

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 5, 2022

Водная флора и фауна

- Находка *Mysis relicta* (Malacostraca, Mysidae) в Волжском бассейне
И. В. Филоненко, К. Н. Ивичева, Д. А. Филиппов 467
-

Фитопланктон, фитобентос, фитоперифитон

- Зависимость концентрации хлорофилла *a* от содержания общего фосфора в водоемах с повышенной цветностью воды
Н. М. Калинкина, Е. В. Теканова 475
- Состав и структура фитопланктона оз. Светлояр (Россия)
А. Г. Охапкин, Е. Л. Воденеева, Е. М. Шарагина, П. В. Кулизин 480
- Состав и структура альгоценозов бентали крупной эвтрофированной реки (р. Ока, Россия). Сообщение 1. Таксономическая характеристика и доминирующие виды сообществ
Т. Хедаириа, А. Г. Охапкин, Д. Г. Фукина 493
- Центрические диатомовые водоросли *Coscinodiscaceae* (р. Обь, Россия)
С. И. Генкал, А. Н. Шаров 505
-

Зоопланктон, зообентос, зооперифитон

- Сезонная динамика вида-вселенца *Kellicottia bostoniensis* (Rotifera, Brachionidae) в городских озерах
Т. В. Золотарева, Д. Е. Гаврилко, В. С. Жихарев, Е. С. Обедиентова, Г. В. Шурганова 512
- Межгодовые изменения структуры летнего зоопланктона Ириклинского водохранилища (р. Урал, Россия)
В. А. Колозин 520
- Особенности состава, обилия и трофической структуры сообществ макрозообентоса в реках сельговых ландшафтов северного побережья Онежского озера
И. А. Барышев 533
- Структура зообентоса на разных стадиях сукцессии экосистем в термокарстовых водоемах Среднего Ямала
М. И. Ковешников, Е. Н. Крылова 543
-

Ихтиология

- Первые данные по биологии *Anatolichthys meridionalis* (Actinopterygii, Aphaniidae): эндемичной и находящейся под угрозой исчезновения рыбы (бассейн р. Даламан, Турция)
Салим Серкан Гючлю 554
- Летний период – тяжелое испытание для *Clarias gariepinus* в водохранилище Турции
Бурджу Ешилбудаг 556
-

Экологическая физиология и биохимия гидробионтов

- Влияние сероводородной нагрузки на активность ферментов энергетического обмена и аденилатную систему тканей моллюска *Anadara kagoshimensis*
А. А. Солдатов, И. В. Головина, Е. Э. Колесникова, И. В. Сысоева, А. А. Сысоев 558
- Эволюционные преобразования альбумина на примере модельных видов бесчелюстных рыбообразных и костных челюстноротых рыб (обзор)
А. М. Андреева 567
- Влияние аналогов кортизола на показатели вторичного гемостаза карпа *Cyprinus carpio*
Д. И. Березина, Л. Л. Фомина 586
- Изменение протеома печени японской медаки в ответ на краткосрочное действие гуминовой кислоты
В. В. Юрченко, А. А. Морозов 595
- Влияние пищевого холестерина на показатели роста, накопление жиров и экспрессию O1ApoA-I в ответ на иммунные стимулы у медаки (*Oryzias latipes*)
Мд. А. Аль Хафиз, С. Т. Лян, Ц. Т. Яо, Х. Шэнь, Э. Нибона, Б. Ван, Ц. Г. Ван, С. П. Чжуа, Ц. Ч. Чжуа, Х. Б. Чжао 596
-

Водная токсикология

- Деформация структуры ментума у личинок хирономид (Diptera: Chironomidae) в бассейне р. Чи (Таиланд)
И. Тхани, Т. О. Промми 598
-

Краткие сообщения

- Находка *Unruhadinium penardii* var. *robustum* (Dinophyta) в Саратовском и Волгоградском водохранилищах (р. Волга, Россия)
Л. Г. Корнева, В. В. Соловьева 600
- Первая находка *Pontogammarus robustoides* в Рыбинском водохранилище
С. Н. Перова 604
- Функциональные свойства гемоглобина и гетерогенность популяций рыб
И. М. Камшилов 608
-
-

ВОДНАЯ ФЛОРА
И ФАУНА

УДК 595.36(470.12)

НАХОДКА *Mysis relicta* (Malacostraca, Mysidae) В ВОЛЖСКОМ БАССЕЙНЕ© 2022 г. И. В. Филоненко^а, К. Н. Ивичева^а, Д. А. Филиппов^{б, *}^аВологодский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Вологда, Россия^бИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

*e-mail: philippov_d@mail.ru

Поступила в редакцию 28.12.2021 г.

После доработки 05.05.2022 г.

Принята к публикации 13.05.2022 г.

В Волжском бассейне впервые за последние 90 лет зарегистрирован реликтовый североευропейский аркто-бореальный вид *Mysis relicta* Lovén, 1862, ранее единожды найденный в пищевом тракте речного окуня. В июле 2021 г. в малом оз. Святозеро, Вашкинский р-н Вологодской обл. (60°26' с.ш., 37°49' в.д.) на глубине 26.5 и 32.9 м обнаружены 10 экз. вида. Приведены данные о его местобитании в оз. Святозеро, анализируются возможности обнаружения вида в других малых озерах юго-восточной части ареала. Рекомендуется включить *M. relicta* в новую редакцию Красной книги Вологодской обл. со статусом охраны 1/CR/I.

Ключевые слова: ареал, ледниковые реликты, виды мизид, малые озера, Вологодская обл.

DOI: 10.31857/S0320965222050072

ВВЕДЕНИЕ

Мизиды реликтовая *Mysis relicta* Lovén, 1862 – североευропейский аркто-бореальный вид пресных и солоноватых вод (Audzijonyte, Väinölä, 2005; Петряшев, 2009). Ряд исследователей (Lovén, 1862; Ekman, 1915; Segerstråle, 1956; Кудерский, 1971) указывают на морское происхождение *M. relicta*, включая ее в группу ледниковых реликтов, однако, согласно молекулярно-генетическим исследованиям, отщепление данного вида от исходной морской формы произошло задолго до оледенения (Väinölä, 1990). В настоящее время под ледниковыми реликтами подразумевают холодолюбивые виды, чье распространение связано с ледниковыми событиями (границами послеледниковых озер) (Кауфман, 2011). До недавнего времени *M. relicta* считали одним циркумполярным видом, однако, опираясь на анализ морфологических и молекулярно-генетических признаков, он был разделен на четыре отдельных вида (Audzijonyte, Väinölä, 2005). Так, в пресных водах Европы распространен *M. relicta* s.str., в пресных водах Северной Америки – *M. diluviana* Audzijonyte & Väinölä, 2005, в солоноватых водах (в том числе в устьевых участках северных рек) они сменяются *M. salemaai* Audzijonyte & Väinölä, 2005 и *M. segerstralei* Audzijonyte & Väinölä, 2005.

На основании обобщения имеющейся литературы, можно утверждать, что на территории Ев-

ропейской части России виды группы *M. relicta* зафиксированы в >90 водных объектах (Philippov et al., 2021), расположенных на территории девяти субъектов РФ (Архангельская, Вологодская, Калининградская, Ленинградская, Мурманская, Новгородская, Псковская области, Республика Карелия, Ненецкий автономный округ) (рис. 1).

В России *M. relicta* s.str. распространен исключительно в Европейской части, встречается в основном аллопатрически в относительно глубоких поздне- или послеледниковых озерах (Кесслер, 1868; Поляков, 1886; Верещагин, 1921; Valle, 1927; Герд, 1949; Segerstråle, 1956; Гордеев, 1959; Александров, 1963; Деньгина, Стальмакова, 1968; Кудерский, 1972; Nakala et al., 1993; Audzijonyte, Väinölä, 2005; Берестовский, Фролов, 2008; Калининкина, 2015; Bagyshev, 2017). Основная доля находок относится к бассейну Балтийского (Ладожское и Онежское озера, малые озера Карельского перешейка, южной Карелии, Бежаницкой возвышенности) и Белого (озера северной Карелии и Кольского п-ва, Кенозерская группа озер) морей. Также зарегистрированы случаи симпатрического обитания *M. relicta* s.str. с *M. salemaai* (Финский залив, оз. Пертозеро) и с *M. segerstralei* (по побережью Белого и Баренцева морей) (Audzijonyte, Väinölä, 2005).

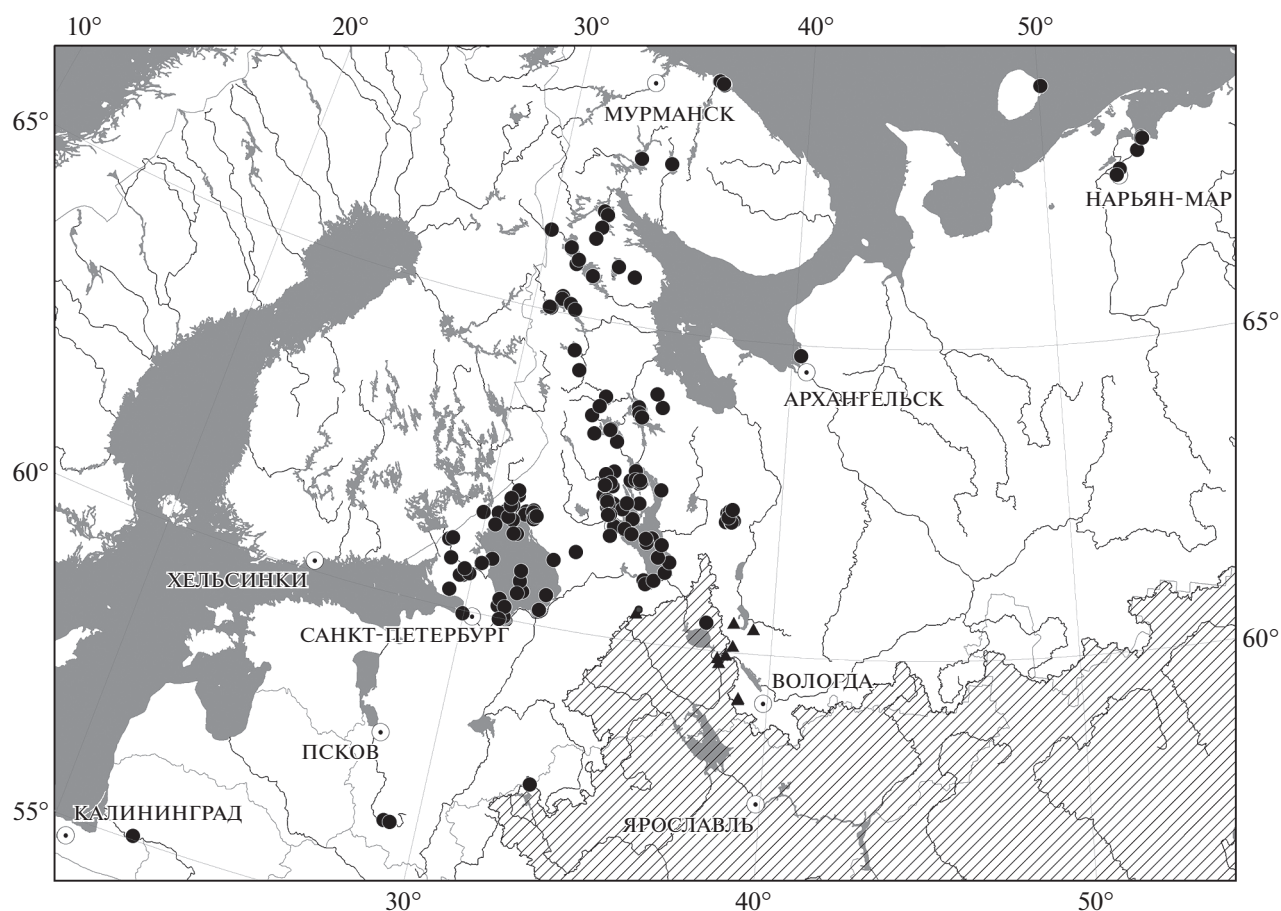


Рис. 1. Распространение видов группы *Mysis relicta* в Европейской части России. ● — находки вида, ▲ — возможные места нахождения вида на территории Вологодской обл., косой штриховкой обозначен бассейн р. Волги.

В начале 1930-х годов *M. relicta* зафиксирован единожды в бассейне р. Волга (бассейн Каспийского моря). Один экземпляр данного вида найден в пищеварительном тракте речного окуня *Percu fluviatilis* Linnaeus, 1758), выловленном в Полновском плесе оз. Селигер (Демьянский р-н, Новгородская обл.) (Белогуров, 1936). Однако, специальные гидробиологические исследования 1932–1933 гг. в этом плесе и других частях оз. Селигер не привели к обнаружению *M. relicta* в бентосных и планктонных пробах (Дексбах, 1936). Долгое время данная находка, оставаясь единственной для Каспийского бассейна, несколько выбивалась из общей картины распространения вида в России, пока спустя почти 90 лет *M. relicta* не был найден нами в оз. Святозеро (западная часть Вологодской обл.).

Цель работы — описать современную находку *M. relicta* в Волжском бассейне, представляющую значительный интерес для изучения данного вида в России и возможности его обитания в условиях юго-восточной части ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В середине июля 2021 г. проведены гидробиологические исследования малых озер Ананьино, Святозеро, Корбозеро, расположенных в Вашкинском р-не Вологодской обл. Озера связаны между собой протоками и образуют единую Святозерскую группу. Корбозеро служит истоком р. Киуй, относящейся к водной системе оз. Белое (Шекнинское водохранилище) — р. Волга — Каспийское море. Граница водораздела бассейна Каспийского моря с бассейнами Белого и Балтийского морей находится на расстоянии 20 и 70 км от исследуемых озер, соответственно. Анализируемые водоемы слаборастающие, с очень низкой минерализацией, слабощелочные, с небольшими, умеренно заболоченными водосборами, испытывающими слабую антропогенную нагрузку (табл. 1). Святозеро характеризуется наибольшими максимальными и средними глубинами, наибольшей прозрачностью, наименьшими по мощности иловыми отложениями (поверх плотного песчано-глинистого грунта). Водосбор оз. Святозеро имеет небольшую площадь (табл. 1) и умеренную сте-

Таблица 1. Характеристика озер Святозерской группы (Вологодская обл.)

Показатели	Озеро			
	Боровское	Ананьино	Святозеро	Корбозеро
Координаты, с.ш., в.д.	60.4659, 37.8611	60.4460, 37.8695	60.4363, 37.8234	60.4231, 37.7976
Площадь, км ²	1.52	2.40	0.91	0.18
Площадь водосбора, км ²	20.34	25.16	30.77	39.32
Удельный водосбор	13.3	10.5	33.7	219.9
Коэффициент извилистости береговой линии	2.3	1.8	2.2	1.7
Глубина, м:				
максимальная	7.5*	22.9	33	15.8
средняя	2.5*	8.6	8.2	8.4
Заращение (доля гелофитов), %	15.4	17.1	16.5	18.9
Заболоченность водосбора, %	5.6	5.0	9.2	4.7
Содержание кислорода, мг/л:				
у поверхности	—	7.8	7.4	7.7
у дна	—	6.2	3.5	1.2
Температура воды, °С:				
у поверхности	—	27.4	28.6	27.9
у дна (глубина измерения, м)	—	15 (16)	7.2 (26)	9.8 (12)
Электропроводность, мкСм/См	—	62.57	87.05	117.7
Минерализация, мг/л	51.7*	29.3	40.4	55.5
pH	5.7*	7.9	7.7	7.8
Прозрачность, м	—	2.5	3.0	2.1
Количество видов водных макробеспозвоночных	—	28	33	23
<i>N</i> , экз./м ²				
в профундали	—	77	124	25
в литорали	—	1040	592	635
<i>B</i> , г/м ²				
в профундали	—	0.3	0.2	0.01
в литорали	—	4.1	1.0	1.3

Примечание. *N* – численность макробеспозвоночных, *B* – биомасса.

* Данные приведены по материалам 1969 г. (Антипов и др., 1981).

пень антропогенного воздействия (слабо освоен в сельскохозяйственном отношении, нет крупных населенных пунктов, промышленных предприятий, а отсутствие крупных болот и развитой дорожной сети (в особенности железной дороги) уберегло территорию от торфодобычи и мелиорации). Святозеро характеризуется гораздо меньшей (по сравнению с оз. Корбозеро) величиной удельного водосбора, что свидетельствует о меньшем влиянии водосбора на осадконакопление в водоеме.

Гидробиологические пробы собирали в дневное время (с 12 до 15 ч) при температуре воздуха 28°С и воды у дна от 7.2 до 15°С (в зависимости от глубины конкретного озера). Пробы зообентоса в профундали водоема отбирали с помощью дночерпателя Ван-Вина (площадь захвата 0.025 м²), в литорали – гидробиологическим скребком (0.0625 м²). В полевых условиях пробы промывали через сито с размером ячеек 250 мкм и фиксировали 4%-ным формалином. В камеральных условиях пробы отмывали от фиксатора, всех организмов извлека-

ли, идентифицировали до максимально определяемого таксона и взвешивали на аналитических весах Госметр ВЛ-124В (точность до 0.0001 г, внутренняя калибровка), затем помещали их в микропробирки.

Гидрохимические параметры измеряли pH-метром Ohaus Starter300, кондуктометром Марк 603/1, анализатором содержания кислорода Самара-2pH. В наиболее глубоких частях водоемов температуру воды и содержание в ней кислорода измеряли для всей водной толщи с интервалом 1 м. Батиметрическую съемку проводили картплоттером Garmin echoMAP 72sv с трансдюсером GT40-TM. Информацию о морфометрии водоемов, степени их зарастания и характере водосборной площади получали по цифровой модели рельефа Aster GDEM v3, снимкам¹ спутника Sentinel-2 и Google Maps. Обработку данных картплоттера и работу с

¹ USGS Global Visualization Viewer (GloVis) [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://glovis.usgs.gov>. Дата обращения: 15.09.2021.

данными дистанционного зондирования проводили в ArcGis10 и Saga8.

Микрофотографии получены с помощью стереомикроскопа Leica M165C и цифровой камеры Leica MC170 HD (Leica Microsystems, Германия).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Бентосные сообщества озер Святозерской группы характеризуются невысокими значениями видового богатства (зафиксировано 47 видов макробеспозвоночных; в отдельных водоемах от 23 до 33) и низкими количественными показателями (табл. 1). Зообентос профундали всех трех озер крайне беден и представлен исключительно Chironomidae и Bivalvia. В литорали отмечены разнообразные группы донных беспозвоночных (Gastropoda, Hirudinea, Trichoptera, Ephemeroptera, Odonata, Coleoptera, Heteroptera, Megaloptera, Seratoragonidae). Отдельно стоит обратить внимание на находку в прибрежье оз. Святозеро редкого в Вологодской обл. рачка *Gammarus lacustris* G.O. Sars, 1863.

Самой значимой находкой был *Mysis relicta* в оз. Святозеро (рис. 1). Он обнаружен 13 июля 2021 г. И.В. Филоненко в центральной, наиболее глубоководной части озера дважды — 60.4365 с.ш., 37.8253 в.д., на глубине 26.5 м (3 экз.) и 60.4338 с.ш., 37.8227 в.д., на глубине 32.9 м (7 экз.). Температура воды в придонных слоях достигала 7.2–7.5°C. Профундаль оз. Святозеро характеризовалась мелкодисперсным илом в незначительных количествах (в отличие от других озер данной группы, где в донных отложениях встречены крупные растительные фрагменты, при сходных показателях температуры и кислорода (табл. 1)). При поднятии проб на поверхность и помещении рачков в емкости объемом 100 мл, они погибали в течение нескольких минут, предположительно, из-за повышения температуры воды и уменьшения содержания кислорода в ней. Общий вид выловленных особей различался — масса варьировала в пределах 0.0019–0.0160 г, длина — 6.7–16.3 мм. Присутствовали половозрелые особи (4) прошлого года и молодь (6) текущего года. Для центральной части Святозера, где был отмечен *M. relicta*, расчетная численность данного вида достигала 116 экз./м², биомасса — 0.3 г/м². В пробах с *M. relicta*, как правило, почти отсутствовали другие бентосные организмы, однако, всегда сопутствовал планктонный рачок — *Limnocalanus macrurus* Sars G.O., 1863, относящийся также к ледниковым реликтам.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Находка *Mysis relicta* в оз. Святозеро — самая северная в пределах Волжского бассейна, зарегистрирована на расстоянии ~430 км от ранее известного местонахождения в оз. Селигер (Белогуров, 1936). Это первое современное обнаружение данного вида в бассейне р. Волга с момента его учета в пищеварительном тракте речного окуня и первое указание на встречаемость вида в составе бентоса. Находка вида служит доказательством его обитания не только в бассейнах Атлантического и Северного Ледовитого океанов, но и в водоемах бассейна внутреннего стока.

На территории Вологодской обл. вид достоверно известен лишь из южной части Онежского озера (Вытегорский р-н) (Александров, 1963). Имеется указание на обитание *M. relicta* в оз. Кубенское (Дулькин, 1941), которое позднее неоднократно отмечалось в обобщающих работах по распространению ледниковых реликтов (Segestråle, 1956; Кудерский, 1972). Однако, вслед за Ф.Д. Мордухай-Болтовским (1960) и И.И. Николаевым (1977), мы склонны считать это указание ошибкой, поскольку несмотря на ледниково-тектоническое происхождение и существенные размеры озера (400 км²), оно мелководное (средняя глубина 2.5 м, максимальная глубина на фарватере 4.5 м) (Веселова, 1977) и хорошо прогреваемое (в летние месяцы вода в придонном горизонте 19–27°C) (Жехновская, 1977). Кроме того, глубоководная часть этого озера занята отложениями алевритовых илов, местами присутствует сильный запах сероводорода (Курочкина, 1977), также надо отметить дефицит кислорода в конце зимы (до 0.84 мг/л) (Жехновская, 1977). В условиях Карелии вид встречается в озерах с глубиной ≥7–8 м, температурный оптимум для него составляет 6–12°C, в летние месяцы ≤17°C (Гордеев, 1965). Именно температура воды — наиболее значимый лимитирующий фактор для *M. relicta* (Griffits, 2007), на втором месте — содержание кислорода (Сушня и др., 1986). Поэтому следует констатировать, что обитание *M. relicta* в оз. Кубенское вряд ли возможно. Ежеквартальные исследования зообентоса этого озера в 2005–2021 гг. также не подтверждали присутствия в нем *M. relicta*.

Реликтовые ракообразные в водоемах Вологодской обл. — редкое явление, лишь в оз. Онежское отмечен весь их комплекс (*Gammaracanthus lacustris* Sars, 1867, *Monoporeia affinis* (Lindström, 1855), *Pallaseopsis quadrispinosa* (G.O. Sars, 1867), *Limnocalanus macrurus*, *Mysis relicta*). Все перечисленные виды имеют сильно ограниченное число находок в области. Так, к настоящему времени *Limnocalanus macrurus* обнаружен, помимо Онеж-

ского озера и двух его притоков (Александров, 1963; Лобуничева, Филиппов, 2012), только в озерах Святозеро, Корбозеро, Бородаевское (Антипов и др., 1981; Ривьер, 2012). Эти три озера относятся к Волжскому бассейну. Наличие видов ледниковых реликтов указывает на водные объекты для успешных поисков других реликтовых видов. Например, в оз. Селигер сначала был найден *Pallaseopsis quadrispinosa*, а потом обнаружен *Mysis relicta* (Дексбах, 1936).

При поиске *M. relicta* необходимо учитывать его специфические требования к среде обитания (особенно, температурный режим и содержание кислорода). Эти условия могут соблюдаться в водоемах с достаточными глубинами, либо имеющими донные выходы родниковых вод (Гордеев, 1965; Калинкина, 2015). По морфофизиологическим адаптациям *M. relicta* относится к нектобентическим организмам, занимая редкую для северных водоемов экологическую нишу. Рачки совершают суточные вертикальные миграции вслед за своим основным кормом (Gal et al., 2004), чаще всего зоопланктоном (Cooper, Goldman, 1980), но им не ограничиваются (Parker, 1980). Есть предположение, что *Mysis relicta*, питается *Limnocalanus macrurus*. Такое взаимоотношение двух реликтовых видов ранее уже было описано в работах (Сущенко и др., 1986; Negro, Sprules, 1986), а присутствие в наших пробах *Limnocalanus macrurus* подтверждает эту вероятность.

Анализ находки *M. relicta* в оз. Святозеро и условий обитаний в нем позволяет предположить, что на близлежащей территории (в границах Вологодской обл.) вид мог сохраниться лишь в наиболее глубоких озерах (≥ 20 м). Всего для области (помимо оз. Святозеро) известно 11 таких озер (рис. 1). В плане бассейновой принадлежности четыре (Дмитровское, Косковское, Мунское, Святое) относятся к бассейну Белого моря, остальные семь (Ананьино, Маслозеро, Остолоповское, Сиверское, Содошное, Сьюгозеро, Феррапонтовское) – к бассейну Каспийского моря.

Принимая во внимание экологические предпочтения *M. relicta*, наиболее вероятен выбор им оз. Маслозеро. Это глубокое, малое, проточное озеро со слабо трансформированным водосбором, имеет более северное положение по сравнению с оз. Святозеро. Эти особенности должны положительно сказываться на содержании кислорода в воде и не позволять озеру сильно прогреться. Маслозеро может стать не привлекательным для *M. relicta* из-за максимальной известной глубины 20.5 м (Антипов и др., 1981), однако, по данным батиметрических исследований с помощью современных приборов, эти значения корректируются в сторону увеличения. Достаточно

хороший шанс обнаружить *M. relicta* в оз. Ананьино (входит в Святозерскую группу). В целом, сохраняется вероятность нахождения *M. relicta* по юго-восточной границе ареала в еще нескольких (помимо оз. Святозеро) глубоководных озерах, однако, решение этой задачи требует неоднократных дополнительных специализированных исследований (в особенности с использованием трала Сигсби).

В последние годы наблюдается явная тенденция к снижению численности популяций *M. relicta*, вызванная, прежде всего, органическим и токсическим загрязнением водоемов (Сущенко и др., 1986; Griffiths, 2007; Балущкина, Голубков, 2017) и глобальным потеплением климата (Алексеев, 2018). На территории России вид охраняется в Ленинградской обл. (категория 3 – редкий вид) (Красная..., 2018). В силу крайне ограниченного числа местонахождений, низкой численности популяций, нахождения на границе ареала, особенностей биологии и экологии (оксифильный холодолюбивый олигосапробный вид) и реликтового генезиса *M. relicta* заслуживает охраны и в Вологодской обл. Необходимо отметить, что ранее данный вид был внесен в не имеющий юридической силы список видов, требующих зоологического контроля на территории Вологодской обл. (Красная..., 2010). В свете новых данных, *M. relicta* следует включить в основной список Красной книги Вологодской обл. с категориями статуса редкости – 1, статуса угрозы исчезновения – CR, статуса приоритета природоохранных мер – I, но при обязательном условии – “за исключением популяций Онежского озера”. В качестве основной меры охраны рекомендуется создание регионального заказника в Вашкинском р-не Вологодской обл. “Озеро Святозеро” с целью сохранения в естественном состоянии уникальной озерной экосистемы – местообитания комплекса ледниковых реликтов и редких видов беспозвоночных (*Mysis relicta*, *Limnocalanus macrurus*, *Gammarus lacustris*) и макрофитов (*Nymphaea candida* С. Presl) (Philippov et al., 2022). Из-за небольших площадей озер Святозерской группы, существенным риском для выпадения из состава фауны холодолюбивых оксифильных видов является создание рыбоводного хозяйства на любом из них (в особенности на оз. Святозеро), которое приведет к многократному дополнительному органическому загрязнению отходами аквакультуры, увеличению осадко-накопления и уменьшению содержания кислорода в придонных слоях.

Выводы. Находка *M. relicta* в оз. Святозеро позволила засвидетельствовать присутствие вида и предположить, что он сохранился здесь со времен послеледниковых трансгрессий Белого и Балтий-

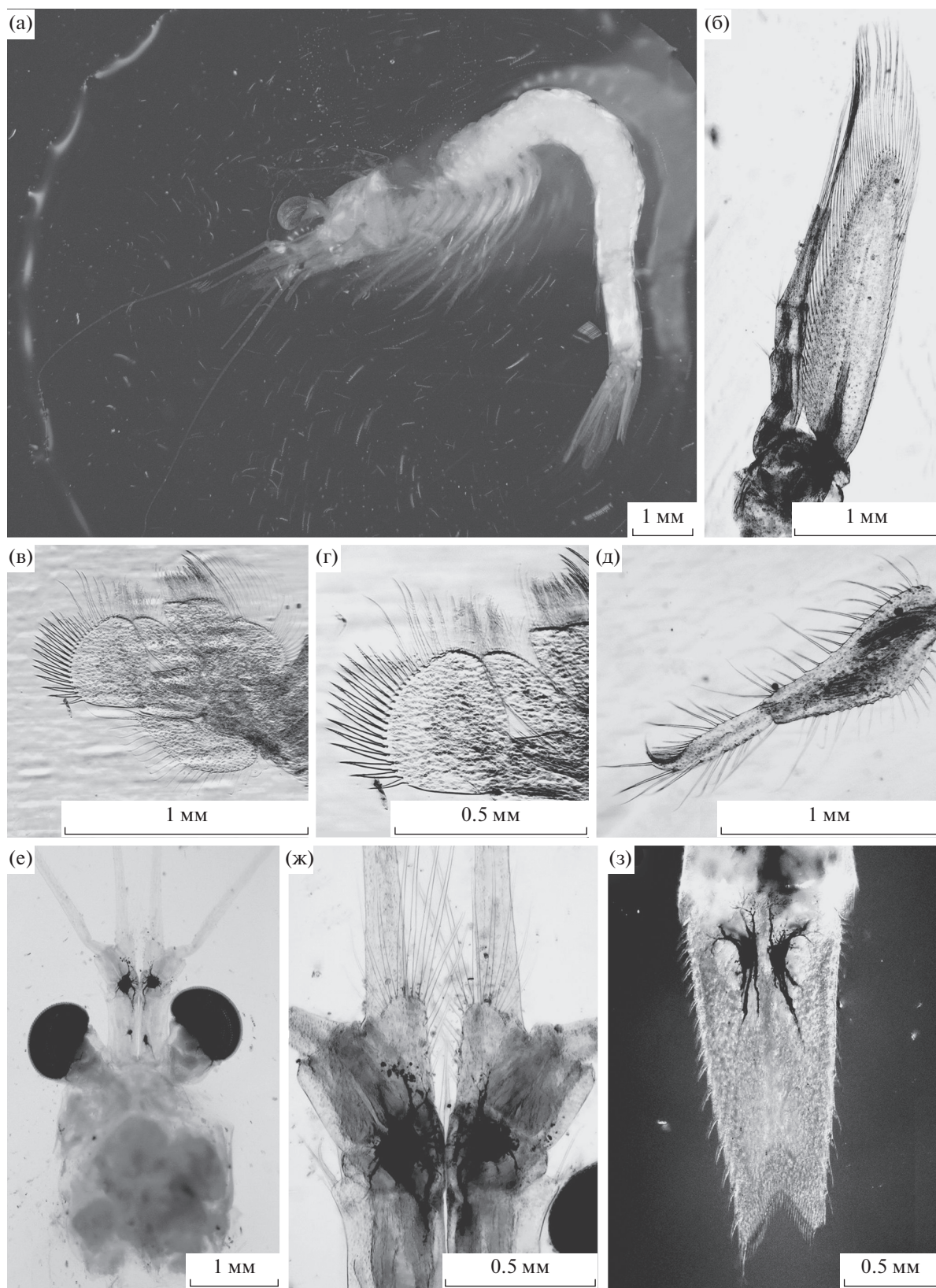


Рис. 2. Морфология *Mysis relicta* из оз. Святозеро (Вологодская обл.): а – общий вид; б – антенная чешуйка (antennal scale); в, г – максилла (maxilla); д – мандибула (mandibular palp); е – головной отдел (anterior body part); ж – антеннулы (antennulae); з – тельсон (telson).

ского морей. В настоящее время это самая юго-восточная точка распространения *M. relicta* в России. Анализ святозерской находки дал основание полагать о существовании вида еще в 11 глубоководных озерах юго-восточной части ареала (семь из них относятся к Волжскому бассейну), однако, более реально обнаружить вид лишь в нескольких озерах. В связи с этим, популяция *M. relicta* оз. Святозеро требует дальнейшего особого внимания и заслуживает охраны — включение в региональную Красную книгу и создание особо охраняемой природной территории “Озеро Святозеро”.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны А.С. Сажневу (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН) за помощь в подготовке микрофотографий.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (№ 121051100099-5) и государственного задания Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (№ 076-00002-21-01).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров Б.М.* 1963. О нектонобентосных реликтовых ракообразных Онежского озера // Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии. Вып. 1. Москва: Изд-во АН СССР. С. 232.
- Алексеев В.Р.* 2018. Мизиды реликтовая — *Mysis relicta* Loven, 1862 // Красная книга Ленинградской области. Животные. Санкт-Петербург: Папирус. С. 57.
- Антипов Н.П., Жаков Л.А., Лебедев В.Г., Шевелев Н.Н.* 1981. Озера ландшафтов холмисто-моренных равнин // Озерные ресурсы Вологодской области. Вологда: Вологодский гос. пед. ин-т. С. 38.
- Балушкина Е.В., Голубков С.М.* 2017. Изменение качества воды и биоразнообразия сообществ донных животных в эстуарии р. Невы под влиянием антропогенного стресса // Региональная экология. № 2. С. 5.
- Белогуров А.Я.* 1936. Система озера Селигер. 6. Ихтиофауна и рыбохозяйственная характеристика // Ученые записки Московского государственного университета. Вып. 8. Биология. С. 65.
- Берестовский Е.Г., Фролов А.А.* 2008. Обнаружение мизиды *Mysis relicta* (Crustacea, Mysidae) в тундровых озерах северо-востока Кольского полуострова // Вест. зоологии. Т. 42. № 6. С. 551.
- Верещягин Г.Ю.* 1921. Из результатов исследования озер Пудожского уезда Олонецкой губернии летом 1918-го года // Изв. рус. гидр. ин-та. № 1–3. С. 145.
- Веселова М.Ф.* 1977. Природные условия бассейна оз. Кубенского // Озеро Кубенское. Ч. 1. Гидрология. Ленинград: Наука. С. 5.
- Герд С.В.* 1949. Биоценозы бентоса больших озер Карелии // Труды Карело-Финского государственного университета. Т. 4. Петрозаводск: Изд-во Карело-Финского гос. ун-та. С. 1.
- Гордеев О.Н.* 1959. Распространение реликтовых ракообразных в озерах Карелии // Уч. записки Карельского пед. ин-та. Петрозаводск. Т. 7. Биол. науки. С. 16.
- Гордеев О.Н.* 1965. Высшие ракообразные озер Карелии // Фауна озер Карелии. Беспозвоночные. Москва; Ленинград: Наука. С. 153.
- Дексбах Н.К.* 1936. Система озера Селигер. 3. Население дна и зарослей // Уч. записки Мос. гос. ун-та. Вып. 8. Биология. С. 38.
- Деньгина Р.С., Стальмакова Г.А.* 1968. О реликтовой мизиде Ладожского озера // Биологические ресурсы Ладожского озера (Зоология). Ленинград: Наука. С. 105.
- Дулькин А.Л.* 1941. Гельминтофауна рыб Кубинского озера // Труды Вологодского сельскохозяйственного института. Вып. 3. Вологда. С. 127.
- Жехновская Л.Ф.* 1977. Гидрохимическая характеристика оз. Кубенского и его притоков // Озеро Кубенское. Ч. 2. Гидрохимия, донные отложения, растительные сообщества. Ленинград: Наука. С. 5.
- Калинкина Н.М.* 2015. Распространение реликтовых ракообразных в глубоководных озерах Карелии в связи с геологическими особенностями региона // Принципы экологии. № 2. С. 38. <https://doi.org/10.15393/jl.art.2015.4124>
- Кауфман З.С.* 2011. Некоторые вопросы формирования фауны Онежского и Ладожского озер (краткий обзор) // Тр. Карел. науч. центра РАН. № 4. С. 64.
- Кесслер К.Ф.* 1868. Материалы для познания Онежского озера и Обонежского края, преимущественно в зоологическом отношении. Санкт-Петербург: Типография Императорской Академии Наук.
- Красная книга Вологодской области. Т. 3. Животные. 2010. Вологда: ВГПУ
- Красная книга Ленинградской области. Животные. 2018. Санкт-Петербург: Папирус.
- Кудерский Л.А.* 1971. О происхождении реликтовой фауны в озерах Северо-Запада Европейской части СССР: в Биол. промысл. ресурс. Фин. Залива // Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва. Т. 76, С. 113.
- Кудерский Л.А.* 1972. Распространение реликтовых ракообразных в водоемах северо-запада европейской части РСФСР, Белоруссии и Прибалтики // Изв. Гос. научно-исслед. ин-та озерного и речного рыб. хоз-ва. Т. 71. Научные основы рыбного хоз-ва на внутренних водоемах. С. 34.
- Курочкина А.А.* 1977. Донные отложения оз. Кубенского // Озеро Кубенское. Ч. 2. Гидрохимия, донные отложения, растительные сообщества. Ленинград: Наука. С. 39.
- Лобуничева Е.В., Филиппов Д.А.* 2012. Зоопланктон пойменных болот и рек северо-запада Вологодской области // Вестник Костромского гос. ун-та им. Н.А. Некрасова. Т. 18. № 5. С. 9.
- Мордохай-Болтовской Ф.Д.* 1960. О распространении в бассейне Волги *Paramysis ullskyi* Czern. (Crustacea, Mysidacea) // Бюлл. Инст. биол. водохранилищ. № 6. С. 14.
- Николаев И.И.* 1977. Зоопланктон оз. Кубенского // Озеро Кубенское. Ч. 3. Зоология. Ленинград: Наука. С. 5.

