с открытым прибрежьем было меньше число видов Rotifera ( $p = 0.027$ ) и общее количество видов ( $p = 0.025$ ). Среди зарослей растений и в центре водоема максимальное количество видов в пробе отмечено в 2013 г., минимальное – в 2015 г., в открытом прибрежье – в 2017 и 2015 гг. соответственно. Полученные коэффициенты корреляции показали, что при увеличении электропроводности воды уменьшались общее число видов ( $r = -0.60$ ) и число видов коловраток ( $r = -0.56$ ), при увеличении среднемесячной температуры воздуха в апреле–августе – число видов Copepoda ( $r = -0.53$ ). В целом для озера максимальное ко-

**Таблица 2.** Некоторые характеристики различных зон исследованных озер

Показатели	Год	оз. Орог	оз. Тацын-Цаган
		открытое побережье/заросли макрофитов/центр озера	
Глубина, м	2013	0.3/0.5/0.5	—
	2014	0.5/0.8/1.3	0.3/0.5/0.8
	2015	0.3/0.5/1.0	0.2
	2016	0.8/0.8/1.2	0.1/0.3/0.4
	2017	0.5/0.8/1.3	0.1/0.2/0.3
Прозрачность, м	2013	0.05/—/0.05	—
	2014	0.10	0.10
	2015	0.30	0.05
	2016	0.50	0.05
	2017	0.50	0.05
Температура, °С	2013	21.9/—/18.8	—
	2014	22.1/21.1/21.0	18.2/18.9/18.2
	2015	17.9/18.1/18.8	14.7/14.5/14.4
	2016	21.5/21.2/20.3	21.2/20.5/19.6
	2017	21.9/21.9/21.0	28.4/28.4/28.2
Электропроводность, мкСм/см	2013	1924/—/1861	—
	2014	2503/2383/2314	1613/1614/1592
	2015	5500/5550/5880	1710/1687/1735
	2016	3700/3710/3550	3270/2840/2850
	2017	2097/3000/2095	15006/15000/15000
рН	2013	8.94/8.92/8.94	—
	2014	8.92/8.90/8.94	8.82/8.85/8.85
	2015	8.96	9.01
	2016	8.64	8.44/8.40/8.42
	2017	8.46	8.87

Примечание. Здесь и в табл. 3 значение без косой черты — одинаково для трех зон исследования, “—” — данные отсутствуют.

личество видов коловраток (8.3) и общее число видов (12) зарегистрированы при наибольшей температуре воздуха в 2017 г.

В 2013 и 2014 гг. по численности лидировал зоопланктон центра озера, в 2015 и 2016 гг. — зарослей растений и лишь в 2017 г. — открытого побережья (рис. 1а). Получены коэффициенты корреляции между общей численностью зоопланктона, Rotifera, Сорерода и количеством осадков в период с апреля по август ( $r = 0.74, 0.59$  и  $0.74$  соответственно). Кроме того, общая численность зоопланктона и коловраток коррелировали с электропроводностью воды ( $r = 0.65$  и  $0.80$  соответственно). Максимальная численность зоопланктона в годы, характеризующиеся наибольшим количеством атмосферных осадков (2016 г. — 556 тыс. экз./м<sup>3</sup>) и низкой электропроводностью воды (2015 г. — 399 тыс. экз./м<sup>3</sup>). Численность зоопланктона в 2015 и 2016 гг. была больше значений в 2013 г. — 130.4 тыс. экз./м<sup>3</sup> ( $p = 0.010$  и  $0.000$

соответственно), 2014 г. — 91.5 ( $p = 0.005$  и  $0.000$ ) и 2017 г. — 81.2 ( $p = 0.004$  и  $0.000$ ). В эти же годы отмечена максимальная численность Rotifera (2015 г. — 221.8, 2016 г. — 220.8 тыс. экз./м<sup>3</sup>), которая отличалась от величин в 2013 г. — 65.9 тыс. экз./м<sup>3</sup> ( $p = 0.002$  и  $0.002$  соответственно), 2014 г. — 33.8 ( $p = 0.005$  и  $0.000$ ) и 2017 г. — 59.9 ( $p = 0.002$  и  $0.002$ ). Кроме того, в 2016 г. обнаружена максимальная численность Сорерода — 334.4 тыс. экз./м<sup>3</sup>, она превышала значения в 2013 г. — 63.9 тыс. экз./м<sup>3</sup> ( $p = 0.004$ ), 2014 г. — 57.6 ( $p = 0.003$ ) и 2017 г. — 20.6 ( $p = 0.002$ ).

Основой численности зоопланктона в побережье и центре водоема были Rotifera и Сорерода, а среди зарослей макрофитов ежегодно преобладали Сорерода, за исключением 2017 г., когда преобладали Rotifera (рис. 1б). В среднем за время изучения доля Cladocera в центре водоема была ниже, чем в побережье ( $p = 0.032$ ). Получены коэффициенты корреляции между долями Rotifera,

**Таблица 3.** Количество видов зоопланктона в различных зонах исследованных озер

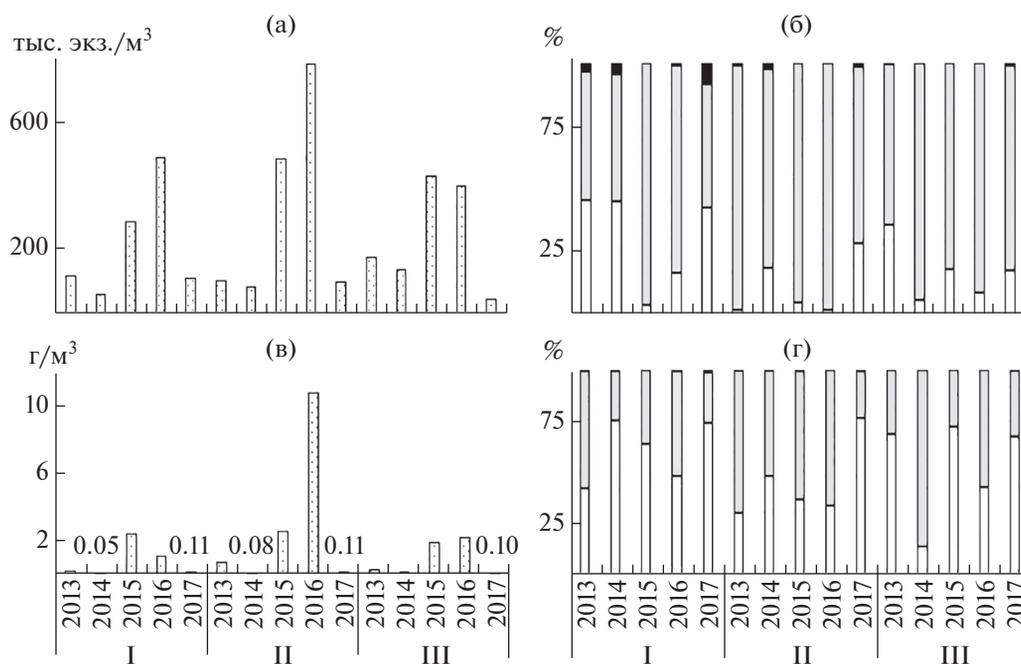
Озеро	Год	Rotifera	Copepoda	Cladocera	Всего
		открытое побережье/заросли макрофитов/центр озера			
Орог	2013	10/6/7	2	1/2/1	13/10/10
	2014	6/7/4	2	3/3/0	11/12/6
	2015	5/5/3	2	0/1/0	7/8/5
	2016	8/5/5	2	1	11/8/8
	2017	11/8/6	2/1/2	4/1/1	17/10/9
Тацын-Цаган	2014	4/3/6	0	2/2/3	6/5/9
	2015	3/2/2	1	0/0/1	4/3/4
	2016	1/3/3	0/1/1	3	4/7/7
	2017	1/1/0	6/4/4	1/0/1	8/5/5

Copepoda и средней температурой воздуха в апреле–августе ( $r = 0.53$  и  $-0.54$  соответственно).

В открытом побережье по численности доминировали науплиусы Cyclopoida (2013–2017 гг.), *Filinia longiseta* (Ehrenberg) (2014–2017 гг.), *Brachionus angularis* Gosse (2014, 2017 гг.), *Squatinella longispinata* (Tatem) (2017 г.), *Polyarthra remata* Skorikov (2017 г.); среди зарослей тростника – *Filinia longiseta* (2013, 2014, 2016, 2017 гг.), *Brachionus angularis* (2013, 2017 гг.), *Epiphanes brachionus* (Ehrenberg) (2017 г.), науплиусы Cyclopoida (2013–2017 гг.), *Eudiaptomus graciloides* Lilljeborg (2016 г.); в центре озера – *Filinia longiseta*

(Ehrenberg) (2013–2016 гг.), *Brachionus angularis* Gosse (2013 г.), *Squatinella longispinata* (2017 г.), науплиусы Cyclopoida (2013–2017 гг.), копепоиды *Eudiaptomus* (2015 г.).

По биомассе лидировал зоопланктон в зарослях макрофитов, лишь в 2014 г. – в центре водоема, а в 2017 г. – она была одинаковой в открытом побережье и в зарослях растений (рис. 1в). Максимальные значения в открытом побережье отмечены в 2015 г., среди макрофитов и в центре – в 2016 г. В целом для озера общая биомасса зоопланктона и биомасса Copepoda положительно коррелировали с количеством атмосферных осад-



**Рис. 1.** Численность (а) и доли таксономических групп в общей численности (б), биомасса (в) и доли таксономических групп в общей биомассе (г) зоопланктона оз. Орог. I – открытое побережье, II – заросли макрофитов, III – центр водоема. (□) – Rotifera, (▣) – Copepoda, (■) – Cladocera.

ков ( $r = 0.56, 0.55$  соответственно), биомасса Rotifera – с электропроводностью воды ( $r = 0.68$ ). Максимальная биомасса зоопланктона ( $4.64 \text{ г/м}^3$ ) обнаружена при наибольшем количестве осадков в 2016 г., она превышала значения в 2014 г. ( $0.10 \text{ г/м}^3, p = 0.041$ ) и 2017 г. ( $0.11 \text{ г/м}^3, p = 0.041$ ). Формирование максимальной биомассы зоопланктона в 2016 г. происходило за счет Soropoda ( $4.46 \text{ г/м}^3$ ), биомасса которых была больше, чем в 2014 г. ( $0.087 \text{ г/м}^3, p = 0.048$ ) и 2017 г. ( $0.071 \text{ г/м}^3, p = 0.047$ ). Наибольшая биомасса Rotifera зарегистрирована в 2015 г. ( $0.178 \text{ г/м}^3$ ) и 2016 г. ( $0.166 \text{ г/м}^3$ ), она превышала таковую в 2014 г. ( $0.015 \text{ г/м}^3, p = 0.013, 0.019$  соответственно) и 2017 г. ( $0.031 \text{ г/м}^3, p = 0.023$  и  $0.033$ ).

Основу биомассы составляли Soropoda, однако, наибольшая их доля чаще всего наблюдалась среди зарослей макрофитов (рис. 1г). В среднем за время изучения доля Cladocera в центре водоема была ниже, чем в прибрежье ( $p = 0.029$ ).

В открытом прибрежье по биомассе доминировали науплиусы Cyclopoida (2013, 2015–2016 гг.), *Filinia longiseta* (2014–2015 гг.), *Asplanchna brightwelli* Gosse (2014, 2017 гг.), *Eudiaptomus graciloides* (2016 г.), науплиусы Cyclopoida (2017 г.). Среди зарослей тростника преобладали науплиусы Cyclopoida (2013–2015 гг.), *Asplanchna brightwelli* (2013 г.), *Filinia longiseta* (2014 г.), *Epiphanes brachionus* (2017 г.), *Eudiaptomus graciloides* (2014–2017 гг.). Среди доминирующих по биомассе видов в центре озера отмечены науплиусы Cyclopoida (2013, 2014, 2016, 2017 гг.), *Eudiaptomus graciloides* (2013–2017 гг.) и *Asplanchna brightwelli* (2013, 2015 гг.).

**Озеро Тацын-Цаган.** Наибольшее количество атмосферных осадков зарегистрировано в 2016 г., наименьшее – в 2017 г. (табл. 1). Максимальная температура воздуха в апреле отмечена в 2015 и 2017 гг., в мае – в 2014 г., в июне и июле – в 2017 г., однако средняя за период апрель–август температура воздуха почти не различалась (табл. 1). Минимальная глубина озера зарегистрирована на третий (2016 г.) и четвертый (2017 г.) годы стабилизации уровня, а максимальная – в первый (2014 г.) (табл. 2). Вода озера характеризовалась крайне низкой прозрачностью, причем, наименьшие ее значения обнаружены в 2016 и 2017 гг. Минимальная температура воды отмечена в 2015 г., максимальная – в 2017 г. В период изучения наблюдалось повышение электропроводности воды, которая в 2017 г. резко ( $\geq 9$  раз) возросла и достигла рекордной величины. Выявлен отрицательный коэффициент корреляции электропроводности воды с количеством атмосферных осадков ( $r = -0.98$ ).