- Петряшев В.В. 2009. Биогеографическое районирование Арктики и Северной Атлантики по фауне мизид (Crustacea: Mysidacea) // Биология моря. Т. 35. № 2. С. 87.
- Поляков И.С. 1886. Физико-географическое описание юго-восточной части Олонецкой губернии // Записки Императорского Русского географического общества. Т. 16. № 2. С. 1.
- Ривьер И.К. 2012. Холодноводный зоопланктон озер бассейна Верхней Волги. Ижевск: Изд-во ИП Пермяков С.А.
- Сущеня Л.М., Семенченко В.П., Вежновец В.В. 1986. Биология и продукция ледниковых реликтовых ракообразных. Минск: Наука и техника.
- Audzijonyte A., Väinölä R. 2005. Diversity and distributions of circumpolar fresh- and brackish-water *Mysis* (Crustacea: Mysidae): descriptions of *M. relicta* Lovén, 1862, *M. salemaai* n.sp., *M. segerstralei* n.sp. and *M. diluviana* n.sp., based on molecular and morphological characters // Hydrobiologia. V. 544. P. 88. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-8337-7>
- Baryshev I.A. 2017. Taxonomic composition and trophic structure of benthic fauna in rocky rapids and riffles in rivers of the Republic of Karelia and Murmansk Oblast // Inland Water Biol. V. 10. № 4. P. 405. <https://doi.org/10.1134/S1995082917040034>
- Cooper S.D., Goldman C.R. 1980. Opossum shrimp (*Mysis relicta*) predation on zooplankton // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 37. № 6. P. 909. <https://doi.org/10.1139/f80-120>
- Ekman S. 1915. Vorschläge und Erörterungen zur Relictenfrage in der Hydrobiologie // Arkiv for Zoologie. Bd 9. № 17. S. 1.
- Gal G., Rudstam L.G., Johannsson O.E. 2004. Predicting *Mysis relicta* vertical distribution in Lake Ontario // Archiv für Hydrobiologie. V. 159. №1. P. 1. <https://doi.org/10.1127/0003-9136/2004/0159-0001>
- Griffits D. 2007. Effects of climatic change and eutrophication on the glacial relict, *Mysis relicta*, in Lough Neagh // Freshw. Biol. V. 52. № 10. P. 1957. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01824.x>
- Hakala I., Ryabinkin A., Salemaa H. 1993. Population structure and life cycle of *Mysis relicta* in Lake Paanajarvi // Oulanka Reports. V. 12. P. 115.
- Lovén S. 1862. Om några i Vetteren och Venern funna crustaceer // Öfversigt af Kungliga Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar. Bd 6. S. 285.
- Nero R.W., Sprules W.G. 1986. Predation by three glacial opportunists on natural zooplankton communities // Can. J. Zool. V. 64. № 1. P. 57. <https://doi.org/10.1139/z86-009>
- Parker J.I. 1980. Predation by *Mysis relicta* on *Pontoporeia hoyi*: a food chain link of potential importance in the Great Lakes // J. Great Lakes Res. V. 6. № 2. P. 164. [https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(80\)72095-6](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(80)72095-6)
- Philippov D.A., Filonenko I.V., Ivicheva K.N. 2021. Data on the distribution of an opossum shrimp *Mysis relicta* in Russia. Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences. Occurrence dataset [Электронный ресурс]. Дата обращения: 27.12.2021. <https://doi.org/10.15468/z6jbu9>
- Philippov D.A., Ivicheva K.N., Makarenkova N.N. et al. 2022. Biodiversity of macrophyte communities and associated aquatic organisms in lakes of the Vologda Region (north-western Russia) // Biodiversity Data J. V. 10. e77626. <https://doi.org/10.3897/BDJ.10.e77626>
- Segerstråle S.G. 1956. The distribution of glacial relicts in Finland and adjacent Russian areas // Societas Scientiarum Fennica, Commentationes Biologicae. V. 15. № 18. P. 1.
- Väinölä R. 1990. Molecular and scales for evolution of *Mysis* and *Pontoporeia* // Ann. Zool. Fennici. V. 27. № 3. P. 211.
- Valle K.J. 1927. Ökologisk-Limnologische Untersuchungen über die Boden- und Tiefenfauna in einigen Seen nördlich vom Ladoga-See. I // Acta Zoologica Fennica. Bd 2. S. 1.

New Record of *Mysis relicta* (Malacostraca, Mysidae) in the Volga River Basin, Russia

I. V. Filonenko¹, K. N. Ivicheva¹, and D. A. Philippov^{2, *}

¹Vologda Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Vologda, Russia

²Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

*e-mail: philippov_d@mail.ru

In July 2021, in the small lake Svyatozero, Vashkinsky district of the Vologda Region (60°26' N, 37°49' E), ten specimens of a relict north-European arctic-boreal aquatic species *Mysis relicta* Lovén, 1862 were found at depths of 26.5 and 32.9 m. For the first time in the last 90 years, the species was found in the Volga River basin and first recorded there as benthos; previously, it was recorded once only in the food tract of river perch. The article provides data on the species habitat in the Svyatozero Lake and the possibilities of finding *M. relicta* in other small lakes in the southeastern part of its range. It is recommended to include this relict species in the new edition of the Red Data Book of the Vologda Region with the 1/CR/I protection status.

Keywords: species range, glacial relicts, opossum shrimp, small lakes, Vologda Region

**ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС,
ФИТОПЕРИФИТОН**

УДК 556.11:546.18+547.979.7]:556.113.4(470.22)

**ЗАВИСИМОСТЬ КОНЦЕНТРАЦИИ ХЛОРОФИЛЛА *a*
ОТ СОДЕРЖАНИЯ ОБЩЕГО ФОСФОРА В ВОДОЕМАХ
С ПОВЫШЕННОЙ ЦВЕТНОСТЬЮ ВОДЫ**© 2022 г. Н. М. Калинкина^а, *, Е. В. Теканова^а*“Федеральный исследовательский центр “Карельский научный центр Российской академии наук”,
Институт водных проблем Севера, Петрозаводск, Россия***e-mail: cerioda@mail.ru*

Поступила в редакцию 15.11.2021 г.

После доработки 14.03.2022 г.

Принята к публикации 30.03.2022 г.

На примере озер Карелии показано, что по мере повышения цветности воды увеличение содержания общего фосфора в воде приводит к более медленному нарастанию концентрации хлорофилла *a* по сравнению с общепринятой зависимостью Диллона–Риглера. Это объясняется тем, что значительная часть фосфора связана с железом в комплексах с гумусовыми веществами, что косвенно подтверждается достоверной зависимостью концентрации общего фосфора от цветности воды. Впервые предложено уравнение для расчета концентрации хлорофилла *a* по содержанию общего фосфора для водоемов Карелии, не затронутых антропогенной деятельностью. Завышение реального трофического статуса высокоцветных вод, определенного по содержанию общего фосфора, может привести к неоправданно высокой допустимой антропогенной фосфорной нагрузке на водоемы.

Ключевые слова: озера Карелии, продуктивность водоема, хлорофилл *a*, общий фосфор, цветность воды

DOI: 10.31857/S0320965222050138

ВВЕДЕНИЕ

Генеральные зависимости между гидрофизическими, химическими и биологическими параметрами водных экосистем к настоящему времени хорошо изучены. Однако, они определены для большого количества водоемов из разных географических зон и конкретная ситуация или геохимические особенности региона, например цветность, мутность воды (Carlson, Havens, 2005) и соотношение биогенных элементов (Трифонова, 1993), могут модифицировать зависимости между содержанием фосфора, прозрачностью и биологическими показателями.

Геохимические особенности Карельского региона определяют сток в водоемы аллохтонного органического вещества (ОВ) с заболоченных водосборов, которое на 90% состоит из гумусовых веществ (Зобкова и др., 2015). Фосфор поступает в водоемы преимущественно в составе гумусовых веществ в связанной с железом форме (Lozovik, 2013). Характерная черта большинства озер – повышенная цветность воды. Кроме того, для высокоцветных вод Карелии отмечено несоответствие между концентрацией общего фосфора и уров-

нем трофии. В этом случае содержание фосфора соответствует уровню мезотрофных водоемов, а другие показатели продуктивности остаются в пределах олиготрофии (Lozovik, 2013). Эти особенности наряду с низкой температурой воды определяют невысокий уровень развития биоты в большинстве озер Карелии (Озера..., 2013).

На примере Онежского озера показано, что в условиях потепления климата возросло поступление в водоем аллохтонных веществ, в том числе, гумусовых. Это привело к возрастанию цветности воды, концентрации железа, общего фосфора и углекислого газа (Kalinkina et al., 2020). В связи с этим важно получить представление об особенностях формирования продуктивности водоемов при повышении цветности воды в современных условиях потепления климата.

Цель работы – выявить зависимости продуктивности не испытывающих антропогенную нагрузку озер Карелии с разной цветностью воды от содержания в воде общего фосфора.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили на разнотипных водоемах Карелии (Онежское озеро, Выгозерское водохранилище, озера Мунозеро и Урозера) в

Сокращения: ОВ – органические вещества; Хл *a* – хлорофилл *a*; *n* – объем выборки.

Таблица 1. Цветность воды, концентрации хлорофилла *a* (Хл *a*) и общего фосфора (ТР) в изученных водоемах Карелии

Водоем	<i>n</i>	<i>COL</i> , град	ТР, мкг/л	Хл <i>a</i> , мкг/л
оз. Урозеро	3	5	4	1.1
оз. Мунозеро				
северный плес	3	11	8	1.5
южный плес	3	12	11	2.5
Онежское озеро				
центральный плес	9	31 ± 3	9 ± 1	2.3 ± 0.2
Петрозаводская губа	7	43 ± 2	13 ± 1	3.3 ± 0.4
Кондопожская губа	12	43 ± 1	28 ± 2	10.1 ± 1.0
Выгозерское водохранилище	6	84 ± 6	21 ± 1	4.6 ± 0.9

Примечание. *COL* – цветность воды; *n* – объем выборки.

летний период. Все данные получены для поверхностного слоя воды. В качестве показателя продуктивности водоема измеряли концентрацию Хл *a* спектрофотометрическим методом при длинах волн $\lambda = 663$ нм, $\lambda = 645$ нм, $\lambda = 630$ нм (SCOR-UNESCO..., 1966). Кроме того, в работе использовали данные по цветности воды (платиново-кобальтовая шкала) и содержанию общего фосфора, полученные в лаборатории гидрохимии и гидрогеологии Института водных проблем Севера Карельского научного центра РАН, и ранее опубликованные (Теканова и др., 2011; Сабылина, Икко, 2019; Сабылина и др., 2020; Kalinkina et al., 2020). Цветность воды определяли спектрофотометрическим методом при длине волны $\lambda = 410$ нм, содержание общего фосфора – методом персульфатного окисления. Зависимости концентрации Хл *a* от фосфора в озерах Карелии изучали на основе данных параллельных измерений в водоемах с разным содержанием общего фосфора. Для расчетов использовали два массива данных. В первую группу вошли незагрязненные или с незначительной антропогенной нагрузкой водоемы (Урозеро, Мунозеро, Петрозаводская губа и центральный район Онежского озера, Выгозерское водохранилище), во вторую группу – Кондопожская губа Онежского озера, где расположены форелевые хозяйства (табл. 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Анализ данных по незагрязненным озерам выявил значимую зависимость содержания в воде Хл *a* от концентрации общего фосфора (рис. 1а). Коэффициент ранговой корреляции Спирмена – 0.87 ($n = 31$, $p < 0.05$). Эта зависимость описана уравнением (1):

$$Chl = (0.22 \pm 0.07) TP^{(0.97 \pm 0.11)}, \quad (1)$$

где *Chl* – концентрация Хл *a* (мкг/л), ТР – концентрация общего фосфора (мкг/л).

Полученный нами в уравнении (1) показатель степени оказался почти в 2 раза ниже, чем в классическом уравнении (2) Диллона–Риглера (Dillon, Rigler, 1974). Показатель степени в уравнении Диллона–Риглера (2) находится за пределами доверительного интервала для показателя степени в уравнении (1).

$$Chl = 0.073 TP^{1.45}, \quad (2)$$

где обозначения те же, что и для уравнения (1).

На рис. 1а видно, что по мере увеличения содержания фосфора в воде изученных незагрязненных озер концентрация Хл *a* нарастает более медленно по сравнению с расчетными значениями по уравнению Диллона–Риглера. В то же время, следует подчеркнуть, что полученная зависимость справедлива только для изученного диапазона концентраций общего фосфора (3–30 мкг/л). В водоемах Карелии, не затронутых антропогенной деятельностью, верхний предел концентрации общего фосфора достигает ~80 мкг/л (Озера ..., 2013).

Более низкие прогнозируемые концентрации Хл *a* в полученной зависимости объясняются тем, что в озерах с повышенной цветностью воды фосфор связан с железом в составе гумусового ОВ. На фосфаты, доступные для быстрой биохимической трансформации и потребления фитопланктоном, обычно приходится лишь ~10% общего фосфора в незагрязненных озерах Карелии (Заличева, Волков, 1994).

Для подтверждения этого предположения была изучена связь между цветностью воды как косвенным показателем наличия гумусового вещества и концентрацией общего фосфора. Зависимость изучали по данным параллельных измерений в тех же водоемах, что и при выявлении связи “общий фосфор–хлорофилл *a*”. Цветность воды в незагрязненных водоемах находилась в пределах олиго- и мезогумозных вод (Lozovik, 2013) (табл. 1).

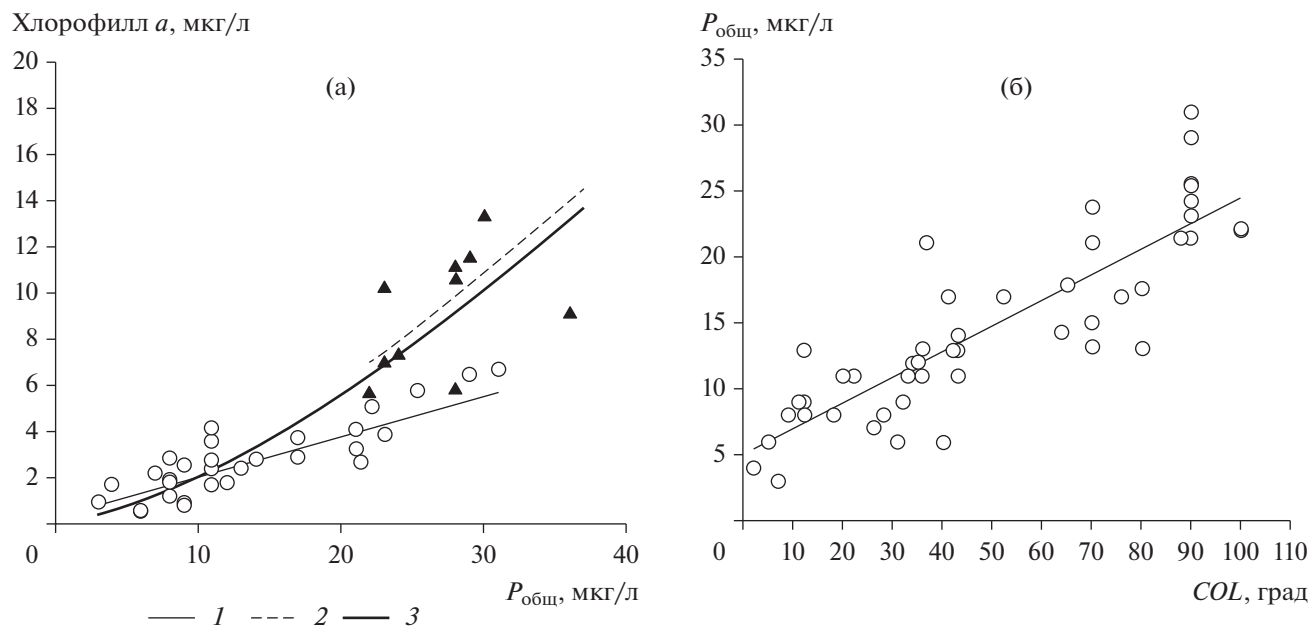


Рис. 1. Связь между концентрацией Хл *a*, содержанием общего фосфора и цветностью воды в озерах Карелии: а – зависимость концентрации хлорофилла *a* от общего фосфора; б – зависимость содержания общего фосфора от цветности воды. ○ – Эмпирические данные для незагрязненных вод, ▲ – эмпирические данные для вод под влиянием форелевых хозяйств. 1 – линия тренда для эмпирических данных в незагрязненных водах, 2 – линия тренда для эмпирических данных при влиянии форелевых хозяйств, 3 – расчетная зависимость по уравнению Диллона–Риглера.

По результатам анализа, достоверная зависимость концентрации общего фосфора от показателя цветности воды (коэффициент ранговой корреляции Спирмена 0.85, $n = 46$, $p < 0.05$) (рис. 1б), описана уравнением (3). Такая тесная связь подтверждает, что большая часть фосфора поступает в водоемы в составе гумусового вещества.

$$COL = (0.19 \pm 0.02) TP + (5.06 \pm 1.0), \quad (3)$$

где *COL* – цветность воды (град), *TP* – концентрация общего фосфора (мкг/л).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Следует отметить, что даже при высоких показателях цветности воды (100 град) и, соответственно, повышенном содержании гумусовых веществ, концентрации общего фосфора в незагрязненных водах невысоки и не превышают пределов для мезотрофных вод. Это может указывать на невысокий эвтрофирующий эффект для водоема даже при большом стоке высокоцветных речных вод.

Еще одной причиной, по которой замедляется нарастание концентраций Хл *a* по мере увеличения содержания общего фосфора в незагрязненных водах, может быть ухудшение оптических свойств воды. В карельских водоемах прозрачность воды является, главным образом, функцией ее цветности в условиях слабого развития планктона (Озера..., 2013). Кроме цветности во-

ды, содержание в воде гумусовых веществ отражает растворенный органический углерод. Например, его средняя концентрация в Петрозаводской губе Онежского озера достигает летом 8.7 мг/л при цветности воды ~37 град. В литературе приводятся пороговые значения растворенного органического углерода 11 мг/л (Senar et al., 2019, 15 мг/л (Robidoux et al., 2015), выше которых даже стимуляция биогенными веществами не вызывает повышения первичной продукции. В таких условиях недостаток света выступает главным фактором в лимитировании фитопланктона.

Оставалось неизвестным, подчиняется ли соотношение концентрации общего фосфора и Хл *a* в водоемах Карелии, испытывающих антропогенную нагрузку фосфором, выявленной зависимости для незагрязненных вод. Ранее показано, что в таких водоемах доля минерального фосфора в его общем содержании в воде увеличивается приблизительно до 70% (Лозовик, 2017). В качестве объекта был выбран участок Кондопожской губы Онежского озера, где расположено множество форелевых садков. В этом случае концентрации Хл *a* и фосфора тесно связаны (коэффициент ранговой корреляции Спирмена 0.74, $n = 12$, $p < 0.05$) (рис. 1а). Однако эта связь полностью соответствует генеральной зависимости Диллона–Риглера уравнение (2) и описывается уравнением (4):

$$Chl = (0.10 \pm 0.15) TP^{(1.38 \pm 0.43)}, \quad (4)$$

где обозначения те же, что и в уравнении (1).

Выводы. Таким образом, геохимические особенности Карельского региона определяют отличную от генеральной зависимости Диллона–Риглера связь концентрации Хл *a* с содержанием общего фосфора в водоемах. Это проявляется в замедлении нарастания концентрации Хл *a* по мере увеличения в воде общего фосфора из-за недоступности большей его части, связанной с железом в гумусовом веществе, и ухудшения оптических свойств воды. В водных объектах Карелии, находящихся под влиянием фосфорной антропогенной нагрузки, зависимость концентрации Хл *a* от содержания общего фосфора подчиняется общепринятому уравнению Диллона–Риглера. Оценка трофического статуса высокоцветных вод по концентрации общего фосфора может быть завышена из-за малой доли минерального фосфора в общем содержании этого элемента в воде. Такое несоответствие может привести к неоправданно большой допустимой антропогенной нагрузке минеральным фосфором. Согласно современным нормативам качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения в России, допустимую нагрузку минеральным фосфором на водоем рассчитывают, исходя из трофического статуса водоема на основе концентрации общего фосфора в воде. Возрастающее стока в водоемы Карелии гумусовых веществ при современном потеплении климата повышает неопределенность в оценке их трофического статуса по концентрации общего фосфора. Полученные результаты вполне могут быть применимы и для озер с повышенной цветностью воды в других регионах.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института водных проблем Севера Карельского научного центра РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Заличева И.Н., Волков И.В.* 1994. К вопросу о регламентировании антропогенной нагрузки биогенными веществами на водные экосистемы в таежной природно-климатической зоне // *Вод. ресурсы*. Т. 21. № 6. С. 674.
- Зобкова М.В., Ефремова Т.А., Лозовик П.А., Сабылина А.В.* 2015. Органическое вещество и его компоненты в поверхностных водах гумидной зоны // *Успехи совр. естествознания*. № 12. С. 115.
- Лозовик П.А.* 2017. Антропогенные нагрузки на Онежское озеро от различных источников формирования химического состава воды // *Водные ресурсы: новые вызовы и пути решения*: Сб. науч. тр. Всерос. науч. конф. Новочеркасск: Лик.
- Сабылина А.В., Икко О.И.* 2019. Изменение химического состава воды озера Мунозеро (Карелия) за последние 60 лет // *Тр. Карельск. науч. центра РАН*. № 9. С. 76.
<https://doi.org/10.17076/lim1046>
- Сабылина А.В., Ефремова Т.А., Икко О.И.* 2020. Химический состав гидрокриогенной системы озер Мунозеро и Урозера (Республика Карелия, Россия) // *Лед и Снег*. Т. 60. № 4. С. 592.
<https://doi.org/10.31857/S2076673420040063>
- Озера Карелии.* Справочник. 2013. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Теканова Е.В., Лозовик П.А., Калинкина Н.М. и др.* 2011. Современное состояние и трансформация северной части Выгозерского водохранилища // *Тр. Карельск. науч. центра РАН*. № 4. С. 50.
- Трифонов И.С.* 1993. Оценка трофического статуса водоемов по содержанию хлорофилла *a* в планктоне // *Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов*. Санкт-Петербург: Гидрометеиздат. С. 158.
- Carlson R.E., Havens K.E.* 2005. Simple graphical methods for the interpretation of relationships between trophic state variables // *Lake Reservoir Management*. V. 21. Iss. 1. P. 107.
<https://doi.org/10.1080/07438140509354418>
- Dillon P.J., Rigler F.H.* 1974. The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes // *Limnology and oceanography*. V. 19. Iss. 5. P. 767.
- Kalinkina N., Tekanova E., Korosov A. et al.* 2020. What is the extent of water brownification in Lake Onego, Russia? // *J. Great Lakes Res.* V. 46. Iss. 4. P. 850.
<https://doi.org/10.1016/j.jglr.2020.02>
- Lozovik P.A.* 2013. Geochemical classification of surface waters in humid zone based on their acid-base equilibrium // *Water Resour.* V. 40. № 6. P. 631.
<https://doi.org/10.1134/S0097807813060067>
- Robidoux M., Giorgio P., Derry A.* 2015. Effects of humic stress on the zooplankton from clear and DOC rich lakes // *Freshw. Biol.* V. 60. Iss. 7. P. 1263.
<https://doi.org/10.1111/fwb.12560>
- SCOR-UNESCO Working Group № 17. 1966. Determination of photosynthetic pigments in sea water // *Monographs on Oceanographic Methodology*, 1. Paris: UNESCO.
- Senar O.E., Creed I.F., Strandberg U., Arts M.T.* 2019. Brown-ing reduces the availability – but not the transfer – of essential fatty acids in temperate lakes // *Freshw. Biol.* V. 64. Iss. 12. P. 2107.
<https://doi.org/10.1111/fwb.13399>

The Dependence of Chlorophyll *a* Concentration on Total Phosphorus in Water Bodies with Water Color Increasing

N. M. Kalinkina¹, * and E. V. Tekanova¹

¹*Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia*

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

Compared to the generally equation by Dillon–Riegler an increase in total phosphorus in the water of Karelian lakes leads to a slower growth in chlorophyll *a* due to the high water color. The reason for this delay is the specific form as a iron-bound phosphorus with humic substance. This is indirectly confirmed by the significant dependence of total phosphorus on the water color. The equation has been proposed for calculating of chlorophyll *a* concentration using the total phosphorus value for water bodies of Karelia not affected by anthropogenic influence for the first time. It is discussed that the overestimation of the real trophic state of water bodies in Karelia based on the total phosphorus value can lead to an unreasonably high permissible anthropogenic phosphorus load on water bodies in Karelia.

Keywords: lakes of Karelia, water body productivity, chlorophyll *a*, total phosphorus, water color

**ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС,
ФИТОПЕРИФИТОН**

УДК 574.583/582.26

СОСТАВ И СТРУКТУРА ФИТОПЛАНКТОНА ОЗ. СВЕТЛОЯР (РОССИЯ)© 2022 г. А. Г. Охалкин^а, Е. Л. Воденеева^{а, б, *}, Е. М. Шарagina^а, П. В. Кулицин^а^аНижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, Институт биологии и биомедицины, Нижний Новгород, Россия^бНижегородский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Нижний Новгород, Россия

*e-mail: vodeneeva@mail.ru

Поступила в редакцию 23.03.2022 г.

После доработки 10.04.2022 г.

Принята к публикации 04.05.2022 г.

Дана характеристика таксономической, эколого-географической структуре и межгодовой динамике альгофлоры планктона и количественных показателей альгоценозов пелагиали уникального по морфометрии и происхождению оз. Светлояр (Нижегородская обл.), имеющего статус памятника природы федерального значения. Видовое богатство альгофлоры достигало 225 видовых и внутри-видовых таксонов водорослей из восьми отделов, среди которых преобладали зеленые (36% общего состава), диатомовые (18%) водоросли и цианобактерии (15%). По составу структурообразующих видов и уровню средневегетационной биомассы трофический статус водоема определен как олиготрофный (биомасса < 1 г/м³), в жаркие годы – как мезотрофный (> 4 г/м³). К основным изменениям, вызванным прогрессирующей эвтрофикацией вод и потеплением климата, относили возрастание таксономического разнообразия эвгленовых водорослей и цианобактерий, а также усиление ценотической роли последних до уровня интенсивного “цветения” воды дизазототрофными представителями в условиях аномально жаркого года с антициклональным типом погоды.

Ключевые слова: фитопланктон, состав, структура, многолетняя динамика, рекреационная нагрузка

DOI: 10.31857/S0320965222050199

ВВЕДЕНИЕ

Водные экосистемы, своеобразные по своим лимнологическим характеристикам и составу биоты, в том числе озера карстового и ледникового происхождения, обычно считаются объектами охраны как местообитания редких и исчезающих видов растений и животных. В бассейне Средней Волги к таким объектам, имеющим статус федерально охраняемых, относится уникальное по происхождению оз. Светлояр (Бакка, Киселева, 2009). Оно характеризуется рядом параметров (прежде всего морфометрических – аномально большая глубина при небольшой площади), позволяющих предположить своеобразие состава и организации водных сообществ, в том числе и фитопланктона. Экосистемы данного типа представляют несомненный интерес при выявлении закономерностей реагирования биоты на комплекс факторов, определяющих структуру биотических сообществ. Результаты комплексных исследований на похожих водоемах, расположенных в Испании, Литве (Kalytute et al., 2002) и России (Среднее Поволжье) (Палагушкина, 2004), выявили ряд специфических особенностей гидрологического и гидрохимического режимов, оказывающих

прямое влияние на их обитателей (Корнева и др., 2004). Изучение структурно-функциональных характеристик фитопланктона позволяет оценить многие показатели биологического разнообразия, уровень продуктивности, установить экологическое состояние водоема и оценить качество воды.

Исследования необычных по лимнологическим и биологическим параметрам озер в бассейне р. Волга немногочисленны (Озера..., 1976; Есырева, Юлова, 1977; Охалкин, 1981; Юлова, 2001; Воденеева, 2007, 2008; Гусев, 2007, 2011; Баянов, Юлова, 2001;). Предыдущие работы по составу и структуре альгоценозов планктона карстовых озер проводили преимущественно на высокоминерализованных водоемах, в том числе с сульфатным классом вод (Уникальные..., 2001; Тарасова, 2010; Genkal et al., 2019; Vodeneeva et al., 2020), однако низкоминерализованные озера в этом отношении мало изучены (Корнева, 2000; Gusev, 2008a, 2008b; Горохова, Паутова, 2009). В ряду этих исследований данных по структурно-функциональным показателям фитопланктона оз. Светлояр крайне недостаточно (Охалкин и др.,

Таблица 1. Основные морфометрические характеристики оз. Светлояр, по данным разных лет исследований

Параметр	Литературный источник	
	Баянов и др., 2009	Науменко и др., 2014
Длина, м	454	472
Ширина, м (max/средняя)	348/316	338/—
Площадь зеркала, км	0.13	0.12
Объем, тыс. м ³	1500	1150
Глубина, м (max /средняя)	33.2/10.3	32.7/9.5
Длина береговой линии, м	1324	1328
Изрезанность береговой линии	1.01	1.04
Коэффициент формы	1.02	1.40

2004; Воденеева, 2008; Баянов и др., 2009; Воденеева и др., 2021).

Цель работы – определить состав фитопланктона, его таксономическую и экологическую структуру, сезонную и межгодовую динамику количественных показателей. Выявить изменения параметров альгоценозов в связи с изменением климата и ростом рекреационной нагрузки на экосистему оз. Светлояр.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Озеро Светлояр расположено в низинном левобережном Заволжье, в 130 км к северо-востоку от г. Нижний Новгород и в 1–1.5 км западнее села Владимирского Воскресенского р-на (56°49′09″ с.ш., 45°05′30″ в.д.), в пределах природного парка Воскресенское Поветлужье. Озеро является памятником природы федерального значения, включено в Единый государственный реестр объектов культурного наследия (памятников истории и культуры) народов РФ (Бакка, Киселева, 2009). Светлояр – место активного паломничества христиан и интенсивного туризма.

Происхождение озера дискуссионно: в литературе обсуждается ледниковое, вулканическое, карстовое, аллювиальное, тектоническое и метеоритное (Баянов, Никишина, 2005). Уникальность озера в том, что при диаметре лишь ~350–400 м, его глубина достигает 33.4 м, что является явной аномалией, свидетельствующей в пользу метеоритной гипотезы, и выделяет его среди соседних озер (Енгальчев, 2009а, 2009б). Водоем расположен в правобережье р. Люнды, питается холодными водами родников и имеет постоянный уровень. Берега слабо заболочены. Объем котловины водоема – 1.5 км³, площадь водного зеркала 14.83 га, мощность донных отложений ~8 м (Енгальчев, 2009а, 2009б). Основные морфометрические характеристики озера по данным Баянова и др. (2009) и Науменко и др., (2014) приведены в табл. 1.

Материалом для работы послужили пробы фитопланктона объемом 0.5 л, отобранные в пелагической части озера (рис. 1) в зоне максимальных глубин на нескольких горизонтах фотического слоя (поверхность, 0.5, 1.0, 2.0 и 3.0 величины прозрачности по диску Секки) в которых, как правило, концентрируется основная масса водорослей. Батометрические пробы отбирали 1–2 раза в месяц с мая по декабрь 2010 и с января по ноябрь 2011 г. Для оценки динамики показателей фитопланктона привлечены данные более ранних исследований (за 2000–2002 гг.) (Баянов и др., 2009). Всего проанализировано 90 проб. Одновременно измеряли температуру, прозрачность и рН воды. Методы отбора, качественной и количественной обработки альгологических проб даны в работе Воденеевой (Е.Л. Vodeneeva et al., 2020).

Изучены следующие структурные показатели фитопланктона: общее, относительное и удельное видовое богатство, численность и биомасса альгоценозов. Количественные показатели за период 2000–2002 гг. охарактеризованы для поверхностного (0–0.5 м) и фотического слоя (средневзвешенные численность и биомасса для слоя 0 м – величина прозрачности по диску Секки (м) умноженная на 3) (Методика..., 1975). Оценены состав и динамика структурообразующих видов (доминанты с биомассой ≥10% общей и субдоминанты с 5–10% общей биомассы). Для определения трофности водоема применена шкала И.С. Трифоновой (1990). Размерную структуру альгоценозов оценивали по среднему ценотическим объемам клетки в пробе ($V_{ц}$, мкм³ × 10⁻³, В/Н). Для оценки межгодовых различий показателей использовали критерий Манна–Уитни (U -критерий) (Шитиков и др., 2003). Также приведены статистически значимые ($p < 0.05$) коэффициенты корреляции Спирмена (R_{sp}) и коэффициенты аппроксимации (R^2) уравнений линейной регрессии анализируемых параметров. Сходство альгоценозов оценивали по видовому

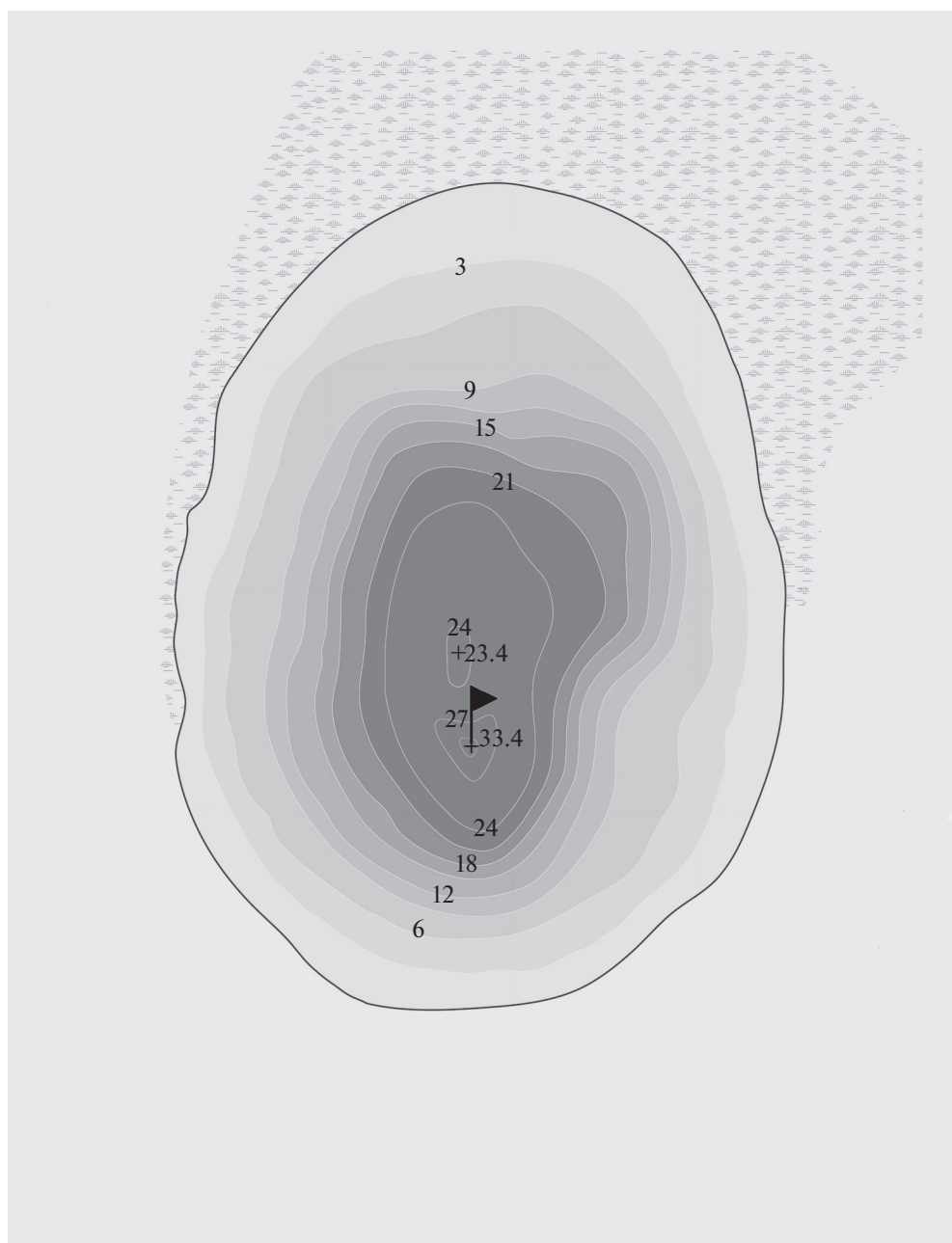


Рис. 1. Карта-схема оз. Светлояр с указанием станции отбора проб. Цифрами обозначены глубины (м).

составу и биомассе методом попарных сравнений с использованием качественной меры Серенсена.

Озеро относится к группе димиктических озер с короткими периодами весеннего и осеннего перемешивания и длительной зимней и летней стагнацией, с наличием четкой обратной и прямой температурной стратификации и анаэробного всегда холодного гипolimниона. Воды Светлояра гидрокарбонатного класса группы кальция летом или магния зимой с незначительной минерализацией и низкой цветностью, прозрачность порядка 5 м (табл. 2). Концентрация минерального азо-

та свойственна мезотрофно-эвтрофным водам (особенно у дна), общего фосфора — гипертрофным (Баянов, 2008; Козлов и др., 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Видовое богатство фитопланктона озера по обобщенным данным 2000–2011 гг. представлено 225 таксонами водорослей рангом ниже рода из восьми отделов: Cyanobacteria, Euglenophyta, Dinophyta, Cryptophyta, Ochrophyta, Bacillariophyta, Chlorophyta и Charophyta (табл. 3). По богатству

Таблица 2. Основные гидрохимические параметры вод озера (апрель 2000, январь и август 2001 г.)

Показатель	Поверхность	Дно
Цветность, Pt-Co, град.	9–40(25.3)	–
Взвешенные вещества, мг/л	0.6–1.8(1.0)	1.0–13.6(6.8)
Ca ²⁺ , мг/л	6.1–12.2(9.6)	5.8–13.8(10.3)
Mg ²⁺ , мг/л	4.1–7.9(5.5)	5.6–6.7(6.2)
Na ⁺ + K ⁺ , мг/л	0.0–20.7(9.4)	6.8–33.2(17.1)
HCO ₃ ⁻ , мг/л	31.0–85.48(61.2)	82.4–153.0(105.9)
SO ₄ ²⁻ , мг/л	2.0–5.0(3.6)	1.0–2.2(1.7)
Cl ⁻ , мг/л	1.1–3.7(2.6)	1.2–4.0(3.0)
Сумма ионов, мг/л	58.0–119.4(94.4)	109.5–208.7(144.2)
Общая жесткость, мг-экв./л	0.64–1.16(0.93)	0.84–1.15(1.02)
NO ₃ ⁻ , мг N/л	0.00–1.15(0.43)	0.01–0.12(0.05)
NO ₂ ⁻ , мг N/л	0.019–0.026(0.023)	0.001–0.069(0.046)
NH ₄ ⁺ , мг N/л	0.00–1.05(0.05)	0.14–3.26(2.10)
Сумма минеральных форм азота, мг N/л	0.02–1.31(0.50)	1.17–3.34(2.20)
PO ₄ ²⁻ , мкг P/л	16–30(25)	10–536(272)
P _{общ.} , мкг P/л	26–160(105)	120–622(347)
Si, мг/л	0.5–3.4(1.6)	7.2–8.0(7.5)
ХПК, мг O ₂ /л	23.9–34.1(29.8)	20–31.5(27.2)

Примечание. Приведены min–max, в скобках – среднее по: (Баянов, 2008) с изменениями и сокращениями.

видами отделов альгофлора характеризуется как зелено-диатомово-цианобитная с высокой долей хроофитовых (золотистых) в ее формировании.

Среди ведущих порядков выделялись Sphaeropleales (41 вид); Chromulinales (21), Synchococcales (18), Chlorellales, Euglenales (по 17) и Chlamydomonadales (15), другие порядки менее представлены (по 6–9). Перечень таксономиче-

ски значимых родов водорослей включал *Trachelomonas* (15 видовых и внутривидовых таксонов), *Dinobryon*, *Kephyrion*, *Monoraphidium* (по 7), *Aphanocapsa*, *Oocystis* (по 5), *Dolichospermum*, *Mallospora*, *Scenedesmus*, *Cosmarium*, *Chlamydomonas* и *Desmodesmus* (по 4). На виды этих родов приходилось 31.1% общего богатства флоры водорослей пелагических сообществ.

В фитопланктоне озера отмечены редкие и нечасто встречающиеся в водных объектах бассейна Средней Волги виды водорослей: *Vacuolaria* sp. (Raphidophyceae, Ochrophyta), *Kephyrion amphorula* Congr., *K. cupuliforme* Congr., *K. parvulum* (Schmid) Bourelly, *Pseudokephiryon polonicum* Congr., *Dinobryon pediforme* (Lemm.) Steineckle, *D. koršikovii* Matv. ex Kapustin, *Lagynion scheffelii* Pasch. (Chrysophyceae), *Peroniella minuta* M.F. Rich (Xanthophyceae), *Gymnodinium simile* Skuja (Dinophyta), *Phacotus lenticularis* (Ehr.) Dies., *P. coccifer* Korsch., *Dictyochlorella reniformis* (Korsch.) Silva, *Desmatractum indutum* (Geitl.) Pasch., *Quadricoccus ellipticus* Hortob. (Chlorophyta), *Staurodesmus mammulatus* (Nordst.) Teil., *S. megacanthus* (Lund.) Thurn. (Charophyta).

Число таксонов различного ранга в альгофлоре озера (табл. 3) имеет слабую тенденцию к возрастанию с 2000 к 2011 гг., более выраженную у

Таблица 3. Видовое богатство водорослей отделов альгофлоры оз. Светлояр

Отдел	Число видов		
	2000–2002 г.	2010–2011 г.	2000–2011 г.
Сyanobacteria	15	26	34
Euglenophyta	10	15	18
Dinophyta	7	7	10
Cryptophyta	2	3	3
Ochrophyta	21	18	29
Bacillariophyta	30	24	40
Chlorophyta	48	52	80
Charophyta	7	7	11
Общий состав	140	152	225

цианобактерий и зеленых водорослей. На уровне отделов общая характеристика альгофлоры поменялась с зелено-диатомово-охрофитовой (с участием цианобактерий и эвгленовых) на зелено-цианобактериально-диатомовую (с участием охрофитовых и эвгленовых). Изменения претерпели и ранговые позиции ведущих таксонов флоры — порядков, семейств и родов, демонстрируя постепенный рост за 10 лет разнообразия цианобактерий и эвгленид и депрессию богатства охрофит (золотистых) и диатомей.

Характеристика индикаторных возможностей представителей альгофлоры наряду с таксономическим анализом видового состава позволили выявить многолетние изменения некоторых параметров среды обитания. Общая эколого-географическая структура видового состава водорослей пелагиали озера дана на рис. 2. По приуроченности к биотопу отмечено преобладание истинно планктонных форм (58% списка видов) и компонентов, встречающихся и в пелагиали, и в обрастаниях разных субстратов (16%). Доля бентосных, литоральных видов и эпибионтов невелика (0.03–0.07%), однако участие эвритопных водорослей оказалось весомым, достигая ~25% общего видового состава.

По отношению к содержанию NaCl в воде весь перечень индикаторов образован пресноводными видами с низкой соленостью — олигогалобами. Более 80% перечня индикаторных видов — индифференты — типичные обитатели пресных вод с заметным обилием, но в небольших количествах встречающиеся в водах с низкой соленостью. Галофилы, вегетирующие в пресноводных или слегка солоновато водных местообитаниях, а также галофобы, погибающие даже от незначительного повышения содержания NaCl в воде составляли 4–5% состава индикаторов солености воды, мезогалобы не отмечены.

По отношению к степени кислотности водных масс состав показательных в этом отношении видов водорослей на 67% сформирован индифферентами, одну его четверть образуют алкалофилы и только 8% — представителями кислых вод — ацидобионтами.

Доля видов индикаторов сапробности, развивающихся в водах среднего и низкого органического загрязнения (суммарно) за 10 лет изменилась незначительно (с 38% в 2000–2002 гг. до 36% в 2010–2011 гг.), тогда как относительное видовое богатство индикаторов более загрязненных вод (β – α -мезосапробных, α – β -мезосапробных, α -мезосапробных и α -мезо-полисапробных вод) в сумме выросло в 1.44 раза — с 9 до 13%, что может свидетельствовать о возрастании эвтрофирования водоема. Анализ динамики географических элементов альгофлоры продемонстрировал почти полное преобладание широко распростра-

ненных в водоемах видов, достигающих 95% состава водорослей и неизменность этого показателя их состава в изученный период времени.

Количественное развитие планктонных альгоценозов фотической зоны озера во все годы (кроме 2010 г.) было свойственно водоемам олиготрофного типа (рис. 3, табл. 4). В начальный период исследований, как правило, численность фитопланктона не превышала 1.0 млн кл./л с подъемами в середине или конце лета из-за вегетации цианобактерий. В 2002 г. в поверхностном горизонте пелагиали отмечали весенний (за счет зеленых) и летний (за счет цианобактерий) пики фитопланктона. Аномально жаркий с антициклональным типом погоды 2010 г. отличался от других лет исследований интенсивным летним и осенним “цветением” воды, вызванном цианобактериями, их концентрация у поверхности превышала 900 млн кл./л. Численное развитие альгоценозов в 2011г. определялось вегетацией зеленых и было на один–два порядка выше, чем таковое в первые годы XXI в.

Динамика биомассы фитопланктона в поверхностном слое в целом повторяла таковую численности (табл. 4), хотя ее структура отличалась. Наибольший вклад в структуру биомассы вносили, как правило, крупноклеточные динофитовые, формирующие летние подъемы (рис. 3). В первый год наблюдений за фитопланктоном озера его биомасса была крайне низка с более заметными значениями для золотистых (весной) и динофитовых (летом) водорослей. В 2010 г. в период позднелетнего–раннеосеннего “цветения” воды цианобактериями их биомасса превышала 30 г/м³ и была свойственна водоемам эвтрофного типа. Развитие динофитовых в поверхностном горизонте озера во второй период наблюдений отмечалось в конце весны — первой половине лета.

Структура количественных показателей фитопланктона, рассчитанная как средневзвешенная для фотического слоя, оказалась более сложной, чем в поверхностном горизонте водной толщи (0–0.5 м), что косвенно отразило наличие заметной его вертикальной стратификации в пределах зоны фотосинтеза. Концентрация фитопланктона, особенно цианобактерий, в поверхностном горизонте в период их наибольшего развития 2010 г. в 3.5 по численности и 8 раз по биомассе превышали средневзвешенные показатели для всей зоны фотосинтеза (табл. 4).

Уровень количественного развития водорослей планктона в первый период наблюдений был характерным для водоемов олиготрофно-мезотрофного типа и в поверхностном горизонте определялся золотистыми и зелеными или цианобактериями (численность 1–9 млн кл./л), золотистыми и диатомовыми, либо динофитовыми (биомасса 0.7–4.0 г/м³). Десятилетием позже чис-

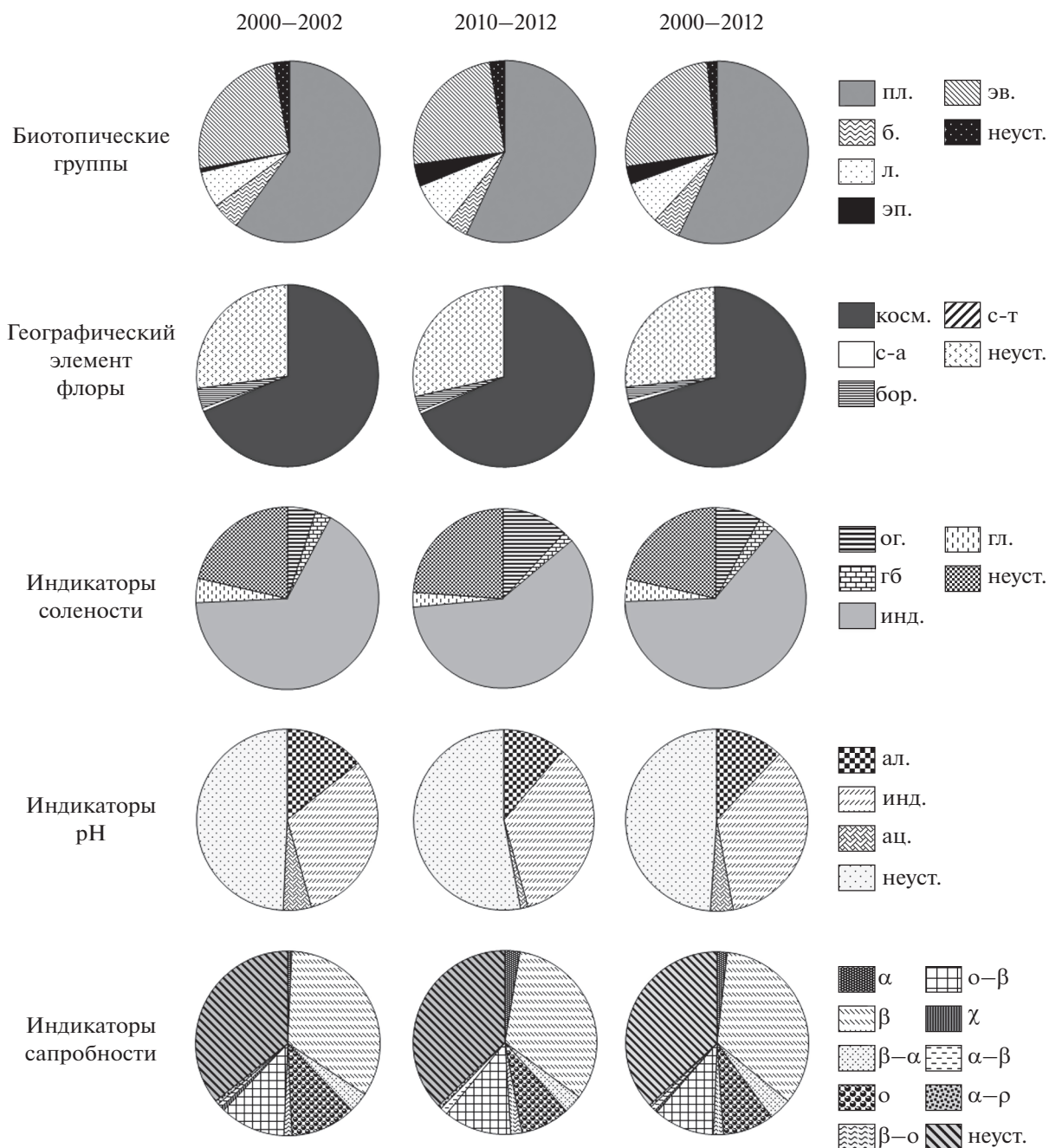


Рис. 2. Доля основных экологических групп водорослей в альгофлоре оз. Светлояр в разные периоды исследования. Биотопические группы: пл. – планктонная, б. – бентосная, л. – литоральная, эп. – эпибионтная, эв. – эвритопная. Географический элемент флоры: косм. – космополит, бор. – бореальный, с-а – североальпийский, с-т – субтропический. Индикаторы солености: ог. – олигогалоб, гб. – галофоб, гл. – галлофил, инд. – индифферент. Индикаторы pH: ал. – алкалофил, ац. – ацидофил + ацидобионт, инд. – индифферент. Индикаторы сапробности: χ – ксеносапроб, о – олигосапроб, о-β – олиго-бета-мезосапроб, β-о – бета-олиго-мезосапроб, β – бета-мезосапроб, α-β – альфа-бета-мезосапроб, α – альфа-мезосапроб, α-ρ – альфа-поли-мезосапроб., β-α – бета-альфа-мезосапроб., неуст. – приуроченность к группе не установлена.

ленность водорослей достигала 193–970 млн кл./л (у поверхности) и 106–262 млн кл./л (средневзвешенная для фотического слоя) всегда в период массовой вегетации цианобактерий. Биомасса в отличие от численности наибольшими значения-

ми характеризовалась в период максимального прогрева воды в аномально жарком 2010 г. (32.9 г/м³, цианобактерии). В 2011 г. биомасса – (0.53–2.1 г/м³) существенно не отличалась от таковой 2000–2002 гг. и определялась развитием

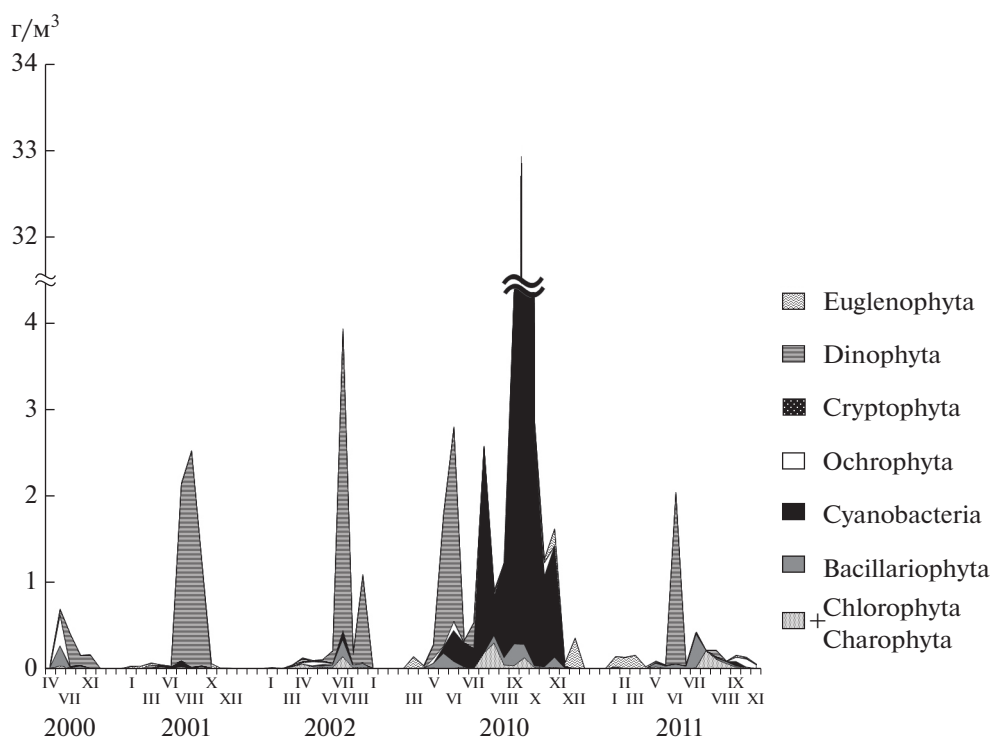


Рис. 3. Многолетняя сезонная динамика биомассы (г/м^3) разных систематических групп фитопланктона в поверхностном слое оз. Светлояр.

динофитовых (у поверхности) с сопутствием эвгленовых и диатомовых (в столбе слоя фотосинтеза).

Весной 2010 г., когда максимальные показатели численности водорослей приходились на вторую половину мая и были приурочены к нижней части металимниона, доминировала зеленая водоросль *Dictyosphaerium subsolitarium* Van Goog (60.4 млн кл./л — 0.21 г/м^3). Основной вклад в формирование биомассы в этот период вносили динофитовые *Ceratium hirundinella* (1.39 г/м^3) и *Peridinium cinctum* (0.16 г/м^3), максимальные показатели их биомассы были приурочены к поверхностному горизонту. Присутствие этих структурообразующих видов в весенних и летних альгоценозах отмечали и в 2000–2002 гг. (табл. 5).

Летний сезон 2000–2002 гг. в развитии фитопланктона отличался вегетацией цианобактерий *Snowella* sp. (в июле–августе), видов рода *Microcystis* (в августе — первой декаде сентября) и *Aphanothece clathrata* (по численности, в первой декаде сентября). В 2010 г. впервые за период исследования фитопланктона озеро “зацвело” *Dolichospermum circinale* (Rabenh. ex Born. et Flah.) Wacklin et al., максимальная биомасса которого от лета к осени возрастала с 4.06 до 31.4 г/м^3 (рис. 2). В июне и июле 2010 г. в качестве сопутствующих по биомассе видов выступали динофитовые (в июле до

2.82 г/м^3 за счет *Ceratium hirundinella*). В предыдущие годы *C. hirundinella* и *Peridinium cinctum* относились к преобладающим по биомассе компонентам (в сумме до 3.98 г/м^3) летнего фитопланктона. Осенью руководящая роль цианобактерий постепенно переходила к динофитовым, эвгленовым или золотистым.

Состав массовых видов фитопланктона и его сезонные изменения (табл. 5) имел свои особенности в различные периоды исследований озера. В 2000–2002 гг. он был сформирован, главным образом, водорослями монадной структуры (динофитовыми, эвгленовыми, золотистыми и зелеными вольвоксовыми). Десятилетием позже он заметно обогатился, особенно в летне-осенний период за счет diaзотрофных цианобактерий, а также хлорококковых и диатомовых, увеличивших не только разнообразие массовых форм в альгоценозах, но и их количественное развитие.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Озеро Светлояр относится к группе димиктических с хорошо выраженными периодами весеннего и осеннего перемешивания, зимней обратной и летней прямой температурной стратификацией (Баянов, 2008; Баянов, Ананьев, 2015). Его водная толща четко делится на две части: примерно до половины глубины — освещенная, заметно

Таблица 4. Значения численности (*N*) и биомассы (*B*) фитопланктона в поверхностном (I) и фотическом (II) горизонте озера

I		II	
<i>N</i> , млн кл./л	<i>B</i> , г/м ³	<i>N</i> , млн кл./л	<i>B</i> , г/м ³
2000 г.			
$\frac{0.19-0.94(0.54)}{0.56 \pm 0.15}$	$\frac{0.08-0.70(0.16)}{0.31 \pm 0.11}$		
2001 г.			
$\frac{0.01-1.03(0.08)}{0.25 \pm 0.10}$	$\frac{0.01-2.54(0.04)}{0.57 \pm 0.28}$		
2002 г.			
$\frac{0.01-9.11(0.33)}{1.37 \pm 0.89}$	$\frac{0.01-3.96(0.11)}{0.58 \pm 0.39}$		
2010 г.			
$\frac{0.03-969.7(4.40)}{865 \pm 57.8}$	$\frac{0.03-32.9(1.25)}{3.19 \pm 1.88}$	$\frac{0.03-262.0(10.0)}{40.3 \pm 20.3}$	$\frac{0.03-4.0(0.62)}{1.06 \pm 0.27}$
2011 г.			
$\frac{0.03-192.9(0.61)}{16.7 \pm 12.9}$	$\frac{0.02-2.06(0.13)}{0.26 \pm 0.13}$	$\frac{0.02-106.5(0.79)}{9.10 \pm 6.99}$	$\frac{0.02-0.53(0.16)}{0.23 \pm 0.05}$

Примечание. Приведены над чертой min–max (медиана), под чертой – $M \pm m$ (среднее и его ошибка).

Таблица 5. Сезонная сукцессия состава доминирующих видов фитопланктона в разные периоды исследований

Доминанты			
зима	весна	лето	осень
2000–2002 г.			
<i>Peridinium cinctum</i> (0.03), <i>Trachelomonas volvocina</i> (0.03), <i>Pandorina mourn</i> (0.03), <i>Chlamydomonas</i> sp. (0.02)	<i>Dinobryon divergens</i> (0.36), <i>Trachelomonas volvocina</i> (0.03), <i>Chrysococcus biporus</i> (0.02), <i>Mallomonas</i> sp. (0.02), <i>Chlamydomonas</i> sp. (0.02)	<i>Ceratium hirundinella</i> (2.61), <i>Peridinium cinctum</i> (1.03), <i>P. willei</i> (0.29)	<i>Ceratium hirundinella</i> (0.16), <i>Trachelomonas</i> spp. (0.05)
2010–2011 г.			
<i>Trachelomonas volvocina</i> (0.45), <i>Trachelomonas oblonga</i> (0.09), <i>T. bacillifera</i> (0.06), <i>T. hispida</i> (0.06), <i>Ceratium hirundinella</i> (0.26)	<i>Ceratium hirundinella</i> (1.39), <i>Cyclotella</i> sp. (0.31), <i>Dinobryon</i> spp. (0.21), <i>Dictyosphaerium subsolitarium</i> (0.21), <i>Peridinium cinctum</i> (0.16), <i>Chlamydomonas</i> sp. (0.12), <i>Asterionella formosa</i> (0.11)	<i>Dolichospermum circinale</i> (31.4), <i>Ceratium hirundinella</i> (2.82), <i>Dictyosphaerium subsoiltarium</i> (0.64), <i>Cyclotella</i> sp. (0.42), <i>Trachelomonas volvocina</i> (0.42), <i>Asterionella formosa</i> (0.32), <i>Peridinium cinctum</i> (0.23), <i>Snowella</i> spp. (0.30), <i>Microcystis aeruginosa</i> (0.12), <i>Microcystis wesenbergii</i> (0.12), <i>Chlamydomonas</i> sp. (0.12)	<i>Ceratium hirundinella</i> (1.23), <i>Microcystis aeruginosa</i> (0.61), <i>Uroglena</i> sp. (0.58), <i>Ochromonas</i> sp. (0.23), <i>Trachelomonas volvocina</i> (0.18), <i>Peridinium cinctum</i> (0.14), <i>Cyclotella</i> sp. (0.11)

Примечание. В скобках – максимальная биомасса вида, г/м³ в фотическом горизонте.

прогреваемая летом с хорошим кислородным режимом зона развития фитопланктона и продуцирования органического вещества, и вторая — аноксигенная, с восстановительными условиями и признаками наличия сероводорода, гипоплимниальная афотическая зона. За десятилетие граница аэробной и анаэробной частей пелагиали озера сдвинулась вверх, к поверхности, примерно на 3 м (Баянов, Ананьев, 2015).

Особенность термического режима озера — отсутствие весеннего и осеннего перемешивания водной толщи до дна и наличие всегда холодного (4°C) стабильного анаэробного гипоплимниона. Это препятствует активному выносу биогенных элементов на поверхность (разница поверхностных и придонных концентраций общего фосфора достигает 3.3–4.6 раз, минеральных форм азота — 2.3–58.5 раз, кремния — 2.4–14.4 раз), что длительное время определяло незначительный или средний уровень продуктивности фитопланктона. Косвенным доказательством этого была величина максимальной прозрачности вод пелагиали, достигавшая в 1970-х—начале 2000 гг. 6.0–6.2 м (Баянов, 2008).

Ретроспективный анализ динамики таксономической структуры альгофлоры планктона озера доказывает наличие значительных сукцессионных изменений, связанных с прогрессирующей эвтрофикацией и потеплением климата. Состав фитопланктона в 2010–2012 гг. по общему видовому богатству (152 вида, разновидностей и форм водорослей из восьми отделов) незначительно отличался от такового (140 таксонов из восьми отделов) десятилетием ранее, в 2000–2002 годы (Охупкин и др., 2004; Воденеева, 2008; Баянов и др., 2009). Для каждого периода наблюдений состав водорослей характеризовался относительной бедностью. Это может служить показателем достаточно небольшой экологической емкости (способности поддерживать жизнедеятельность не любого, а определенного числа видов со свойственными для их популяций уровнем и динамикой численности) пелагиали озера. При незначительных изменениях качественного состава ведущих порядков и семейств, перечень ведущих родов претерпел более серьезные трансформации.

За первое десятилетие 21-го века состав альгофлоры заметно поменялся (коэффициент флористической общности Серенсена 0.45), сменившись более чем наполовину (57%). Отмечался заметный рост разнообразия цианобактерий (в 1.73 раза) и эвгленовых (в 1.5 раза), и отчетливое обеднение состава охрофит (*Chrysophyceae*) (на 24%). Наблюдалась тенденция к росту числа таксонов с монадной организацией таллома (в 1.33 раз) — представителей с миксотрофным, в том числе и голозойным типами питания.

Среди экологических характеристик альгофлоры ее оценка по типу местообитания и географическому распространению из всех прочих (галофитность, рН, сапробность, органическое загрязнение и др.) оказались наиболее стабильными. За десятилетний период соотношение видов по типу местообитаний не изменилось. Основу списка индикаторов формировали планктонные формы — обитатели пелагиали, доля которых варьировала крайне незначительно: 60% 2000–2002 гг. и 58% спустя десять лет. Доля бентосных, литоральных и эпифитных форм водорослей была от 3% (эпибионты) до 7% (литоральные) в общем списке. Такие небольшие межгодовые колебания отражали стабильность биотопической структуры озера, косвенным подтверждением которой может быть постоянство основных морфометрических параметров озера, оцененных разными авторами и в разные годы (табл. 1).

На фоне малой изменчивости во времени относительного видового богатства галофилов разнообразие олигогалобов за 10 лет выросло в 2.5 раза, значимость индифферентов и галофобов снизилась в 1.06 и в 2.5 раза соответственно). Такие изменения могут быть связаны с постепенным ростом минерализации и эвтрофирования водных масс озера. Анализ индикаторных видов по отношению к рН водных масс показал, что доля индифферентов — наиболее многочисленной по составу группы водорослей планктона озера — имела тенденцию к слабому возрастанию (в 1.2 раза), алкалифилов, наоборот, к снижению (в 1.16 раза) на фоне более заметного уменьшения доли ацидобионтов (в 3.7 раз). За десять лет заметно (в 1.44 раза) увеличилось относительное видовое богатство водорослей, развивающихся в водах с более высокой, чем β-мезосапробной степенью загрязнения вод органическими соединениями. Эта тенденция, несомненно, определялась постепенным ростом эвтрофирования и загрязнения вод пелагиали легко окисляемым органическим веществом, в основном, планктоногенного происхождения.

Состав доминант в начале века был сформирован главным образом крупными жгутиковыми формами с незначительными показателями обилия в подледный период и возрастанием биомассы весной (золотистые, вольвоксовые) и особенно летом за счет развития динофлагеллят (*Ceratium*, *Peridinium*). Десятилетием позже он стал разнообразнее с заметным усилением ценотической роли трахеломонад зимой, динофитовых, диатомей и коккоидных зеленых весной, развитием цианобактерий и динофитовых летом, золотистых и эвгленовых осенью.

Устойчивая температурная стратификация способствовала постоянно направленному выносу биогенов в составе планктоногенного детрита с поверхности на дно и формированию мощ-

ных жидких органических отложений, толщина которых достигала 8 м (Енгальчев, 2009а, 2009b). Наличие хорошо развитой системы фильтраторов в составе метазойного планктона (Баянов, Макеев, 2016; Кузнецова и др., 2017) способствовало селективному преимуществу крупноклеточных и колониальных форм в альгоценозах и снижению их биомассы. Это сдерживало развитие фитопланктона на уровне слабо продуктивных водоемов и заметного «цветения» воды, как правило, не отмечалось. Усиление рекреационного использования озера (интенсивный туризм и паломничество), особенно в жаркий 2010 г. (до 100 тыс. человек за летний сезон) (Баянов, Аманьев, 2015) постепенно привело к развитию процессов типичного антропогенного эвтрофирования за счет поступления фосфора и азота с площади водосбора в водоем в период максимального его прогрева. Рост средних за безледный период температур (с $14.4 \pm 3.5^\circ\text{C}$ в 2000 г. до $18.1 \pm 2.1^\circ\text{C}$ в 2011 г.) имел линейный характер ($R^2 = 0.66$). Эти факторы, на фоне увеличения продолжительности и интенсивности солнечных дней в летний сезон 2010 г., способствовало формированию в поверхностных слоях водоема «цветения» воды диатрофными цианобактериями *Dolichospermum*) и общей перестройке комплекса альгоценозов. Количественные показатели фитопланктона в целом и отдельных его групп были положительно связаны с температурой (численность ($R_{sp} = 0.73$), биомасса ($R_{sp} = 0.53$)), кроме эвгленовых, доля которых в численности и биомассе ($R_{sp} = -0.67$) усиливалась в более низкотемпературных условиях. При этом прозрачность за безледный период статистически значимо снижалась с 4.78 ± 0.63 м в 2000 г. до 3.38 ± 0.24 м в 2011 г. ($U = 57$). Прозрачность продемонстрировала слабую отрицательную связь с общей численностью фитопланктона ($R_{sp} = -0.5$) и развитием цианобактерий ($R_{sp} = -0.42$ (с численностью) и $R_{sp} = -0.37$ (с биомассой)), с данными 2010 г. эта связь проявлялась более четко.

Постепенное уменьшение размеров клеток водорослей (с 5880.34 ± 1672.9 мкм³ в 2000–2002 гг. до 2737.54 ± 418.6 мкм³ в 2010–2011 гг.) и увеличение суммарной фотосинтетической поверхности к биомассе при сохранении тенденции формирования жизненной формы крупных колониальных мелкоклеточных (сетный планктон, >64 мкм — цианобактерии, золотистые, ценобиальные хлорококковые) типично для антропогенного эвтрофирования (Reynolds, 2006).

При резком (в >40 раз) достоверном снижении ($U = 302$) среднеценотического объема клетки водорослей отмечался отчетливый рост внутригодовых изменений количественных показателей альгоценозов. Так, отношение максимальных значений численности к средним за 10 лет выросло в 2.8 раз, к минимальным — в 75 раз, аналогичные

изменения в динамике биомассы были соответственно в 2.5 и 2.7 раза. Известно, что эти соотношения можно рассматривать как показатель стабильности функционирующих в водоемах сообществ, а их направленный рост свидетельствует о постепенной дестабилизации экологического равновесия из-за влияния эвтрофирования (Алимов, 2017).

Преобладание монадных представителей фитопланктона, осуществляющих заметные вертикальные миграции в пределах фотического слоя, косвенно свидетельствует о наличии высокой трофической базы (бактериопланктона, планктонного детрита, растворенного органического вещества) для водорослей-миксотрофов и фаготрофов и постепенного перехода характера пищевых цепей от пастбищных к детритным с усилением выноса органического углерода и биогенов в зону их депонирования.