В 2014 г. в составе зоопланктона обнаружено 6 видов Rotifera и 3 вида Cladocera; в 2015 г. количество видов Rotifera снизилось до трех, Cladocera – до одного, но отмечен 1 вид Soropoda. В 2016 г. количество видов Rotifera осталось прежним, до трех возросло богатство Cladocera; в 2017 г. зарегистрировано два вида Rotifera, один вид Cladocera,

до шести увеличилось количество видов Soropoda. Максимальное число видов в пробе в 2014 и 2016 гг. отмечено в центре водоема, в 2015 г. – среди зарослей и в центре озера, в 2017 г. – в открытом прибрежье (табл. 3). Получены коэффициенты корреляции числа видов Rotifera ( $r = -0.68$ ), числа видов Soropoda ( $r = 0.94$ ) с электропроводностью воды, а также с количеством атмосферных осадков ( $r = 0.66$  и  $-0.95$  соответственно). С осадками было связано и количество видов Cladocera ( $r = 0.76$ ). Число видов коловраток (4.3), отмеченное при минимальной электропроводности воды в 2014 г., превышало таковое в 2015 г. ( $2.3, p = 0.046$ ), 2016 г. ( $2.3, p = 0.046$ ) и 2017 г. ( $0.7, p = 0.002$ ). Число видов Soropoda (4.6), зарегистрированное при максимальной электропроводности и минимальном количестве осадков в 2017 г., было больше, чем в 2014 г. ( $0, p = 0.000$ ), 2015 г. ( $1, p = 0.000$ ) и 2016 г. ( $0.7, p = 0.000$ ). Максимальное число видов Cladocera обнаружено в 2014 г. (2.3) и 2016 г. (3.0), которые характеризовались наибольшим количеством осадков, они превышали значения в 2015 г. ( $0.3, p = 0.001$  и  $0.000$  соответственно) и 2017 г. ( $0.7, p = 0.004$  и  $0.001$ ).

Максимальные численность и биомасса зоопланктона в 2014 г. зарегистрированы среди зарослей макрофитов, в последующие два года – в центральной части, в 2017 г. по численности доминировал зоопланктон открытого прибрежья, по биомассе – центра озера (рис. 2а, 2в). В целом для водоема получены коэффициенты корреляции общей численности зоопланктона и численности коловраток с температурой воздуха в августе ( $r = 0.73$  и  $0.80$  соответственно), численность Soropoda была связана с количеством осадков ( $r = -0.80$ ) и электропроводностью воды ( $r = 0.77$ ). Максимальные общая численность зоопланктона и численность коловраток зарегистрированы при наибольшей температуре воздуха в августе 2015 г. ( $1223.7$  и  $1114$  тыс. экз./м<sup>3</sup> соответственно), которые были выше, чем в 2014 г. ( $294.7$  ( $p = 0.012$ ) и  $33.4$  тыс. экз./м<sup>3</sup> ( $p = 0.001$ )), 2016 г. ( $236.3$  ( $p = 0.009$ ) и  $42.6$  тыс. экз./м<sup>3</sup> ( $p = 0.001$ )) и 2017 г. ( $393.9$  ( $p = 0.021$ ) и  $0.61$  тыс. экз./м<sup>3</sup> ( $p = 0.001$ )). Наибольшая плотность Soropoda обнаружена при минимальном количестве осадков и максимальной электропроводности воды в 2017 г. ( $392.9$  тыс. экз./м<sup>3</sup>) и она отличалась от величин в 2014 г., когда в составе зоопланктона веслоногие ракообразные не были обнаружены, в 2015 г. ( $108$  тыс. экз./м<sup>3</sup>,  $p = 0.035$ ) и 2016 г. ( $12$  тыс. экз./м<sup>3</sup>,  $p = 0.010$ ). Получены коэффициенты корреляции общей биомассы зоопланктона, биомассы Soropoda и Cladocera с количеством осадков ( $r = 0.60, -0.63$  и  $0.63$  соответственно), однако статистически значимых межгодовых различий этих показателей не выявлено.

Основой численности и биомассы в 2014 и 2016 гг. были Cladocera; в 2015 г. по численности преобладали Rotifera, по биомассе в центре озера и в за-

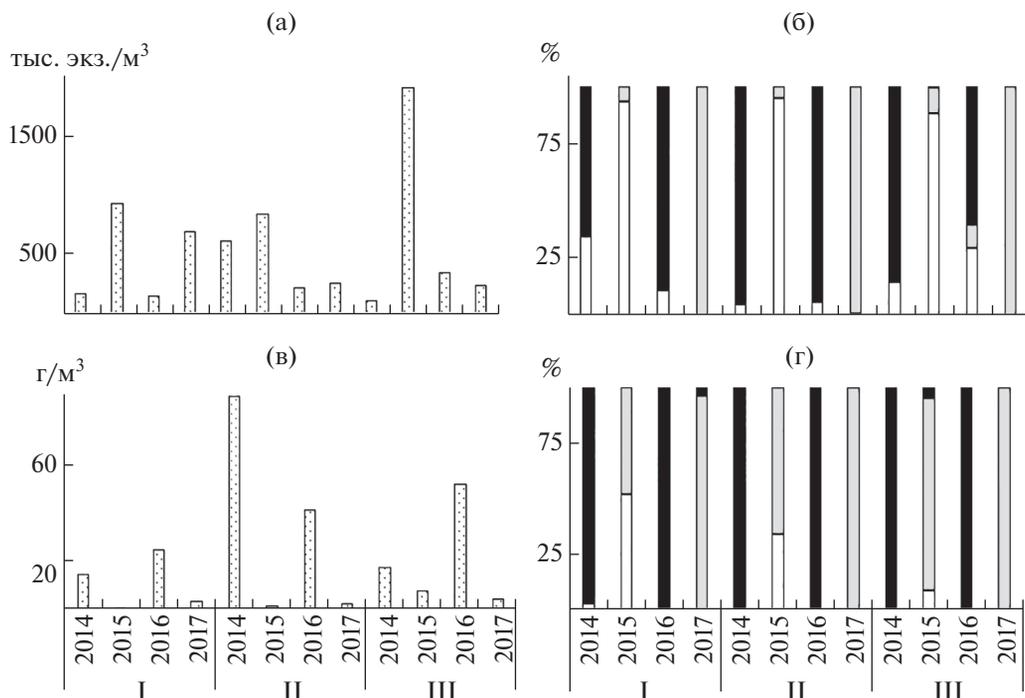


Рис. 2. Численность (а) и доли таксономических групп в общей численности (б), биомасса (в) и доли таксономических групп в общей биомассе (г) зоопланктона оз. Тацын. Обозначения, как на рис. 1.

рослях макрофитов – Сорерода, в открытом прибрежье – Rotifera; в 2017 г. по численности и биомассе во всех исследованных зонах водоема доминировали Сорерода (рис. 2б, 2г). В целом для озера доли Сорерода в общей численности и биомассе коррелировали с электропроводностью воды (соответственно  $r = 0.99$  и  $0.73$ ) и количеством осадков ( $r = -0.86$  и  $-0.88$ ), а доли Cladocera – только с количеством осадков ( $r = 0.78$  и  $0.80$ ). Доли Сорерода в общей численности и биомассе наибольших значений достигали в 2017 г. – 99.7 и 98.7% соответственно, превышая таковые, зарегистрированные в предыдущие годы (0–7.7 и 0–66.8%). Максимальные доли Cladocera в общей численности и биомассе отмечены в годы с максимальным количеством осадков – 2014 г. (82.2 и 99.1% соответственно) и 2016 г. (81.4 и 99.2%), они были больше, чем в 2015 г. (0.9% ( $p = 0.000$ ) и 1.6% ( $p = 0.000$ )) и 2017 г. (0.1% ( $p = 0.000$ ) и 1.3% ( $p = 0.000$ )).

По численности в открытом прибрежье доминировали *Daphnia similis* Claus (2014, 2016 гг.), *D. triquetra* G.O. Sars (2016 г.), *Moina brachiata* (Jurine) (2014, 2016 гг.), *Hexarthra fennica* (Levander) (2014 г.), *Brachionus quadridentatus* Hermann (2015 г.), *Filinia longiseta* (2015 г.), *Asplanchna brightwelli* (2016 г.), науплиусы Cyclopoidea (2017 г.); в зарослях макрофитов – *Daphnia similis* (2014 г.), *Moina brachiata* (2014 г.), *Brachionus quadridentatus* (2015 г.); в центре водоема – *Daphnia similis* (2014, 2016 гг.), *Moina brachiata* (2014, 2016 гг.), *Brachionus quadridentatus* (2015 г.), *Filinia longiseta* (2015 г.),

*Hexarthra fennica* (2016 г.), копеподиты *Eudiaptomus* (2015 г.), науплиусы Cyclopoidea (2017 г.).

По биомассе в открытом прибрежье доминировали *Daphnia similis* (2014, 2016 гг.), *D. triquetra* (2016 г.), *Moina brachiata* (2014, 2016 гг.), *Brachionus quadridentatus* (2015 г.), *Filinia longiseta* (2015 г.), науплиусы и копеподиты Calanoida (2015 г.), науплиусы Cyclopoidea (2017 г.), *Eudiaptomus vulgaris* Schmail (2017 г.), *Diacyclops bicuspidatus* (Claus) (2017 г.), *Eucyclops serrulatus* (Fischer) (2017 г.), *Cyclops strenuus* (Fischer) (2017 г.), в зарослях макрофитов – *Daphnia similis* (2014, 2016 гг.), *Moina brachiata* (2014, 2016 гг.), копеподиты *Eudiaptomus* (2015 г.), *Eudiaptomus vulgaris* (2017 г.), *Eucyclops serrulatus* (2017 г.), *Megacyclops viridis* (Jurine), в центре – *Daphnia similis* (2014, 2016 гг.), копеподиты *Eudiaptomus* (2015 г.), *E. vulgaris* (2017 г.), *Moina brachiata* (2016 г.).

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные результаты показали, что в оз. Орог наибольшее количество видов зоопланктеров характерно для открытого прибрежья, а в оз. Тацын-Цаган – для центра водоема. По численности и биомассе в оз. Орог доминировали сообщества зарослей макрофитов, в оз. Тацын-Цаган – центра и зарослей растений соответственно. Зоопланктон оз. Орог отличался от такового оз. Тацын-Цаган большим числом видов (в среднем в 1.7 раза), меньшими численностью и биомассой (в 2.9 и 106.0 раз соответственно), большей долей

Rotifera в общей численности и биомассе (в 105.5 и 732.3 раз) и значительно меньшей долей Cladocera (в 183.4 и 72.5 раз).

Выявлено значительное межгодовое варьирование показателей зоопланктона, которое могло быть связано с изменениями ряда характеристик среды. Исследования сообществ гидробионтов озер, в том числе и аридных территорий, показали, что одним из ведущих факторов, вызывающих изменения их структуры, выступает минерализация воды. Во все периоды озера по величине электропроводности воды относились к водоемам с повышенной минерализацией — солоноватым, однако в оз. Орог она варьировала в пределах значений, характерных для  $\beta$ -мезогалинных водоемов, в оз. Тацын-Цаган — от  $\beta$ -мезогалинных до  $\alpha$ -мезогалинных. В подавляющем большинстве работ продемонстрировано снижение количества видов зоопланктона при повышении минерализации воды (Ануфриева, 2010; Афонина, Итигилова, 2015; Ермолаева, Бурмистрова, 2005; Крупа, 2012; Крупа и др., 2013; Comin, Alonso, 1988; Doyle, 1990; Geddes et al., 1981; Williams, 1998). Действительно, в оз. Орог в 2015 г. при ее повышении до 3.6–3.8 г/л сокращалось количество видов Rotifera и Cladocera, однако какой-либо смены видового состава организмов за счет появления галобрионтов, как отмечено в ряде соленых озер (Ануфриева, 2010; Афонина, Итигилова, 2015; Ермолаева, Бурмистрова, 2005; Крупа, 2012; Крупа и др., 2013; Comin, Alonso, 1988; Doyle, 1990; Geddes et al., 1981; Williams, 1998), не обнаружено. В оз. Тацын-Цаган при значительном ( $\geq 4.5$  раза) увеличении минерализации в 2017 г. количество обнаруженных видов, напротив, увеличилось за счет Сорепода, среди которых не зарегистрировано галобрионтов. По-видимому, виды, обитающие в периодически пересыхающих озерах, имеют высокую степень толерантности по отношению к минерализации воды и способны переживать ее резкие изменения.

Численность и биомасса зоопланктона также характеризовались высокой вариабельностью и неустойчивостью. При повышении минерализации воды в оз. Орог за счет Rotifera и Сорепода увеличивались численность и биомасса сообществ, что наиболее ярко проявлялось в открытом прибрежье и в зарослях макрофитов. Следует отметить, что среди растений в этот период до максимальных величин возрастали численность и биомасса Cladocera. В оз. Тацын-Цаган при значительном повышении минерализации воды увеличивалась общая численность зоопланктона в открытом прибрежье и в зарослях растений, во всех зонах водоема заметно возрастала плотность и биомасса Сорепода за счет ювенильных и взрослых особей *Eudiaptomus vulgaris*. Одновременно заметно сокращалась биомасса Rotifera и Cladocera, а за счет последних — и общая биомасса зоопланктона. Следовательно, в водоемах при увеличении минерализации возрастали количествен-

ные характеристики веслоногих ракообразных. Между их численностью, долей в общей численности, а также между общей биомассой зоопланктона и минерализацией воды получены положительные корреляционные связи.

Чаще всего изменения минерализации воды связывают с количеством осадков. В оз. Орог максимальная электропроводность воды отмечена на фоне снижения количества осадков в 2015 г., но и при минимальном их количестве в 2017 г. она уменьшалась. При этом увеличивались глубина и площадь водоема, что, по-видимому, связано с повышением объема грунтовых вод за счет осадков в 2016 г. В оз. Тацын-Цаган выявлена отрицательная корреляция электропроводности воды с количеством атмосферных осадков, но это лишь из-за ее значительного увеличения на фоне сокращения осадков в 2017 г. Однако и при повышении количества осадков в 2016 г. наблюдалось увеличение электропроводности по сравнению с данными 2015 г. Очевидно, для более объективного выявления причин изменения минерализации требуется больший временной ряд наблюдений, а также учет еще ряда факторов (например, уровня грунтовых вод, интенсивности солнечной инсоляции, солевого состава почв, образующихся в период высыхания, и пр.).

Эти факты, равно как и отсутствие галобрионтов в составе зоопланктона и среди доминантов, а также увеличение количества видов при повышении минерализации в оз. Тацын-Цаган указывают на то, что основную роль в формировании зоопланктона могли играть иные факторы.

К сожалению, перечень рассматриваемых характеристик среды крайне ограничен, преобладают факторы со сложным опосредованным влиянием на зоопланктон.