Незначительная, по сравнению с другими глубокими озерами (Jasprica, Hafner, 2005; Ternjej et al., 2010; Udovič et al., 2017), роль диатомовых в формировании видового богатства и обилия фитопланктона (доля диатомей в средневегетационной биомассе была 4.64–30.42%), по всей видимости, также связана с четким разделением водной толщи на кислородную и аноксигенную составляющие, выносом кремния, находящегося в составе панцирей Bacillariophyta, из трофогенного слоя на дно и незначительным его поступлением с водосбора. В летний сезон процессы биосилицификации могут сдерживаться в период цианобактериального «цветения» воды и возрастания в это время значений pH (Zergerick, 2021). Достаточная скромная роль диатомей как ценозообразователей и компонентов флористического разнообразия планктона известна для низкоцветных водных объектов с незначительной минерализацией (Лаврентьева, 1986; Гусев, 2007; Корнева, 2015). Кроме того, это может определяться неоптимальным для Bacillariophyta солевым и температурным режимами вод. В озере периоды перемешивания скоротечны (примерно две недели), прямая температурная стратификация устанавливается быстро и воды поверхностного слоя интенсивно прогреваются, т.е. нет протяженных для достижения заметных численности и биомассы Bacillariophyta периодов пониженной температуры (5–15°C) и турбулентции вод, характерных, например, для волжских водохранилищ, где диатомовые доминируют над остальными компонентами фитопланктона (Корнева, 2015).

Выводы. При относительно небольшом видовом богатстве (140–152 таксона) фитопланктона озера в отдельные периоды наблюдений отмечены его сильные межгодовые изменения, особенно заметные среди цианобактерий, зеленых, эвгленовых, харофитовых, динофитовых, охрофи-

товых и диатомовых. За первое десятилетие 21-го века в 1.33 раза возросло число таксонов с монадной организацией таллома – представителей с миксотрофным, в том числе и голозойным, типом питания (с 61 до 81), индикаторов высокой трофности и сапробности вод. Изменения экологических характеристик фитопланктона оказались менее выражены, особенно по типу местообитания и соотношению географических элементов флоры. Динамика показателей галобности, рН и сапробности водных масс отразила постепенные изменения этих индикационных свойств альгофлоры в связи с прогрессирующим антропогенным эвтрофированием. В составе фитопланктона оз. Светлояр отмечено семь видов водорослей, редко или единично встреченных в водоемах бассейна Чебоксарского водохранилища, что еще раз подтверждает его статус как охраняемого объекта. Усиление рекреационной нагрузки на пелагический комплекс озера и постепенное возрастание температуры поверхностных вод (с 14.4 до 18.1°C) привели к смене массовых видов и возрастанию численности, а в аномально жаркие годы и биомассы фитопланктона, и формированию интенсивного “цветения” воды диатомовыми цианобактериями. Трофический статус озера по средневегетационной биомассе оценивается как олиготрофный, в годы с антициклональным типом погоды – мезотрофный. Отмеченные негативные изменения состава и структуры фитопланктона озера служат основанием для ужесточения мероприятий по организации и ограничению туризма и паломничества на его водосборе и проведения дополнительных водоохраных мероприятий, которые позволят сохранить уникальный природный комплекс от общеизвестных катастрофических последствий.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. 2017. Стабильность и устойчивость водных экосистем // Гидробиол. журн. Т. 53. № 1. С. 3.
- Бакка С.В., Киселева Н.Ю. 2009. Особо охраняемые природные территории Нижегородской области. Аннотированный перечень. Нижний Новгород: Мин-во экологии и природных ресурсов Нижегородской обл.
- Баянов Н.Г. 2008. Гидрохимические показатели оз. Светлояр и их межсезонная динамика // Известия Рос. гидробиол. общ-ва. Т. 140. Вып. 2. С. 28.
- Баянов Н.Г., Ананьев П.Н. 2015. Температурный, кислородный режимы и динамика прозрачности вод озера Светлояр в 2010–2014 гг. // Тр. Гос. природ. биосф. заповедника “Керженский”. Т. 7. С. 60–75.
- Баянов Н.Г., Макеев И.С. 2016. Межсезонная динамика массовых видов метазойного планктона озера Светлояр в 2000–2001 годах // Тр. Гос. природ. биосф. заповедника “Керженский”. Т. 8. С. 39.
- Баянов Н.Г., Никишина В.И. 2005. Светлояр. По следам былых экспедиций. Нижний Новгород: Ком. охраны природы и упр. природопользованием Нижегородской обл.
- Баянов Н.Г., Юлова Г.А. 2001. К вопросу о происхождении и современном экологическом состоянии некоторых озер Нижегородского Заволжья // Вестник Нижегородского госуниверситета им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. Нижний Новгород. Вып. 1(2). С. 91.
- Баянов Н.Г., Макеев И.С., Воденева Е.Л. 2009. Фитопланктон и продукционно-деструкционные процессы в озере Светлояр // Вест. Мордовского ун-та. Сер. Биол. науки. Саранск: Изд-во Мордовск. ун-та. № 1. С. 218.
- Воденева Е.Л. 2007. Динамика биомассы и доминирующие виды фитопланктона в водных объектах заповедника “Керженский” // Тр. Гос. природ. биосф. заповедника “Керженский”. Нижний Новгород. Т. 3. С. 172.
- Воденева Е.Л. 2008. Фитопланктон озера Светлояр // Водные экосистемы: трофические уровни и проблемы поддержания биоразнообразия. Матер. Всерос. конф. с международным участием “Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований”. Вологда. С. 26.
- Воденева Е.Л., Охупкин А.Г., Генкал С.И. и др. 2020. Состав, структура и распределение фитопланктона высокоминерализованного карстового озера // Биол. внутр. вод. № 6. С. 573. <https://doi.org/10.31857/S0320965220050150>
- Воденева Е.Л., Шарагина Е.М., Куликин П.В. и др. 2021. Суточная динамика летнего фитопланктона оз. Светлояр (Нижегородская область) // Вопросы современной альгологии. № 1(25). С. 25. URL: <http://algology.ru/1636>. [https://doi.org/10.33624/2311-0147-2021-1\(25\)-25-31](https://doi.org/10.33624/2311-0147-2021-1(25)-25-31)
- Горохова О.Г., Паутова В.Н. 2009. Фитопланктон слабоминерализованных карстовых озер юга лесостепного Поволжья // Известия Самарского научного центра РАН. № 14. С. 671.
- Гусев Е.С. 2007. Особенности структуры и функционирования фитопланктона стратифицированных озер карстового происхождения центральной России (Владимирская область): Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Борок.
- Гусев Е.С. 2011. Вертикальное распределение фитопланктона в небольших карстовых озерах центральной России // Водоросли: таксономия, экология, использование в мониторинге. Екатеринбург: Уральское отделение РАН. С. 160.
- Енгальцев С.Ю. 2009а. Озеро Светлояр – голоценовый метеоритный кратер на Востоке Нижегородской

- области // Региональная геология и металлогения. № 37. С. 40.
- Енгальцев С.Ю. 2009б. “Светлояр” – новая импактная структура на территории Европейской России // Разведка и охрана недр. № 8. С. 3. ISSN № 034-26X.
- Есырева В.И., Юлова Г.А. 1977. Современное состояние альгофлоры Пустыньских озер // Охрана природы Горьковской области и рациональное использование ее ресурсов. Горький. С. 44.
- Козлов А.В., Маркова Д.С., Соколюк С.А., Тогузов В.И. 2019. Экспертиза эколого-гидрохимического состояния памятника природы – озера Светлояр Нижегородской обл. // Успехи соврем. естествознания. № 6. С. 74.
- Корнева Л.Г. 2015. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом.
- Корнева Л.Г. 2000. Разнообразие и структура фитопланктона некоторых слабоминерализованных лесных озер Вологодской области // Гидробиол. вопросы. Якутск: Изд-во Якутск. ун-та. Ч. 2. С. 94.
- Корнева Л.Г., Гусаков В.А., Гусев Е.С. и др. 2004. К вопросу об экологической характеристике слабоминерализованных карстовых озер Центральной России (Владимирская область) // Природное наследие России: изучение, мониторинг, охрана: Матер. междунар. конф. Тольятти: Ин-т экологии Волжск. бассейна РАН. С. 138–139.
- Кузнецова М.А., Баженова Л.В., Баянов Н.Г. 2017. Динамика развития, продукция массовых видов и структурные характеристики пелагического зоопланктона озера Светлояр в летний период 2002–2003 годов // Гидробиологическая станция на Глубоком озере: Труды. Москва: Тов-во науч. изданий КМК. Т. 11. С. 76.
- Лаврентьева Г.М. 1986. Фитопланктон малых удобряемых озер. Москва: Агропромиздат.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. Москва: Наука.
- Науменко М.А., Гузиватый В.В., Сапелко Т.В. 2014. Цифровые морфометрические модели малых озер // Уч. зап. Российского гос. гидрометеорол. ун-та. № 34. С. 26.
- Озера Среднего Поволжья. 1976. Ленинград: Изд-во “Наука”.
- Охалкин А.Г. 1981. Фитопланктон системы Пустыньских озер Горьковской обл. // Биологические основы повышения продуктивности и охраны растительных сообществ Поволжья. Горький: Издание Горьковского гос. ун-та. С. 106.
- Охалкин А.Г., Воденеева Е.Л., Юлова Г.А. 2004. Фитопланктон водоемов заповедника “Керженский” (Нижегородская область) // Ботан. журн. Т. 89. № 8. С. 1264.
- Палагушкина О.В. 2004. Экология фитопланктона карстовых озер Среднего Поволжья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань. 25 с.
- Тарасова Н.Г. 2010. Состав альгофлоры планктона озера Голубое Самарская обл. // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 19. № 2. С. 157.
- Трифонов И.С. 1990. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Ленинград: Наука.
- Уникальные экосистемы солоновато-водных карстовых озер Среднего Поволжья. 2001. Казань: Изд-во Казанского ун-та.
- Шутиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. 2003. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: Ин-т экологии Волжск. бассейна РАН.
- Юлова Г.А. 2001. Водоросли водоемов Керженского заповедника // Тр. Гос. природ. заповедника “Керженский”. Нижний Новгород. Т. 1. С. 172–213.
- Genkal S.I., Okhapkin A.G., Vodeneeva E.L. 2019. On the morphology and taxonomy of *Cyclotella distinguenda* Bacillariophyta // Новости систематики низших растений *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*. V. 53. № 2. P. 247.
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2019.532.247>
- Gusev E.S. 2008a. Photosynthetic pigments of plankton in some karst lakes of central Russia // *Inland Water Biology*. V. 1. № 3. 217.
<https://doi.org/10.1134/S1995082908030048>
- Gusev, E.S. 2008b. Phytoplankton primary production in several karst lakes in central Russia Ю// *Inland Water Biology*. V. 1. P. 356.
<https://doi.org/10.1134/S199508290804007X>
- Jasprica N., Hafner D. 2005. Taxonomic composition and seasonality of diatoms in three Dinaric karstic lakes in Croatia // *Limnologia*. V. 35. P. 304.
- Kalytite D., Zvikas A., Paskauskas R. 2002. Spatial and temporal changes of microplankton structure in North Lithuanian karst lakes // *Botanica Lithuanica*. V. 8. № 4. P. 333.
- Reynolds C.S. 2006. Ecology of Phytoplankton. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press. 535 p.
- Ternjej I., Plenkovič-Moraj A., Mihaljevič Z., Kerovec M. 2010. Spatial and temporal variation of plankton in a Mediterranean karstic lake // *Ekológia (Bratislava)*. V. 29. № 1. P. 65.
https://doi.org/10.4149/ekol_2010_01_65
- Udovič M.G., Cvetkoska A., Žutinić P. et al. 2017. Defining centric diatoms of most relevant phytoplankton functional groups in deep karst lakes // *Hydrobiologia*. V. 788. № 1. P. 169.
<https://doi.org/10.1007/s10750-016-2996-z>
- Zepernick B.N., Gann E.R., Martin R.M. et al. 2021. Elevated pH conditions associated with *Microcystis* spp. blooms decrease viability of the cultured diatom *Fragilaria crotonensis* and natural diatoms in lake Erie // *Front. Microbiol.* V. 12. 598736.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.598736>

Composition and Structure of the Phytoplankton of the Lake Svetloyar (Russia)

A. G. Okhapkin¹, E. L. Vodeneeva^{1, 2, *}, E. M. Sharagina¹, and P. V. Kulizin¹

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

²Nizhny Novgorod Institute of Fisheries and Oceanography, Nizhny Novgorod, Russia

*e-mail: vodeneeva@mail.ru

The taxonomical and ecological-geographical structure, interannual dynamics of planktonic algoflora and quantitative indicators of algocoenoses in the lake Svetloyar pelagial area (Nizhny Novgorod region) are characterized during the present research. The lake is unique in morphometry and its origin and has the status of a natural monument of federal significance. The taxonomical diversity of algoflora were formed by 225 species and intraspecific taxa of algae from 8 groups with predominance of green algae (36% of the total species list), diatoms (18%) and cyanobacteria (15%). According to the composition of dominant species and the level of average biomass, the trophic status of the lake was determined as oligotrophic (biomass less than 1 g/m³), in hot years – as mesotrophic (more than 4 g/m³). It was noted the indicator parameters of phytoplankton structure caused by progressive eutrophication of waters and climate warming. They are an increasing in taxonomical diversity of Euglenophyta and Cyanobacteria as well as an increase in the coenotic role of the latter to the level of intense “blooming” of water by diazotrophic representatives especially in abnormally hot year with an anticyclonic type of weather.

Keywords: phytoplankton, composition, structure, long-term dynamics, recreational load, Lake Svetloyar

**ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС,
ФИТОПЕРИФИТОН**

УДК 574.586+574.587

**СОСТАВ И СТРУКТУРА АЛЬГОЦЕНОЗОВ БЕНТАЛИ КРУПНОЙ
ЭВТРОФИРОВАННОЙ РЕКИ (р. ОКА, РОССИЯ).
СООБЩЕНИЕ 1. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
И ДОМИНИРУЮЩИЕ ВИДЫ СООБЩЕСТВ**© 2022 г. Т. Хедаириа^а*, А. Г. Охупкин^а, Д. Г. Фукина^б^аИнститут биологии и биомедицины, Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского,
Нижний Новгород, Россия^бИнститут химии, Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия

*e-mail: khedairia.ta@gmail.com

Поступила в редакцию 28.03.2022 г.

После доработки 14.04.2022 г.

Принята к публикации 18.05.2022 г.

Дана характеристика видовому составу и таксономической структуре альгоценозов бентали в устье р. Оки в период после спада половодья. В сравнительном аспекте определены особенности этих показателей в сообществах микрофитобентоса мягких грунтов, перифитона каменистых субстратов и водных макрофитов. Выделены доминирующие комплексы ценозов, определена их пространственная и субстратная неоднородность. Установлены связи флористических параметров (удельного видового богатства, числа доминирующих видов сообществ) с некоторыми факторами среды обитания (прозрачностью, электропроводностью, температурой и рН воды).

Ключевые слова: альгоценозы бентали, альгофлора, таксономическая структура, доминирующие виды, пространственная неоднородность, факторы среды, устье

DOI: 10.31857/S0320965222050151**ВВЕДЕНИЕ**

Водоросли бентали – важнейший компонент биотической структуры водных экосистем, формирующий их биологическое разнообразие и активно участвующий в организации потоков вещества и энергии, в процессах самоочищения водных масс и служащий пищевым ресурсом для беспозвоночных и рыб (Allan, Castillo, 2007). Большое разнообразие, присутствие во всех типах водных экосистем, короткий жизненный цикл, быстрая реакция на изменения окружающей среды позволяют широко использовать организмы фитобентоса для целей мониторинга качества воды и экологического состояния речных экосистем (Bere, Tundisi, 2010; Оксикюк, Давыдов, 2011; Chaïb, Tison-Rosebery, 2012; Laplace-Treuture et al., 2014).

Состав и структурные характеристики альгоценозов дна, их связи с типом водоема и факторами среды исследованы для многих речных экосистем различных регионов Европы (Rivers..., 2021). Для крупных рек России детальные сведения о

микрофитобентосе известны в основном для р. Днепр (Владимирова, 1978) и р. Енисей (Левадная, 1986), но эти обобщения касаются 50–70-х годов прошлого века. Подробно закономерности формирования состава и структуры фитоперифитона охарактеризованы для водных объектов Карелии (Комулайнен, 2004, 2005, 2019), Пермского края (Беляева, 2014), притоков Ладожского озера (Станиславская, 2006; Rusanov et al., 2012). Альгоценозы бентали водоемов бассейна р. Волги изучены фрагментарно (Метелева, Девяткин, 2005; Метелева, 2013).

Несмотря на почти столетний период изучения водорослей р. Оки, результаты касаются в основном фитопланктона (Rivers..., 2021), для сообществ бентали имеются рекогносцировочные сведения о таксономической и экологической структуре диатомей различных донных субстратов и оценка пространственно-временной динамики качества воды в устье (Охупкин, Хедаириа, 2019; Хедаириа, Охупкин, 2021).

Цель работы – выявить особенности видового состава, дать его таксономическую характеристику, выделить доминирующие комплексы альгоценозов и определить пространственное распре-

Сокращения: ВВТ – внутривидовой таксон; Elect – электропроводность; S – число видов в пробе; S_d – число доминирующих видов сообществ; Temp – температура воды.

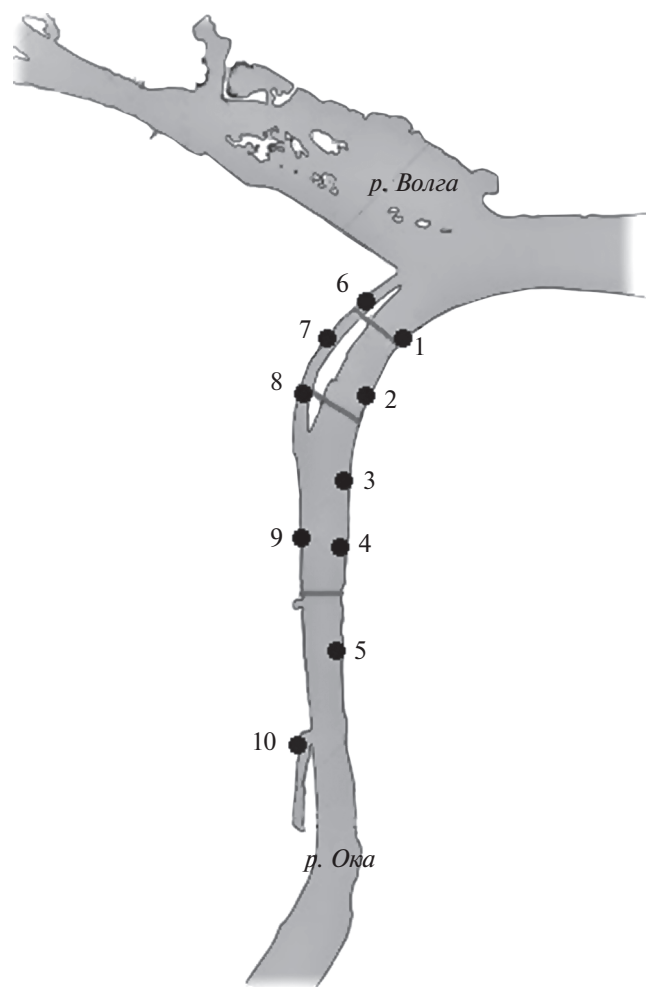


Рис. 1. Карта-схема устья р. Ока. 1–10 – станции отбора проб.

деление этих показателей в устьевом участке эвтрофно-гипертрофной р. Оки весной 2019 г.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В третьей декаде мая 2019 г. на 10 станциях, расположенных в рипали устья р. Оки в пределах г. Нижний Новгород (рис. 1), отобрано 65 качественных и количественных проб, из них фитобентоса мягких грунтов (эпипелон) – 18, перифитона – 47 (эпилитон – 20, эпифитон – 27). Станции 1–5 располагались вдоль правого берега на расстоянии 4.0 км от впадения реки в р. Волгу, ст. 6–10 – вдоль левого (соответственно 6.6 км). Пробы отбирали в прибрежной мелководной зоне на глубине 1.0–1.5 м, величины прозрачности определяли по диску Секки (Transp). Температура воды (Temp) на разных станциях колебалась от 17.5 до 21.8°C, прозрачность воды была стабильно низкой (0.4–0.8 м), электропроводность (Elect)

изменялась в пределах 522–568 $\mu\text{S}/\text{cm}$. Активная реакция среды (pH) достигала 8.3–8.7.

Грунты изученного участка реки представлены в основном илами и сильно заиленными песками с вкраплением каменистого субстрата, сформированного преимущественно известняками. Водные макрофиты весной были развиты слабо и представлены в основном отдельными экземплярами стрелолиста, ежеголовника и немногочисленными особями кубышки и рдеста.

Образцы бентосных альгоценозов собирали с поверхности донных отложений (эпипелон) и каменистого субстрата (эпилитон), а также водных макрофитов (эпифитон) с использованием принятых методических подходов (Водоросли..., 1989; Комулайнен, 2003, 2005; Неврова и др., 2015). Для каждого субстрата отбирали не менее трех образцов с последующим их микроскопированием в живом и фиксированном состоянии (йодно-формалиновый фиксатор) под световым микроскопом Meiji Techno (Япония) при увеличении $\times 1000$ с применением масляной иммерсии. При анализе сообществ эпилитона камни с выраженным обрастанием зеленых нитчаток (в основном, *Cladophora glomerana* (L.) Kütz.) в этой работе не рассматривали, чтобы охарактеризовать собственно “микробиобентосную” составляющую этого типа донных альгоценозов. Диатомовые для светового и электронно-микроскопического исследования (метод растровой электронной микроскопии, микроскоп JSM-IT300LV (JEOL (Япония) обрабатывали путем горячего окисления перекисью водорода. Постоянные препараты готовили с применением среды Naphrax (показатель преломления 1.74, Brunel Microscopes Ltd). Пособия для идентификации видового состава водорослей указаны ранее (Охапкин, 1998; Неврова и др., 2015). Наименование таксонов соответствующих систематических групп водорослей приведены по Algaebase (Guiry, Guiry, 2019). Рассмотрены показатели общего и удельного (S , число видов в пробе) видового богатства, а также число доминирующих видов сообществ (S_d).

Численность (N) фитобентоса и преобладающих компонентов альгоценозов подсчитывали в камере Учинского высотой 0.1 мм и рассчитывали в млн клеток на 10 cm^2 , биомассу (B , $\text{mg}/10\text{ cm}^2$) определяли счетно-объемным методом по работам (Комулайнен, 2003; Метелева, 2013. Доминирующими считали таксоны, биомасса или численность которых была $\geq 10\%$ суммарных величин. Для них определяли частоту встречаемости и частоту доминирования. Полученные данные обрабатывали в среде R – открытой программной среде для статистических вычислений и моделирования (R Core Team, 2020).

Река Ока, второй по величине русла и объему стока крупный приток р. Волги (длина 1500 км,

Таблица 1. Структура таксономического состава донных сообществ

Отдел	Классы			Порядки			Роды			Виды			ВВТ			Идентифицировано до рода			Всего таксонов рангом ниже рода		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Chlorophyta	2	2	2	6	4	6	18	14	18	55	53	71	2	2	3	5	3	5	62	58	79
Bacillariophyta	3	3	3	15	15	15	25	38	40	45	83	98	0	0	0	11	8	14	56	91	111
Суанophyta	1	1	1	4	4	4	7	6	8	1	1	1	0	0	0	6	5	7	7	6	8
Общий состав	6	6	6	25	23	25	50	58	66	101	137	170	2	2	3	22	16	26	125	155	198

Примечание. 1 – ст. 1–5, 2 – ст. 6–10, 3 – все станции.

площадь водосбора 24500 км²), имеющий на протяжении последних десятилетий стабильно низкое качество вод, оцениваемое четвертым классом. Как и прежде, воды ее устьевых участков отличались высокими мутностью, концентрациями минеральных форм азота, фосфора, органического вещества, тяжелых металлов и других компонентов загрязнения, поступающие с площади водосбора, так и с организованным стоком (Охапкин и др., 2015; Джамалов и др., 2017; Rivers..., 2021; Хедаири, Охапкин, 2021).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В составе альгофлоры макрофитов, камней и мягких грунтов выявлено 198 таксонов (видов, включая номенклатурный тип вида, разновидностей, форм и определенных только до рода, ВВТ) из трех отделов, 25 порядков и 66 родов водорослей (табл. 1). Видовое богатство альгообрастаний и бентоса представляли водоросли трех отделов: Bacillariophyta (111 ВВТ), Chlorophyta (79), разнообразие цианопрокариот (Суанophyta) было значительно ниже – 8.

Среди трех классов диатомовых водорослей (Bacillariophyceae, Coscinodiscophyceae и Mediophyceae) доминировал класс Bacillariophyceae, наибольшим видовым богатством (25 родов в правобережье и 38 – в левобережье) выделялись шовные диатомовые. Разнообразнее прочих оказались роды *Nitzschia* (правобережные станции – 7 таксонов рангом ниже рода, левобережные – 12), *Navicula* (соответственно 6 и 6), *Fragilaria* (4 и 5), *Gomphonema* (3 и 5), *Pinnularia* и *Placoneis* (0 и 5), *Staurisira* (2 и 4); богатство других родов невелико (1–3 ВВТ). Перечень Coscinodiscophyceae и Mediophyceae включал представителей четырех порядков: Aulacoseirales, главным образом родом *Aulacoseira* (4, 3), Stephanodiscales с двумя родами *Cyclotella* (2, 0) и *Stephanodiscus* (2, 3), Melosirales и Thalassiosirales по одному *Melosira* (2, 1) и *Skeletonema* (1, 1). Большинство перечисленных Bacillariophyta относится к обрастателям различных субстратов и истинно донным организмам, определяющим физиономию альгоценозов бентали.

Среди зеленых водорослей, второго по видовому богатству отдела (6 порядков), наиболее разнообразен Sphaeropleales (48 и 50 ВВТ соответственно вдоль правого и левого берегов), внутри него – род *Scenedesmus* (26, 34), менее богатые видами роды *Monoraphidium* (6, 4), *Tetrastrum* (5, 4), *Pediastrum* (3, 3) и *Tetraedron* (2, 2). В бентосе и обрастаниях порядок Chlorellales сформирован родами *Dictyosphaerium* (3, 2 вида), *Actinastrum* (1, 1) и *Siderocelis* (1, 0). Видовое богатство Trebouxiophyceae ordo incertae sedis (*Crucigenia*), Chaetophorales (*Stigeoclonium*), Oedogoniales (*Oedogonium*) и Chlamydomonadales (*Chlorococcum*, *Chlamydomonas*) невелико (1–3 ВВТ в каждом роде). Состав цианопрокариот весной не был богат и включал роды *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Pseudoanabaena*, *Limnothrix*, *Aphnocapsa*, *Planktolyngbya*, *Planktothrix* и *Gloeocapsa*.

Группа 10 наиболее насыщенных видами порядков сформирована Naviculales (11 родов, 28 ВВТ), Sphaeropleales (соответственно 8, 64), Cymbellales (6, 19), Chlorellales (5, 9), Bacillariales (3, 16), Synchococcales (4, 4), Fragilariales (3, 13), Rhabdonematales (3, 5), Oscillatoriales (2, 6) и Thalassiosiphysales (2, 4). Головную часть родового перечня альгофлоры представляли *Scenedesmus* (39 ВВТ), *Nitzschia* (14), *Navicula* (8), *Fragilaria* (7), *Gomphonema* (7), *Tetrastrum* (6), *Monoraphidium* (6), *Pinnularia* (5), *Placoneis* (5) и *Pediastrum* (4).

Таким образом, окская альгофлора микрофитобентоса мягких грунтов, обрастаний каменистого субстрата и водных макрофитов в конце весеннего сезона может быть охарактеризована как диатомово-зеленая с незначительным участием цианопрокариот.

Наиболее богатым видовым составом отличались альгоценозы эпипелона (142 ВВТ или 71.4% общего видового богатства альгоценозов бентали) и эпифитона (65.8%), наименьшим – альгообрастания эпилитона (58.3%) (рис. 2). Видовой состав альгоценозов на левом берегу (77.9% общего перечня) разнообразнее, чем на правом (62.8%), что свидетельствует о достаточно высокой степени таксономических различий между сообществами бентали в право- и левобережном потоках, связанных с неоднородностью условий

местообитания. Коэффициент флористической общности Серенсена между составами альгоценозов бентали (станции правого берега (ст. 1–5) и левого берега (6–10)) был 0.56. Общее и относительное видовое богатство водорослей разных отделов всех типов донных альгоценозов смешалось в сторону диатомовых (56.3% состава), особенно в группировках эпипелона (59.9%), доля Chlorophyta ниже (39.7%), а цианопрокариоты более разнообразны в сообществах эпилитона (рис. 2). Для правобережья в сложении богатства альгофлоры заметнее значение зеленых водорослей (49.6%), особенно в обрастаниях водных макрофитов. Сравнение таксономического состава альгоценозов разных субстратов в право- и левобережье реки с использованием коэффициента флористического сходства Серенсена (рис. 3), четко разделило все станции на две группы – правобережные (A₁) и левобережные (A₂), кроме сообществ эпипелона ст. 5, которые оказались более сходными с таковыми донных группировок у левого берега.

Состав доминирующих видов (табл. 2) включал 33 таксона (16.6% общего видового состава) с преобладанием диатомовых (75.8% списка всех доминантов). Цианопрокариоты (15.2%) сильно уступали диатомеям, среди Chlorophyta отмечено только три вида (9%). Число доминантов микрофитобентоса мягких грунтов (9 ВВТ) вдоль правого берега богаче, чем левобережья (5) с доминированием *Stephanodiscus hantzschii* Grunow (и *S. minutulus* (Kütz.) Cleve et Möller у левого берега), причем их максимальное обилие приурочено к ст. 6–10 речного устья. Спорадически среди доминирующих эпипелона отмечены планктонные (*Aulacoseira granulata* (Ehrenb.) Simonsen, *A. ambigua* (Grunow) Simonsen, *Cyclotella meneghiniana* Kütz.) и планктонно-бентосные (*Melosira varians* C. Agardh, компоненты собственно бентосного комплекса (*Navicula cryptocephala* Kütz., *Oscillatoria* sp., *Amphora ovalis* (Kütz.) Kütz., *Cymatopleura solea* (Brébisson) W. Smith, *Cymbella* sp.) (рис. 4) развивались реже и с незначительными показателями доминирования и обилия.

Более разнообразен список доминирующих видов эпилитона (17 ВВТ) без заметных различий их числа в сообществах право- (14) и левобережья (12) и с максимальной представленностью цианопрокариот (5). Для него характерны виды рода *Navicula* (*N. tripunctata* (O.F. Müller) Bory, *N. cryptotenella* Lange-Bertalot, *N. cryptocephala*), *Nitzschia dissipata* (Kütz.) Rabenhorst и *Oscillatoria* sp. Остальные цианопрокариоты (*Limnothrix* sp., *Planctolyngbya* sp., *Phormidium* sp. и *Gloeocapsa limnetica* (Lemmermann) Hollerbach) доминировали только по числу клеток. Спорадически состав доминантов комплексов эпилитона обогащался обрастателями (*Cocconeis placentula* Ehrenb., *Rhoicosphenia abbreviata* (C. Agardh) Lange-Bertalot, *Gom-*

phonema parvulum (Kütz.) Kütz.) и истинно бентосными формами (*Stauroneis gracilis* Ehrenb.), реже – зелеными водорослями (*Coelastrum microporum* Nägeli). Компоненты планктонных альгоценозов (*Stephanodiscus hantzschii*) и планктонно-бентосная *Melosira varians* имели заметно меньшие показатели частоты доминирования и обилия, чем в эпипелоне. Из зеленых нитчаток на некоторых камнях присутствовала *Cladophora glomerata*.

Набор ценозообразующих видов фитоперифитона (21) оказался в 1.23 раза богаче, чем таковой эпилитона и в 1.75 – эпипелона за счет диатомей без заметных различий числа доминантов вдоль берегов (16 видов на правом, 14 – на левом). Наибольшие значения показателей обилия и частоты доминирования (20–30%) были у *Cocconeis placentula*, *Melosira varians*, *Stephanodiscus hantzschii*, *Ulnaria ulna* (Nitzsch) Compère и *Oscillatoria* sp. Реже в составе ценозообразующих компонентов входили *Cocconeis pediculus* Ehrenb., *Navicula tripunctata*, *Ulnaria acus* (Kütz.) Aboal, *Navicula capitatoradiata* H. Germain ex Gasse, *Coelastrum microporum* Nägeli и другие представители бентоса и фитообрастаний (рис. 4), а также компоненты планктонных альгоценозов (*Aulacoseira granulata*, *A. ambigua*, *Cyclotella meneghiniana*).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Развитие и оптимизация системы мониторинга качества воды больших эвтрофированных рек РФ в соответствии с современными подходами Водной рамочной директивы, принятой странами ЕС (European..., 2000) требует применения данных не только по фитопланктону, но также и по альгоценозам бентоса, которые предварительно нуждаются в тщательном изучении их состава и структуры. Река Ока – одна из крупнейших рек Европы в первые десятилетия XXI в. характеризовалась как водоток эвтрофно-гипертрофного типа с гидрокарбонатно-кальциевыми водами, повышенным содержанием сульфатов, органических веществ и компонентов минерального питания водорослей (Хедаириа, Охупкин, 2021). Видовой состав донных комплексов водорослей уже в начале вегетационного периода был весьма богатый (198 таксонов рангом ниже рода). Наибольшее разнообразие диатомовых по сравнению с другими группами в донных альгоценозах (в р. Оке 56.3% общего состава) – характерная черта фитобентоса больших и малых рек умеренного пояса (Владимирова, 1978; Комулайнен, 2004, 2005, 2019; Allan, Castillo, 2007 и др.). Менее заметная роль зеленых водорослей (39.7% списка видов), выделяющихся по разнообразию состава фитопланктона реки (45.1%) (Rivers of Europe, 2021), может быть связана с периодом исследова-

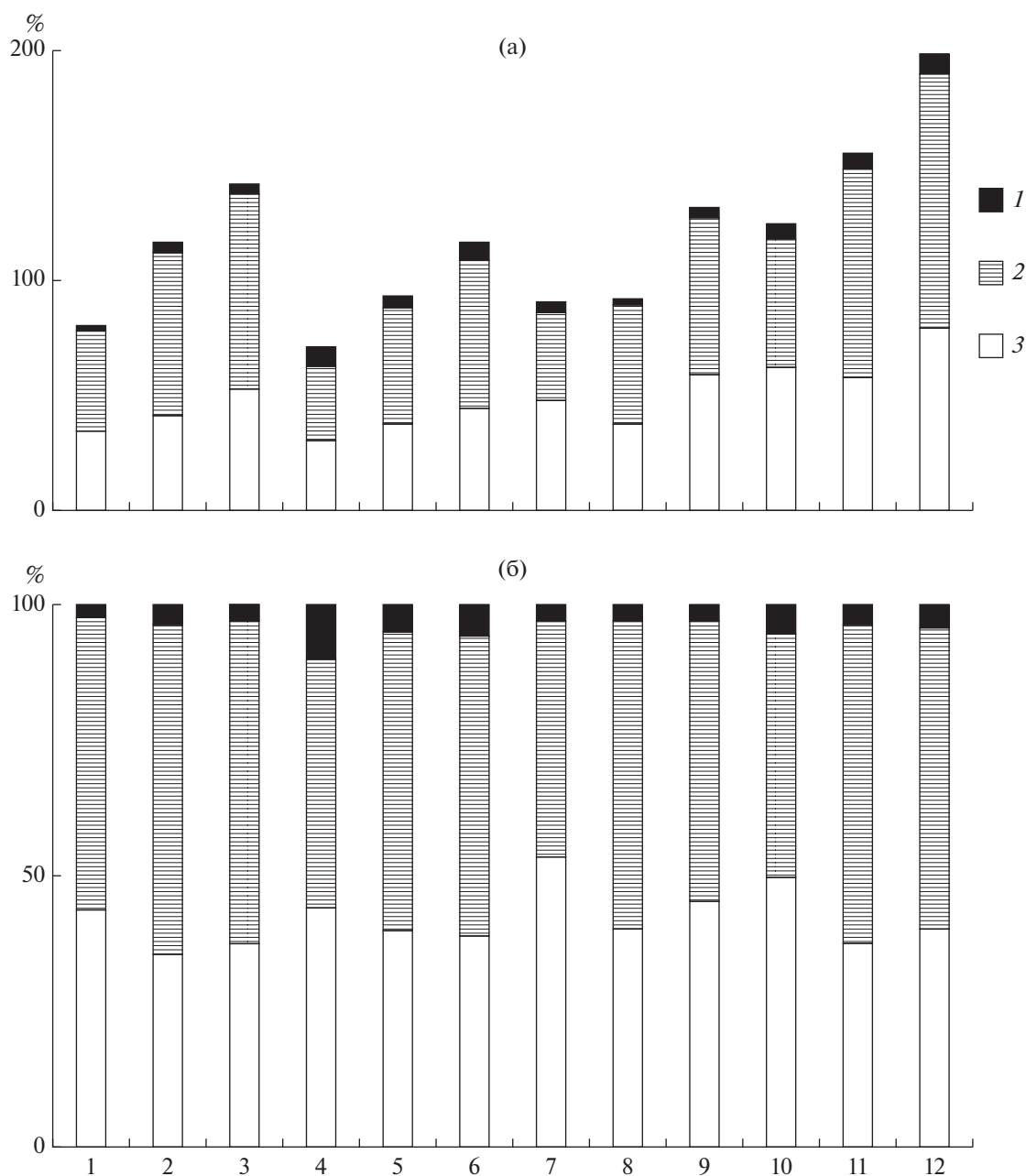


Рис. 2. Общее (а) и относительное (б) видовое богатство альгофлоры. Условные обозначения: 1 – Cyanoprokaryota, 2 – Bacillariophyta, 3 – Chlorophyta. Столбцы 1, 4, 7, 10 – правый берег; 2, 5, 8, 11 – левый берег; 3, 6, 9, 12 – все станции. Столбцы 1, 2, 3 – сообщества эпипелона (здесь и далее на правом, левом и на обоих берегах соответственно); 4, 5, 6 – эпилитон; 7, 8, 9 – эпифитон; 10, 11, 12 – общий состав всех альгоценозов.