Среди них, безусловно, определенную роль играет температурный режим. По-видимому, в условиях резко континентального климата Монголии со значительными суточными перепадами температуры в мелководных озерах измерение температуры воды в момент отбора проб имеет меньший смысл, чем данные по температуре воздуха в течение вегетационного периода. При ее увеличении повышались количественные характеристики Rotifera и сокращались Сорепода, т.е. наблюдалась интенсификация эвтрофирования, что характерно для большинства водоемов в годы с высокими температурами воды (Копылов и др., 2012; Крылов и др., 2010; Лазарева и др., 2012; Volotov et al., 2014; Krylov et al., 2011).

Кроме того, на наш взгляд, большую роль играло поступление органических и биогенных веществ с водосбора, что определяется количеством атмосферных осадков и опосредованно обеспечивает обогащение кормовой базы беспозвоночных (Даценко и др., 2017). В оз. Орог с атмосферными осадками положительно были связаны численность и биомасса зоопланктона, Сорепода, плотность Rotifera. В оз. Тацын-Цаган при увели-

чении количества осадков возрастало количество видов Rotifera и Cladocera, общая биомасса, сокращались количество видов Copepoda, их плотность, биомасса и доля в общей численности и биомассе.

Следовательно, увеличение количества осадков в оз. Орог стимулировало количественное развитие зоопланктона за счет всех таксономических групп беспозвоночных, а в оз. Тацын-Цаган изменялось соотношение ракообразных за счет сокращения представленности Copepoda и увеличения Cladocera, что наблюдается при эвтрофировании водоемов (Андроникова, 1996). Разность изменений зоопланктона в изученных озерах мы связываем с соотношением биогенных элементов в самом водоеме и поступлением их с водосбора. Ранее в водоемах Казахстана (Крупа, 2012; Крупа и др., 2013) выявлено, что, если количество накопленных в озере биогенных веществ меньше поступающих с водосбора, то между уровнем воды в озерах и количественными характеристиками сообществ наблюдается прямая зависимость. Учитывая, что исследованные нами озера находятся в начале периода стабилизации уровня режима, можно предположить, что количество биогенных и органических веществ, накопленных в них, уступает внешним поступлениям, которые опосредованно стимулируют количественную представленность беспозвоночных. При этом в меньшем по площади и изначально более трофном оз. Тацын-Цаган дополнительное поступление веществ с водосбора приводит к более выраженному эвтрофированию.

Уровеньный режим водоемов не всегда определяется количеством атмосферных осадков, что обнаружено в 2017 г. в оз. Орог, увеличение глубины и площади которого происходило на фоне их сокращения. В этот период отмечено снижение количественных характеристик зоопланктона, возможно, связанное с эффектом разбавления вод озера грунтовыми водами и водами ледников, с низкой концентрацией органических и биогенных веществ. В разных зонах озера разбавление происходило неравномерно: по сравнению с предыдущим годом в наибольшей степени численность и биомасса сокращались в центре – в 9.8 и 22.4 раза соответственно, в то время как в открытом побережье – в 4.5 и 9.6 раз. Очевидно, причиной этого было затопление части суши с развитой травянистой растительностью, которая разлагаясь, поставляла дополнительное количество органических и биогенных веществ.

Кроме того, нужно иметь в виду, что смена таксономических групп планктонных ракообразных в оз. Тацын-Цаган могла определяться временем его существования и связью с рекой. Во время отбора проб нами не зарегистрировано контакта вод р. Тацын с озером. В первый год основу зоопланктона составляли Cladocera, эфиппии которых могли остаться в период пересыхания и стать основой формирования сообществ

при начальном заполнении ложа водой. В этот год с января по май (в период, обеспечивающий запас воды в половодье) отмечено максимальное количество осадков – 34.2 мм, что могло способствовать активному течению реки и проникновению ее вод в озеро. В 2015 и 2016 гг. количество осадков в зимне-весенний период было значительно меньше (6.6 и 11.1 мм соответственно), в результате чего речные воды не доходили до водоема и не поставляли Copepoda, преобладание которых характерно для водотоков (Krylov et al., 2011). В 2017 г. количество атмосферных осадков в этот период возросло до 22 мм, что могло вновь обеспечить проникновение речных вод в озеро. Благодаря этому увеличился видовой состав веслоногих ракообразных, которые составляли основу численности и биомассы сообщества. Аналогичное явление мы наблюдали в оз. Орог (Krylov et al., 2011). Таким образом, несмотря на резкие межгодовые изменения минерализации воды пульсирующих озер в начале периода стабилизации их уровня режима, основную роль в формировании зоопланктона опосредованно играло количество атмосферных осадков, от которых зависит внешнее поступление биогенных и органических веществ с водосбора, а также связь с впадающими реками.

**Выводы.** Исследованные озера характеризуются крайне изменчивой минерализацией вод и структурными показателями беспозвоночных планктона. Ведущую роль в изменении структуры зоопланктона играет количество атмосферных осадков, увеличение которых способно опосредованно обеспечить обогащение кормовой базы беспозвоночных. Ряд характеристик зоопланктона в этих условиях свидетельствует об эвтрофировании водоемов, интенсивность которого зависит от их площади и связи с впадающей рекой. Изменения минерализации и глубины исследованных озер не связаны с количеством атмосферных осадков. При резком повышении минерализации воды в составе зоопланктона возрастает количество Copepoda, среди доминирующих видов не отмечено галобионтов.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Сбор первичного материала осуществлен в рамках программы работ Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции Российской академии наук и Академии наук Монголии, обработка и анализ – в рамках государственного задания (№ АААА-А18-118012690106-7).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андроникова И.Н. 1996. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. Санкт-Петербург: Наука.
- Ануфриева Т.Н. 2010. Зоопланктон некоторых пресных и соленых озер Сибири // Автореф. дис. ... на соис-

- кание ученой степени кандидата биологических наук. Красноярск.
- Афонина Е.Ю., Итигилова М.Ц. 2015. Динамика зоопланктона соленых озер Юго-Восточного Забайкалья в разные климатические периоды // Вестн. Бурятск. гос. ун-та. № 4. С. 104.
- Даценко Ю.С., Пуклаков В.В., Эдельштейн К.К. 2017. Анализ влияния абиотических факторов на развитие фитопланктона в малопроточном стратифицированном водохранилище // Тр. Карельск. науч. центра РАН. № 10. С. 73.
- Ермолаева Н.И., Бурмистрова О.С. 2005. Влияние минерализации на зоопланктон озера Чаны // Сибирский экологический журнал. № 2. С. 235.
- Копылов А.И., Лазарева В.И., Минеева Н.М. и др. 2012. Влияние аномально высокой температуры воды на развитие планктонного сообщества водохранилищ Средней Волги летом 2010 г. // Доклады академии наук. Т. 442. № 1. С. 133.
- Крупа Е.Г. 2012. Зоопланктон лимнических и лотических экосистем Казахстана. Структура, закономерности формирования. Saarbrücken: Palmarium Academic Publishing.
- Крупа Е.Г., Цой В.Н., Лопарева Т.А. и др. 2013. Многолетняя динамика гидробионтов озера Балхаш и ее связь с факторами среды // Вестн. Астраханского гос. тех. ун-та. Серия: Рыб. хозяйство. № 2. С. 85.
- Лазарева В.И., Минеева Н.М., Жданова С.М. 2012. Пространственное распределение планктона в водохранилищах Верхней и Средней Волги в годы с различными термическими условиями // Поволжск. экол. журн. № 4. С. 399.
- Лимнология и палеолимнология Монголии // Биологические ресурсы и природные условия Монголии: Труды Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ. 2014. Т. 60. Москва: Издат. дом "Типография Россельхозакадемии".
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. Москва: Наука.
- Прокин А.А., Жаворонкова О.Д. 2015. Водные макробеспозвоночные озер Орог и Тацын-Цаган (Западная Монголия) в начале периода стабилизации уровня режима // Экосистемы Центральной Азии в современных условиях социально-экономического развития: Матер. Междунар. конф. Т. 2. Улан-Батор. С. 90.
- Bolotov S.E., Romanenko A.V., Tszvetkov A.I et al. 2014. Bacterio- and zooplankton in the outfall of a tributary of a flatland water reservoir during a period of abnormal climatic conditions // *Inland Water Biology*. V. 7. № 1. p. 37. <https://doi.org/10.1134/S1995082914010052>
- Comin F.A., Alonso M. 1988. Spanish salt lakes: their chemistry and biota // *Hydrobiologia*. V. 158. P. 237.
- Dgebuadze Yu.Yu. 1995. The land/inland-water ecotones and fish population of Lake Valley (West Mongolia) // *Hydrobiologia*. V. 303. P. 235.
- Doyle W.S. 1990. Changes in lake levels, salinity and the biological community of Great Salt Lake (Utah, USA), 1847–1987 // *Hydrobiologia*. V. 197. P. 139.
- Geddes M.C., De Deckker P., Williams W.D., Morton D.W., Topping M. 1981. On the chemistry and biota of some saline lakes in Western Australia // *Hydrobiologia*. V. 82. P. 201.
- Krylov A.V., Mendsaikhan B., Gantstsooz B. 2011. Zooplankton of the Drying Lake Orog (Mongolia) // *Inland Water Biology*. V. 4. № 2. p. 179. <https://doi.org/10.1134/S1995082911020192>
- Williams W.D. 1998. Salinity as a determinant of the structure of biological communities in salt lakes // *Hydrobiologia*. V. 381. P. 191.

## Zooplankton of Pulsating Lakes Orog and Tacyn-Tsagan (West Mongolia) in the Beginning of Water Level Regime Stabilization Period

A. V. Krylov<sup>1,\*</sup>, B. Mendsaihan<sup>2</sup>, Ch. Ayushsuren<sup>3</sup>, and A. I. Tsvetkov<sup>1</sup>

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

<sup>2</sup>*Institute of Geography and Geoecology, Mongolian Academy of Sciences, Ulaanbaatar, Mongolia*

<sup>3</sup>*Institute of General and Experimental Biology, Mongolian Academy of Sciences, Ulaanbaatar, Mongolia*

\*e-mail: krylov@ibiw.ru

Significant interannual fluctuations of lake water mineralization as well as annual differences in atmospheric precipitation and air temperature are shown. Fluctuations of water mineralization and lake water level are not linked directly to the amount of atmospheric precipitation. A rapid increase in the water mineralization does not cause halobionts to appear in zooplankton and among the dominating species. Changes in quantitative zooplankton characteristics and ratio of taxonomic groups of invertebrates are mainly affected by the amount of precipitation as its increase may indirectly enrich the foraging base of invertebrates. Therefore, zooplankton status is related to waterbody's area, its trophic status and the connection with feeding river.

*Keywords:* zooplankton, water mineralization, atmospheric precipitation, the Valley of Lakes (West Mongolia)

**ПЕРВЫЕ ДАННЫЕ О СОСТАВЕ РАКОВИННЫХ АМЕБ В ТРОПИЧЕСКИХ  
КАРСТОВЫХ ВОДНО-БОЛОТНЫХ УГОДЬЯХ СЕВЕРНОГО ВЬЕТНАМА  
В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ТИПА БИОТОПА И СЕЗОНА:  
НОВЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ БИОИНДИКАЦИИ<sup>1</sup>**

© 2020 г. К. Х. Чан<sup>a</sup>, \*

<sup>a</sup>Российско-Вьетнамский тропический центр, Ханой, Вьетнам

\*e-mail: hoantran2985@gmail.com

Поступила в редакцию 29.07.2019 г.

После доработки 23.09.2019 г.

Принята к публикации 10.12.2019 г.

Получены первые данные о составе раковинных амёб в заповедниках водно-болотных угодий Чанг Ан и Ван Лонг (провинция Ниньбинь, Вьетнам). В 108 пробах, собранных в этих заповедниках, выявлено 66 видов и подвидов, относящихся к 9 родам и 6 семействам. *Arcella conica*, *Diffugia pulex* и *D. sarissa* были в первый раз зарегистрированы во Вьетнаме. Видовое разнообразие в заповеднике Ван Лонг (52 вида) было выше, чем в заповеднике Чанг Ан (36). Наибольшее число видов и подвидов было обнаружено в пробах перифитона (49), их меньшее количество было зарегистрировано в пробах планктона (46) и бентоса (29). Роды *Diffugia*, *Arcella* и *Centropyxis* представлены наибольшим числом видов в изученных заповедниках. Наибольшей частотой встречаемости характеризовались *C. aculeata*, *D. schurmanni*, *A. hemisphaerica*, *A. megastoma arcuata*. *C. aculeata*, *D. schurmanni* и *D. elegans* были наиболее распространенными видами во всех изученных биотопах, включая планктон, бентос и перифитон. Кривые накопления видов для заповедников Чанг Ан и Ван Лонг не были насыщены и хорошо описывались уравнениями:  $S = 3.77N^{0.56}$  и  $S = 16.96N^{0.30}$  соответственно. Среднее видовое богатство амёб на пробу в заповеднике Чанг Ан статистически выше, чем в заповеднике Ван Лонг. Различие в видовом богатстве на одну пробу между пробами планктона и перифитона, собранными в заповеднике Транг Ан, были статистически незначимыми. Напротив, статистически значимое различие в видовом богатстве на пробу наблюдалось среди планктонных, бентосных и перифитонных проб, собранных в заповеднике Ван Лонг. Видовое богатство на пробу в планктоне и перифитоне было статистически выше, чем в бентосе, хотя статистически значимое различие между первыми двумя не было обнаружено. Разница в видовом богатстве между пробами собранными в дождливый (сентябрь 2017 г.) и засушливый (июнь 2018 г.) сезоны, была статистически незначимой в заповеднике Чанг Ан. В отличие от этого, в заповеднике Ван Лонг среднее видовое богатство на пробу в сезон дождей было статистически выше, чем в конце сухого сезона. Результаты анализа соответствий с исключенным трендом (ДСА) выявили виды раковинных амёб, ассоциированные с местообитаниями планктона, перифитона и бентоса в изученных водно-болотных угодьях. Данные виды следует рассматривать как биоиндикаторы для каждого из этих типов биотопов.

**Ключевые слова:** раковинные амёбы, видовое богатство, Чанг Ан, Ван Лонг, водно-болотное угодье, сезон

DOI: 10.31857/S032096522003002X

<sup>1</sup> Полный текст статьи публикуется в английской версии журнала.

ОСОБЕННОСТИ АНТИОКСИДАНТНОЙ ГЛУТАТИОНОВОЙ СИСТЕМЫ  
В ТКАНЯХ ЧЕРНОМОРСКОГО ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА  
*Cerastoderma glaucum* (Cardiidae)

© 2020 г. О. Л. Гостюхина\*

Федеральный исследовательский центр “Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского”  
Российской академии наук, Севастополь, Россия

\*e-mail: gostolga@yandex.ru

Поступила в редакцию 15.03.2019 г.

После доработки 23.05.2019 г.

Принята к публикации 10.09.2019 г.

Исследованы антиоксидантная глутатионовая система и уровень перекисного окисления липидов в тканях черноморского двустворчатого моллюска сердцевидки *Cerastoderma glaucum* (Bruguère, 1789). В гепатопанкреасе, жабрах и ноге моллюска определяли активность глутатионпероксидазы, глутатионредуктазы, уровень восстановленного глутатиона и перекисное окисление липидов. Показатели антиоксидантной глутатионовой системы у сердцевидки имели выраженную тканевую специфику. В гепатопанкреасе наибольшая активность глутатионпероксидазы в 1.7–4.2 раза превышала таковую в жабрах и ноге моллюска. В жабрах зарегистрирован наименьший уровень восстановленного глутатиона, что в 2.1–2.3 раза ниже, чем в остальных тканях, наибольшая активность глутатионредуктазы была выше в 3.1–5.8 раза. В ноге сердцевидки уровень восстановленного глутатиона не уступал таковому в гепатопанкреасе, а активность глутатионпероксидазы и глутатионредуктазы была в 1.7–4.2 раза ниже, чем в других тканях.

**Ключевые слова:** антиоксидантная глутатионовая система, глутатион, окислительный стресс, сердцевидка *Cerastoderma glaucum*, двустворчатые моллюски, Черное море

DOI: 10.31857/S0320965220030079

## ВВЕДЕНИЕ

Морские двустворчатые моллюски-фильтраторы – организмы наиболее устойчивые к действию широкого ряда стрессирующих факторов водной среды (Фокина и др., 2011; Gostyukhina, Andreenko, 2019; Livingstone, 2001; Manduzio et al., 2005; Trevisan et al., 2016). К ним относят колебания температуры воды, уровня кислорода, солености, состава и доступности пищи в связи с сезонами года, приливно-отливными явлениями, а также воздействие хищников, загрязняющих веществ и другие (Livingstone, 2001; Manduzio et al., 2005; Morozov et al., 2017; Welker et al., 2013).

Известно, что влияние стресс-факторов реализуется преимущественно через развитие в клетке окислительного стресса, способного нарушать

структуру и функции белков, липидов, нуклеиновых кислот, углеводов (Окислительный..., 2006; Gostyukhina, Golovina, 2013; Lushchak, 2011; Welker et al., 2013). Двустворчатые моллюски выработали ряд адаптаций, позволяющих им в условиях ОС сохранять полноценный метаболизм. Среди них особое место занимают системы АО защиты, участвующие в поддержании необходимого баланса между про- и антиоксидантными процессами, в том числе АГС (Livingstone, 2001; Lushchak, 2011; Manduzio et al., 2005; Regoli, Giuliani, 2014; Regoli, Principato, 1995; Welker et al., 2013).

У двустворчатых моллюсков выделяют виды с разной устойчивостью к ОС. К одним из наиболее устойчивых организмов Черного моря относят представителей массовых видов моллюсков – сердцевидку *Cerastoderma glaucum* (Bruguère, 1789), мидию *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819), анадару *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) и др. Однако резистентность этих моллюсков к ОС может быть обусловлена разными, специфическими для каждого вида, особенностями АО системы, связанными с их экологическим и физиолого-биохимическим статусом. В частности, большое значение в работе АО системы моллюсков имеют

**Сокращения:** АГС – антиоксидантная глутатионовая система; АО – антиоксидантный; АФК – активные формы кислорода; ГП – глутатионпероксидаза; ГР – глутатионредуктаза; МДА – малоновый диальдегид; НАДФН – никотинамидадениндинуклеотидфосфат восстановленный; ОС – окислительный стресс; ПОЛ – перекисное окисление липидов; ТБК-активные продукты – продукты, реагирующие с 2-тиобарбитуровой кислотой; GSH – глутатион восстановленный; GSSG – глутатион окисленный.

тканевые особенности, физиологическое состояние моллюсков, соотношение вклада ферментного и низкомолекулярного звена (Истомина и др., 2011; Климова, Чуйко, 2015; Gostyukhina, Andreenko, 2019; Gostyukhina, Golovina, 2013; Livingstone, 2001; Lushchak, 2011), а также соотношение ключевых показателей АО защиты и ОС (Edge et al., 2012). Показаны различия в функционировании АО комплекса и для особей близких видов (дрейссен) (Климова, Чуйко, 2015) или одного вида (на примере мидии) с учетом цветовой морфы или степени пигментации тканей моллюсков (Gostyukhina, 2013).

Основная масса исследований связана с определением ответных реакций АО комплекса двусторчатых моллюсков на действие тех или иных природных и антропогенных факторов, что, безусловно, имеет практическую ценность для экодиагностики (Livingstone, 2001; Macías-Mayorga et al., 2015; Manduzio et al., 2005; Nardi et al., 2018; Regoli, Principato, 1995). Гораздо меньше доля сравнительных исследований с целью выявления конститутивных черт АО системы, специфических у разных видов моллюсков, что во многом определяет соответствующую устойчивость этих видов к ОС. Так, в АО защите мидии отмечено преобладание ферментного звена, в то время как у анадары – совместная работа низкомолекулярного и ферментного звеньев АО комплекса (Gostyukhina, Andreenko, 2019). Установлены три типа реагирования на гипоксию у пяти видов моллюсков, обитающих при разном кислородном режиме, – увеличение, падение и неизменный уровень АО активности (Истомина и др., 2011), что связывают с колебанием уровня кислорода при приливно-отливных явлениях. Обнаружены различия у других моллюсков с разной устойчивостью к ОС – эврибионтной мидии Грэй *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) и стеноксифильного гребешка *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857) (Belcheva et al., 2016). Зарегистрированы различия в уровне АО параметров у близких видов – дрейссен *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *D. bugensis* (Andrusov, 1897) из Рыбинского водохранилища (Климова, Чуйко, 2015), а также гребешков *Adamussium colbecki* (Smith, 1902) и *Pecten jacobaeus* (L., 1758) из разных биотопов (Viarengo et al., 1995).

Цель работы – определить особенности антиоксидантной глутатионовой системы и ПОЛ у сердцевидки *Cerastoderma glaucum*, моллюска с высокой устойчивостью к окислительному стрессу.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования были взрослые особи сердцевидки *C. glaucum* с длиной раковины 25–28 мм. Моллюсков собирали одновременно в начале мая 2018 г. в условно чистой акватории – прибрежной зоне бухты Казачья Черного моря около г. Севастополь (44°34'30" с.ш., 33°24'45" в.д.) на

глубине 0.5–0.7 м, количество особей в выборке – 15–17.

Моллюсков выдерживали в аквариумах с проточной морской водой в течение 2–3 сут для снятия стресса после транспортировки. Ткани гепатопанкреаса, жабр и ноги гомогенизировали при температуре 0–4°C стеклянными гомогенизатором Поттера-Эльвейема (стекло-тефлон). Гомогенаты центрифугировали при 3200 g в течение 15 мин с помощью рефрижераторной центрифуги К-23D (Германия). В полученных супернатантах активность ГП определяли по накоплению GSSG и выражали в мкмоль GSSG/(мин · мг белка), активность ГР – по уменьшению уровня НАДФН в нмоль НАДФН/(мин · мг белка) (Переслегина, 1989). Содержание GSH оценивали по образованию комплекса с аллоксановым реактивом в гомогенатах, приготовленных на основе 5%-ного раствора метафосфорной кислоты. Уровень GSH выражали в мкг/г ткани (Путилина, 1982). Интенсивность ПОЛ оценивали по образованию ТБК-активных продуктов и выражали в мкмоль МДА/г ткани (Ohkawa et al., 1979). Оптическую плотность растворов определяли на спектрофотометре СФ-2000. Активность ферментов измеряли при температуре 25°C. Достоверность полученных различий оценивали с помощью U-критерия Манна–Уитни. Различия считали статистически значимыми при  $p \leq 0.05$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Содержание ПОЛ во всех исследованных тканях сердцевидки было близким по значению (табл. 1). Показатели АГС, напротив, имели выраженную тканевую специфику. Наименьший уровень GSH зарегистрирован в жабрах сердцевидки, в гепатопанкреасе и ноге моллюска значения были выше в 2.1–2.3 раза ( $p \leq 0.05$ ) (табл. 1). В гепатопанкреасе выявлена наибольшая активность ГП, что в 1.7–4.2 раза выше ( $p \leq 0.01$ ), чем в жабрах и ноге моллюска (табл. 1). Наиболее высокая активность ГР обнаружена в жабрах сердцевидки, различия с гепатопанкреасом и ногой были 3.1–5.8 раза ( $p \leq 0.001$ ) (табл. 1). Известно, что интенсивность ПОЛ и АО активность в клетке находятся в состоянии постоянного динамического равновесия (Edge et al., 2012; Livingstone, 2001; Lushchak, 2011). Одним из показателей такого равновесия считают отношение уровня GSH и ПОЛ (содержание МДА) – GSH/МДА (Edge et al., 2012), отражающее интенсивность АО процессов и ПОЛ. Высокие значения коэффициента GSH/МДА (>5) зарегистрированы в тканях гепатопанкреаса и ноги, в жабрах он был в >2 раза ниже (табл. 1).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Для более полного представления об особенностях АГС сердцевидки нами проведен сравни-

**Таблица 1.** Показатели антиоксидантной глутатионовой системы и ПОЛ у *Cerastoderma glaucum*

Показатель	Гепатопанкреас	Жабры	Нога
ПОЛ (по содержанию ТБК-активных продуктов), мкмоль МДА/г ткани	24.2 ± 4.9	27.3 ± 7.2	21.5 ± 4.3
GSH, мкг/г ткани	132.5 ± 25.1	58.1 ± 3.3	125.1 ± 30.8
Активность ГП, мкмоль GSSG/(мин мг белка)	62.3 ± 9.6	37.0 ± 6.3	14.7 ± 1.1
Активность ГР, нмоль/(мин мг белка)	527.6 ± 88.3	1642.2 ± 283.5	280.2 ± 49.7
GSH/МДА	5.46	2.12	5.81

Примечание. ГП – глутатионпероксидаза; ГР – глутатионредуктаза; МДА – малоновый диальдегид; GSH – глутатион восстановленный; GSSG – глутатион окисленный

тельный анализ полученных у этого вида данных с таковыми у других черноморских двустворчатых моллюсков – анадары *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) и мидии *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819), имеющих, как и сердцевидка, высокую устойчивость к ОС (Gostyukhina, 2013; Gostyukhina, Andreenko, 2019; Gostyukhina, Golovina, 2013).

У анадары и мидии наблюдались выраженная тканевая специфика ПОЛ и снижение этого показателя в ряду тканей гепатопанкреас–жабры–нога. По абсолютным величинам сердцевидка существенно уступала анадаре и мидии как по уровню ПОЛ – в 3.2–16.3 раза ( $p \leq 0.01$ – $0.001$ ) (рис. 1а), так и по уровню GSH. Здесь наиболее выраженные различия обнаружены между сердцевидкой и анадарой – в 3.5–5.5 раза ( $p \leq 0.01$ – $0.001$ ) в жабрах и ноге, а между сердцевидкой и мидией – только в ноге, в 1.6 раза ( $p \leq 0.05$ ) (рис. 1б). В активности ГП наибольшие различия между моллюсками выявлены в гепатопанкреасе – у сердцевидки активность фермента в 3.4–6.7 раза превышала ( $p \leq 0.05$ – $0.001$ ) таковую у анадары и мидии (рис. 1в). Обнаружены существенные межвидовые различия и в активности ГР – у сердцевидки она была больше в 12.5–12.7 раза ( $p \leq 0.001$ ) в жабрах и в 2.3–5.6 раза ( $p \leq 0.01$ ) – в ноге и гепатопанкреасе, чем у двух других видов (рис. 1г).

Для оценки уровня АО-активности и ПОЛ у разных видов моллюсков рассчитан коэффициент GSH/МДА в тканях сердцевидки, анадары и мидии (табл. 2). Наиболее высокие значения коэффициента GSH/МДА получены для тканей сердцевидки. В гепатопанкреасе и жабрах *C. glaucum* коэффициент был в 3.0–8.4 и в 1.4–7.9 раза выше, чем у анадары и мидии. В тканях ноги подобные различия наблюдали только между сердцевидкой и мидией – в 5.1 раза, исключение – нога анадары, где этот коэффициент был самым высоким и равен 9.9.

Об особенностях функционирования АГС в тканях сердцевидки позволяет судить соотношение содержания GSH и активности глутатион-зависимых ферментов, их соотношение с интенсивностью ПОЛ в тканях, а также сопоставление полученных величин с таковыми в тканях других видов. На фоне одинаково низкого уровня ПОЛ во всех исследованных тканях сердцевидки на-

блюдали разное состояние АГС, отличающееся от такового у мидии и анадары. Наиболее выраженные различия обнаружены в жабрах.