ний (весенний сезон), когда они еще не были представлены в полном многообразии.

Начальные этапы формирования бентосных альгоценозов отразились на относительно небольших значениях удельного видового богатства (среднее для отдельных типов донных сообществ от 25 ± 1.6 (эпифитон), 26 ± 1.6 (эпилитон) до 32 ± 2.3 (эпипелон). Это сопоставимо с удельным богатством перифитонных сообществ р. Дунай в

июне 1984–1986 гг. ($23–37$, 29 ± 1.7) (Ács, Kiss, 1993) и сообществ фитобентоса (заиленные пески) Нижнего Днестра ($21–38$, 24 ± 5.8) летом 1950–1970-х гг. и немного ниже такового для Верхнего ($27–50$, 38 ± 2.4) и Среднего ($31–59$, 42 ± 6.0) его участков (Владимирова, 1978).

Бореально-неморальный широтный градиент условий формирования стока (особенности подстилающих пород, растительности и почвообра-

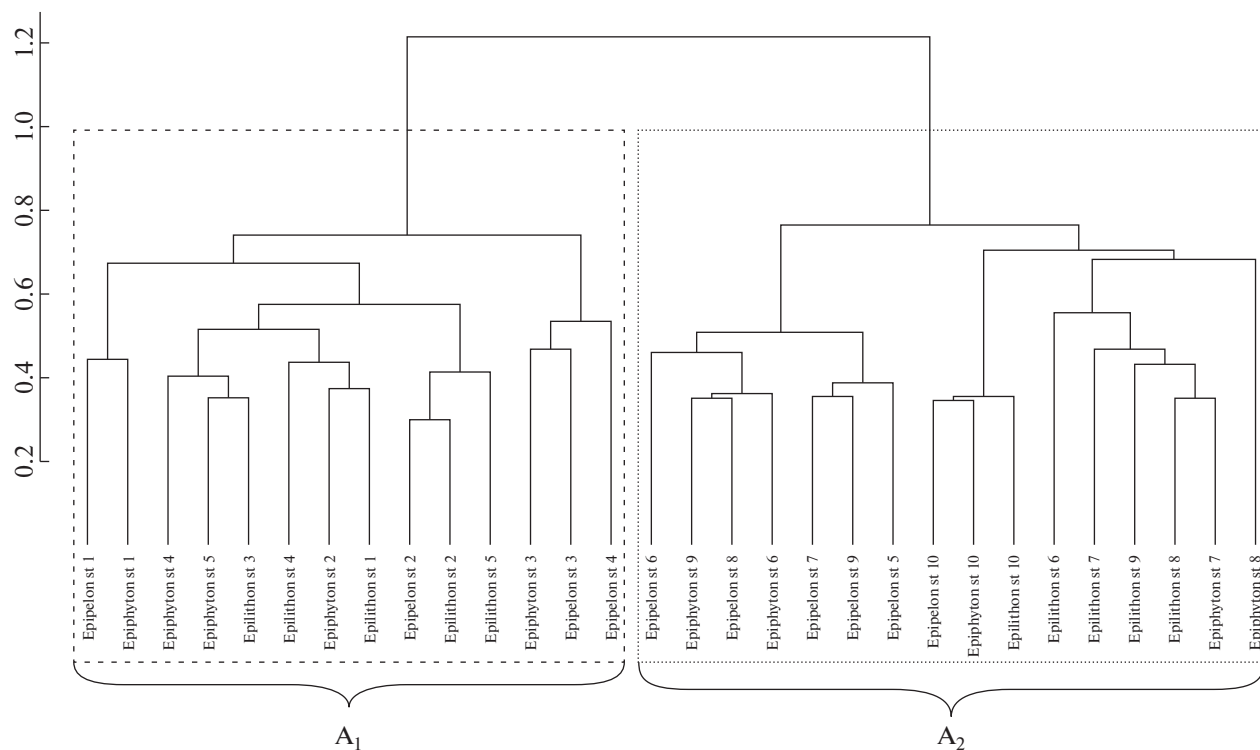


Рис. 3. Дендрограмма иерархической кластеризации видового состава альгоценозов бентоса. По оси ординат – расстояние объединения. По оси абсцисс: A₁ – ст. 1–5, A₂ – ст. 6–10.

зовательных процессов, динамика климата), характер и степень антропогенной освоенности территории водосбора, увеличение водности и протяженности речных экосистем – основные причины значительных изменений состава и структуры их бентосных альгоценозов от северо-запада РФ (Комулайнен, 2004, 2005; Станиславская, 2006; Rusanov et al., 2012) до бассейна Средней Волги. Среди доминантов отмечена тенденция обеднения состава на уровне крупных таксонов (отсутствие в р. Ока Rhodophyta, Chrysophyceae, Tribophyceae, Zygnematomphyceae; у Cyanoprokaryota разнообразие представителей смещено от Nostocales и Stigonematales к Oscillatoriales (*Oscillatoria*, *Phormidium*, *Pseudanabaena*, *Limnothrix*). В весенних альгоценозах не зарегистрировано доминирование *Stigeoclonium*, *Oedogonium*, *Ulothrix*, *Mougeotia*, *Spirogyra*, *Zygnema*, Desmidiaceae из-за преобладания *Cladophora glomerata*, развивающейся на некоторых камнях. Возможно, зеленые нитчатые водоросли будут более разнообразны и обильны в летне-осенний период. Среди общего флористического богатства зеленым полностью господствуют порядки Sphaeropleales и Chlorellales с разнообразием *Scenedesmus*, *Tetrastrum*, *Monoraphidium* и других коккоидных форм, характерных для эвтрофных вод (Трифенова, 1990; Царенко, 1990). В составе ведущих по обилию родов в р. Ока нет представителей олигоацидно-нейтраль-

ных, мезо-полигуменных олиготрофно-мезотрофных вод, таких как *Tabellaria (fenestrata, flocculosa)*, *Eunotia*, *Pinnularia*, *Ceratoneis (Hannaea)* и др., зачастую создающих основу количественного развития эпилимниона и эпифитона многих рек северо-запада России. В устье р. Оки на первые ранговые позиции по обилию выходят представители родов *Stephanodiscus*, *Aulacoseira*, *Melosira*, *Ulnaria*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Gomphonema*, *Cocconeis* и *Oscillatoria*, заметные в северных водотоках при усилении эвтрофирования и загрязнения. Соотношение Cyanophyta и Chlorophyta, низкие значения которого рассматриваются как признак северных флор, в р. Ока возрастает до 1 : 10, что свидетельствует об увеличении роли диатомовых и зеленых водорослей в организации альгофлоры сообществ бентали. Возможно, данное заключение будет подвергнуто корректировке при анализе сборов за весь период вегетации.

Известно, что распределение ключевых абиотических факторов (температуры, характера и интенсивности гидродинамических явлений, неоднородности рельефа дна, субстрата и др.) определяют важнейшие параметры донных альгоценозов (Allan, Castillo, 2007). Среди них частота и сила внешних нарушений среды, оцениваемая динамикой расхода воды (Ács, Kiss, 1993; Biggs, Smith, 2002), часто бывают лимитирующими (Комулайнен, 2005; Voix et al., 2010; Tang, Dudgeon, 2013).

Таблица 2. Максимальная численность и биомасса и средние частоты встречаемости и доминирования доминирующих видов альгоценозов бентали право- (ст. 1–5) и левобережья реки (ст. 6–10)

Водоросли	Ст. 1–5						Ст. 6–10					
	Эпипелон		Эпилитон		Эпифитон		Эпипелон		Эпилитон		Эпифитон	
	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>
<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	$\frac{148.7}{100(23)}$	$\frac{62.0}{100(23)}$	–	$\frac{1.4}{100(9)}$	$\frac{0.55}{76(17)}$	$\frac{0.44}{76(20)}$	$\frac{257.8}{100(33)}$	$\frac{478.0}{100(33)}$	–	$\frac{4.45}{70(10)}$	$\frac{0.85}{100(23)}$	$\frac{1.44}{100(23)}$
<i>S. minutulus</i>	–	–	–	–	–	–	$\frac{35.5}{20(7)}$	$\frac{6.1}{20(3)}$	–	–	–	–
<i>Aulacoseira granulata</i>	–	–	–	–	$\frac{0.14}{29(6)}$	–	–	–	–	–	–	–
<i>A. ambigua</i>	–	–	–	–	$\frac{0.10}{53(3)}$	$\frac{0.36}{53(3)}$	$\frac{0.69}{100(7)}$	–	–	–	$\frac{0.05}{60(3)}$	–
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	$\frac{36.7}{38(3)}$	$\frac{9.31}{38(3)}$	–	–	–	$\frac{0.05}{59(3)}$	–	–	–	–	–	–
<i>Cyclotella</i> sp.	–	$\frac{1.47}{25(3)}$	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Melosira varians</i>	–	$\frac{3.08}{88(6)}$	–	$\frac{2.42}{50(3)}$	$\frac{0.5}{82(6)}$	$\frac{2.65}{82(37)}$	–	–	–	$\frac{3.22}{40(3)}$	–	$\frac{0.66}{70(13)}$
<i>Amphora ovalis</i>	–	$\frac{0.25}{63(3)}$	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Cocconeis placentula</i>	–	–	–	$\frac{6.1}{50(3)}$	$\frac{0.96}{88(9)}$	$\frac{4.2}{88(9)}$	–	–	–	–	$\frac{3.52}{70(13)}$	$\frac{3.84}{70(23)}$
<i>C. pediculus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	$\frac{0.11}{40(7)}$	$\frac{0.3}{40(10)}$
<i>Rhoicosphenia abbreviata</i>	–	–	–	$\frac{0.82}{60(3)}$	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Ulnaria ulna</i>	–	–	–	$\frac{2.4}{30(6)}$	$\frac{0.05}{82(11)}$	$\frac{1.18}{82(31)}$	–	–	–	–	–	$\frac{0.03}{50(3)}$
<i>U. acus</i>	–	–	–	–	–	$\frac{0.18}{24(9)}$	–	–	–	–	–	–
<i>Cymbella tumida</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	$\frac{0.52}{20(3)}$
<i>Cymbella</i> sp.	–	$\frac{1.12}{38(3)}$	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Diatoma tenuis</i>	–	–	–	–	$\frac{0.36}{88(3)}$	–	–	–	–	–	–	$\frac{0.04}{50(3)}$
<i>Fragilaria pulchella</i>	–	–	–	–	$\frac{0.04}{6(3)}$	–	–	–	–	–	–	–
<i>Gomphonema parvulum</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	$\frac{1.24}{90(3)}$	–	–
<i>Navicula cryptocephala</i>	–	–	–	$\frac{0.17}{80(6)}$	–	–	$\frac{18.98}{50(3)}$	$\frac{17.95}{50(3)}$	$\frac{0.69}{70(3)}$	$\frac{2.01}{70(17)}$	–	$\frac{0.87}{40(1)}$
<i>N. tripunctata</i>	–	–	–	$\frac{19.95}{80(23)}$	–	$\frac{0.17}{76(6)}$	–	–	$\frac{15.1}{100(7)}$	$\frac{21.97}{100(27)}$	–	$\frac{0.34}{100(3)}$

Таблица 2. Окончание

Водоросли	Ст. 1–5						Ст. 6–10					
	Эпипелон		Эпилитон		Эпифитон		Эпипелон		Эпилитон		Эпифитон	
	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>
<i>N. cryptotenella</i>	–	–	$\frac{10.1}{80(6)}$	$\frac{6.26}{80(2)}$	–	–	–	–	$\frac{12.74}{100(10)}$	$\frac{3.78}{100(1)}$	–	–
<i>N. capitatoradiata</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	$\frac{0.03}{60(3)}$	$\frac{0.45}{60(7)}$
<i>Stauroneis gracilis</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	$\frac{1.33}{10(3)}$	–	–
<i>Nitzschia dissipata</i>	–	–	–	$\frac{1.16}{60(9)}$	–	–	–	–	$\frac{21.03}{100(1)}$	$\frac{6.85}{100(7)}$	–	–
<i>Cymatopleura solea</i>	–	$\frac{1.56}{30(3)}$	–	–	–	$\frac{0.12}{18(3)}$	–	$\frac{1.50}{40(3)}$	–	–	–	–
<i>Coelastrum microporum</i>	–	–	–	$\frac{0.1}{40(3)}$	$\frac{0.31}{47(6)}$	–	–	–	$\frac{1.71}{60(3)}$	–	$\frac{0.68}{80(3)}$	–
<i>Tetrastrum triangulare</i>	–	–	–	–	$\frac{0.05}{24(3)}$	–	–	–	–	–	–	–
<i>Characium</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	$\frac{0.207}{70(7)}$	–
<i>Oscillatoria</i> sp.	$\frac{24.72}{25(6)}$	–	$\frac{105.4}{100(26)}$	$\frac{5.96}{100(2)}$	$\frac{0.3}{59(2)}$	$\frac{0.02}{59(3)}$	–	–	$\frac{8.21}{70(13)}$	$\frac{0.36}{70(1)}$	$\frac{1.46}{20(7)}$	–
<i>Limnothrix</i> sp.	–	–	$\frac{56.5}{10(3)}$	–	$\frac{36.7}{38(3)}$	–	–	–	–	–	–	–
<i>Planktolyngbya</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	$\frac{19.46}{10(3)}$	–	–	–
<i>Phormidium</i> sp.	–	–	$\frac{66.4}{30(6)}$	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Gloeocapsa limnetica</i>	–	–	$\frac{0.62}{50(3)}$	–	–	–	–	–	$\frac{5.43}{40(3)}$	–	–	–

Примечание. Над чертой: *N* – численность, млн кл./10 см², *B* – биомасса, мг/10 см²; под чертой – средние частоты встречаемости (%) и в скобках доминирования, соответственно по численности и биомассе. Прочерк – отсутствие доминирования вида.

Скорость потока достаточно резко снижается в рипали по сравнению с медиалью (Левадная, 1986). Кроме того, изоляция левобережной части устья р. Оки от основного ее русла островом (рис. 1) приводит к формированию здесь более застойных условий (замедление течения, интенсивности ветрового перемешивания и волновых явлений), чем в правобережье. Увеличение прозрачности (в 1.2 раза) и температуры воды (в 1.14) при снижении силы внешних, по отношению к сообществу, нарушений сопровождалось ростом флористического богатства альгоценозов на ст. 6–10. Так, число родов в составе альгофлоры левобережных станций реки выросло в сравнении с правобережными в 1.16 раз, число видов – в 1.36 раза,

с учетом внутривидовых таксонов и определенных только до рода – в 1.24 раза. Заметнее других (в 1.78 раза) стал богаче состав эпипелона и эпилитона (в 1.61 раза), менее – эпифитона (1.44). При отсутствии больших различий в количестве преобладающих компонентов альгоценозов (24 на правом берегу, 22 на левом) их состав в ценозах эпипелона существенно поменялся (коэффициент сходства Серенсена 0.29) и менее заметно – эпифитона (0.60) и эпилитона (0.69). Сходство состава доминантов отдельных типов сообществ в более застойных условиях оказалось несколько ниже (эпипелон–эпифитон – 0.32, эпилитон–эпифитон – 0.46, эпипелон–эпилитон – 0.24), чем в районе с более выраженной гидродинамической

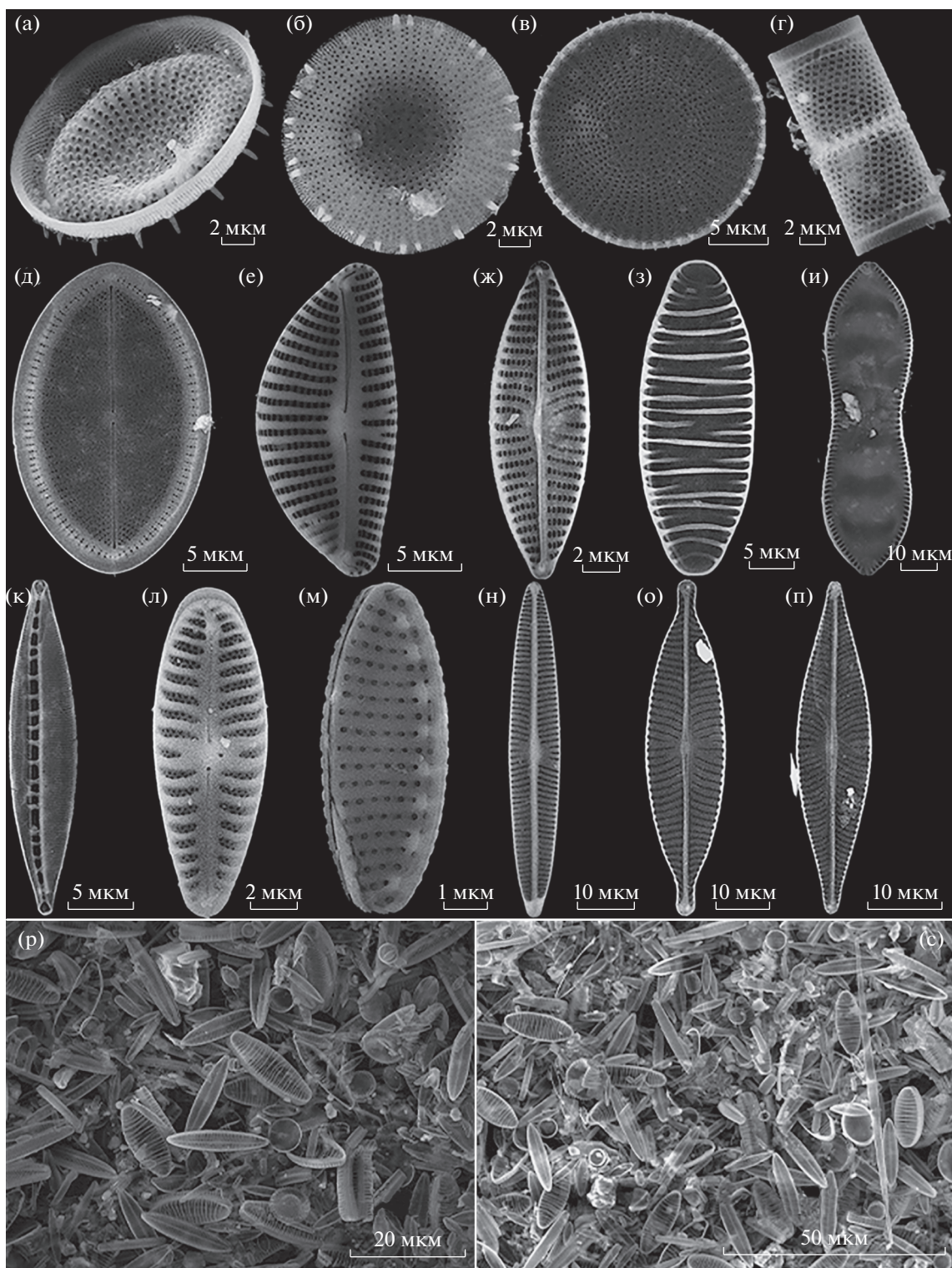


Рис. 4. Преобладающие виды Bacillariophyta. а–в – *Stephanodiscus neoastraea* Håk. & Hickel, г – *Aulacoseira ambigua*, д – *Cocconeis placentula*, е – *Encyonema cespitosum* Kütz., ж – *Navicula cryptotonella*, з – *Diatoma vulgare* Bory, и – *Cymatopleura solea*, к – *Nitzschia dissipata*, л – *Gomphonema minutum* (C. Agardh) C. Agardh, м – *Nitzschia inconspicua* Grunow, н – *Navicula tripunctata*, о – *N. capitatoradiata*, п – *N. trivialis* Lange-Bertalot, р, с – различные виды диатомей.

Таблица 3. Значимые ($p \leq 0.05$) коэффициенты корреляции удельного видового богатства (S) и числа доминирующих видов (S_d) альгоценозов бентали и факторов водной среды

Альгоценозы бентали	S			S_d		
	Ст. 1–5	Ст. 6–10	Ст. 1–10	Ст. 1–5	Ст. 6–10	Ст. 1–10
Эпипелон	Elect (–0.79)	–	Transp (0.62) Temp (0.61)	pH (–0.72)	–	Temp (–0.59) Elect (–0.51)
Эпилитон	–	Transp (0.73) Elect (–0.67)	Transp (0.47)	–	–	–
Эпифитон	Temp (0.60) pH (0.68)	–	Temp (0.56)	S (0.50) Temp (0.60)	–	–
Все альгоценозы	Elect (–0.41) pH (0.51)	Temp (0.40)	Transp (0.27) Temp (0.55) Elect (0.26)	–	–	pH (0.24)

Примечание. Elect – электропроводность, pH – активная реакция среды, Temp – температура, Transp прозрачность.

активностью (правый берег, соответственно 0.56, 0.53 и 0.26). Это можно рассматривать как проявление определенной пространственной дифференциации альгоценозов бентали в более устойчивых условиях среды. При этом, судя по коэффициентам вариации (C_v), температура и электропроводность оказались более выравненными в правобережном потоке реки (соответственно $C_v = 6$ и 11%), чем в левобережном (31 и 19%), а прозрачность и активная реакция среды – наоборот (соответственно 30 и 27% в право- и 7 и 24% в левобережье). Корреляционный анализ связи основных флористических параметров сообществ (S , S_d) с некоторыми важнейшими факторами среды обитания (табл. 3) показал, что характеристики, суммарные для всех альгоценозов, сильнее связаны с температурой ($r = 0.55$) и меньше – с прозрачностью, электропроводностью и pH воды (0.26–0.27). Для видового богатства эпифитона и эпипелона более значимый параметр – температура воды, а ее прозрачность – для эпипелона и эпилитона. Количество доминантов бентосных сообществ для всего массива станций продемонстрировало незначительную отрицательную связь с температурой и электропроводностью воды (эпипелон), а для перечня всех сообществ – очень слабую, но достоверную связь с pH водных масс. Слабая связь удельного видового богатства с числом доминантов проявилась только в сообществах эпифитона правобережных станций реки, в левобережье этот показатель не коррелировал ни с видовым богатством, ни с основными факторами местообитания.

Выводы. Таким образом, высокое разнообразие состава альгофлоры, показатели количественного развития доминантов, их значимые индикаторные свойства позволяют надежно и адекватно оценить экологическое состояние и качество воды исследованной водной экосистемы. Состав альгоценозов бентали устьевого

участка р. Оки (198 ВВТ) сформирован диатомовыми (56.3%), зелеными водорослями (39.7) и цианопрокариотами (4.0), что свойственно и другим крупным эвтрофированным рекам умеренной зоны. Низкое разнообразие цианобактерий – следствие начала вегетационного периода. Богатство альгофлоры сформировано эврибионтными представителями мезотрофных и эвтрофно-гипертрофных вод из родов: *Scenedesmus* (39 ВВТ), *Nitzschia* (14), *Navicula* (8), *Fragilaria* (7), *Gomphonema* (7), *Tetrastrum* (6), *Monoraphidium* (6), *Pediasstrum* (4) и др. Наряду с обитателями дна и обрастаний (*Navicula*, *Nitzschia*, *Gomphonema*, *Ulnaria*, *Cocconeis*, *Oscillatoria*), к значимым с ценологических позиций компонентам сообществ относятся типичные планктеры (*Stephanodiscus*, *Aulacoseira*, *Melosira*), что отражает генетические связи альгофлоры потамали и прибрежной бентали. Снижение интенсивности внешних нарушений (гидродинамика) на фоне роста температуры и прозрачности воды при отсутствии биогенного лимитирования способствует увеличению интегрального видового богатства бентосных альгоценозов, в основном, за счет диатомовых, и росту показателей обилия доминантов, способствуя их заметной пространственной дифференциации вдоль берегов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа осуществлена в рамках выполнения научно-исследовательских работ Института биологии и биомедицины Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского “Исследование структуры и динамика растительного покрова Нижегородского Поволжья в условиях антропогенной трансформации территории и изменения климата” (34.29.35, 2019–2023).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляева П.Г. 2014. Состав и структура фитоперифитона реки Сылва (Пермский край) // Бот. журн. Т. 99. № 8. С. 903.
- Владимирова К.С. 1978. Фитомикробентос Днепра, его водохранилищ и Днепроовско-Бугского лимана. Киев: Наук. думка.
- Водоросли. Справочник. 1989. Киев: Наук. думка.
- Джамалов Р.Г., Никаноров А.М., Решетняк О.С. и др. 2017. Воды бассейна Оки: химический состав и источники загрязнения // Вода и экология. № 3. С. 114.
- Комулайнен С.Ф. 2003. Методические рекомендации по изучению фитоперифитона в малых реках. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Комулайнен С.Ф. 2004. Фитоперифитон рек Республики Карелия // Бот. журн. Т. 89. № 3. С. 18.
- Комулайнен С.Ф. 2005. Структура и функционирование фитоперифитона в малых реках Восточной Фенноскандии: Дис. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург. 257 с.
- Комулайнен С.Ф. 2019. Фитоперифитон реки Кемь и ее притоков (Республика Карелия, Россия) // Algologia. Т. 29. № 2. С. 155.
- Левадная Г.Д. 1986. Микрофитобентос реки Енисей. Новосибирск: Наука.
- Метелева Н.Ю. 2013. Структура и продуктивность фитоперифитона водоемов бассейна Верхней Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок.
- Метелева Н.Ю., Девяткин В.Г. 2005. Формирование и продуктивность перифитона Рыбинского водохранилища: состав и обилие // Биология внутр. вод. № 2. С. 56.
- Неврова Е.Л., Снигирева А.А., Петров А.Н. и др. 2015. Руководство по изучению морского микрофитобентоса и его применению для контроля качества среды. Севастополь: Н. Орианда.
- Оксиюк О.П., Давыдов О.А. 2011. Санитарно-гидробиологическая характеристика водных экосистем по микрофитобентосу // Гидробиол. журн. Т. 47. № 4. С. 66.
- Оханкин А.Г. 1998. Видовой состав фитопланктона как показатель условий существования в водотоках разного типа // Ботан. журн. Т. 83. № 9. С. 1.
- Оханкин А.Г., Андриянова Н.В., Максимова В.А. и др. 2015. Динамика гидрохимического состава вод нижнего течения р. Оки // Вода: химия и экология. № 5. С. 15.
- Оханкин А.Г., Хедауриа Т. 2019. Диатомовые водоросли как компонент донных альгоценозов устьевого участка реки Оки // Вопросы современной альгологии. № 2 (20). С. 60. URL: <http://algology.ru/1494>.
- Станиславская Е.В. 2006. Структура перифитона как показатель экологического состояния притоков Ладожского озера и реки Невы // Оценка экологического состояния рек бассейна Ладожского озера по гидрохимическим показателям и структуре гидробиоценозов. Санкт-Петербург: Лема. С. 91.
- Трифонов И.С. 1990. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Ленинград: Наука. Ленингр. отделение.
- Хедауриа Т.М., Оханкин А.Г. 2021. Диатомовые водоросли альгоценозов бентали как показатели качества воды устья р. Оки (Россия) // Принципы экологии. № 3. С. 99. <https://doi.org/10.15393/j1.art.2021.11583>
- Царенко П.М. 1990. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. Киев: Наук. думка.
- Ács É., Kiss K. 1993. Effects of the water discharge on periphyton abundance and diversity in a large river (River Danube, Hungary) // Hydrobiologia. V. 249. P. 125.
- Allan J.D., Castillo M.M. 2007. Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters. New York: Chapman and Hall. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5583-6>
- Bere T., Tundisi J.G. 2010. Biological monitoring of lotic ecosystems: the role of diatoms // Brazilian J. Biology. V. 70. P. 493.
- Biggs B.J.F., Smith R.A. 2002. Taxonomic richness of stream benthic algae: Effect of flood disturbance and nutrients // Limnol., Oceanogr. V. 47. № 4. P. 1175.
- Boix D., Garcia-Berthou E., Gascon S. et al. 2010. Response of community structure to sustained drought in Mediterranean rivers // J. Hydrol. V. 383. P. 135.
- Chaïb N., Tison-Rosebery J. 2012. Water quality assessment and application of the biological diatom index in the Kebir-East wadi, Algeria // African J. Aquat. Sci. V. 37. № 1. P. 59.
- European Communities. 2000. European Communities Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23 October 2000 establishing a framework for Community action in the field of water policy // Official Journal of the European Communities, 43 (L327) (2000).
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2019. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org>.
- Laplace-Tretyure C., Peltre M.C., Lambert E. et al. 2014. Guide pratique de détermination des algues macroscopiques d'eau douce et de quelques organismes hétérotrophes. Version électronique (pdf) // Les Éditions d'Irstea Bordeaux, Cestas.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org>.
- Rivers of Europe. 2021. Netherlands: Elsevier.
- Rusanov A.G., Stanislavskaya E.V., Ács É. 2012. Periphytic algal assemblages along environmental gradients in the rivers of the Lake Ladoga basin, Northwestern Russia: implication for the water quality assessment // Hydrobiologia. V. 695. P. 305.
- Tang T.S., Niu D. Dudgeon. 2013. Responses of epibenthic algal assemblages to water abstraction in Hong Kong streams // Hydrobiologia. V. 703. P. 225.

Composition and Structure of Benthic Algae of a Large Eutrophic River. I. Taxonomic Characteristics and Dominant Species of Communities (Oka River, Russia)

T. Khedairia¹, *, A. G. Okhapkin¹, and D. G. Fukina²

¹*Lobachevsky University, Institute of Biology and Biomedicine, Department of Botany and Zoology, Nizhny Novgorod, Russia*

²*Lobachevsky University, Institute of Chemistry, Nizhny Novgorod, Russia*

**e-mail: khedairia.ta@gmail.com*

The species composition and taxonomic structure of the benthic algae of the mouth of a large eutrophic-hypertrophic river in the period after the recession of the flood are characterized. In a comparative aspect, the features of these indicators in the communities of microphytobenthos of soft soils, periphyton of stony substrates and aquatic macrophytes are determined. The dominant complexes of algae are identified, their spatial and substrate heterogeneity is determined. Relationships between floristic parameters (specific species richness, number of dominant community species) and some environmental factors (transparency, electrical conductivity, water temperature and pH) have been established.

Keywords: benthic algae, algaeflora, taxonomic structure, dominant species, spatial heterogeneity, environmental factors, estuary Oka

**ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС,
ФИТОПЕРИФИТОН**

УДК 582.26+581.9

**ЦЕНТРИЧЕСКИЕ ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ *Coscinodiscaceae*
(р. ОБЬ, РОССИЯ)**© 2022 г. С. И. Генкал^{а, *}, А. Н. Шаров^{а, б}^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, Россия^б*AquaBioSafe*, Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия

*e-mail: genkal@ibiw.ru

Поступила в редакцию 28.03.2022 г.

После доработки 28.04.2022 г.

Принята к публикации 12.05.2022 г.

С помощью сканирующей электронной микроскопии выявило 23 вида и формы центрических диатомовых водорослей из родов *Aulacoseira*, *Cyclostephanos*, *Cyclotella*, *Discostella*, *Minidiscus*, *Shionodiscus*, *Skeletonema*, *Stephanodiscus*, *Thalassiosira* в том числе ряд новых для флоры р. Обь (*Aulacoseira pusilla*, *Minidiscus proschkinae*, *Stephanodiscus hashiensis*). Проведена ревизия видового списка этой группы водорослей с учетом современных представлений о систематическом положении отдельных видов, разновидностей и форм, 10 таксонов сведены в синонимику и 12 переведены в другие роды. Уточненный видовой список включает 45 видов, разновидностей и форм из 19 родов.

Ключевые слова: Обь, фитопланктон, центрические диатомовые водоросли, электронная микроскопия, ревизия

DOI: 10.31857/S0320965222050084**ВВЕДЕНИЕ**

Первые сведения по водорослям р. Обь опубликованы в конце 19-го века (цит. по: Куксн, 1964). В последующие годы на реке были проведены многочисленные гидробиологические исследования, включая и планктон (Солоневская, 1966, 1972; Куксн и др., 1972; Семенова, Алексюк, 1983, 1989; Семенова и др., 1989; Семенова, 1995, 2009; Семенова, Науменко, 2001 и др.). Альгологические исследования с помощью световой микроскопии верхнего, среднего и нижнего течения реки, Обской губы, Тазовской и Гыданской губ были продолжены и результаты обобщены в работе Науменко (1995), в том числе и по центрическим диатомовым водорослям – 47 видов, разновидностей и форм из 12 родов: *Acantoceros* – 1, *Actinocyclus* – 1, *Aulacoseira* – 15, *Chaetoceros* – 1, *Coscinodiscus* – 3, *Cyclostephanos* – 3, *Cyclotella* – 11, *Melosira* – 2, *Paralia* – 1, *Skeletonema* – 2, *Stephanodiscus* – 13, *Thalassiosira* – 5. Также опубликованный список водорослей включал данные электронно-микроскопического изучения фитопланктона реки (Генкал, Левадная, 1980; Генкал, Науменко, 1985; Генкал, Семенова, 1989), позволившие выявить новые преимущественно мелко-размерные виды для реки: *Aulacoseira ambigua* f. *curvata* (Skabitsch.) Genkal, *Cyclotella atomus* Hustedt, *C. meduanae* Germain, *C. pseudostelligera*

Hustedt, *Skeletonema potamos* (Weber) Hasle, *S. subsalsum* (A. Cleve) Hasle, *Stephanodiscus delicatus* Genkal, *S. invisitatus* Hohn et Hellerman, *S. makarovae* Genkal, *S. minutulus* (Kutzing) Cleve et Moller, *S. triporus* Genkal et Kuzmin var. *triporus*, *S. triporus* var. *volgensis* Genkal, *Thalassiosira guillardii* Hasle, *T. pseudonana* Hasle et Heimdal. В последующие годы исследования реки продолжились. Результаты электронно-микроскопического изучения материалов из р. Обь выявили новые для ее флоры виды: *Cyclotella comensis* Grunow, *C. vorticosa* A. Berg, *Puncticulata radiosa* (Lemmermann) Håkansson, *Stephanodiscus neoastraea* Håkansson et Hickelemend. Casper, *Thalassiosira nordenskiöldii* Cleve (Genkal, Romanov, 2012). Из последних публикаций, основанных на данных световой микроскопии, можно привести работы (Митрофанова, 2016; Михайлова, 2020; Баженова, Барсукова, 2021; Скоробогатова и др., 2021, Barsukova et al., 2021), в одной из них дан новый для реки вид *Melosira undulata* (Баженова, Барсукова, 2021).