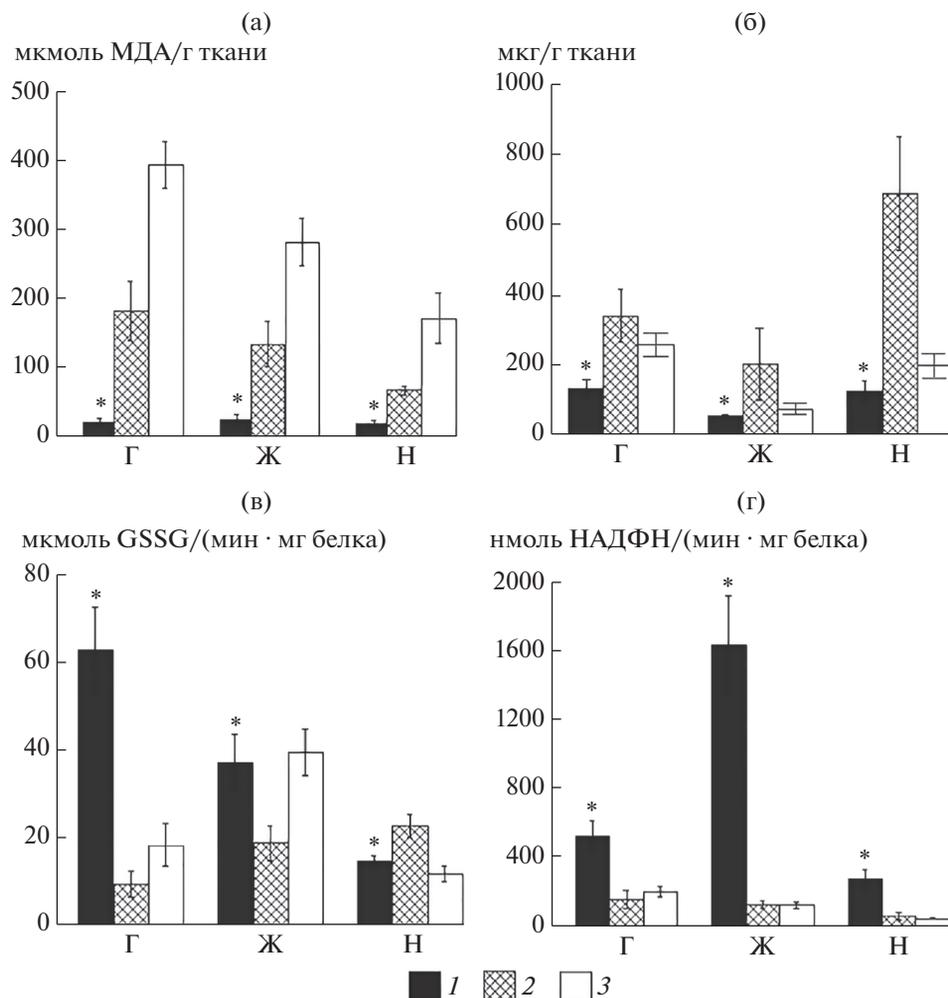
В жабрах сердцевидки на фоне наименьшего уровня GSH наблюдали наиболее высокую из всех ее тканей активность ГР и сравнительно высокую активность ГП. Известно, что активность ГП и скорость инактивации перекиси водорода напрямую зависят от содержания в клетке GSH (Кулинский, Колесниченко, 2009). Очевидно, глутатион активно используется в качестве кофактора ГП в реакциях инактивации пероксида водорода и гидроперекисей, а высокоактивная ГР наращивает ресурс этого метаболита (Окислительный..., 2006). Несмотря на высокую активность ГР, содержание GSH остается минимальным среди всех исследованных тканей сердцевидки. Предположительно, это связано с частичной инактивацией глутатиона вследствие ряда причин, среди которых можно выделить следующие.

Возможны высокие и отчасти невосполнимые затраты глутатиона при замещении им функции ГП. Филогенетическое сравнение показало, что роль ГП в АО защите двустворчатых моллюсков не столь велика, как у млекопитающих. По-видимому, в случае недостаточной активности ГП ее функции могут быть замещены другими антиоксидантами, в том числе глутатионом (Livingstone, 2001; Regoli, Principato, 1995).

Кроме того, низкое содержание GSH в жабрах сердцевидки, очевидно, сопровождается повышением уровня окисленного глутатиона, который в условиях ОС может реагировать с сульфгидрильными группами белков, образуя с ними смешанные дисульфиды (Кулинский, Колесниченко, 2009). В этом случае GSSG выводится из цикла восстановления GSH, что может служить

**Таблица 2.** Значения коэффициента GSH/МДА в тканях двустворчатых моллюсков *C. glaucum*, *A. kagoshimensis* и *M. galloprovincialis*

Ткани	Серцевидка	Анадара	Мидия
Гепатопанкреас	5.46	1.83	0.65
Жабры	2.12	1.47	0.27
Нога	5.81	9.91	1.14



**Рис. 1.** Содержание продуктов ПОЛ (а), глутатиона (б) и активность ГП (в), ГР (г) в тканях сердцевишки (1), анадары (2) и мидии (3): Г – гепатопанкреас, Ж – жабры, Н – нога.

\* Значимые различия между видами ( $p \leq 0.05-0.001$ ,  $n = 15-17$ ).

одной из причин низкого уровня GSH в жабрах, несмотря на высокоактивную ГР.

Высокую величину соотношения восстановленного и окисленного глутатиона (GSH/GSSG) считают критически важной для эффективной работы АО системы в клетке (Кулинский, Колесниченко, 2009; Regoli, Giuliani, 2014). Следовательно, более низкий, чем у анадары, уровень GSH, выявленный нами в жабрах сердцевишки, и, вероятно, более низкое отношение GSH/GSSG могут быть связаны с высоким уровнем окислительных процессов у *S. glaucum*, несмотря на низкий уровень ПОЛ. В дальнейшем это может привести к росту чувствительности и снижению устойчивости жабр моллюска к ОС, что подтверждается и более низким значением коэффициента GSH/МДА в жабрах сердцевишки, чем в других тканях.

Нельзя исключить, что в жабрах сердцевишки АО функция глутатиона дополняется другими антиоксидантами – например, СОД, которая спо-

собна инактивировать ряд тех же субстратов, что и глутатион, а не только супероксидный анион-радикал. Это согласуется и с представлением о взаимозаменяющих свойствах элементов АО комплекса (Окислительный..., 2006).

Известно, что гипоксия стимулирует генерацию АФК (Фокина и др., 2011; Lushchak, 2011; Welker et al., 2013), истощает пул GSH и усиливает окислительное повреждение (Кулинский, Колесниченко, 2009). Так как особи исследованных видов – бентосные организмы, то они могут периодически испытывать дополнительные риски дефицита кислорода. В отличие от мидии, прикрепляющейся к субстратам, анадара и сердцевишка способны неглубоко зарываться в грунт (Borzykh, Zvereva, 2015; Velez et al., 2016), что создает дополнительную гипоксическую нагрузку на их организм. В таких условиях устойчивость особей этих видов к ОС обусловлена рядом специфических черт их метаболизма. Известно, что устойчивость анадары, во многом определяется

наличием гемоглобина (Borzykh, Zvereva, 2015), особой организацией энергетического метаболизма (Golovina et al., 2016), а также активным участием в АО защите как ферментного, так и низкомолекулярного звена (Gostyukhina, Andreenko, 2019). У сердцевидки, вероятно, велика роль АГС и специфики соотношения ее параметров с уровнем ПОЛ – на фоне более низкого, чем у анадары и мидии, уровня ПОЛ выше активность ГП (гепатопанкреас, жабры) и ГР (все ткани), что свидетельствует о конститутивно более высокой, чем у анадары и мидии, активности АГС. По-видимому, это служит адаптацией тканей сердцевидки к обитанию в среде с периодическим дефицитом кислорода. Наличие конститутивно более активной АО системы считают одной из стратегий устойчивости водных животных к ОС (Welker et al., 2013).

Состояние АГС сердцевидки, возможно, связано и с действием загрязнения при накоплении поллютантов в донных осадках. Известно, что жабры наиболее чувствительны к ОС при действии поллютантов в силу их структуры и функции фильтрации (Regoli, Principato, 1995; Trevisan et al., 2016). Кроме того, высокий уровень ПОЛ – широко распространенный маркер ОС у гидробионтов, в том числе двусторчатых моллюсков (Livingstone, 2001; Lushchak, 2011; Morozov et al., 2017; Regoli, Giuliani, 2014). Однако имеются сведения, что уровень ПОЛ может оставаться неизменным при загрязнении (Edge et al., 2012). В связи с этим, низкий уровень ПОЛ во всех тканях сердцевидки позволяет рассматривать особенности АГС моллюска как маркер ОС при действии поллютантов. Ответные реакции АГС у моллюсков при загрязнении могут быть разнонаправленными. Так, под действием тяжелых металлов отмечено снижение уровня GSH (Cossu et al., 2000; Regoli, Principato, 1995), однако, активность ферментов не менялась (Regoli, Principato, 1995). Органические загрязнители также ведут к снижению уровня GSH и активности АО ферментов у моллюсков (Cossu et al., 2000). Уменьшение ресурса GSH при загрязнении нередко сочетается как с усилением интенсивности ПОЛ (Cossu et al., 2000), так и с понижением активности ГП и ГР (Cossu et al., 2000; Kidd, 1997). Изменения в состоянии АГС моллюсков при загрязнении показаны и в других работах (Macías-Mayorga et al., 2015; Nardi et al., 2018). Авторы связывают это с формированием адаптаций со стороны АГС моллюсков в условиях ОС или в начале его развития.

Межвидовое сравнение выявило существенно более низкое, чем у анадары, но близкое к мидии, содержание GSH в жабрах сердцевидки. Эти различия могут быть связаны с наличием у анадары гемоглобина, в защите которого важна роль глутатиона (Golovina et al., 2016). Отличия в уровне GSH в жабрах у сердцевидки и мидии, с одной стороны, и анадары – с другой, дополнительно подтверждают выводы о большой роли глутатиона в АО защите гемоглобинсодержащего моллюс-

ка, сделанные ранее как нами (Gostyukhina, 2013; Gostyukhina, Andreenko, 2019; Gostiukhina, Golovina, 2013), так и другими авторами. Так, в жабрах анадары Броутона уровень GSH был выше, чем у моллюсков, не имеющих гемоглобина, – мидии, устрицы, гребешка (Истомина и др., 2011).

С одной стороны, в жабрах сердцевидки состояние АГС более напряженное по сравнению с мидией и анадарой, т.к. на фоне активных ГР и ГП ресурс GSH – самый низкий. Вместе с тем, подобное состояние АГС жабр сердцевидки может указывать и на высокую устойчивость этого моллюска к ОС, так как уровень продуктов ПОЛ одинаков во всех исследованных тканях и существенно ниже, чем у анадары и мидии. Этот вывод согласуется с результатами, показавшими, что жабры двусторчок осуществляют важную барьерную функцию между организмом и внешней средой, и в их защите от ОС ведущую роль играет глутатион и АГС в целом (Trevisan et al., 2016).

В гепатопанкреасе сердцевидки наблюдаем сравнительно высокое содержание GSH и активность ГР, а также максимально активную из всех тканей моллюска ГП. Такое соотношение показателей АГС свидетельствует об активном участии GSH в работе ГП, а также об активном поддержании его ресурса на относительно высоком уровне. Подобный АО профиль в гепатопанкреасе моллюсков отмечают и в ряде исследований (Gostyukhina, Andreenko, 2019; Livingstone, 2001; Regoli, Principato, 1995). Такое состояние АГС типично для гепатопанкреаса – основного органа метаболизма, где высок уровень генерации АФК из-за накопления ксенобиотиков и при их детоксикации в процессе работы ферментов биотрансформации, а также в связи с высоким уровнем обмена веществ в целом. Следовательно, функции гепатопанкреаса предполагают конститутивно повышенный уровень ПОЛ (Livingstone, 2001; Regoli, Principato, 1995), что, очевидно, способствует и активной работе АГС.

Сравнение соотношения компонентов АГС в гепатопанкреасе трех видов обнаружило сходную картину. У сердцевидки и мидии высокий ресурс GSH отмечен на фоне высокой или средней активности ГП и ГР, а у анадары все три показателя в гепатопанкреасе имели средние величины по сравнению с другими тканями. Это отражает достаточно сбалансированное соотношение между скоростью окисления и восстановления глутатиона.

Сопоставление соотношения показателей АГС в тканях ноги у трех видов моллюсков выявило его сходный характер у сердцевидки и мидии, что выражалось в высоком содержании GSH при низкой активности обоих ферментов – ГП и ГР (по сравнению с остальными тканями у каждого из видов). Это указывает на невысокую интенсивность инактивации АФК с помощью ГП и означает, что глутатион не столь активно окисляется и, как следствие, нет необходимости в его

интенсивном ресинтезе. Такой АО профиль согласуется с особенностями структуры и функции мышечной ткани: более низкой интенсивностью метаболизма, и в том числе окислительных процессов, чем в жабрах и гепатопанкреасе. Нога анадары, напротив, выделялась наибольшим уровнем GSH при высоко активной ГП, но низкой активности ГР. Как отмечено, это может быть обусловлено наличием у анадары гемоглобина, в АО защите которого участвует глутатион (Borzykh, Zvereva, 2015; Golovina et al., 2016). Поддержанию высокого ресурса GSH может способствовать и большое содержание в тканях ноги анадары каротиноидов, инактивирующих ряд АФК наряду с АО системой (Gostyukhina et al., 2013).

Известно, что между интенсивностью ПОЛ и АО активностью в клетке существует динамическое равновесие, что определяется особенностями экологии, физиологии и биохимии вида (Истомина и др., 2011; Климова, Чуйко, 2015; Edge et al., 2012; Lushchak, 2011). Один из критериев такого равновесия – соотношение уровня GSH и ПОЛ (содержание МДА), отражающее интенсивность АО процессов и ПОЛ (Edge et al., 2012). Полученные нами коэффициенты GSH/МДА свидетельствуют о более высоком АО потенциале во всех исследованных тканях сердцевики по сравнению с мидией и анадарой и сдвиге баланса между ПОЛ и АО системой в сторону АО защиты. Исключение составила нога анадары, отличавшаяся чрезвычайно высоким ресурсом глутатиона и, как следствие, самым высоким значением коэффициента.