Цель исследования – использовать методы электронной микроскопии для ревизии видового состава центрических диатомовых водорослей р. Обь, учитывая современные представления по систематике отдельных таксонов.

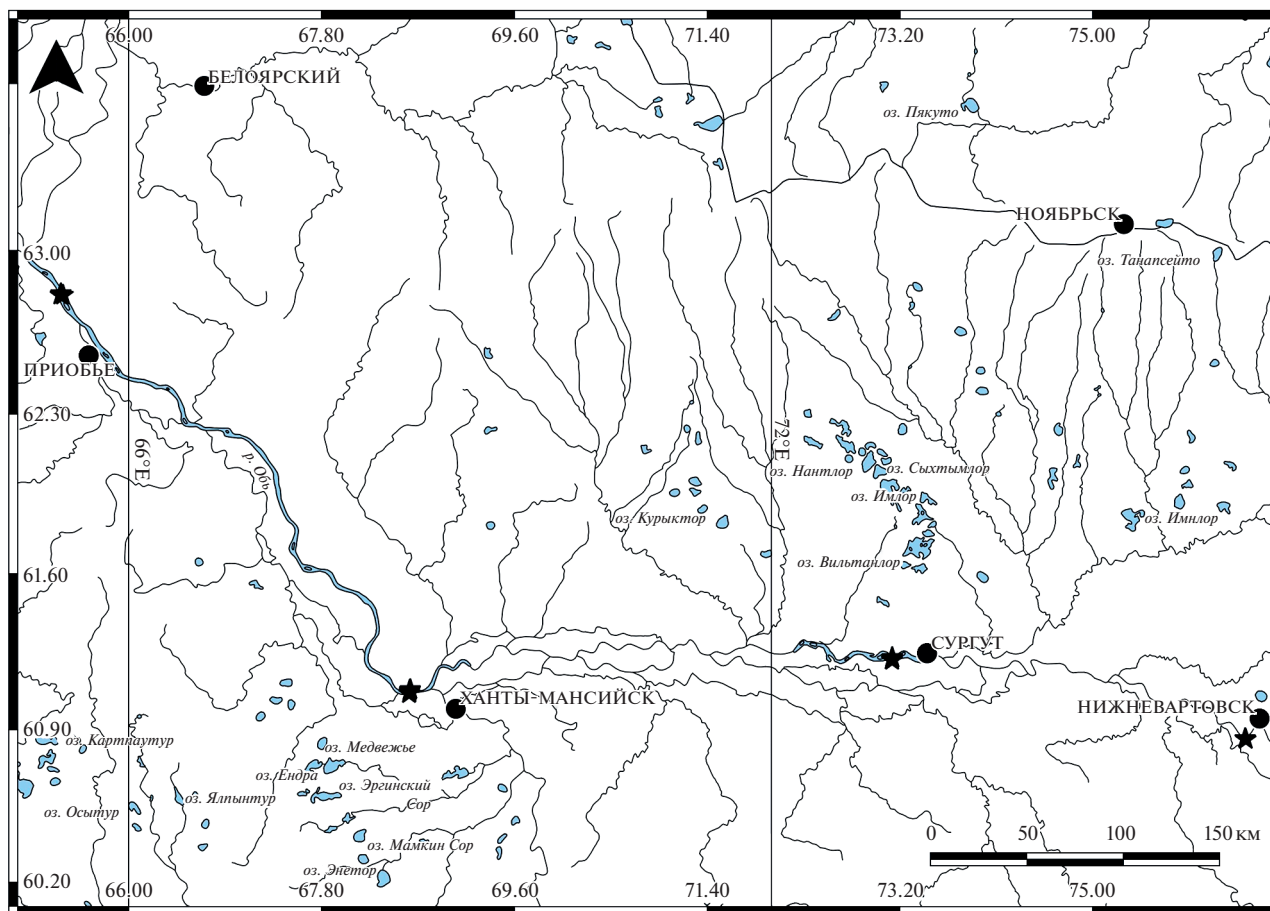


Рис. 1. Карта-схема расположения станций. ★ — место взятия проб.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом послужили пробы фитопланктона на р. Обь, собранные 18–25 июля 2021 г. батометром Рутнера на четырех створах среднего течения в районах: г. Нижневартовск, г. Сургут, с. Белогорье и пос. Приобье (рис. 1).

Створки диатомей освобождали от органического вещества методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Приготовленные препараты изучали в сканирующем электронном микроскопе JSM-6510LV. Суспензию очищенных створок наносили на столики и высушивали при комнатной температуре, напыление золотом проводили в напылительной установке Eiko IB 3. Препарат створок представлен в коллекции С.И. Генкала (Институт биологии внутренних вод РАН).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Выявлено 23 таксона центрических диатомовых водорослей, в том числе, новые (выделены *) для флоры реки. Их краткие диагнозы с оригинальными иллюстрациями приведены ниже.

Aulacoseira ambigua (Grunow) Simonsen f. *ambigua* (рис. 2а). Створки диаметром 3.1–15.7 мкм, высотой 7.9–13.7 мкм, 14–20 рядов ареол в 10 мкм и 20 ареол в 10 мкм ряда.

A. ambigua f. *japonica* Tuji et D.M. Williams (Syn.: = *Aulacoseira ambigua* f. *japonica* (F. Meister) Tuji et D.M. Williams) (рис. 2б). Створки диаметром 3.7–4.3 мкм, высотой 15–21.3 мкм, 20 рядов ареол в 10 мкм и 20 ареол в 10 мкм ряда.

A. granulata (Ehrenberg) Simonsen (рис. 2в). Створки диаметром 3.0–8.6 мкм, высотой 13–13.6 мкм, 20 рядов ареол в 10 мкм и 20 ареол в 10 мкм ряда.

**A. pusilla* (F. Meister) Tuji et Houki (рис. 2г). Створки диаметром 5.0–6.5 мкм, высотой 1.7–3.0 мкм, 20–35 рядов ареол в 10 мкм и 30–35 ареол в 10 мкм ряда.

Пресноводный планктонный вид, ранее зафиксирован для р. Обь как *A. subarctica* (Genkal, Romanov, 2012, Fig. 2: 9).

A. subarctica (O. Müller) Haworth (рис. 2д). Створки диаметром 4–8 мкм, высотой 5–8.6 мкм, 20 рядов ареол в 10 мкм и 20–30 ареол в 10 мкм ряда.

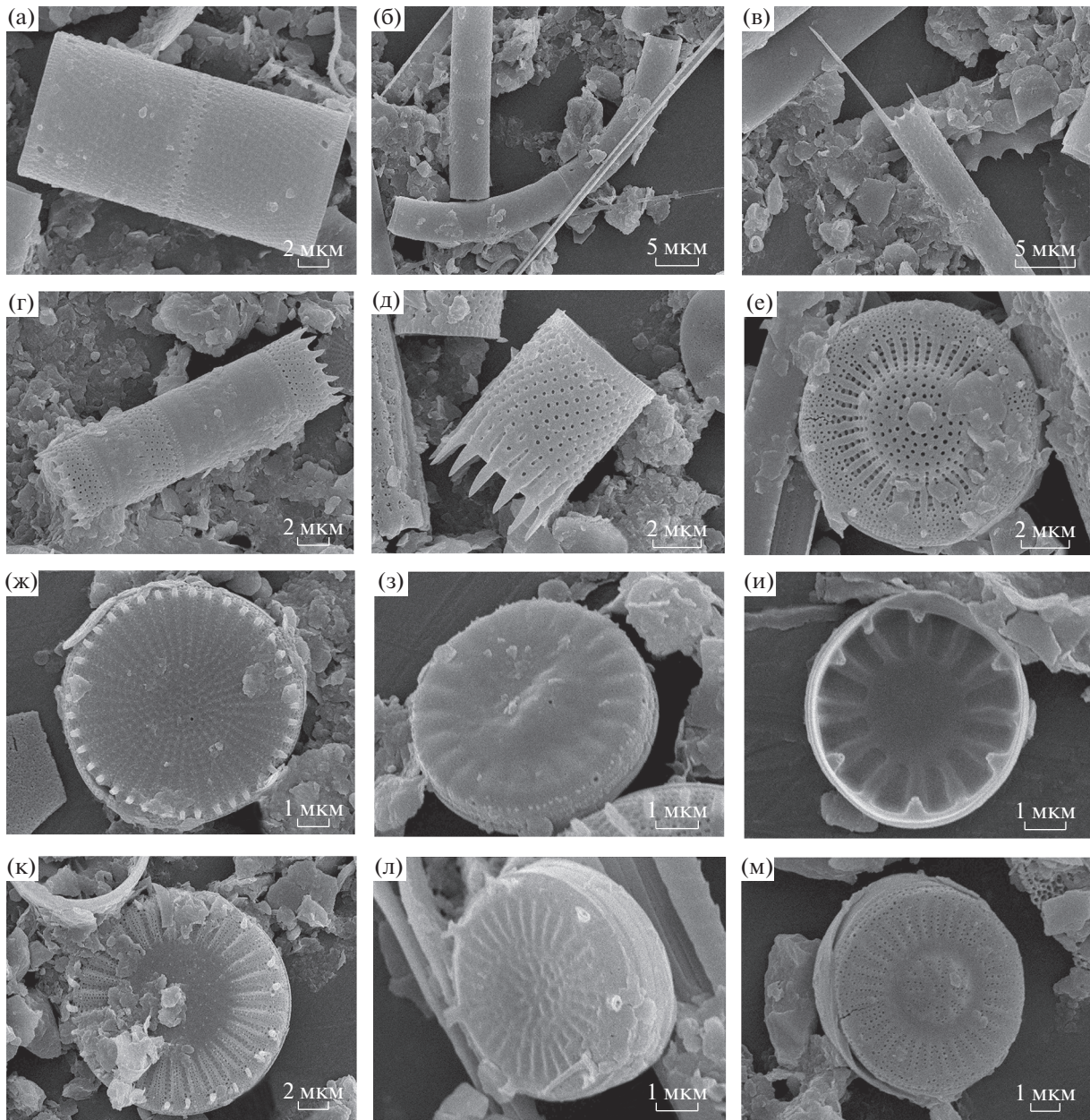


Рис. 2. Электронные микрофотографии (СЭМ) створок: а – *Aulacoseira ambigua* f. *ambigua*, б – *A. ambigua* f. *japonica*, в – *A. granulata*, г – *A. pusilla*, д – *A. subarctica*, е – *Cyclostephanos dubius*, ж – *C. invisitatus*, з – *Cyclotella atomus* var. *atomus*, и – *C. meduanae*, к – *C. meneghiniana*, л – *Discostella pseudostelligera*, м – *D. stelligera*. а–з, к–м – наружная поверхность створки; и – внутренняя.

Cyclostephanos dubius (Fricke) Round (рис. 2е). Створки диаметром 7.5–17 мкм, штрихов 12–16 в 10 мкм.

C. invisitatus (Hohn et Hellerman) Theriot, Stoermer et Håkansson (рис. 2ж). Створки диаметром 4.8–12 мкм, штрихов 12–16 в 10 мкм.

Cyclotella atomus Hustedt var. *atomus* (рис. 2з). Створки диаметром 4.8–6 мкм, штрихов 12–16 в 10 мкм.

C. meduanae Germain emend. Genkal (рис. 2и). Створки диаметром 5–7 мкм, штрихов 12 в 10 мкм.

C. meneghiniana Kützing (рис. 2к). Створки диаметром 9.3–26.7 мкм, штрихов 7–8 в 10 мкм.

Discostella pseudostelligera (Hustedt) Houk et Klee emend. Genkal (рис. 2л). Створки диаметром 3.7–5 мкм, штрихов 30 в 10 мкм.

D. stelligera (Cleve et Grunow) Houk et Klee (рис. 2м). Створки диаметром 6.5–9.4 мкм, штрихов 18–20 в 10 мкм.

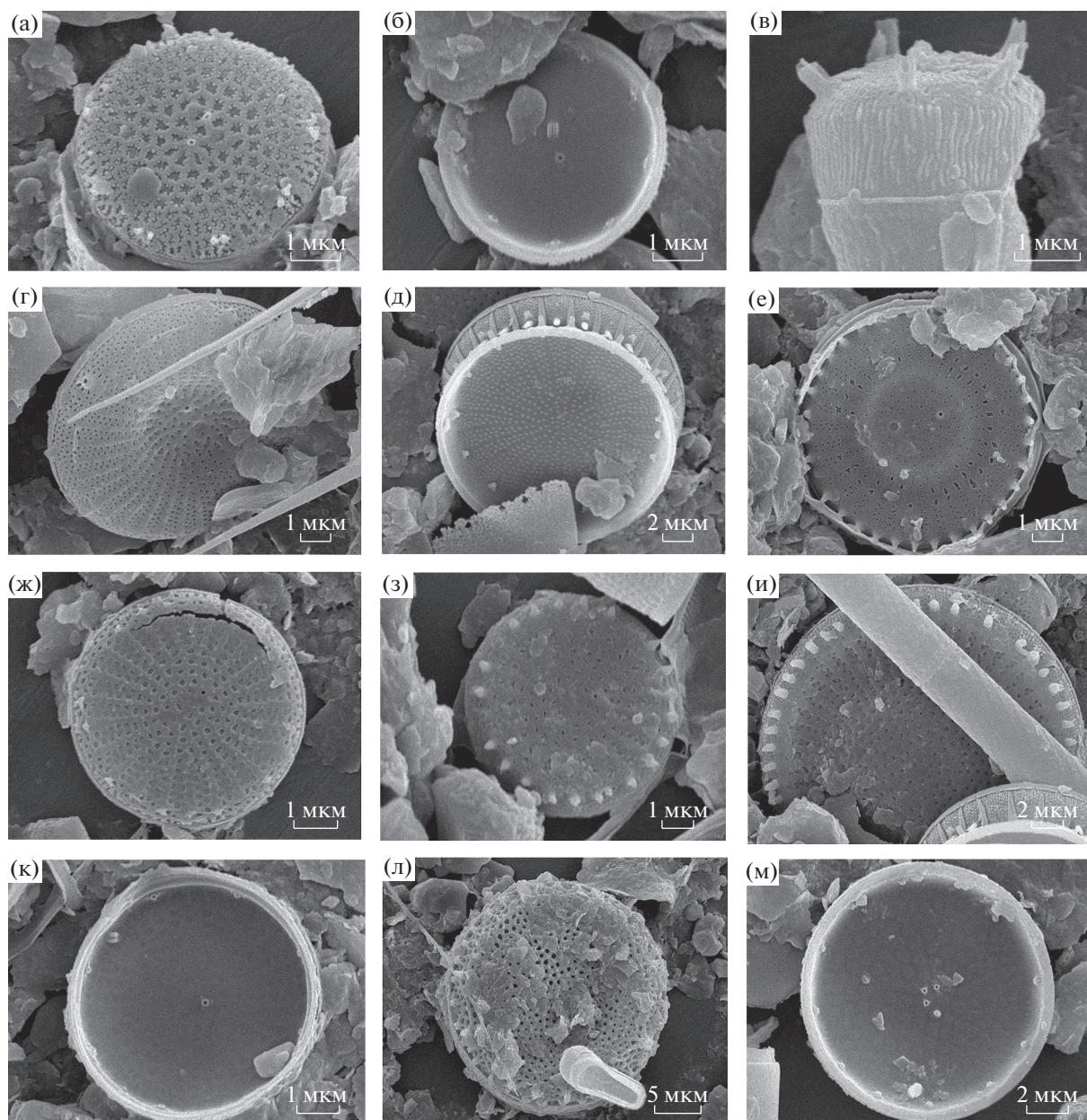


Рис. 3. Электронные микрофотографии (СЭМ) створок: а, б – *Minidiscus proschkinae*, в – *Skeletonema potamos*, г – *Stephanodiscus delicatus*, д – *S. hantzschii*, е – *S. hashiensis*, ж – *S. makarovae*, з – *S. minutulus*, и – *S. neoastraea*, к – *S. triporus*, л – *Thalassiosira lacustris*, м – *Shionodiscus* sp. а, в, г, е–и, л – наружная поверхность створки; б, д, к, м – внутренняя.

**Minidiscus proschkinae* (Makarova) J.S. Park & J.H. Lee (Syn.: *Thalassiosira proschkinae* Makarova) (рис. 3а, 3б). Створки диаметром 5.1–5.5 мкм, краевых выростов на створке 9–11.

Солоновато-водный и пресноводный бореальный вид.

**Shionodiscus* species (рис. 3м). Створка диаметром 11.8 мкм, краевых выростов 5 в 10 мкм.

Skeletonema potamos (Weber) Hasle (рис. 3в). Створки диаметром 3.5–3.5 мкм, краевых выростов на створке 4–6.

Stephanodiscus delicatus Genkal (рис. 3г). Створки диаметром 7.6–8.5 мкм, штрихов 8–12 в 10 мкм.

S. hantzschii Grunow (рис. 3д). Створки диаметром 6.5–11.4 мкм, штрихов 18–20 в 10 мкм.

**S. hashiensis* H. Tanaka (рис. 3е). Створки диаметром 7.6–8.5 мкм, штрихов 8–12 в 10 мкм.

Пресноводный планктонный вид.

S. makarovae Genkal (рис. 3ж). Створки диаметром 3.7–5.7 мкм, штрихов 20 в 10 мкм.

S. minutulus (Kützing) Cleve et Möller (рис. 3з). Створки диаметром 7.8 мкм, штрихов 16 в 10 мкм.

S. neoastraea Håkansson et Nickel emend. Casper, Scheffler et Augsten (рис. 3и). Створки диаметром 13–21 мкм, штрихов 10–12 в 10 мкм.

S. triporus Genkal et Kuzmin emend. Genkal, K. T. Kiss et Ács (рис. 3к). Створки диаметром 4.7–8.9 мкм, штрихов 14–20 в 10 мкм.

Thalassiosira lacustris (Grunow) Hasle emend. Genkal (рис. 3л). Створка диаметром 23.3 мкм, краевых выростов 5 в 10 мкм.

Проведенное исследование выявило несколько интересных водорослей, новых для флоры р. Обь: *Aulacoseira pusilla* описана из Японии (Houk et al., 2017), *Minidiscus proshkinvae* известен из Азовского и Каспийского морей (Макарова, 1988), *Stephanodiscus hashiensis* описан из Японии (Houk et al., 2014). В настоящее время зарегистрировано 15 видов, разновидностей и форм рода *Aulacoseira* (Науменко, 1995), ко многим из них требуются комментарии. Название *A. ambigua* (Grun.) f. *curvata* (Skabitsch.) Genkal невалидно, поскольку базионим (*Melosira ambigua* (Grun.) O. Mull. morph. *curvata* Skabitsch.), на основе которого описана эта комбинация, невалиден (morph. не имеет номенклатурного значения и отсутствует латинский диагноз) (Turland et al., 2018: Art. 4, 34.1, Art. 36.2).

Aulacoseira distans встречается преимущественно в ископаемом состоянии (Houk et al., 2017), в водоемах и водотоках России не отмечена (Генкал и др., 2020). Вероятно, речь идет о сходной по морфологии *A. subarctica*, которая зарегистрирована в р. Обь. Разновидность *A. distans* var. *alpigena* (Grunow) Simonsen получила ранг самостоятельного вида *A. alpigena* (Grunow) Krammer, относится к мелкоразмерным, трудно определяемым в световом микроскопе (СМ) видам (Houk et al., 2017; Генкал и др., 2020). Электронно-микроскопические исследования не выявили этот вид в р. Обь (Генкал, Левадная, 1980; Генкал, Науменко, 1985; Генкал, Семенова, 1989; Usoltseva, Likhoshway, 2007; Генкал, Romanov, 2012), так что находка *A. alpigena* в реке требует подтверждения. Разновидность *A. distans* var. *lirata* (Ehrenberg) Betsche также изменила ранг на видовой – *A. lirata* (Ehrenberg) Ross (Houk et al., 2017; Генкал и др., 2020). По данным электронной микроскопии, этот вид в р. Обь не зарегистрирован (Генкал, Левадная, 1980; Генкал, Науменко, 1985; Генкал, Семенова, 1989; Usoltseva, Likhoshway, 2007; Генкал, Romanov, 2012), и его находка требует подтверждения.

A. granulata f. *curvata* (Grunow) Simonsen рассматривается в качестве морфотипа и поэтому не имеет таксономического ранга (Krammer, Lange-Bertalot, 1991).

A. italica f. *curvata* Pantoscek приводится как *A. italica* f. *curvata* (Pantoscek) Davydova (Давыдова, Моисеева, 1992), но в ряде основных систематических сводок она отсутствует (Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Houk et al., 2017; Генкал и др., 2020). Следует отметить, что в ряде публикаций *A. italica* приводится в качестве вида, доминирующего или вегетирующего в течение всего вегетационного сезона (Науменко, 1996; Скоробогатова и др., 2021). Вероятно, в данном случае вид неточно идентифицирован. Специальные исследования по каскаду волжских водохранилищ показали, что при определении этого вида с помощью световой микроскопии *A. ambigua* принимают за *A. italica* (Генкал, 1995).

Некоторые виды из списка сведены в синонимы к типовым разновидностям: *A. granulata* var. *angustissima* (O. Müller) Simonsen, *A. islandica* var. *helvetica* (Müller) Simonsen, *Cyclostephanos dubius* var. *dispersus* A. Cleve-Euler, *C. dubius* var. *radiosus* A. Cleve-Euler. *Cyclotella kuetzingiana* Thwaites сведена в синонимы к *C. meneghiniana* Kützing, *C. operculata* (Agardh) Kützing – к *C. distinguenda* Hustedt (Houk et al., 2017; Генкал и др., 2020), *Actinocyclus ehrenbergii* Ralfs – к *A. octonarius* Ehrenberg, *Thalassiosira bramaputrae* (Ehrenberg) Håkansson et Locker – к *T. lacustris* (Grunow) Hasle (Houk et al., 2017; Генкал и др., 2020).

Ряд видов переведен в другие роды: *Coscinodiscus commutatus* Grunow – в *Coscinodiscopsis commutata* (Grunow) E.A. Saret et I. Sunesen, *Cyclotella comta* (Ehrenberg) Kützing – в *Handmannia comta* (Ehrenberg) Kociolek et Khursevich emend. Genkal, *Cyclotella kuetzingiana* var. *radiosa* Fricke – в *Pantocsekiella kuetzingiana* var. *radiosa* (Fricke) Taşkın & Alp, *Cyclotella pseudostelligera* Hustedt – в *Discostella pseudostelligera* (Hustedt) Houk et Klee, *Cyclotella stelligera* Cleve et Grunow – в *Discostella stelligera* (Cleve et Grunow) Houk et Klee, *Melosira sulcata* (Ehrenberg) Cleve – в *Paralia sulcata* (Ehrenberg) Cleve, *Paralia arenaria* (D. Moore) Moiseyeva – в *Ellerbeckia arenaria* (D. Moore ex Ralfs) Dorofeyuk et Kulikovski, *Thalassiosira guillardii* Hasle – в *Conticribra guillardii* (Hasle) K. Stachura-Suchoples et D.M. Williams, *Thalassiosira weissflogii* (Grunow) Fryxell et Hasle – в *Conticribra weissflogii* (Grunow) K. Stachura-Suchoples et D.M. Williams (algaebase, Houk et al., 2010, 2014, 2017; Генкал и др., 2020).

По данным электронной микроскопии, для р. Обь приводятся *Stephanodiscus alpinus* Hustedt и *S. rotula* (Kützing) Hendeу (Генкал, Семенова, 1989, рис. 3:6; 4:1, 2). Согласно современным представлениям, на этих иллюстрациях дан другой вид – *S. neoastraea*, позднее этот вид зафиксирован в реке (Генкал, Romanov, 2012).

Разновидность *Stephanodiscus rotula* var. *intermedius* Fricke отсутствует в литературных источниках (Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Houk et al., 2014;

Генкал и др., 2020) и algaebase. *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusilla* Grunow сведен в синонимику к *S. minutulus* (Kützing) Cleve et Möller, *S. hantzschii* f. *tenius* (Hustedt) Håkansson et Stoermer – к типовой форме, *S. triporus* var. *volgensis* Genkal – тоже к типовой разновидности (Генкал и др., 2020).

Ранее по результатам электронно-микроскопического изучения материалов из р. Обь, обнаружены виды, новые для реки, в том числе *Cyclotella vorticosa* A. Berg и *Puncticulata radiosa* (Lemmermann) Håkansson (Genkal, Romanov, 2012). *Cyclotella vorticosa* в настоящее время сведена в синонимику к *Pantocsekiella schumannii* (Grunow) K.T. Kiss et Ács, *Puncticulata radiosa* – к *Handmannia comta* (Генкал и др., 2020).

Проведенная ревизия центрических диатомовых водорослей позволила уточнить их внутривидовой список: *Acanthoceras zachariasii* (Brun) Simonsen, *Actinocyclus octonarius* Ehrenberg, *Aulacoseira ambigua* (Grunow) Simonsen f. *ambigua*, *A. ambigua* f. *japonica* Tuji et D.M. Williams, *A. granulata* (Ehrenberg) Simonsen, *A. islandica* (O. Müller) Simonsen, *A. italica* (Ehrenberg) Simonsen, *A. lirata* (Ehrenberg) Ross, *A. pusilla* (F.Meister) Tuji et Houki, *A. subarctica* (O. Müller) Haworth, *A. valida* (Grunow) Krammer, *Chaetoceros mitra* (Bailey) Cleve, *Conticribrilla guillardii* (Hasle) K. Stachura-Suchoples et D.M. Williams, *C. weissflogii* (Grunow) K. Stachura-Suchoples et D.M. Williams, *Coscinodiscopsis commutata* (Grunow) E.A. Sar et I. Sunesen, *Coscinodiscus argus* Ehrenberg, *Cyclostephanos dubius* (Fricke) Round, *C. invisitatus* (Hohn et Hellerman) Theriot, Stoermer et Håkansson, *Cyclotella atomus* Hustedt var. *atomus*, *C. distinguenda* Hustedt, *C. meduanae* Germain emend. Genkal, *C. meneghiniana* Kützing, *Discostella pseudostelligera* (Hustedt) Houk et Klee, *D. stelligera* (Cleve et Grunow) Houk et Klee, *Ellerbeckia arenaria* (D. Moore ex Ralfs) Dorofeyuk et Kulikovski, *Handmannia comta* (Ehrenberg) Kociolek et Khursevich emend. Genkal, *Melosira varians* Agardh, *M. undulata* (Ehrenberg) Kützing, *Minidiscus proschkinae* (Markarova) J.S. Park & J.H. Lee, *Pantocsekiella kuetzingiana* var. *radiosa* (Fricke) Taşkin & Alp, *P. schumannii* (Grunow) K.T. Kiss et Ács, *Paralia sulcata* (Ehrenberg) Cleve, *Shionodiscus* sp., *Skeletonema potamos* (Weber) Hasle, *Sk. subsalsum* (Cleve-Euler) Bethge, *Stephanodiscus binderanus* (Kützing) Krieger, *S. delicatus* Genkal, *S. hantzschii* Grunow, *S. hashiensis* H. Tanaka, *S. makarova* Genkal, *S. minutulus* (Kützing) Cleve et Möller, *S. triporus* Genkal et Kuzmin emend. Genkal, K.T. Kiss et Ács, *Thalassiosira baltica* (Grunow) Ostefeld, *Th. lacustris* (Grunow) Hasle emend. Genkal, *Th. nordenskiöldii* Cleve.

Выводы. В фитопланктоне р. Обь выявлено 23 вида и формы центрических диатомовых водорослей из восьми родов, в том числе ряд новых для флоры реки. Ревизия литературных и собственных данных позволила уточнить системати-

ческое положение >20 таксонов центрических диатомовых водорослей и дать новый видовой список, представленный 45 видами, разновидностями и формами из 19 родов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Р.М. Гогореву (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН) за консультации по номенклатурным вопросам.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме № 121051100099-5 и при финансовой поддержке Правительства Тюменской обл. по проекту Западно-Сибирского межрегионального научно-образовательного центра № 89-ДОН (2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баженова О.П., Барсукова Н.Н. 2021. Новые и редкие виды водорослей в планктоне реки Оби // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Т. 20. № 1. С. 41.
<https://doi.org/10.14258/pbssm.2021008>
- Балонов И.М. 1975. Подготовка водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов. Москва: Наука. С. 87.
- Генкал С.И., Куликовский М.С., Кузнецова И.В. 2020. Определитель диатомовых водорослей России. Ярославль: Филигрань.
- Генкал С.И. 1995. О распространении в волжских водохранилищах некоторых представителей диатомовых водорослей рода *Aulacoseira* Thw // Тез. докл. Четвертой Всерос. конф. по водным растениям. Борок: Ин-т биологии внутр. вод РАН. С. 86.
- Генкал С.И., Левадная Г.Д. 1980. Новые данные к флоре диатомовых водорослей реки Оби // Новости систематики низших растений. Т. 17. С. 3.
- Генкал С.И., Науменко Ю.В. 1985. Новые данные к флоре диатомовых водорослей Оби и Иртыша // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Ленинград. № 65. С. 16.
- Генкал С.И., Семенова Л.А. 1989. Материалы к флоре водорослей (Bacillariophyta) Обского Севера // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. Вып. 305. С. 43.
- Давыдова Н.Н., Мусеева А.И. 1992. Род *Aulacoseira* Thw // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. II. Вып. 1. Ленинград: Наука. С. 76.
- Куксн М.С. 1964. Обзор изученности альгофлоры реки Оби // Водоросли и грибы Западной Сибири. Новосибирск: Наука. Вып. 8. Ч. 1. С. 13.
- Куксн М.С., Левадная Г.Д., Попова Т.Г., Сафонова Т.А. 1972. Водоросли Оби и ее поймы // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР. Ч. 2(4). С. 3.
- Макарова И.В. 1988. Род *Thalassiosira* Cl. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. II. Вып. 1. Ленинград: Наука. С. 58.
- Митрофанова Е.Ю. 2016. Фитопланктон Нижней Оби, Обской и Гыданской губ летом 2015 года // Изв. Алтайского отделения русского географического общества. № 3(42). С. 61.

- Михайлов В.В. 2020. Оценка современного экологического состояния Новосибирского водохранилища по показателям развития фитопланктона: Дис. ... канд. биол. наук. Тюмень: Гос. аграрный ун-т.
- Науменко Ю.В. 1995. Водоросли фитопланктона реки Оби. Препринт. Новосибирск. 55 с.
- Науменко Ю.В. 1996. Фитопланктон реки Оби: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск: Центр. сиб. ботан. сад СО РАН.
- Семенова Л.А. 1995. Фитопланктон Обской устьевой области и оценка его возможных изменений при изъятии части речного стока // Гидробионты Обского бассейна в условиях антропогенного воздействия. Л.: Изд-во ГосНИОРХ. Вып. 327. С. 113.
- Семенова Л.А. 2009. Многолетние исследования фитопланктона Нижней Оби // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. № 9. С. 163.
- Семенова Л.А., Алексюк В.А. 1983. Фитопланктон нижнего течения р. Оби // Биология и экология гидробионтов экосистемы Нижней Оби. Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР. С. 32.
- Семенова Л.А., Алексюк В.А. 1989. Изученность альгофлоры Обского Севера // Гидробиологическая характеристика водоемов Урала. Свердловск: Уральский науч. центр. С. 23.
- Семенова Л.А., Лелеко Т.И., Алексюк В.А. 1989. Сток планктона Нижней Оби // Изучение реки Оби и ее притоков в связи с хозяйственным освоением Западной Сибири. Ленинград: Росрыбхоз. Вып. 305. С. 56.
- Семенова Л.А., Науменко Ю.В. 2001. Новые данные к альгофлоре Нижней Оби и ее эстуария // Вестник экологии лесоведения и ландшафтоведения. Вып. 1. С. 131.
- Скоробогатова О.Н., Гонтажеская Е.Н., Москалева А.С. 2021. Фитопланктон реки Обь в районе города Сургут // Современная наука: актуальные проблемы теории и практики. Серия: Естественные и технические науки. № 07. С. 34–38. <https://doi.org/10.37882/2223-2966.2021.07.28>
- Солоневская А.В. 1966. Сток фитопланктона Нижней Оби // Гидростроительство и рыбное хозяйство в Нижней Оби. Тюмень: Научно-исслед. ин-т рыб. хоз-ва. С. 77.
- Солоневская А.В. 1972. Продуктивность фитопланктона южной части Обской губы и низовий Оби // Водоросли и грибы Западной Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Сибирск. отделение АН СССР. Вып. 2. Ч. 2 (4). С. 131.
- Barsukova N.N., Bazhenova O.P., Kolesnichenko L.G. 2021. Phytoplankton as an indicator of the current ecological status of the Ob River // Acta Biologica Sibirica. V. 7. P. 573. <https://doi.org/10.3897/abs.7.e79236>
- Genkal S.I., Romanov R.E. 2012. Centric Diatoms (Centrophyceae, Bacillariophyta) in water courses and bodies of water in southeast of West Siberian Plain and Polar Ural // Contemp. Probl. Ecol. V. 5. № 4. P. 399. <https://doi.org/10.1134/S199542551204004X>
- Houk V., Klee R., Tanaka H. 2010. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions. Part III. Stephanodiscaceae. A. *Cyclotella*, *Tertiarius*, *Discostella*. Fottea 10 (Supplement).
- Houk V., Klee R., Tanaka H. 2014. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions. Part IV. Stephanodiscaceae B. *Stephanodiscus*, *Cyclostephanos*, *Pliocenicus*, *Hemistephanos*, *Stephanocostis*, *Mesodictyon* & *Spaticribra*. Fottea.14 (Supplement).
- Houk V., Klee R., Tanaka H. 2017. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions. Second emended edition of Part I and II. Melosiraceae, Orthoseraceae, Paraliaceae and Aulacoseiraceae. Fottea 17 (Supplement).
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991. Bacillariophyceae. Teil 3: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart; N.Y.: Gustav Fischer.
- Turland N.J., Wiersma J.H., Barrie F.R. et al. 2018. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. Regnum Vegetabile 159. Glashütten: Koeltz Botanical Books. <https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- Usoltseva M.V., Likhoshway E.V. 2006. The fine structure of frustula in the species of the genus *Aulacoseira* Thw. (Bacillariophyta) from the Ob' River // Int. J. Algae. V. 8(4). P. 378. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v8.i4.70>

Centric Diatoms of the Ob River

S. I. Genkal¹, * and A. N. Sharov^{1, 2}

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

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

*e-mail: genkal@ibiw.ru

This scanning electron microscopy study of phytoplankton from the Ob River has revealed 23 species and forms of centric diatoms from the genera *Aulacoseira*, *Cyclostephanos*, *Cyclotella*, *Discostella*, *Minidiscus*, *Shionodiscus*, *Skeletonema*, *Stephanodiscus*, and *Thalassiosira*, including new to the flora of the river (*Aulacoseira pusilla*, *Minidiscus proschkinae*, *Stephanodiscus hashiensis*). Based on the modern conception of the systematic position of individual species, varieties and forms, the revision of the species list of this group of algae has been carried out. Ten species have been reduced to synonymy and twelve transferred to other genera. The updated species list includes 45 species, varieties and forms from 19 genera.

Keywords: Ob River, phytoplankton, centric diatoms, electron microscopy, revision

**ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС,
ЗООПЕРИФИТОН**

УДК 574.583;595.18(28:47)

**СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ВИДА-ВСЕЛЕНЦА *Kellicottia bostoniensis*
(Rotifera, Brachionidae) В ГОРОДСКИХ ОЗЕРАХ**© 2022 г. Т. В. Золотарева^а, *, Д. Е. Гаврилко^а, В. С. Жихарев^а,
Е. С. Обедиентова^а, Г. В. Шурганова^а^аНациональный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского,
Нижний Новгород, Россия

*e-mail: tanyakuklina.nn@yandex.ru

Поступила в редакцию 05.02.2022 г.

После доработки 15.04.2022 г.

Принята к публикации 05.05.2022 г.

Анализ сезонной динамики трансконтинентального вселенца *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) и родственного аборигенного вида *K. longispina* (Kellicott, 1879) в озерах г. Нижний Новгород показал, что пик обилия вида-вселенца приходится на осенний сезон, аборигенного – на летний. Установлена обратная зависимость численности *K. bostoniensis* – от температуры воды, численности *K. longispina*, от общей численности зоопланктона. Выявлена прямая зависимость обилия вселенца от содержания сульфатов, гидрокарбонатов и аммония.

Ключевые слова: сезонная динамика, зоопланктон, *Kellicottia bostoniensis*, *K. longispina*, городские озера

DOI: 10.31857/S0320965222050266

ВВЕДЕНИЕ

Изучение закономерностей сезонной динамики зоопланктона проводится с начала прошлого века (Hutchinson, 1967). Накоплен огромный материал, позволивший сформировать ряд моделей сезонной сукцессии планктона в озерах (Sommer et al., 1986, 2012). Однако, в литературе недостаточно сведений о сезонном развитии чужеродных видов зоопланктона в новых местообитаниях, вселение которых приводит к изменению пищевых сетей, структуры и динамики биологических сообществ (Kondoh, 2003; Leuven et al., 2017; Oliveira et al., 2019). Яркий пример планктонного вида-вселенца в водных объектах Европы и Южной Америки – североамериканская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908). К настоящему времени накоплен ряд работ, посвященных изучению распространения, экологических предпочтений и морфологической изменчивости *K. bostoniensis* в водоемах и водотоках Европейской России (Лазарева, Жданова, 2014; Zhdanova et al., 2016, 2019; Shurganova et al., 2017, 2021; Золотарева и др., 2021). Вместе с тем, детальных сведений о сезонных изменениях его численности в сообществах зоопланктона крайне мало. Некоторыми авторами отмечается пик развития вида в озерах в июле и августе (Arnemo et al., 1968; Zhdanova et al., 2016;

Arcifa et al., 2020). В малых водотоках Нижегородской области и в Камском водохранилище массовое развитие *K. bostoniensis* приурочено к осени (Крайнев и др., 2018; Гаврилко и др., 2019). Согласно данным исследований зоопланктона озер г. Нижний Новгород, проведенных в летний период 2000-х гг., в комплекс доминантов оз. Парковое входил аборигенный вид *K. longispina* (Экологическое..., 2005). *Kellicottia bostoniensis* впервые зарегистрирована в этом озере летом 2019 г., ее доля в общей численности зоопланктона составляла 3.3% (Обедиентова и др., 2020). В оз. Сортировочное вселенец также обнаружен в 2019 г., он входил в число субдоминантов сообщества (Обедиентова и др., 2021). Широкое распространение вселенца в бассейне Средней Волги и его большой адаптационный потенциал ставит задачу изучения сезонного развития *K. bostoniensis* в динамике сообществ зоопланктона в разряд актуальных.

Цель работы – анализ сезонной динамики *K. bostoniensis* в городских разнотипных озерах и влияния на вид факторов среды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проведены с 26 мая по 27 октября 2020 г. в пелагиали озер Парковое и Сортировочное, расположенных на территории г. Нижнего Новгорода. Озера относятся к гидрокарбонатному классу, группе кальция. Площадь водного

Сокращения: ЕС – электропроводность; TSI_{SD} – индекс трофического состояния.

зеркала оз. Парковое (координаты 56°23' с.ш., 43°84' в.д.) 8.9 га, берег озера сильно изрезан и обрывист. Водоем имеет искусственное происхождение, дно преимущественно песчаное, местами – глинистое, максимальная глубина 6 м. В летний сезон озеро служит территорией рекреации. Заполнение водой происходит исключительно за счет грунтового питания, осадков и поверхностного плоскостного стока. Озеро бессточное, притоки в него отсутствуют (Экологическое..., 2005). На основании расчета индекса трофического состояния (TSI_{SD}), разработанного Р. Карлсоном (Carlson, 1977), с использованием показателей прозрачности, определенной по диску Секки, установлено изменение трофического статуса водоема в течение вегетационного периода от олиготрофного до мезотрофного.

Акватория оз. Сортировочное (координаты 56°28' с.ш., 43°83' в.д.) занимает площадь 23 га. Озеро представляет измененный мелиорацией водоем, образовавшийся на месте болотного массива, созданный для понижения уровня грунтовых вод на территориях Заречной части г. Нижний Новгород. Водоем используется в рекреационных целях, максимальная глубина 11.3 м, имеет сток (Экологическое ..., 2005). Трофический статус озера, оцененный на основании индекса трофического состояния (TSI_{SD}) (Carlson, 1977), в течение вегетационного периода – мезотрофный.

Пробы зоопланктона отбирали планктонной сетью Джели (диаметр входного отверстия 18 см, размер ячеек 70 мкм) путем процеживания столба воды от дна до поверхности. В каждую дату из водоема брали по три пробы и фиксировали 4%-ным формалином. Камеральную обработку проб проводили общепринятыми методами (Методические..., 1982).

Прозрачность воды определяли по диску Секки, электропроводность, температуру, pH – мультипараметрическим зондом YSI Pro 1030, содержание растворенного в воде кислорода – анализатором MARK-302M. Гидрохимический анализ воды озер проводили в лаборатории хроматографии, масс-спектрометрии и элементного анализа Научно-исследовательского института химии Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского, где определены концентрации гидрокарбонатов, аммония, нитратов, нитритов, сульфатов, хлоридов, фосфатов, железа, марганца, меди, кальция, кремния, взвешенных веществ.

Связи между факторами среды и численностью родственных видов *K. bostoniensis* и *K. longispina* определяли с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена (Шитиков, Розенберг, 2013) в программной среде R (R Core Team, 2015).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В течение периода исследований зарегистрировано значительное изменение большинства гидрохимических и гидрофизических параметров озер (табл. 1). Водоемы характеризовались нейтральной – слабощелочной реакцией (pH 7.32–8.4). Прозрачность воды в оз. Сортировочное была невысокой (1.2–2.6 м), отмечено повышенное содержание железа (≤ 1.1 мг/л). В оз. Парковое наблюдали хорошую прозрачность воды (2.2–4.1 м) и концентрацию железа (≤ 0.6 мг/л).

В оз. Сортировочное в период с 26 мая по 22 июля численность вселенца была низкой, доминировал аборигенный вид *K. longispina* (табл. 2, рис. 1). В дальнейшем численность чужеродного вида *K. bostoniensis* увеличивалась и с 3 августа по 27 октября он доминировал в сообществе, при этом плотность аборигенного вида значительно снижалась (табл. 2, рис. 1). Наибольшее относительное обилие *K. longispina* (>40%) зафиксировано 7 июля, *K. bostoniensis* (>48%) – 29 сентября. Пик общей численности зоопланктона (403 тыс. экз./м³) отмечен 22 июля при наибольшей в течение вегетационного периода температуре воды (26.7°C) и концентрации кислорода (10.6 мг/л). В число доминантов в это время, наряду с *K. longispina*, входил *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1776). В период минимального количественного развития зоопланктона (80 тыс. экз./м³) в сентябре при температуре 15°C и самой низкой в течение вегетационного периода концентрации кислорода (8.3 мг/л) доминировали вселенец *Kellicottia bostoniensis* и *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851).

В оз. Парковое развитие родственных видов рода *Kellicottia* происходило аналогичным образом: с 9 июня по 3 августа отмечалось низкое обилие *K. bostoniensis* и высокое *K. longispina*, который входил в число доминантов и субдоминантов сообщества (табл. 2, рис. 1).

В течение вегетационного периода численность вселенца увеличивалась, к концу августа – началу сентября коловратка вошла в число субдоминантов, 13 октября вид доминировал в сообществе зоопланктона озера. Максимальная доля *K. longispina* в общей численности зоопланктона (>10%) зафиксирована 24 июня, *K. bostoniensis* (>12%) – 13 октября. Пик развития зоопланктона в озере наблюдали 1 сентября (349.2 тыс. экз./м³) при температуре воды 21.2°C и концентрации растворенного кислорода 9.2 мг/л, доминировали веслоногие раки ювенильных стадий. При снижении температуры воды до 14°C и содержания кислорода до 7.7 мг/л к 29 сентября общая численность зоопланктона снизилась и достигла минимального значения (118.5 тыс. экз./м³). В число доминантов в это время входили ракообразные ювенильных стадий, *Eudiaptomus gracilis* Sars, 1863 и *Keratella cochlearis*. Хотя в оз. Парковое макси-

Таблица 1. Гидрофизические и гидрохимические параметры изучаемых озер с 26 мая по 27 октября 2022 г.

Показатель	оз. Сортировочное	оз. Парковое
	min–max	
Температура (Temp), °C	7.4–26.7	7.1–26.8
Водородный показатель (pH)	7.3–8.4	7.5–8.3
Электропроводность (Cond)	255.0–275.0	300.0–318.0
Прозрачность (Trp), м	1.2–2.6	2.2–4.1
Содержание кислорода (O), мг/л	8.3–10.8	6.8–15.1
Гидрокарбонаты (HCO), мг/л	26.0–100.0	34.0–79.0
Хлориды (Cl), мг/л	25.0–29.0	47.0–60.0
Взвешенные вещества (VV), мг/л	3.0–37.0	3.0–19.0
Сульфаты (SO ₄), мг/л	12.0–17.0	22.0–26.0
Нитраты (NO ₃), мг/л	0.2–0.8	0.2–0.9
Нитриты (NO ₂), мг/л	0.2	0.2
Железо (Fe), мг/л	0.05–1.1	0.05–0.60
Аммоний (NH ₄), мг/л	0.05–2.0	0.05–0.21
Медь (Cu), мг/л	<0.03	<0.01
Кремний (Si), мг/л	0.05–2.3	0.05–0.13
Марганец (Mn), мг/л	0.02–0.10	0.01–0.08
Кальций (Ca), мг/л	20.0–36.0	14.0–31.0

Примечание. Приведен диапазон значений (min–max).

Таблица 2. Доля видов *Kellicottia bostoniensis* и *K longispina* в общей численности зоопланктона в исследованных озерах

Дата отбора проб	оз. Сортировочное		оз. Парковое	
	$N_{K. bost.}/N_{tot}, \%$	$N_{K. long.}/N_{tot}, \%$	$N_{K. bost.}/N_{tot}, \%$	$N_{K. long.}/N_{tot}, \%$
26.05.	<1.0	22.9	–	8.6
09.06	<1.0	20.3	<1.0	5.3
24.06	<1.0	34.4	<1.0	10.4
07.07	2.3	40.3	<1.0	6.7
22.07	2.3	27.3	<1.0	2.3
03.08	12.0	<1.0	<1.0	<1.0
18.08	23.1	<1.0	1.0	<1.0
01.09	17.5	2.9	2.3	<1.0
16.09	25.1	<1.0	4.2	<1.0
29.09	48.7	<1.0	4.1	<1.0
13.10	27.9	5.9	12.6	1.6
27.10	17.2	8.2	7.1	2.5

Примечание. $N_{K. bost.}/N_{tot}$ – доля *K. bostoniensis* в общей численности зоопланктона; $N_{K. long.}/N_{tot}$ – доля *K. longispina* в общей численности зоопланктона.

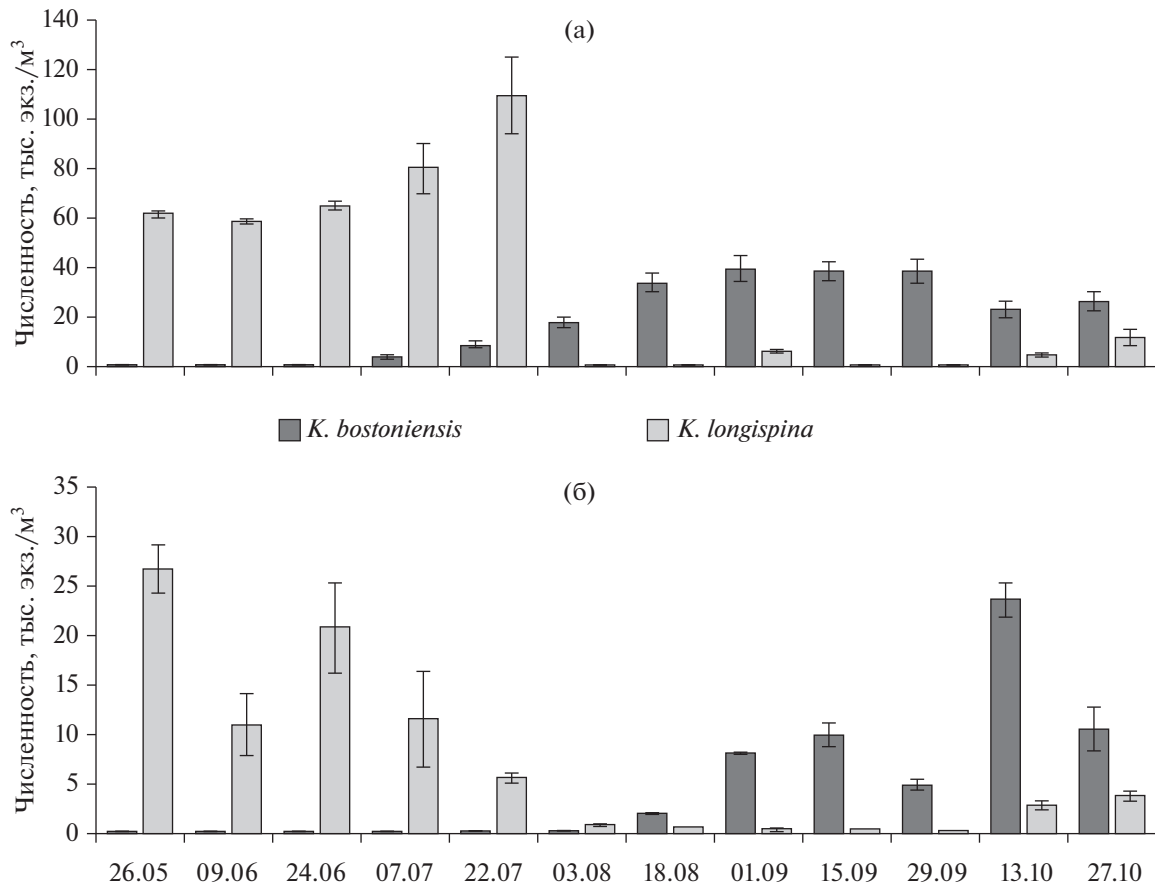


Рис. 1. Сезонная динамика численности коловраток *Kellicottia bostoniensis* и *Kellicottia longispina* в озерах Сортировочное (а) и Парковое (б). По оси абсцисс – дата отбора проб в 2020 г.

мум обилия родственных видов *Kellicottia longispina* и *K. bostoniensis* не совпадал с максимумом и минимумом обилия зоопланктона, однако, наблюдалась тенденция преобладания аборигенного вида при более высокой численности сообщества весной и летом, вселенца – при наименьшей осенью.

Таким образом, родственные виды *K. longispina* и *K. bostoniensis* достигали наибольшего количественного развития в течение вегетационного периода в разное время (табл. 2, рис. 1).

В результате корреляционного анализа получена обратная связь численности вселенца с температурой воды ($r = -0.5, p = 0.013$), наибольшее обилие вида зафиксировано при температуре воды от 7 до 16°C осенью (рис. 2). Выявлена прямая связь численности *K. bostoniensis* с содержанием сульфатов ($r = 0.46, p = 0.024$), гидрокарбонатов ($r = 0.76, p < 0.001$), аммония ($r = 0.69, p < 0.001$), концентрации которых увеличивались в озерах к осеннему сезону (табл. 1, рис. 2). Также обнаружена обратная связь обилия *K. bostoniensis* с численностью *K. longispina* ($r = -0.5, p = 0.013$) и об-

щей численностью зоопланктона ($r = -0.52, p = 0.008$) (рис. 3).

Для аборигенного вида зарегистрирована отрицательная связь его обилия с электропроводностью воды ($r = -0.51, p = 0.012$), положительная – с концентрацией железа ($r = 0.41, p = 0.045$) и общей численностью зоопланктона ($r = 0.65, p = 0.001$) (рис. 4). Полученные зависимости полностью отражают сезонное изменение представленных факторов.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В водоемах России пик количественного развития вида-вселенца *Kellicottia bostoniensis* отмечен в июле, высокой численности в глубоководных озерах он достигал в нижних слоях водной толщи при температуре 5–12°C, в мелководных водоемах – при 15–20°C (Zhdanova et al., 2016). В озерах Скандинавии высокая численность *K. bostoniensis* зарегистрирована в диапазоне температуры воды 9–15°C, вид идентифицирован в составе зоопланктона с конца апреля до ноября, максимальная доля яйценосных самок отмечена

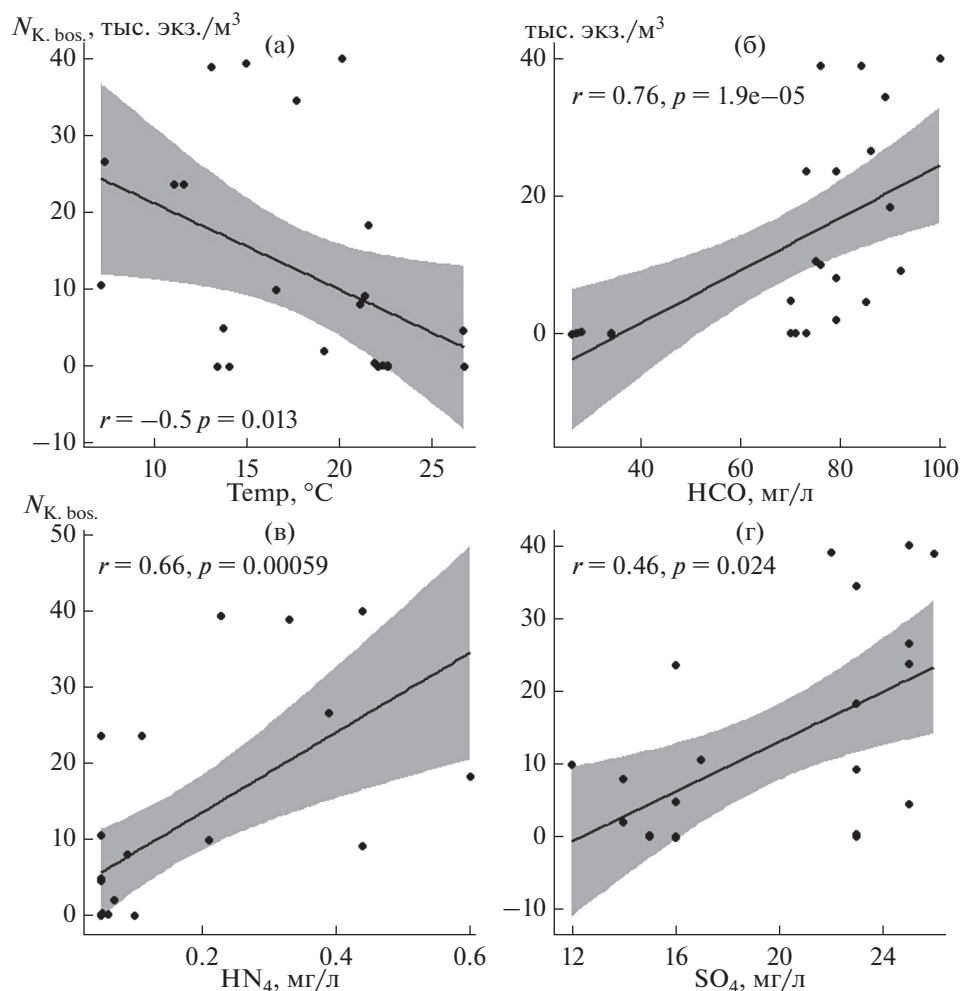


Рис. 2. Связь значений численности *Kellicottia bostoniensis* ($N_{K. bos.}$) с температурой воды (а), с концентрацией гидрокарбонатов (б), аммония (в), сульфатов (г).

в августе (Arnemo et al., 1968). Исследования обилия *K. bostoniensis*, проведенные в Выгозерском водохранилище (Карелия) в августе 2017 г., выявили его распространение на всей акватории, при этом численность вида достигала 100–780 экз./м³ (Сярки, 2019). Ряд исследований показал, что массового развития *K. bostoniensis* достигает в октябре при температуре 10–13°C (Иванова, Телеш, 2004; Крайнев и др., 2018; Гаврилко и др., 2019), что, вероятно, связано с увеличением биомассы нанопланктона, который служит источником питания вида-вселенца (Oliveira et al., 2019). В искусственном эвтрофном оз. Монте-Алегри (Monte Alegre, Бразилия) наибольшая численность *K. bostoniensis* зафиксирована в период с мая по ноябрь с максимумом обилия в июле и августе (до 40 тыс. экз./м³) при 18.2–23.1°C. Далее, с ноября по апрель при температуре воды >26°C его обилие значительно снижалось и было ≤5 тыс. экз./м³. Пик численности *K. bostoniensis* не совпадал пиком общей чис-

ленности зоопланктона. Установлено наибольшее обилие *K. bostoniensis* при низкой численности других видов коловраток, а также общей численности зоопланктона, что, по мнению авторов, объясняется развитием вида в период с наименьшей для него конкуренцией и минимальным влиянием хищников (Arcifa et al., 2020).

Полученная статистически значимая обратная зависимость между численностью *K. bostoniensis* и общей численностью зоопланктона свидетельствует о его развитии в период с наименьшей конкуренцией. Корреляционный анализ также показал, что при увеличении температуры численность вида-вселенца снижается, наибольшие значения отмечены при температуре воды 7–16°C, что согласуется с данными других исследователей (Arnemo et al., 1968; Крайнев и др., 2018). Осенью в воде исследованных озер наблюдали увеличение содержания сульфатов, гидрокарбонатов, аммония, связанное с увеличением стока

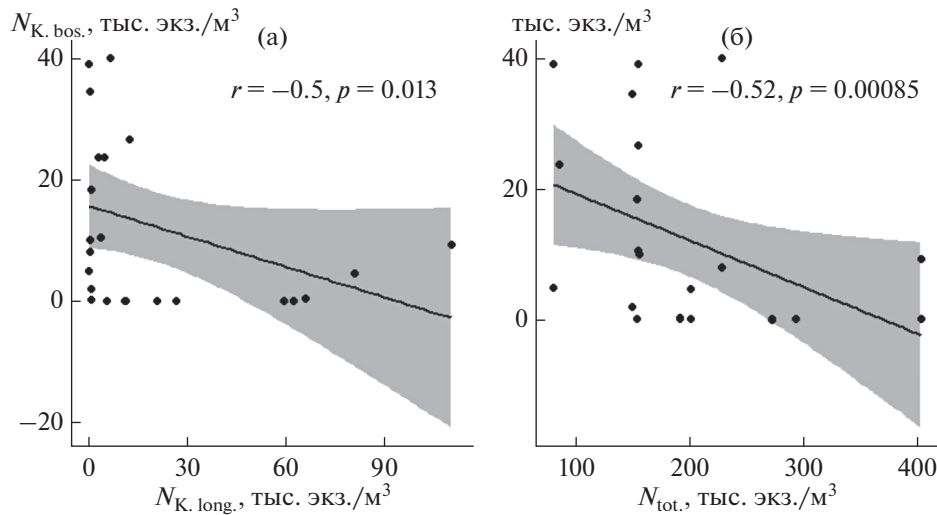


Рис. 3. Связь значений численности *Kellicottia bostoniensis* с численностью *Kellicottia longispina* (а) и общей численностью зоопланктона (б).

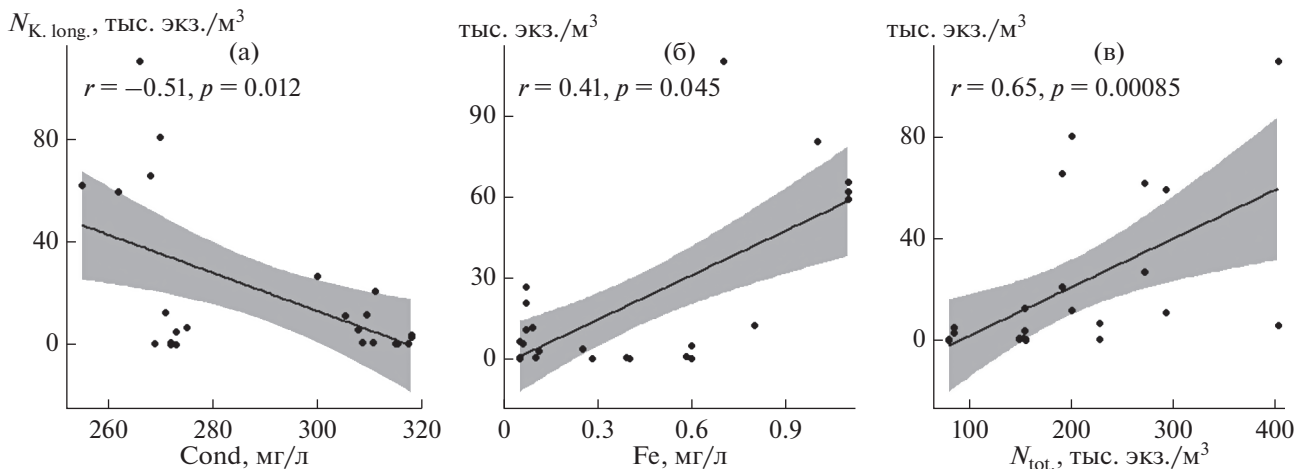


Рис. 4. Связь значений численности *Kellicottia longispina* с электропроводностью (а), с концентрацией железа (б) и общей численностью зоопланктона (в).

биогенных элементов и других веществ, а также их поступлением в результате внутриводоемных процессов (Фащевская и др., 2020). Вероятно, прямого стимулирующего влияния на обилие вселенца эти вещества не оказывают, но могут способствовать развитию автотрофных и гетеротрофных флагеллят, потребляемых *K. bostoniensis* (Oliveira et al., 2019).

Выводы. Независимо от особенностей сезонного развития зоопланктона в разнотипных озерах, динамика вселенца *K. bostoniensis* и родственного аборигенного вида *K. longispina* различаются: пик обилия чужеродного вида приходится на осенний сезон, нативного – на летний. Обилие *K. bostoniensis* имеет обратную связь с температурой воды, общей численностью зоопланктона и

численностью *K. longispina*, прямую – с содержанием сульфатов, гидрокарбонатов и аммония.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Федеральной программы стратегического академического лидерства Приоритеты 2030 (номер проекта Н-477-99_2021-2023).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гаврилко Д.Е., Ручкин Д.С., Колесников А.А. 2019. Особенности структурной организации сообществ зоопланктона зарослей высшей водной растительности (на примере водотоков Нижегородской области) // Тез. докл. XII съезда Гидробиол. об-ва

- при РАН. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН. С. 99.
- Золотарева Т.В., Шурганова Г.В., Кудрин И.А. и др. 2021. Морфологические характеристики *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водных объектах бассейна Средней Волги // Поволжский экол. журн. № 1. С. 16.
<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-1-16-34>
- Иванова М.Б., Телеш И.В. 2004. Сезонная и межгодовая динамика планктонных коловраток и ракообразных // Закономерности гидробиологического режима водоемов разного типа. Москва: Научный мир. С. 71.
- Крайнев Е.Ю., Целищева Е.М., Лазарева В.И. 2018. Американская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в Камском водохранилище (река Кама, Россия) // Биология внутр. вод. № 1. С. 55.
<https://doi.org/10.7868/S0320965218010072>
- Лазарева В.И., Жданова С.М. 2014. Американская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водохранилищах Верхней Волги // Биология внутр. вод. № 3. С. 63.
<https://doi.org/10.7868/S0320965214030115>
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. 1982. Ленинград: Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва.
- Обедиентова Е.С., Гаврилко Д.Е., Золотарева Т.В. 2020. Видовая структура сообществ зоопланктона некоторых озер заречной части Нижнего Новгорода // Биосистемы: организация, поведение, управление: Тез. докл. 73-й Всерос. с международным участием шк.-конф. молодых ученых (Нижний Новгород, 28–30 октября 2020 г.). Нижний Новгород: Университет Лобачевского. С. 153.
- Обедиентова Е.С., Гаврилко Д.Е., Золотарева Т.В. 2021. Редкие и чужеродные виды зоопланктона в озерах Нижнего Новгорода // Тез. докл. 74-й Всерос. с международным участием шк.-конф. молодых ученых “Биосистемы: организация, поведение, управление”. Нижний Новгород: Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского. С. 160.
- Сярки М.Т. 2019. Вселение американской коловратки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в Выгозерское водохранилище (Республика Карелия) // Рос. журн. биол. инвазий. № 3. С. 111.
- Фашцевская Т.Б., Полянин В.О., Кирпичников Н.В. 2020. Диффузное загрязнение водных объектов: источники, мониторинг, водоохранные мероприятия: Уч. пособие. Москва: ООО “Студия Ф1”.
- Шутиков В.К., Розенберг Г.С. 2013. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти: Кассандра.
- Экологическое состояние водных объектов Нижнего Новгорода. 2005. Нижний Новгород: Изд-во Нижегород. гос. ун-та.
- Arcifa M.S., de Souza B.B., de Moraes-Junior C.S. et al. 2020. Functional groups of rotifers and an exotic species in a tropical shallow lake // Scientific Reports. № 10.
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-71778-1>
- Arnemo R., Berzins B., Gronberg B., Mellgren I. 1968. The Dispersal in Swedish Waters of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet) (Rotatoria) // Oikos. V. 19. № 2. P. 351.
- Carlson R. 1977. A trophic index for lakes // Limnology and oceanography. V. 22 (2). P. 361.
- Hutchinson G.E. 1967. A Treatise on Limnology. V. 2. Introduction to Lake Biology and the Limnoplankton. N.Y.: Wiley.
- Kondoh M. 2003. Foraging adaptation and the relationship between food-web complexity and stability // Science. V. 299. P. 1388.
<https://doi.org/10.1126/science.1079154>
- Leuven R.S.E.W., Boggero A., Bakker E.S. et al. 2017. Invasive species in inland waters: from early detection to innovative management approaches // Aquatic Invasions. V. 12. № 3. P. 269–273.
<https://doi.org/10.3391/ai.2017.12.3.01>
- Oliveira F.R., Lansac-Tôha F.M., Meira B.R. et al. 2019. Effects of the exotic rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) on the microbial food web components // Aquat. Ecol. № 53. P. 581.
<https://doi.org/10.1007/s10452-019-09710-7>
- R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing / R Core Team. [URL: <http://www.R-project.org/>].
- Shurganova G.V., Gavrilko D.E., Il'in M.Iu. et al. 2017. Distribution of Rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in Water Bodies and Watercourses of Nizhny Novgorod Oblast // Rus. J. Biological Invasions. V. 8. № 4. P. 393.
<https://doi.org/10.1134/S2075111717040105>
- Shurganova G.V., Zolotareva T.V., Kudrin I.A. et al. 2021. Abundance of related species, *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) and *K. longispina* (Kellicott, 1879) (Rotifera: Brachionidae), in the zooplankton communities of the Pustynskaya lake-river system (Nizhny Novgorod Region) // Rus. J. Biological Invasions. V. 12. № 2. P. 219.
<https://doi.org/10.1134/S2075111721020107>
- Sommer U., Gliwicz Z.M., Lampert W., Duncan A. 1986. The PEG model of a seasonal succession of planktonic events in fresh waters // Arch. Hydrobiol. V. 106. P. 433.
- Sommer U., Adrian R., De Senerpont Domis L. et al. 2012. Beyond the Plankton Ecology Group (PEG) Model: Mechanisms driving plankton succession // Annu. Rev. Ecol. Evo. Syst. V. 43. P. 429.
<https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160251>
- Zhdanova S.M., Lazareva V.I., Bayanov N.G. et al. 2016. Distribution and ways of dispersion of American rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in waterbodies of European Russia // Rus. J. Biological Invasions. V. 7. № 4. P. 308.
<https://doi.org/10.1134/S2075111716040111>
- Zhdanova S.M., Lazareva V.I., Bayanov N.G. et al. 2019. Morphological Variability of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in Waterbodies of European Russia // Inland Water Biology. V. 12. P. 140.
<https://doi.org/10.1134/S1995082919020184>

Seasonal Dynamics of the Alien Species *Kellicottia bostoniensis* (Rotifera, Brachionidae) in the Zooplankton Communities of the Nizhny Novgorod Lakes

T. V. Zolotareva¹, *, D. E. Gavrilko¹, V. S. Zhikharev¹, E. S. Obedientova¹, and G. V. Shurganova¹

¹Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod, Nizhny Novgorod, Russia

*e-mail: tanyakuklina.nn@yandex.ru

An analysis of the seasonal dynamics of the transcontinental alien species *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) and the related native species *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879) showed that the abundance peak of the alien species occurs in the autumn season, while that of the native species occurs in the summer season. An inverse dependence of the abundance of *K. bostoniensis* on water temperature, the abundance of native *K. longispina*, the total abundance of zooplankton. A direct relationship between the abundance of the alien species and the content of sulfates, bicarbonates, and ammonium has been revealed.

Keywords: seasonal dynamics, zooplankton, *Kellicottia bostoniensis*, *K. longispina*, urban lakes

**ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС,
ЗООПЕРИФИТОН**

УДК 574.587(275.2):591

**МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ ЛЕТНЕГО ЗООПЛАНКТОНА
ИРИКЛИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (р. УРАЛ, РОССИЯ)**

© 2022 г. В. А. Колозин*

Саратовский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии,
Саратов, Россия

*e-mail: zaolog@mail.ru

Поступила в редакцию 03.07.2021 г.

После доработки 24.02.2022 г.

Принята к публикации 17.03.2022 г.

Исследован собранный в июле 2016–2020 гг. зоопланктон (Cladocera, Copepoda, Rotifera) Ириклинского водохранилища (р. Урал, Оренбургская обл.), а также меропланктон (велигеры моллюсков *Dreissena polymorpha*). Впервые приведен список (66 видов) летнего зоопланктона Ириклинского водохранилища. Выявлено 23 новых вида ракообразных и 12 – коловраток. Установлено, что >60% численности и 40–81% биомассы зоопланктона формировали Copepoda. Помимо их науплиев и младших копеподитов, составлявших значительную часть сообщества, доминировали *Thermocyclops oithonoides*, *Mesocyclops leuckarti*, *Brachionus calyciflorus*, *Asplanchna priodonta*, *Daphnia (D.) galeata*, *Eudiatomus graciloides* и *Polyarthra major*. Общая численность зоопланктона изменялась по участкам от 3.0 до 188.9 тыс. экз./м³. В 2020 гг. в общей численности и биомассе зоопланктона произошло заметное увеличение доли веслоногих ракообразных, с одновременным уменьшением биомассы ветвистоусых ракообразных. Численность велигеров, впервые обнаруженных в 2019 г., к лету 2020 г. увеличилась в 5 раз, биомасса – в 7 раз. В настоящее время продолжается эвтрофирование Ириклинского водохранилища, его трофический статус по показателям зоопланктона оценивается как эвтрофный, в отдельные годы как гипертрофный.