**Выводы.** Показатели антиоксидантной глутатионовой системы у сердцевики имеют выраженную тканевую специфику. В гепатопанкреасе моллюска сравнительно высокие содержание глутатиона и активность ГР сочетаются с наибольшей из исследованных тканей активностью ГП. В жабрах сердцевики при минимальном содержании глутатиона наблюдалась максимальная активность ГР и сравнительно высокая активность ГП. В ноге моллюска, напротив, высокий ресурс глутатиона выявлен на фоне относительно низкой активности ферментов ГП и ГР. Межвидовое сравнение показало, что во всех исследованных тканях сердцевики уровень ПОЛ существенно ниже, чем у мидии и анадары. Состояние АГС в тканях *Cerastoderma glaucum* в целом отражает преобладание АО активности над интенсивностью ПОЛ по сравнению с таковыми у мидии и анадары. Это указывает на высокую адаптированность сердцевики к окислительному стрессу при обитании в донных биотопах.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа подготовлена по теме государственного задания Федерального исследовательского центра “Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН” “Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным фи-

зико-химическим режимом”, номер гос. регистрации АААА-А18-118021490093-4 от 14.02.2018 г.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Истомина А.А., Довженко Н.В., Бельчева Н.Н., Челомин В.П. 2011. Активность антиоксидантных ферментов у разных видов моллюсков в условиях гипоксии/аноксии // Вестник Московского государственного областного университета. № 3. С. 12.
- Климова Я.С., Чуйко Г.М. 2015. Антиоксидантный статус пресноводных двустворчатых моллюсков *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* (Dreissenidae, Bivalvia) из Волжского плёса Рыбинского водохранилища // Поволжский экологический журнал. № 1. С. 33.
- Кулинский В.И., Колесниченко Л.С. 2009. Система глутатиона 1. Синтез, транспорт глутатионтрансферазы, глутатионпероксидазы // Биомед. химия. Т. 55. Вып. 3. С. 255.
- Окислительный стресс. 2006. Прооксиданты и антиоксиданты. Москва: Фирма “Слово”.
- Перслегина И.А. 1989. Активность антиоксидантных ферментов слюны здоровых детей // Лабораторное дело. № 11. С. 20.
- Путилина Ф.Е. 1982. Определение содержания восстановленного глутатиона в тканях // Методы биохимических исследований. Ленинград: Изд-во ЛГУ. С. 183.
- Фокина Н.Н., Нефедова З.А., Немова Н.Н. 2011. Биохимические адаптации морских двустворчатых моллюсков к аноксии (обзор) // Труды Карельского НЦ РАН. № 3. С. 121.
- Belcheva N.N., Dovzhenko N.V., Istomina A.A. et al. 2016. The antioxidant system of the Gray’s mussel *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) and the Japanese scallop *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857) (Mollusca: Bivalvia) // Russ. J. Mar. Biol. V. 42 № 6. P. 489. <https://doi.org/10.1134/S106307401606002X>
- Borzykh O.G., Zvereva L.V. 2015. Mycobiota of the bivalve mollusk *Anadara broughtoni* (Schrenck, 1867) from various parts of Peter the Great Bay, Sea of Japan // Russ. J. Mar. Biol. V. 41. № 4. P. 321. <https://doi.org/10.1134/S1063074015040033>
- 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. Saf. V. 45. № 2. P. 106. <https://doi.org/10.1006/eesa.1999.1842>
- Edge K., Johnston E., Roach A., Ringwood A. 2012. Indicators of environmental stress: cellular biomarkers and reproductive responses in the Sydney rock oyster (*Saccostrea glomerata*) // Ecotoxicology. V. 21. P. 1415. <https://doi.org/10.1007/s10646-012-0895-2>
- Golovina I.V., Gostyukhina O.L., Andreyenko T.I. 2016. Specific metabolic features in tissues of the ark clam *Anadara kagoshimensis* Tokunaga, 1906 (Bivalvia: Arcidae), a Black Sea invader // Russian Journal of Biological Invasions. V. 7. № 2. P. 137. <https://doi.org/10.1134/S2075111716020065>
- Gostyukhina O.L. 2013. Comparative characteristics of the antioxidant glutathione complex in the black sea molluscs *Mytilus galloprovincialis* Lam. and *Anadara inaequalis* Br. // J. Evol. Biochem. Physiol. V. 49. № 1. P. 59. <https://doi.org/10.1134/S0022093013010076>
- Gostyukhina O.L., Andreenko T.I. 2019. Tissue Metabolism and the State of the Antioxidant Complex in the Black Sea Mollusks *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906)

- and *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 with Different Tolerances to Oxidative Stress // Russ. J. Mar. Biol. V. 45. № 3. P. 211.  
<https://doi.org/10.1134/S1063074019030039>
- Gostiukhina O.L., Golovina I.V. 2013. Comparative analysis of antioxidant complex of the Black Sea mollusks *Mytilus galloprovincialis*, *Anadara inaequalis* and *Crassostrea gigas* // Hydrobiol. J. V. 49. № 3. P. 77.  
<https://doi.org/10.1615/hydrobj.v49.i3.70>
- Gostiukhina O.L., Soldatov A.A., Golovina I.V., Borodina A.V. 2013. Content of carotenoids and the state of tissue antioxidant enzymatic complex in bivalve mollusc *Anadara inaequalis* Br. // J. Evol. Biochem. Physiol. V. 49. № 3. P. 309.  
<https://doi.org/10.1134/S0022093013030055>
- Kidd P. 1997. Glutathione: systemic protectant against oxidative and free radical damage // Alt. Med. Rev. V. 2. P. 155.
- Livingstone D.R. 2001. Contaminant-stimulated reactive oxygen species production and oxidative damage in aquatic organisms // Mar. Pollut. Bull. V. 42. № 8. P. 656.  
[https://doi.org/10.1016/s0025-326x\(01\)00060-1](https://doi.org/10.1016/s0025-326x(01)00060-1)
- Lushchak V. 2011. Environmentally induced oxidative stress in aquatic animals // Aquat. Toxicol. V. 101. № 1. P. 13.  
<https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2010.10.006>
- Macías-Mayorga D., Laiz I., Moreno-Garrido I., Blasco J. 2015. Is oxidative stress related to cadmium accumulation in the Mollusc *Crassostrea angulata*? // Aquat. Toxicol. V. 161. P. 231.  
<https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2015.02.007>
- Manduzio H., Rocher B., Durand F. et al. 2005. The point about oxidative stress in mollusks (Review) // ISJ. V. 91. № 2. P. 91.
- Morozov A.A., Chuiko G.M., Yurchenko V.V. 2017. Annual variations in hepatic antioxidant defenses and lipid peroxidation in a temperate fish, common bream *Abramis brama* (L.) // International Aquatic Research. V. 9. № 3. P. 249.  
<https://doi.org/10.1007/s40071-017-0176-z>
- Nardi A., Benedetti M., Fattorini D., Regoli F. 2018. Oxidative and interactive challenge of cadmium and ocean acidification on the smooth scallop *Flexopecten glaber* // Aquat. Toxicol. V. 196. P. 53.  
<https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2018.01.008>
- Nogueira L., Garcia D., Trevisan R. et al. 2015. Biochemical responses in mussels *Perna perna* exposed to diesel B5 // Chemosphere. V. 134. P. 210.  
<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2015.04.034>
- Ohkawa H., Ohishi N., Yagi K. 1979. Assay for lipid peroxides in animal tissues by thiobarbituric acid reaction // Analyt. Biochem. V. 95. № 1. P. 351.  
[https://doi.org/10.1016/0003-2697\(79\)90738-3](https://doi.org/10.1016/0003-2697(79)90738-3)
- Regoli F., Giuliani M. 2014. Oxidative pathways of chemical toxicity and oxidative stress biomarkers in marine organisms // Mar. Environ. Res. V. 93. P. 106.  
<https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2013.07.006>
- Regoli F., Principato G. 1995. Glutathione, glutathione-dependent and antioxidant enzymes in mussel, *Mytilus galloprovincialis*, exposed to metals under field and laboratory conditions: implications for the use of biochemical biomarkers // Aquat. Toxicol. V. 31. P. 143.  
[https://doi.org/10.1016/0166-445X\(94\)00064-W](https://doi.org/10.1016/0166-445X(94)00064-W)
- Trevisan R., Mello D., Delapiedra G. et al. 2016. Gills as a glutathione-dependent metabolic barrier in Pacific oysters *Crassostrea gigas*: Absorption, metabolism and excretion of a model electrophile // Aquat. Toxicol. V. 173. P. 105.  
<https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2016.01.008>
- Velez C., Pires A., Leandro S. et al. 2016. The use of *Cerastoderma glaucum* as a sentinel and bioindicator species: take-home message // Ecological indicators. V. 62. P. 228.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.10.051>
- Viarengo A., Canesi L., Garcia Martinez P. et al. 1995. Prooxidant processes and antioxidant defence systems in the tissues of the Antarctic scallop (*Adamussium colbecki*) compared with the Mediterranean scallop (*Pecten jacobaeus*) // Comp. Biochem. Physiol., Part B: Biochem. Mol. Biol. V. 111. № 1. P. 119.  
[https://doi.org/10.1016/0305-0491\(94\)00228-M](https://doi.org/10.1016/0305-0491(94)00228-M)
- Welker A.F., Moreira D.C., Campos E.G., Hermes-Lima M. 2013. Role of redox metabolism for adaptation of aquatic animals to drastic changes in oxygen availability // Comp. Biochem. Physiol., Part A: Molec. Integr. Physiol. V. 165. № 4. P. 384.  
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2013.04.003>

## Specific Features of Antioxidant Glutathione System in Tissues of the Black Sea Bivalve Mollusk *Cerastoderma glaucum* (Cardiidae)

O. L. Gostiukhina\*

Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia

\*e-mail: gostolga@yandex.ru

Antioxidant glutathione system (AGS) and lipid peroxidation (LP) level in tissues of Black Sea cockle *Cerastoderma glaucum* (Bruguère, 1789) have been investigated and compared with those of other Black Sea bivalve mollusks with high resistance to oxidative stress – mussel *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) and anadara *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906). In mollusks' hepatopancreas, gills and foot the activity of glutathione peroxidase (GP), glutathione reductase (GR), the level of reduced glutathione (GSH) and LP products are measured. The parameters of AGS of *C. glaucum* are found to have tissue specificity. Hepatopancreas has the highest GP activity – 1.7–4.2 times higher than in the gills and foot of the mollusk. The gills have the lowest GSH level, which is 2.1–2.3 times lower, but the highest GR activity which is 3.1–5.8 times higher than in other tissues. In the cockle's foot, the level of GSH is close to that in hepatopancreas, and the activity of GP and GR is 1.7–4.2 times lower than those in other tissues. In all studied tissues of *C. glaucum*, the LP level is significantly lower than that of mussel and anadara, by 3.2–16.3 times.

**Keywords:** antioxidant glutathione system, glutathione, oxidative stress, *Cerastoderma glaucum*, bivalves, Black Sea

## НОВЫЕ ДЛЯ ФАУНЫ БЕЛАРУСИ ВИДЫ АМФИБИОТИЧЕСКИХ СЕТЧАТОКРЫЛЫХ (Insecta: Neuroptera)

© 2020 г. А. М. Островский\*

Гомельский государственный медицинский университет, Гомель, Республика Беларусь

\*e-mail: Arti301989@mail.ru

Поступила в редакцию 30.09.2019 г.

После доработки 16.10.2019 г.

Принята к публикации 12.11.2019 г.

Приведены сведения о находках двух видов амфибиотических сетчатокрылых — *Osmylus fulvicephalus* (Scopoli, 1763) и *Sisyra terminalis* Curtis, 1854 — новых для фауны Беларуси. Указано местонахождение и дана краткая информация о распространении и эколого-биологических особенностях каждого вида.

**Ключевые слова:** *Nemerobiiformia*, *Osmylus fulvicephalus*, *Sisyra terminalis*, новые виды, фауна Беларуси

**DOI:** 10.31857/S0320965220030122

Одно из приоритетных направлений современной биологии — изучение и сохранение биологического разнообразия (Коптюг, 1993; Мордкович, 2005; Павлов, 2011). В этом отношении отряд сетчатокрылых (Insecta: Neuroptera) представляет особый интерес. Актуальность изучения данной группы насекомых обусловлена недостаточными эколого-фаунистическими сведениями о ней для ряда регионов мира, а также о ее хозяйственном значении как энтомофагов многих важных вредителей сельского хозяйства главных образом тлей, червецов и растительноядных клещей. Некоторые виды сетчатокрылых очень редки либо являются уникальными представителями своих семейств, что служит основанием для их включения в Красные книги различного ранга (Каверзина, 2011). В современной мировой фауне насчитывается ~6000 видов сетчатокрылых, относящихся к 18 семействам из 3 подотрядов (Kral, Devetak, 2016). Для Беларуси в различных литературных источниках приводится от 15 до 20 видов (Бородин, 2013; Бурко, Лопатин, 2001), список которых постоянно пополняется благодаря новым находкам (Островский, 2016, 2017).

При изучении коллекционного материала профессора О.Р. Александровича (Институт биологии и охраны окружающей среды Поморской Академии в г. Слупск, Польша) из окрестностей г. Гродно (Республика Беларусь), а также полученного в ходе полевых исследований автора, идентифицированы два новых для фауны республики вида амфибиотических сетчатокрылых подотряда *Nemerobiiformia*.

ОТРЯД NEUROPTERA L., 1758  
СЕМ. OSMYLIDAE LEACH, 1815

*Osmylus fulvicephalus* (Scopoli, 1763)

**М а т е р и а л.** Республика Беларусь, окрестности г. Гродно, берег р. Заречанка в месте впадения в р. Неман, роение, 15.07.1998, 3♂♂, 2♀♀, О.Р. Александрович leg., А.М. Островский det. 2018.

**З а м е ч а н и я.** Центральное-европейский вид. Ареал охватывает Среднюю и Южную Европу и Малую Азию. Известен из Албании, Австрии, Бельгии, Боснии и Герцеговины, Великобритании, Болгарии, Хорватии, Чехии, Дании, Эстонии, Турции, Франции, Германии, Греции, Венгрии, Ирландии, Италии, Латвии, Люксембурга и Лихтенштейна, Македонии, Польши, Румынии, Словении, Испании, Швеции, Швейцарии и Нидерландов (Letardi et al., 2003). Обитает на Украине и в Крыму (Захаренко, 1994). Также зарегистрирован на территории Ленинградской, Воронежской, Самарской и Саратовской областей России и включен в их региональные Красные книги (кроме Воронежской обл.). Однако считается, что этот вид к настоящему времени, вероятно, исчез в Ленинградской обл., поскольку в последний раз был собран там в 1924 г. (Аникин, 2006; Ковригина, 2009; Кривохатский, 2002; Макаркин, Ручин, 2015). Единственный представитель сем. *Osmylidae* в фауне Беларуси. Встречается локальными популяциями по берегам быстротекущих рек и ручьев. Личинки — хищники, ведут полуводный образ жизни (Павловский, Лепнева, 1948).

## СЕМ. SISYRIDAE HANDLIRSCH, 1906

*Sisyra terminalis* Curtis, 1854

М а т е р и а л. Республика Беларусь, Гродненский р-он, д. Погораны, берег р. Неман, 25.06.2012, 2♂♂, 4♀♀, О.Р. Александрович leg., А.М. Островский det. 2018; г. Гомель, Центральный парк культуры и отдыха им. А.В. Луначарского, набережная р. Сож, 20.05.2019, 4♂♂, 4♀♀, А.М. Островский leg. et det. 2019.

З а м е ч а н и я. Вид распространен в Европе и на Дальнем Востоке России (Хабаровский и Приморский края) (Макаркин, Ручин, 2019). Обитает в Австрии, Бельгии, Великобритании, Болгарии, Хорватии, Чехии, Финляндии, Франции, Германии, Венгрии, Ирландии, Италии, Польше, Румынии, Словении, Швеции, Швейцарии, Нидерландах и Украине (Letardi et al., 2003). В соседних регионах России ранее известен из Брянской, Белгородской, Саратовской областей, Пермского края и Северного Кавказа (Захаренко, 1988; Захаренко, Кривохатский, 1993; Кривохатский, Рохлецова, 2004; Паньков, Новокшенов, 1995; Abraham, 2000), недавно обнаружен в Мордовии (Макаркин, Ручин, 2019). Отсутствие указаний из южной Сибири связано, очевидно, с недостаточной изученностью вида. Второй представитель сем. Sisyridae в фауне Беларуси, от *S. nigra* (Retzius, 1783) отличается светлой 1/4 от вершины частью усиков. Имаго держатся на прибрежной растительности около водоемов и водотоков. Личинки – хищники, паразитируют на пресноводных губках (Павловский, Лепнева, 1948).

**Выводы.** Видовой состав сетчатокрылых насекомых Беларуси дополнен двумя новыми видами из двух семейств, одно из которых (Osmylidae) впервые указано для фауны республики. Данные находки представляют особый интерес, поскольку расширяют наши представления о современном распространении *Osmylus fulvicephalus* и *Sisyra terminalis* на территории Восточной Европы. Необходимо проведение дальнейших исследований, направленных на обнаружение новых местообитаний видов в республике, что, в целом, позволит подготовить обоснование для их последующего включения в Красную книгу Республики Беларусь.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне благодарен профессору О.Р. Александровичу (Институт биологии и охраны окружающей среды Поморской Академии в г. Слупск, Польша) за любезно предоставленный материал и оказанную консультативную помощь.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аникин В.В. 2006. Осмил желтоголовый – *Osmylus fulvicephalus* (Scopoli, 1763) // Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники. Растения. Животные. Саратов: Изд-во Торгово-промышленной палаты Саратовской обл. С. 276.
- Бородин О.И. 2013. Насекомые Беларуси: современное состояние изученности // Зоологические чтения: материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. памяти проф. И.К. Лопатина. Гродно: Гродненский гос. ун-т. С. 38.
- Бурко Л.Д., Лопатин И.К. 2001. Опыт оценки таксономического разнообразия животного мира Беларуси // Вестник Белорусского государственного университета. Сер. 2. № 1. С. 40.
- Захаренко А.В. 1988. Сетчатокрылые (Neuroptera) фауны СССР. II. Сем. Dilariidae, Berothidae и Sisyridae // Энтомологическое обозрение. Т. 67. № 4. С. 763.
- Захаренко А.В. 1994. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды сетчатокрылых (Insecta, Neuroptera) фауны Украины // Изв. Харьковского энтомолог. об-ва. Т. 2. Вып. 2. С. 101.
- Захаренко А.В., Кривохатский В.А. 1993. Сетчатокрылые (Neuroptera) европейской части бывшего СССР // Изв. Харьковского энтомолог. об-ва. Т. 1. Вып. 2. С. 34.
- Каверзина А.С. 2011. Сетчатокрылые (Insecta, Neuroptera) Приангарья: состав, экологические особенности, природные и антропогенные комплексы: Дис. ... канд. биол. наук. Иркутск: Иркутск. гос. ун-т.
- Ковригина А.М. 2009. Осмилус желтоголовый *Osmylus fulvicephalus* (Scopoli, 1763) // Красная книга Самарской области. Т. 2. Тольятти: ИЭВБ РАН. С. 150.
- Коптюг В.А. 1993. Конференция ООН по окружающей среде и развитию. Новосибирск: СО РАН.
- Кривохатский В.А. 2002. Осмил желтоголовый *Osmylus fulvicephalus* (Scop.) // Красная книга природы Ленинградской обл. Т. 3. С. 162.
- Кривохатский В.А., Рохлецова А.В. 2004. Новые данные о сетчатокрылообразных (Neuroptera, Raphidioptera) Нижнего Поволжья // Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. Вып. 3. Саратов: Изд-во Саратовского ун-та. С. 36.
- Макаркин В.Н., Ручин А.Б. 2015. Изученность сетчатокрылых и верблюдов Республики Мордовия с рекомендациями по включению в основные списки охраняемых таксонов // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича. Вып. 15. Саранск. С. 133.
- Макаркин В.Н., Ручин А.Б. 2019. Новые данные о сетчатокрылых (Neuroptera) и верблюдох (Raphidioptera) Мордовии (Россия) // Кавказ. энтомолог. бюлл. Т. 15. Вып. 1. С. 147.
- Мордкович В.Г. 2005. Основы биогеографии. Москва: Товарищество научных изданий КМК.
- Островский А.М. 2016. Материалы к фауне сетчатокрылых насекомых (Insecta, Neuroptera) юго-востока Беларуси // Экол. культура и охрана окружающей среды: II Дорифеевские чтения: Материалы международной научно-практической конферен-

- ции. Витебск: Витебск. гос. ун-т им. П.М. Машерова. С. 116.
- Островский А.М. 2017. Новые данные по фауне сетчатокрылых (Neuroptera) и верблюдонок (Raphidioptera) юго-востока Беларуси // Актуальные проблемы зоологической науки в Беларуси: Сборник статей XI Зоологической Международной научно-практической конференции, приуроченной к десятилетию основания ГНПО “НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам”. Минск: Издатель А.Н. Вараксин. Т. 2. С. 322.
- Павлов Д.С. 2011. Зачем нам биоразнообразие? // Бюллетень Общества физиологов растений России. Москва: ИФР РАН. С. 41.
- Павловский Е.Н., Лепнева С.Г. 1948. Очерки из жизни пресноводных животных. Ленинград: Советская наука.
- Паньков Н.Н., Новокшионов В.Г. 1995. К фауне сетчатокрылых (Neuroptera, Sisyridae) и вислоккрылок (Megaloptera, Sialidae) бассейна р. Сылвы // Экология и охрана окружающей среды: Тез. докл. II Международной научно-практической конференции. Пермь: Изд-во Пермского гос. пед. ун-та. С. 45.
- Abrahám L. 2000. The lacewings fauna of the Checheno-Ingushetia in the Caucasian region (Neuroptera) // Somogyi Múzeumok Közleményei. V. 14. P. 285.
- Kral K., Devetak D. 2016. An introduction to the wildlife of Cyprus. Ch. 14. Cyprus: Terra Cypria. P. 242.
- Letardi A., Aspöck U., Aspöck H. 2003. Fauna Europaea: Neuroptera. Fauna Europaea, ver. 2.4. <http://www.fauna-eu.org> (accessed 26 September, 2019).

## New Species of Amphibiotic Neuroptera in the Fauna of Belarus (Insecta: Neuroptera)

A. M. Ostrovsky\*

*Gomel State Medical University, Gomel, Republic of Belarus*

\*e-mail: [Arti301989@mail.ru](mailto:Arti301989@mail.ru)

Findings of *Osmylus fulvicephalus* (Scopoli, 1763) and *Sisyra terminalis* Curtis, 1854, two new for the fauna of Belarus species of amphibiotic Neuroptera are analysed. The location, distribution and ecologo-faunistic characteristic of the every species are given.

*Keywords:* Hemerobiiformia, *Osmylus fulvicephalus*, *Sisyra terminalis*, new records, fauna Belarus

КРАТКИЕ  
СООБЩЕНИЯ

УДК 597-154.31+597.554.3:577.15

КРАТКОВРЕМЕННОЕ ГОЛОДАНИЕ МЕНЯЕТ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ  
ГЛИКОЗИДАЗ КИШЕЧНИКА МОЛОДИ КАРПА *Cyprinus carpio* L.  
К ПОВЫШЕНИЮ ТЕМПЕРАТУРЫ ВОДЫ

© 2020 г. А. А. Филиппов<sup>а</sup>, И. Л. Голованова<sup>а, \*</sup>

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

\*e-mail: golovanova@ibiw.ru

Поступила в редакцию 27.11.2018 г.

После доработки 10.05.2019 г.

Принята к публикации 22.07.2019 г.

Установлено, что активность гликозидаз (мальтаза и амилолитическая активность) в слизистой оболочке кишечника молоди карпа *Cyprinus carpio* (L.) при резком увеличении температуры воды зависит от физиологического состояния (сытость/голод). Рыбы были акклиматизированы к температуре 22°C в летний (сеголетки) и зимний (двухлетки) сезоны. Повышение температуры воды со скоростью 8.0°C/ч приводило к росту амилолитической активности у сытых рыб, активность мальтазы не изменялась. Голодание в течение 3 или 10 сут меняло реакцию гликозидаз на температурный стресс: активность мальтазы росла, амилолитическая активность не изменялась. Кратковременное голодание не влияло на термостойчивость молоди карпа: значения критического термического максимума у голодных и сытых особей не различались.

**Ключевые слова:** карп, кратковременное голодание, гликозидазы, мальтаза, амилолитическая активность, повышение температуры воды, критический термический максимум

**DOI:** 10.31857/S0320965220030031

Глобальное потепление, резкие колебания климата, а также сброс подогретых вод промышленных предприятий, атомных и тепловых электростанций нарушают температурный режим водоемов. Даже кратковременное изменение температуры до значений, лежащих за пределами метаболического оптимума, может приводить к изменению обмена веществ (Константинов, 1993; Озернюк, 2000), интенсивности питания и скорости переваривания пищи, а также инактивации и денатурации ферментов (Голованов, 2013; Уголев, Кузьмина, 1993). Пищеварительные ферменты рыб хорошо адаптированы к условиям функционирования и их активность, как правило, повышается с ростом температуры (Kuz'mina, 2017). Высокая температура (25–30°C) способствует лучшей утилизации углеводов у карпа *Cyprinus carpio* (L.) и превращению их избытка в резервные липиды (Остроумова, 2012). Однако резкое увеличение температуры воды со скоростью 4–50°C/ч снижает активность гликозидаз (ферментов, гидролизующих углеводы) в кишечнике мо-

лоди рыб сем. Cyprinidae в 2–7.5 раз во все сезоны, исключая летний (Golovanova et al., 2013).

Активно растущая молодь, особенно у рыб планкто- и бентофагов, очень чувствительна к недостатку пищи (Ивлев, 1997). Голодание – мощный экологический фактор, способный менять реакцию организма на абиотические (рН, соленость, содержание кислорода, температура, токсиканты) и на биотические (грибковые и паразитарные заболевания, присутствие хищника) факторы (Ивлев, 1997). Ранее установлено, что функциональное состояние пищеварительной системы (сытость/голод) влияет на чувствительность кишечных гликозидаз рыб к действию магнитной бури (Kuz'mina et al., 2014). Однако реакцию гликозидаз на температурный стресс в зависимости от функционального состояния рыб ранее не исследовали.

Цель работы – исследовать влияние кратковременного голодания на активность гликозидаз в слизистой оболочке кишечника молоди карпа при резком повышении температуры воды.

В работе использованы сеголетки (0+) и двухлетки (1+) карпа *Cyprinus carpio* (L.), выращенные в прудах с естественной кормовой базой на стационаре полевых и экспериментальных работ “Сунога”

**Сокращения:** АА – амилолитическая активность; КТМ – критический термический максимум.

**Таблица 1.** Активность гликозидаз в кишечнике молоди карпа при нагреве воды со скоростью 8.0°C/ч

Физиологическое состояние	Активность гликозидаз, мкмоль/(г мин)	
	АА	активность мальтазы
	Сеголетки	
Сытость	$84.50 \pm 7.95^*$	$26.62 \pm 0.59$
	$53.67 \pm 0.54$	$25.80 \pm 0.40$
Голод	$45.83 \pm 2.40$	$20.82 \pm 0.57^*$
	$44.67 \pm 0.96$	$18.24 \pm 0.35$
	Двухлетки	
Сытость	$84.65 \pm 3.81^*$	$6.83 \pm 0.16$
	$52.13 \pm 0.52$	$7.31 \pm 0.05$
Голод	$47.87 \pm 1.70$	$6.46 \pm 0.21^*$
	$41.94 \pm 1.10$	$5.57 \pm 0.21$

Примечание. Над чертой – при нагреве воды со скоростью 8.0°C, под чертой – без нагрева (контроль).  $M \pm m$  – средние значения  $\pm$  ошибка; АА – амилалитическая активность. Отличия от контроля достоверны при  $p < 0.05$ .

Института биологии внутренних вод РАН. Сеголетки массой  $1.49 \pm 0.21$  г были отловлены в начале августа при температуре воды 18°C, двухлетки массой  $10.6 \pm 0.57$  г – в конце сентября при температуре воды 13°C. После отлова рыб в течение 1–2 ч доставляли в лабораторию, где помещали в аквариумы объемом 400 л с водой той же температуры и постоянной аэрацией. До начала экспериментов и в период акклимации рыб кормили ежедневно личинками хирономид *Chironomus* sp. в количестве 5–10% массы тела. Сеголетков в течение 10 сут после вылова акклимировали к температуре воды 22°C, затем помещали в два аквариума объемом 60 л по 18 экз. в каждом. В одном аквариуме рыб в течение 3 сут продолжали кормить личинками хирономид в количестве 5–10% массы тела, в другом рыб не кормили. Двухлетков карпа содержали в лабораторных условиях до середины января, затем в течение 10 сут акклимировали к температуре воды 22°C. Схема дальнейшего эксперимента подобна описанной для сеголетков, лишь период голодания у двухлетков был 10 сут. Воду в аквариумах меняли один раз в трое суток, при этом температурный режим и фотопериод (свет/темнота 12/12 ч, свет 07:00–19:00) оставались постоянными.

Затем группу рыб (по 6 экз. в каждой, две повторности) помещали в экспериментальный аквариум объемом 60 л, оборудованный системой нагрева и аэрации. Температуру воды в аквариуме повышали со скоростью 8°C/ч до потери рыбами равновесия (переворот кверху брюхом), сублетальное значение температуры фиксировали как КТМ. Такая скорость повышения температуры может наблюдаться при аварийных сбросах подогретых вод промышленных предприятий, а также часто применяется в качестве стандартной при

определении термоустойчивости рыб (Голованов, 2013; Beitinger et al., 2000). Продолжительность эксперимента не превышала 2 ч. Рыб контрольной группы содержали при температуре акклимации и не подвергали нагреву. Всего в работе использовано по 36 экз. сеголетков и годовиков.

Для определения активности гликозидаз готовили суммарные гомогенаты из слизистой оболочки медиального отдела кишечника от 6 экз. рыб каждой экспериментальной группы, используя раствор Рингера для холоднокровных животных (110 ммоль NaCl, 1.9 ммоль KCl, 1.3 ммоль CaCl<sub>2</sub>, pH 7.4). Его же применяли для приготовления растворов субстратов (растворимый картофельный крахмал в концентрации 18 г/л и мальтоза в концентрации 50 ммоль/л). Инкубацию гомогената и субстрата проводили в течение 20–30 мин при температуре 20°C, pH 7.4. Амилалитическую активность, отражающую суммарную активность ферментов, гидролизующих крахмал ( $\alpha$ -амилаза КФ 3.2.1.1, глюкоамилаза КФ 3.2.1.3 и мальтаза КФ 3.2.1.20), оценивали модифицированным методом Нельсона (Уголев и др., 1969), активность мальтазы – глюкозооксидазным методом с помощью набора для клинической биохимии “Фото-глюкоза” (ООО “Импакт”, Россия). Активность ферментов определяли в пяти биохимических повторностях и выражали в микромолях продуктов реакции, образующихся за 1 мин инкубации в расчете на 1 г влажной массы ткани с учетом фона (количества глюкозы в исходном гомогенате) (табл. 1). Достоверность различий оценивали с помощью однофакторного анализа (ANOVA, LSD-тест) при  $p \leq 0.05$ .

Активность гликозидаз у голодных карпов обеих возрастных групп на 17–29% ниже, чем у сытых,  $p < 0.05$ . Реакция гликозидаз на повыше-

ние температуры воды со скоростью  $8.0^{\circ}\text{C}/\text{ч}$  у голодных и сытых карпов различна. У сеголетков при нагреве воды АА возрастает на 57% лишь у сытых, а активность мальтазы на 14% лишь у голодных особей по сравнению с активностью ферментов у рыб контрольной группы. У двухлетков рост температуры воды также приводит к повышению АА на 63% лишь у сытых, активности мальтазы — на 16% лишь у голодных особей. Ранее установлено, что у сытых сеголетков карпа, акклимированных к температуре  $3^{\circ}\text{C}$  зимой, рост температуры воды со скоростью  $10.0^{\circ}\text{C}/\text{ч}$  снижает АА на 40% (Golovanova et al., 2013). Очевидно, реакция гликозидаз на резкое повышение температуры воды в зимний период зависит от температуры предварительной акклимации. Адаптивное повышение активности мальтазы в слизистой оболочке кишечника у голодных рыб при резком увеличении температуры воды отмечено впервые. Известно лишь о повышении активности мальтазы в 2.7 раза в целом организме годовиков головешки-ротана *Percottus glenii* Дуб. (акклимированных осенью к температуре  $13^{\circ}\text{C}$ ) с ростом температуры воды со скоростью  $8.0^{\circ}\text{C}/\text{ч}$ , при этом АА снижалась в 1.7 раза (Аминов, 2018). По-видимому, у голодных и у сытых рыб функционируют разные изоформы мальтазы, отличающиеся по температурным характеристикам. Продолжительность голодания (3 сут у сеголетков и 10 сут у двухлетков) не влияла на силу и направленность изменений активности гликозидаз при температурном стрессе. Следует отметить, что АА у карпов, акклимированных к температуре  $22^{\circ}\text{C}$  зимой, и у сеголетков, акклимированных к той же температуре летом, почти одинакова. В то же время, активность мальтазы у двухлетков в ~3 раза ниже, что может быть обусловлено сменой объектов питания и изменением биохимического состава кормовых организмов. Кроме того, эти различия могут быть связаны с большей адаптационной пластичностью панкреатических ( $\alpha$ -амилаза) ферментов по сравнению с собственно мембранными (мальтаза), а также различиями температурных характеристик указанных ферментов (Уголев, Кузьмина, 1993).

Адаптации пищеварительной системы рыб к изменению температуры внешней среды реализуются, главным образом, благодаря перестройкам ферментных систем и липидного матрикса мембран (Уголев, Кузьмина, 1993). Регуляция скорости ферментативных процессов осуществляется преимущественно на клеточном и молекулярном уровне посредством изменения концентрации и свойств ферментов (Hochachka, Somero, 2002). В экспериментах *in vivo* изменение активности пищеварительных гидролаз с ростом температуры воды может свидетельствовать как об изменении интенсивности синтеза ферментов, так и условий их функционирования. Поскольку для синтеза

новых пищеварительных ферментов требуется, по крайней мере, несколько суток (Уголев, Кузьмина, 1993; Kuz'mina, 2017), а продолжительность резкого температурного воздействия в наших экспериментах не превышала 2 ч, снижение активности гликозидаз, вероятно, обусловлено изменением свойств существующих ферментов.

Значения КТМ при скорости нагрева  $8^{\circ}\text{C}/\text{ч}$  у голодных сеголетков достигали  $37.3 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$ , у сытых —  $37.8 \pm 0.1^{\circ}\text{C}$ , у двухлетков  $36.1 \pm 0.23$  и  $35.7 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$  соответственно. Отсутствие статистически значимых различий КТМ у голодных и сытых особей каждой возрастной группы показывает, что как трехдневное голодание у сеголетков, так и десятидневное голодание у двухлетков, не влияет на термоустойчивость молоди карпа. При этом в зимний сезон значения КТМ у двухлетков карпа, акклимированных к температуре  $22^{\circ}\text{C}$ , были на  $8^{\circ}\text{C}$  выше, чем у акклимированных к температуре  $3^{\circ}\text{C}$  (Golovanova et al., 2013). Эти результаты подтверждают предположение, что температура акклимации оказывает определяющее влияние на уровень КТМ у неполовозрелых особей (Голованов, 2013). На примере леща *Abramis brama* (L.) и плотвы *Rutilus rutilus* (L.), акклимированных к температуре  $22^{\circ}\text{C}$ , а также пеляди *Coregonus peled* (Gmelin), акклимированной к температуре  $16^{\circ}\text{C}$  летом, показано, что пятисуточное голодание снижает значение верхней летальной температуры (определяемой по прекращению движения жаберных крышек) на  $2.1\text{--}3.1^{\circ}\text{C}$ . У сытых сеголетков леща оно было  $34.6$ , плотвы —  $31.7$ , пеляди —  $29.2^{\circ}\text{C}$ , у голодных  $31.8$ ,  $28.6$  и  $27.1^{\circ}\text{C}$  соответственно (Голованов, 2013). В то же время, в некоторых случаях голодание не играет существенной роли, а доминирует другой фактор, например, паразитарные заболевания (Ивлев, 1997). Поскольку температурные и трофические условия в значительной мере определяют эффективность питания рыб, изменения активности пищеварительных ферментов при резком повышении температуры позволяют прогнозировать последствия термального загрязнения водной среды.

**Выводы.** Чувствительность гликозидаз кишечника молоди карпа к повышению температуры воды зависит от физиологического состояния особей. У сытых сеголетков и двухлетков карпа, акклимированных к температуре  $22^{\circ}\text{C}$ , рост температуры со скоростью  $8^{\circ}\text{C}/\text{ч}$  снижает АА, у голодных — повышает активность мальтазы. Продолжительность голодания (3 сут у сеголетков и 10 сут у двухлетков) не оказывает влияния на наблюдаемые эффекты. Кратковременное голодание не влияет на термоустойчивость молоди карпа (значения КТМ у голодных и сытых особей не различаются). Эти данные позволяют предположить, что резкий рост температуры воды может изменять скорость ассимиляции углеводов в ки-

щечнике молоди в зависимости от физиологического состояния рыб.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность В.К. Голованову и Н.С. Некрутову за проведение экспериментов с нагревом воды.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А18-118012690102-9, а также при частичной поддержке темы Президиума РАН: 0122-2018-0001.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аминов А.И.* 2018. Влияние гербицида Раундап на активность гликозидаз рыб и объектов их питания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород: Нижегородский гос. ун-т. 24 с.
- Голованов В.К.* 2013. Эколого-физиологические закономерности распределения и поведения пресноводных рыб в термоградиентных условиях // *Вопр. ихтиол.* Т. 53. № 3. С. 286.  
<https://doi.org/10.7868/S0042875213030016>
- Ивлев В.С.* 1997. Экспериментальная экология питания рыб. Киев: Наук. думка.
- Константинов А.С.* 1993. Влияние колебаний температуры на рост, энергетику и физиологическое состояние молоди рыб // *Изв. РАН. Сер. биол.* № 1. С. 55.
- Озернюк Н.Д.* 2000. Температурные адаптации. Москва: Изд-во Мос. ун-та.
- Остроумова И.Н.* 2012. Биологические основы кормления рыб. Санкт-Петербург: Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва.
- Уголев А.М., Кузьмина В.В.* 1993. Пищеварительные процессы и адаптации у рыб. Санкт-Петербург: Гидрометеоиздат.
- Уголев А.М., Иезуитова Н.Н., Масевич Ц.Г. и др.* 1969. Исследование пищеварительного аппарата у человека. Обзор современных методов. Ленинград: Наука.
- Beitinger T.L., Bennet W.A., McCauley R.W.* 2000. Temperature tolerances of North American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature // *Environ. Biol. Fishes.* V. 58. № 3. P. 237.  
<https://doi.org/10.1023/A:1007676325825>
- Golovanova I.L., Golovanov V.K., Smirnov A.K., Pavlov D.D.* 2013. Effect of ambient temperature increase on intestinal mucosa amylolytic activity in freshwater fish // *Fish Physiol. Biochem.* V. 39. Is. 6. P. 1497.  
<https://doi.org/10.1007/s10695-013-9803-9>
- Hochachka P.W., Somero G.N.* 2002. Biochemical adaptation. Mechanism and process in physiological evolution. Oxford: Oxford University Press.
- Kuz'mina V.V., Ushakova N.V., Krylov V.V., Petrov D.V.* 2014. The effects of geomagnetic storms on proteinase and glycosidase activities in fish intestinal mucosa // *Biol. Bull.* V. 41. Is. 2. P. 154.  
<https://doi.org/10.1134/S1062359014020058>
- Kuz'mina V.V.* 2017. Digestion in fish. A new view. Balty: LAP Lambert Acad. Publ.

## Short Term Starvation of Juvenile Carp *Cyprinus carpio* L. Changes the Sensitivity of Intestinal Glycosidases to an Increase in Water Temperature

A. A. Filippov<sup>1</sup> and I. L. Golovanova<sup>1,\*</sup>

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

\**e-mail: golovanova@ibiw.ru*

It has been established that the activity of glycosidases (maltase and amylolytic activity) in the intestinal mucosa of juvenile carp *Cyprinus carpio* (L.) under a sharp increase in water temperature depends on the physiological state (satiety–starvation). The fish were acclimated to a temperature of 22°C during the summer (underyearling) and winter (yearling) seasons. An increase in water temperature at a rate of 8.0°C/h leads to an increase in amylolytic activity in satisfied fish; maltase activity does not change. Fasting for 3 or 10 days changes the response of glycosidase to temperature stress: the maltase activity increases, amylolytic activity does not change. Short-term starvation does not affect the thermal stability of juvenile carp: the values of the critical thermal maximum in hungry and satiated individuals do not differ.

**Keywords:** carp, short-term starvation, glycosidase, maltase, amylolytic activity, increase in water temperature, critical thermal maximum