Ключевые слова: Ириклинское водохранилище, зоопланктон, состав, структура, обилие

DOI: 10.31857/S0320965222050163

ВВЕДЕНИЕ

Ириклинское водохранилище – самый крупный водоем в бассейне р. Урал и в пределах Оренбургской обл., созданный в верхнем течении реки в 1955 г. Водохранилище заполнялось в течение длительного периода. Проектный уровень в 245 м был достигнут лишь в 1966 г. Площадь водосбора при нормальном подпорном горизонте (НПГ) 36950 км², площадь водного зеркала 260 км², полезный объем 2.2 км³, средний годовой сток 2.21 км³, за половодье – 1.71 км³, протяженность с севера на юг >70 км (Балабанова, 1961; Исаев, Карпова, 1980).

По классификации К.К. Эдельштейна (1991), Ириклинское водохранилище отнесено к крупным сложным пойменно-долинным. Характерные для него берега – каменистые, отвесные и галечно-песчаные. Рельеф дна соответствует водоемам горного типа, с каменистыми грядами, скальными останцами, гольцами. Местами непосредственно от уреза воды начинаются отвесные

скалы. Над глубинами >10 м расположено 55.5% площади водного зеркала, максимальная глубина 36 м, средняя 12.5 м (Балабанова, 1961).

Зоопланктон Ириклинского водохранилища изучали с первых лет его существования (Нечаев, 1966; Соловых и др., 2003; Килякова, Лысенко, 2007; Малинина, 2011; Колозин и др., 2021). Вместе с тем надо отметить скудность имеющихся данных и недостаточную изученность долговременных тенденций в развитии зоопланктона и почти полное отсутствие сведений о современном состоянии летнего зоопланктона Ириклинского водохранилища.

Цель работы – провести анализ видового разнообразия, динамики состава и структуры летнего зоопланктона по данным ежегодных мониторинговых исследований 2016–2020 гг.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе использованы материалы ежегодных летних (июль) мониторинговых исследований, проводимых на Ириклинском водохранилище в пределах географических координат 51°40′–52°10′ с.ш.,

Сокращения: B_{200} – биомасса зоопланктона, N_{200} – численность зоопланктона.

58°38'–59°01' в.д. с 2016 г. по 2020 г., а также литературные данные за период 1963–2007 гг. Пробы зоопланктона отбирали в пелагиали и литорали на пяти плесах (Чапаевском, Софинском, Таналык-Суундукском, Приплотинном, а с 2018 г. и на Уртазымском) и в трех крупных заливах (Таналыкском, Суундукском и Соленом) на трех–шести станциях каждого участка. Сетку станций соотносили с предыдущими исследованиями (Нечаев, 1966; Соловых и др., 2003), что позволило сравнить полученные результаты. Всего собрано и проанализировано 135 проб.

Зоопланктон учитывали в тотальных пробах, отобранных сетью Джели (диаметр входного отверстия 15 см, сито с диагональю ячеек 105 мкм). Облавливали весь столб воды от дна до поверхности водоема. Собранные пробы фиксировали 4%-ным раствором формалина и просматривали в лаборатории под стереомикроскопом Микромед МС-2-ZOOM и биологическим микроскопом Биолам Р-14 с бинокулярной насадкой АУ-12. Биомассу зоопланктона рассчитывали исходя из средней массы и длины тела гидробионтов (Балушкина, Винберг, 1979; Ejsmont-Karabin, 1998; Кононова, 2018).

Доминантные виды выделялись при относительной численности или биомассе свыше 10% от общего состава зоопланктона или группы (Лазарева, 2020). Анализ встречаемости видов проводили по доле проб, в которых встречен вид, от общего числа проб. К широко распространенным относили виды, встреченные в >50% проб, к обычным – с встречаемостью 25–50%, к редким – <25% (Баканов, 1987). К единично встреченным относили виды, обнаруженные в <3% проб.

Зоогеографическое разделение видов приводили в соответствии с литературными источниками (Определитель..., 2010; Фомина, Сярки, 2019; Афонина, 2020; Коровчинский и др., 2021). Видовое богатство зоопланктона оценивали по количеству видов в списке и по числу видов в единичной пробе. Сходство состава и структуры сообществ определяли по индексу Серенсена (Шитиков, 2003). Для оценки трофического статуса водоема по зоопланктону использовали фаунистический коэффициент трофности (Е) (Мяэметс, 1980). Трофические группы зоопланктона (мирные, хищные, полифаги) выделяли с учетом способа захвата пищи (Лазарева, 2010; Чуйков, 2018; Гаврилко и др., 2020). Также применяли показатель структуры зоопланктона: отношения численности Cladocera и Sorepoda и биомасс Cyclopoida и Calanoida (Андронникова, 1996).

Прозрачность воды измеряли по диску Секки (Методика ..., 1975), минерализацию воды (ppm) – прибором HANNA HI98311, температуру и кислотность среды (рН) – влагозащищенным измерителем HANNA HI9125. Математическую обра-

ботку материала проводили в программах Excel 2019 и SPSS Statistica 17.0 (средняя арифметическая, стандартная ошибка средней, коэффициент ранговой корреляции Спирмена (уровень значимости во всех приведенных случаях соответствовал $p < 0.01$), коэффициент вариации, коэффициент детерминации R^2).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Условия обитания. Глубина на станциях (в точках) отбора проб изменялась от 0.5 до 33 м (в среднем 7.3 ± 0.5 м), на литорали 3.2 ± 1.4 м, в пелагиали 13.5 ± 7.7 м. Наиболее мелководный из всех обследованных участков – Уртазымский плес, а самый глубоководный – Приплотинный плес (табл. 1). Прозрачность воды в местах отбора проб варьировала от 0.4 до 3.0 м (1.5 ± 0.1 м), что соответствует уровню, характерному для эвтрофных и мезотрофных водоемов (Китаев, 2007). Минимальные среднесезонные показатели прозрачности (1.4 м) отмечены в 2018 и 2020 гг., максимальные (1.7 м) – в 2019 г. Показатель кислотности среды (рН) колебался в пределах 8.4–8.8. Температура воды в течение одной экспедиционной съемки изменялась по годам от 22.3 до 23.9°C (в среднем 23.3 ± 1.3 °C). Разница между самым холодным и самым теплым участком в каждую из съемок не превышала 3°C, и лишь в 2018 г. она достигала 6.2°C. Минимальные значения температуры в июле из года в год наблюдали в Таналык-Суундукском и Софинском плесах, за исключением 2018 г., когда минимум зафиксировали в Суундукском заливе. Максимальный прогрев воды до 28°C зафиксирован в 2018 г. на правом берегу Чапаевского плеса. В целом, более глубоководные участки водоема характеризовались большими значениями прозрачности и более низкими температурами (коэффициент корреляции Спирмена $r = 0.363$ и $r = -0.229$ соответственно). Значения минерализации по участкам приведены в табл. 1.

Среднегодовой уровень воды в период наших исследований изменялся по годам от 242.0 до 243.7 м, составляя в среднем за 5 лет 242.9 ± 0.1 м. В 2016 и 2020 гг. зарегистрирован максимальный перепад глубин (от минимума в марте до максимума в мае-июне) равный 3.1 м. В связи со снижением сработки уровня с 5–9 м в начальный период времени до <4 м в последние 5 лет, мы наблюдаем постепенное увеличение количества высшей водной растительности.

Состав и структура зоопланктона. В зоопланктоне Ириклинского водохранилища с 2016 по 2020 гг. обнаружено 66 таксонов, из них Cladocera – 24, Sorepoda – 10, Rotifera – 31 и представитель меропланктона – велигеры моллюсков *Dreissena polymorpha* (табл. 2). В зоогеографическом отношении видовой состав зоопланктона представлен космополитами (43%), палеарктами (31%) и го-

Таблица 1. Гидрофизические и гидрохимические показатели среды на участках отбора проб в летний период (июль) 2016–2020 гг.

Участок	Глубина, м	Температура, °С	Прозрачность, м	Кислотность pH	Минерализация, ppm
	2016–2020 гг.			2017–2019 гг.	2019–2020 гг.
Плесы					
Уртазымский	$2.5 \pm 0.2^*$	$25.2 \pm 1^*$	$0.5 \pm 0.1^*$	$8.5 \pm 0.1^{**}$	378 ± 87
	1.5–3.5	23.9–27.6	0.4–0.6	8.33–8.66	307–447
Чапаевский	5.2 ± 0.9	24.2 ± 2.2	0.8 ± 0.3	8.7 ± 0.3	336 ± 47
	3.0–11.0	22.3–28.5	0.5–1.6	8.32–8.94	301–374
Софинский	6.9 ± 1.7	22.6 ± 0.7	1.4 ± 0.4	8.8 ± 0.2	317 ± 41
	2.0–18.0	21.3–24.8	0.9–2.7	8.36–8.94	285–347
Таналык-Суундукский	9.3 ± 0.8	22.2 ± 0.9	2 ± 0.4	8.7 ± 0.1	329 ± 15
	2–23	20.3–25.0	1.5–3.0	8.3–8.8	316–343
Приплотинный	12.7 ± 1.5	23.2 ± 0.8	1.8 ± 0.4	8.7 ± 0.2	323 ± 18
	2.5–33.0	22.1–24.4	1.1–2.6	8.32–8.86	307–338
Заливы					
Таналыкский	7.1 ± 0.8	23.3 ± 0.9	1.9 ± 0.2	8.6 ± 0.1	330 ± 13
	2.0–14.0	22.2–24.8	1.6–2.6	8.3–8.8	320–343
Суундукский	6.3 ± 1.2	23 ± 0.8	1.6 ± 0.1	8.6 ± 0.2	334 ± 17
	0.5–14	21.6–25.0	0.6–2.0	8.12–8.7	321–425
Соленый	6.4 ± 1.4	23.7 ± 0.7	1.7 ± 0.4	8.5 ± 0.2	325.7 ± 14.6
	0.5–23.0	21.1–25.2	0.4–2.5	8.27–8.77	315–369

Примечание. Над чертой – средняя и ее ошибка, под чертой – min–max, “*” – данные 2018–2020 гг., “***” – данные 2018–2019 гг.

ларктами (26%). Лишь *Acanthocyclops americanus* относится к неарктам. Эвритопы составляли 41% от списка видов.

Обычны (встречаемость $\geq 25\%$) на большей части водохранилища ($\geq 60\%$ участков) шесть видов ветвистоусых ракообразных (*Bosmina* (*B.*) *longirostris*, гибрид *Bythotrephes brevis* *x B. cederstroemii*, *Chydorus sphaericus*, *Daphnia* (*Daphnia*) *galeata*, *Diaphanosoma orghidani*, *Leptodora kindtii*), четыре вида веслоногих ракообразных (*Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides*, *Eudiaptomus graciloides*, *Eurytemora velox*) и восемь видов коловраток (*Asplanchna herricki*, *A. priodonta*, *Euchlanis dilatata*, *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Polyarthra major*, *Trichocerca* (*Diurella*) *similis*). Также, начиная с 2019 г., в пробах зоопланктона стали обычными велигеры моллюсков, не обнаруженные в предыдущие годы исследований (Колозин и др., 2021) (табл. 2).

Среди Cladocera единично встречались (<3% проб) шесть видов – *Anchistropus emarginatus* (Приплотинный плес, 2018 г., 28 экз./м³), *Ceriodaphnia pulchella* (Уртазымский плес, 2020 г., 1685 экз./м³),

Cyrcryptus agilis (Соленый залив, 2018 г., 10 экз./м³), *Macrothrix hirsuticornis* (Уртазымский плес, 2018 г., 234 экз./м³), *Phreatalona protzi* (Приплотинный плес, 2017 г., 20 экз./м³), *Pleuroxus trigonellus* (Соленый залив, 2017 г., 13 экз./м³). Среди Copepoda лишь *Megacyclops viridis* встречен единожды (Чапаевский плес, 2018 г., 779 экз./м³). К редким коловраткам отнесены шесть видов – *Brachionus nilsoni* (Софинский плес, 2020 г., 655 экз./м³), *Cephalodella* spp. (Таналык-Суундукский плес, 2017 г., 283 экз./м³), *Euchlanis triquetra* (Приплотинный плес, 2019 г., 7 экз./м³), *Hexarthra mira* (Уртазымский плес, 2020 г., 1966 экз./м³), *Rotaria* spp. (Софинский плес, 2019 г., 14 экз./м³) и *Trichocerca* (s. str) *rattus carinata* (Таналыкский залив, 2019 г., 28 экз./м³).

Наибольшим видовым богатством в 2016, 2019 и 2020 гг. характеризовалась группа Rotifera (46–65% общего списка), в 2017 и 2018 гг. – группа Cladocera (43–44%). Наибольшее абсолютное и среднее число видов в пробе отмечено в 2019 г., наименьшее – в 2016 г. (табл. 3). Максимальные локальные показатели (23 таксона) зафиксированы

Таблица 2. Видовой состав зоопланктона Ириклинского водохранилища в июле 2016–2020 гг.

Таксон	2016 г.	2017 г.	2018 г.	2019 г.	2020 г.
Ветвистоусые ракообразные Cladocera					
Сем. Bosminidae					
<i>Bosmina (Bosmina) longirostris</i> (O.F. Müller, 1776) ^{1–8}	+	+	+	+	++
<i>B. (Eubosmina) coregoni</i> Baird, 1857 ⁶	–	+	–	–	–
* <i>B. (Eubosmina) kessleri</i> Uljanin, 1874 ^{2, 3}	–	++	–	–	–
Сем. Cercopagididae					
* <i>Bythotrephes brevimanus</i> Lilljeborg, 1901 × <i>B. cederstroemii</i> Schodler, 1877 ^{1–8}	+++	+++	++	++	+
Сем. Chydoridae					
* <i>Acroperus angustatus</i> Sars, 1863 ^{5, 6}	–	–	+	+	–
<i>Alona</i> spp. Baird, 1843 ⁶	–	+	–	–	–
* <i>A. affinis</i> (Leydig, 1860) ^{3, 5, 7}	+	–	+	+	–
* <i>A. guttata</i> Sars, 1862 ⁸	–	–	+	–	+
* <i>Anchistropus emarginatus</i> Sars, 1862 ⁵	–	–	+	–	–
* <i>Coronatella rectangula</i> (Sars, 1862) ^{1, 6, 7, 8}	–	–	+	+	–
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1776) ^{1–8}	+	+	+	+	+
* <i>Disparalona rostrata</i> (Koch, 1841) ¹	–	–	+	+	–
* <i>Phreatalona protzi</i> (Hartwig, 1900) ⁵	–	+	–	–	–
* <i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine, 1820) ^{5, 6}	–	+	+	+	+
<i>P. trigonellus</i> (O.F. Müller, 1776) ⁸	–	+	–	–	–
Сем. Daphniidae					
* <i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars, 1862 ¹	–	–	–	–	+
<i>Daphnia (Daphnia) cucullata</i> Sars, 1862 ^{1–4, 6, 7}	++	++	+	+	–
* <i>D. (Daphnia) galeata</i> Sars, 1864 ^{1–8}	+++	++	+++	++	+++
Сем. Ilyocryptidae					
* <i>Ilyocryptus agilis</i> Kurz, 1878 ⁸	–	–	+	–	–
Сем. Leptodoridae					
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844) ^{1–8}	+++	+++	+++	+++	+++
Сем. Macrothricidae					
* <i>Macrothrix hirsuticornis</i> Norman & Brady, 1867 ¹	–	–	+	–	–
* <i>M. laticornis</i> (Jurine, 1820) ^{1, 8}	–	+	+	+	–
Сем. Moinidae					
* <i>Moina brachiata</i> (Jurine, 1820) ¹	–	–	+	+	–
Сем. Sididae					
* <i>Diaphanosoma orghidani</i> Negrea, 1982 ^{1–4, 6–8}	+	++	+++	++	+
Беслоногие ракообразные Copepoda					
Сем. Cyclopidae					
* <i>Acanthocyclops americanus</i> (Marsh, 1893) ^{1–4}	+	++	++	+	–
* <i>A. vernalis</i> (Fischer, 1853) ^{2, 3, 5, 6}	++	–	–	–	–
<i>Cyclops</i> spp. Müller, 1776 ^{1–4, 8}	+	+	+	+	+
* <i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851) ^{1, 5}	–	–	+	+	–
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine, 1820) ²	–	–	+	–	–
<i>Mesocyclops leuckartii</i> (Claus, 1857) ^{1–8}	+++	+++	+++	+++	+++
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer, 1853) ^{5, 6}	–	–	+	+	–
<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars, 1863) ^{1–8}	+++	+++	+++	+++	+++
Сем. Diaptomidae					
<i>Eudiaptomus graciloides</i> (Lilljeborg, 1888) ^{1–8}	+++	+++	+++	+++	+++
Сем. Temoridae					
* <i>Eurytemora velox</i> (Lilljeborg, 1853) ^{1–3, 5, 6, 8}	+	++	++	+	–
Коловратки Rotifera					
Сем. Asplanchnidae					
* <i>Asplanchna herricki</i> Guerne, 1888 ^{1, 3–8}	++	+	–	+++	+
<i>A. priodonta</i> Gosse, 1850 ^{1, 3–8}	+++	+++	+++	+	+++

Таблица 2. Окончание

Таксон	2016 г.	2017 г.	2018 г.	2019 г.	2020 г.
Сем. Brachionidae					
<i>Brachionus angularis</i> Gosse, 1851 ^{1-4, 7}	+	–	+	+	+
* <i>B. calyciflorus</i> Pallas, 1776 ^{1, 2, 4}	+	–	+	+	+
* <i>B. leydigii</i> Cohn, 1862 ^{3, 8}	–	–	–	–	+
<i>B. nilsoni</i> Ahlstrom, 1940 ³	–	–	–	–	+
<i>B. quadridentatus</i> Hermann, 1783 ^{1, 2}	–	–	+	+	–
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879) ¹⁻⁸	+++	+++	+++	+++	+++
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851) ¹⁻⁸	+	++	+	++	+++
<i>K. quadrata</i> (Müller, 1786) ¹⁻⁸	+++	+++	++	+++	+++
Сем. Conochilidae					
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet, 1892 ³⁻⁸	++	+	+	++	+
Сем. Euchlanidae					
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832 ²⁻⁸	+++	+++	+++	+++	++
<i>E. lyra</i> Hudson, 1886 ^{4, 7, 8}	–	–	–	+	+
* <i>E. triquetra</i> Ehrenberg, 1838 ⁵	–	–	–	+	–
Сем. Filiniidae					
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834) ^{1-4, 7, 8}	+	+	–	+	+
Сем. Hexarthridae					
* <i>Hexarthra mira</i> (Hudson, 1871) ¹	–	–	–	–	+
Сем. Lecanidae					
<i>Lecane luna</i> (Müller, 1776) ^{2, 6}	–	–	–	+	+
Сем. Notommatidae					
<i>Cephalodella</i> spp. Bory de St. Vincent, 1826 ⁴	–	+	–	–	–
<i>Bdelloida</i> spp. ^{4, 7, 8}	+	–	–	++	+
Сем. Philodinidae					
* <i>Rotaria</i> spp. Scopoli, 1777 ³	–	–	–	+	–
Сем. Synchaetidae					
* <i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof, 1891) ³⁻⁸	–	+	–	+++	–
<i>Polyarthra major</i> Burckhardt, 1900 ¹⁻⁸	+	++	+	++	++
<i>P. vulgaris</i> Carlin, 1943 ^{4-6, 8}	–	–	+	–	++
* <i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg, 1832 ^{1, 3, 4, 8}	–	–	–	+	+
Сем. Testudinellidae					
<i>Pompholyx complanata</i> Gosse, 1851 ^{2-4, 6-8}	–	–	–	–	++
* <i>P. sulcata</i> Hudson, 1885 ⁴	–	–	–	+	–
Сем. Trichocercidae					
<i>Trichocerca</i> (s. str.) <i>capucina</i> (Wierzejski & Zacharias, 1893) ^{2, 4-8}	–	–	+	+	++
* <i>T.</i> (s.str.) <i>longiseta</i> (Schränk, 1802) ^{7, 8}	–	–	–	+	–
* <i>T.</i> (s.str.) <i>rattus carinata</i> (Ehrenberg, 1830) ⁶	–	–	–	+	–
<i>T. (Dierella) similis</i> (Wierzejski, 1893) ¹⁻⁸	+	+	+	++	++
Сем. Trichotriidae					
* <i>Trichotria pocillum</i> (Müller, 1776) ^{4, 5, 8}	–	–	+	+	+
Bivalvia					
Сем. Dreissenidae					
Велигеры <i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas, 1771) ²⁻⁸	–	–	–	+++	++
Общее таксономическое разнообразие	28	32	41	48	37
Количество проб	24	23	27	36	25

Примечание. “+++” – широко распространенный, “++” – обычный, “+” – редкий, “–” – не обнаружен”, “*” – впервые отмечен в водохранилище. Обнаружение видов на участках: ¹ – Уртазымский плес, ² – Чапаевский плес, ³ – Софинский плес, ⁴ – Таналык-Суундукский плес, ⁵ – Приплотинный плес, ⁶ – Таналыкский залив, ⁷ – Суундукский залив, ⁸ – Солёный залив.

в Уртазымском плесе в 2018 г., в Таналык-Суундукском плесе в 2019 г. и в Софинском плесе в 2020 г. Число видов Cladocera выше, а Rotifera – ниже при более высоких температурах ($r = 0.176$ и

$r = -0.260$ соответственно) и низкой прозрачности ($r = -0.348$ и $r = 0.331$ соответственно). Увеличение прозрачности приводило также к увеличению числа видов копепод ($r = 0.176$).

Таблица 3. Видовое богатство зоопланктона и оценка трофического статуса Ириклинского водохранилища в июле 2016–2020 гг.

Показатель	Год исследования				
	2016	2017	2018	2019	2020
Число видов (таксонов):					
Cladocera	8	14	18	14	9
Sopropoda	7	6	9	8	4
Rotifera	13	12	14	25	23
Велигеры дрейссены	0	0	0	1	1
Всего видов	28	32	41	48	37
Среднее число видов в пробе	11 ± 1	11 ± 1	11 ± 1	13 ± 1	12 ± 1
N_{Clad}/N_{Cop}	0.48	0.06	0.09	0.12	0.02
V_{Cycl}/V_{Cal}	2.71	6.57	3.00	1.73	6.55
Число доминантов (≥10% общей численности)	5	4	8	6	4
Число индикаторов эвтрофии	7	7	8	10	11
Коэффициент трофности E (Мяэметс, 1980)	1.32	0.77	1.03	2.01	8.24
Трофический статус по зоопланктону	Э	М	Э	Э	Г

Примечание. М – мезотрофный, Э – эвтрофный, Г – гипертрофный.

Трофическая структура. Трофическая структура зоопланктона Ириклинского водохранилища в исследованный период формировалась преимущественно мирным зоопланктоном, добывающим пищу путем фильтрации. Их доля в N_{zoo} изменялась от 28% в 2017 г. до 69% в 2019 г., в B_{zoo} – от 13% в 2017 г. до 46% в 2016 г. На долю хищников приходилось 12–26% N_{zoo} и 41–61% B_{zoo} . Роль полифагов в сообществе была достаточно велика в 2018 г. (53% численности и 36% биомассы). Вклад меропланктона в общую структуру численности увеличился с 0.8% в 2019 г. до 3.0% в 2020 г.

Среди ракообразных фильтраторов основную часть биомассы формировали представители родов *Daphnia* и *Diaphanosoma*, в 2019 г. к этому списку добавились представители рода *Moina*, в 2020 г. их заменили представители рода *Bosmina*. На хищников с активным захватом пищи приходилось ≤22% по численности этой группы (в среднем за пять лет 10%), по биомассе – 35–82% (в среднем 51%).

Соотношение мирных: хищных: полифагов среди копепод в среднем за 5 лет по численности было 2.3 : 1.0 : 2.0, по биомассе 1.0 : 1.9 : 1.6. В 2016–2018 гг. основную долю по численности среди копепод создавали полифаги (43–56%), в 2019–2020 гг. преобладали мирные веслоногие (43–60%). По биомассе основную долю в 2016, 2017 и 2020 гг. формировали хищные веслоногие (56, 53, 44% соответственно), в 2018 и 2019 гг. – полифаги (46 и 38%).

Сообщество коловраток на протяжении всего периода исследования формировали мирные плавающие и плавающе-ползающие формы, потребляющие бактерий, детрит и мелкие водоросли. Исключением был 2018 г., когда по численности (65%) и биомассе (82%) доминировали полифаги из рода *Asplanchna*.

По коэффициенту трофности E (числу видов-индикаторов эвтрофных условий), Ириклинское водохранилище на протяжении всего периода исследований соответствовало эвтрофному типу (табл. 3), за исключением 2017 г. (мезотрофный тип) и 2020 г. (гипертрофный).

Отношение численности Cladocera к численности Soperoda снижалось на протяжении всех пяти лет исследований (табл. 3), отношение биомассы Cyclopoidea к биомассе Calanoida было максимальным в 2017 и 2020 гг.

Численность, биомасса и доминанты. N_{zoo} в исследованный период изменялась по участкам от 3.0 до 188.9 тыс. экз./м³ (табл. 4), достигая в среднем 42.4 ± 6.66 тыс. экз./м³. $N_{zoo} > 100$ тыс. экз./м³ наблюдали лишь в 2020 г. в Чапаевском и Софинском плесах и в Суундукском, и Таналыкском заливах. По показателю N_{zoo} Ириклинское водохранилище в исследованный период сопоставимо с Чебоксарским водохранилищем, в котором в августе 2015 г. N_{zoo} была 38 ± 7 тыс. экз./м³ (без учета велигеров) (Лазарева и др., 2018а).

Таблица 4. Численность зоопланктона (тыс. экз./м³) на участках Ириклинского водохранилища в июле 2016–2020 гг.

Участок	2016 г.	2017 г.	2018 г.	2019 г.	2020 г.
	Плеса				
Уртазымский	–	–	34.8–88.9 55.9 ± 20.45	8.7–48.2 24.8 ± 14.69	15.3–177.7 82.8 ± 59.79
Чапаевский	23.1–33.9 27 ± 4.21	13.8–53.6 39.7 ± 15.89	65.8–145.2 96.8 ± 30.04	23.7–52.6 36.6 ± 10.4	111.6–190.2 140.4 ± 30.67
Софинский	6.3–42.3 23.1 ± 12.8	10–90.2 48.9 ± 20.06	42.7–82.6 57.7 ± 15.36	19–41.6 30.7 ± 8.02	86.1–162.3 129.3 ± 27.64
Таналык-Суундукский	1.8–22.8 16.9 ± 4.34	1.2–12.4 5.3 ± 2.84	25.5–48.1 38 ± 5.42	7.8–34.9 23.3 ± 3.19	8.5–68.8 37.1 ± 21.41
Приплотинный	17.3–43.2 30.10 ± 9.13	0.9–14.1 7.60 ± 4.68	14.7–23.5 18.40 ± 2.13	19.7–47.8 31.60 ± 10.31	40.4–70.2 53.50 ± 10.74
	Заливы				
Таналыкский	27.8–66.1 42.60 ± 14.59	11.7–29.1 20.4 ± 12.3	24.7–34.2 29.5 ± 3.37	11.4–28.1 18.20 ± 6.22	45.3–474.8 188.90 ± 175.05
Суундукский	20.7–36.4 26.40 ± 6.17	1.6–34.9 22.90 ± 13.06	6.3–26.9 19.00 ± 7.86	1.6–17.8 8.80 ± 3.89	47.4–146.9 112.80 ± 40.07
Соленый	3–27.8 13.60 ± 6.88	1.3–6.1 3.00 ± 1.26	0.8–43.3 18.70 ± 10.25	2.4–28.5 11.40 ± 3.75	7.6–30.4 19.63 ± 6.30
По всем участкам:	1.8–66.1 24.40 ± 2.97	0.9–90.2 20.90 ± 5.11	0.8–145.2 39.90 ± 6.02	1.6–52.6 21.50 ± 2.24	7.6–474.8 92.5 ± 19.9

Примечание. Над чертой min–max, под чертой – среднее и его ошибка, “–” – отсутствие данных.

$B_{zoo} > 1$ г/м³ отмечали в 2016 г. в Чапаевском и Приплотинном плесах, в 2018 г. – в Уртазымском, Чапаевском и Софинском плесах, в 2020 г. – в Чапаевском плесе и Таналыкском заливе (табл. 5). Среднемноголетняя B_{zoo} по участкам изменялась от 0.07 г/м³ в Соленом заливе до 1.13 г/м³ в Уртазымском плесе, составляя в среднем за 5 лет 0.58 ± 0.066 г/м³. Сходные показатели B_{zoo} зарегистрированы в августе 2015 г. в Ивановском водохранилище 0.552 ± 0.133 г/м³ (Лазарева и др., 2018а) и летом 2016 г. в Куйбышевском водохранилище 0.530 ± 0.120 г/м³ (Лазарева, 2020).

В среднем за 5 лет наибольшей численности и биомассы в сообществе достигали веслоногие ракообразные (табл. 6), преимущественно их науплиальные и копепоидитные стадии, формировавшие 57.8% N_{zoo} и 26.6% B_{zoo} . Массовыми видами копепод в этот период были *Thermocyclops oithonoides* (средняя численность 2.4 тыс. экз./м³), *Mesocyclops leuckarti* (2.1 тыс. экз./м³) и *Eudiaptomus graciloides* (0.9 тыс. экз./м³). Количественное развитие копепод положительно коррелировало с глубиной водоема в месте отбора пробы ($r = 0.24$).

Ветвистоусые ракообразные составляли значительную часть сообщества, в среднем за 5 лет

~7% N_{zoo} и 33% B_{zoo} (табл. 6). Численность Cladocera была >10% лишь в Чапаевском плесе в 2017 г., в Уртазымском и Суундукском в 2018–2019 гг. и в Софинском в 2019 г. Массового развития среди кладоцер достигали *Daphnia (D.) galeata* (1.2 тыс. экз./м³) и *Diaphanosoma orghidani* (0.4 тыс. экз./м³). Выявлена положительная корреляция между численностью кладоцер и копепод ($r = 0.456$), причем связь с численностью циклопид более тесная ($r = 0.467$), чем с таковой калянид ($r = 0.277$). При увеличении температуры и снижении прозрачности, происходило закономерное увеличение численности ветвистоусых ракообразных ($r = 0.180$ и $r = -0.342$ соответственно).

До 2018 г. велигеров моллюска *Dreissena polymorpha* в зоопланктоне Ириклинского водохранилища не встречали, однако в 2019 г. были найдены не только велигеры этого вида, но и взрослые особи (Колозин и др., 2021). При сравнении с волжскими водохранилищами Ириклинское водохранилище по абсолютной численности велигеров (0.5–2.6 тыс. экз./м³) (табл. 6), сопоставимо с Саратовским водохранилищем относительной доли (3% N_{zoo}) – с Воткинским водохранилищем (Лазарева и др., 2018а; Лазарева и др., 2018б; Лазарева, 2020).

Таблица 5. Биомасса (г/м³) зоопланктона на участках Ириклинского водохранилища летом 2016–2020 гг.

Участок	2016 г.	2017 г.	2018 г.	2019 г.	2020 г.
	Плесь				
Уртазымский	–	–	0.65–2.41 1.47 ± 0.626	0.3–1.32 0.66 ± 0.406	0.07–0.89 0.56 ± 0.308
Чапаевский	0.89–1.44 1.1 ± 0.211	0.26–1.27 0.89 ± 0.386	1.01–1.87 1.42 ± 0.302	0.46–1.18 0.79 ± 0.256	0.53–2.1 1.44 ± 0.578
Софинский	0.18–1.23 0.81 ± 0.395	0.18–1.9 0.99 ± 0.447	0.84–1.27 1.02 ± 0.157	0.2–1.09 0.52 ± 0.35	0.46–0.56 0.5 ± 0.039
Таналык-Суундук-ский	0.03–0.46 0.26 ± 0.078	0.02–0.37 0.11 ± 0.101	0.19–0.55 0.33 ± 0.094	0.04–0.52 0.23 ± 0.051	0.09–0.58 0.28 ± 0.188
Приплотинный	0.42–1.69 1.02 ± 0.449	0.01–0.33 0.19 ± 0.117	0.23–0.37 0.29 ± 0.038	0.22–0.86 0.56 ± 0.188	0.51–1.14 0.74 ± 0.25
	Заливы				
Таналыкский	0.75–1.1 0.91 ± 0.127	0.17–0.45 0.31 ± 0.198	0.13–0.4 0.31 ± 0.11	0.13–0.34 0.21 ± 0.082	0.15–2.69 1.02 ± 1.024
Суундукский	0.23–0.87 0.52 ± 0.229	0.03–0.62 0.4 ± 0.225	0.08–0.39 0.27 ± 0.117	0.04–0.33 0.15 ± 0.078	0.12–1.90 0.96 ± 0.635
Соленый	0.14–0.53 0.31 ± 0.108	0.02–0.13 0.07 ± 0.033	0.01–0.43 0.17 ± 0.105	0.02–0.44 0.13 ± 0.06	0.04–0.31 0.16 ± 0.067
По всем участкам:	0.03–1.69 0.65 ± 0.094	0.01–1.9 0.42 ± 0.11	0.04–0.31 0.62 ± 0.116	0.02–1.32 0.34 ± 0.055	0.04–2.69 0.69 ± 0.144

Примечание. Над чертой min–max, под чертой – среднее и его ошибка, “–” – отсутствие данных.

Численность коловраток с 2016 по 2019 г. не превышала 4 тыс. экз./м³, лишь в 2020 г. она достигала 19.1 тыс. экз./м³ (табл.6). За эти пять лет наиболее массовыми были *Brachionus calyciflorus* (0.95 тыс. экз./м³), *Asplanchna priodonta* (0.83 тыс. экз./м³), *Conochilus unicornis* (0.7 тыс. экз./м³), *Polyarthra major* (0.65 тыс. экз./м³), а также менее обильные (<10%), но широко распространенные в водоеме *Euchlanis dilatata*, *Kellicottia longispina* и *Keratella quadrata*. Максимальная за весь период исследований численность коловраток (>135 тыс. экз./м³) зарегистрирована у левого берега Уртазымского плеса в 2020 г. (доминировали *Brachionus calyciflorus* и *B. angularis*, в сумме 85% численности коловраток). В целом для Уртазымского плеса, самого мелководного и расположенного первым по продольному профилю водохранилища, характерно интенсивное развитие коловраток, достигавшее в среднем 54.3% N_{zoo} среди всех обследованных участков. Чуть менее интенсивное, но с достаточно большой долей в N_{zoo} , развитие коловраток наблюдали в Таналык-Суундукском плесе – до 7.2 тыс. экз./м³ (32% N_{zoo}) и в Соленом заливе – ~3.1 тыс. экз./м³ (24% N_{zoo}).

Состав доминантов не сильно различался от года к году, а также в среднем по участкам за один

год. Индекс видового сходства Серенсена, рассчитанный по годам, варьировал от 0.4 до 0.7. Максимальные коэффициенты сходства (0.6–0.7) отмечены для 2017 г. с 2018 г., 2018 г. с 2019 г. и 2016 г. с 2019 г. Наибольшим своеобразием отличалось сообщество зоопланктона в 2020 г. (сходство с предыдущими годами 0.4–0.5).

Видовой состав зоопланктона исследованных участков был достаточно однообразным. Индекс Серенсена изменялся от 0.57 до 0.86 (табл. 7). Наибольшее сходство выявлено между соседними участками водохранилища. Наибольшим своеобразием среди всех плесов отличался Приплотинный плес. Заливы более сходны между собой, чем с плесами водохранилища, за исключением центрального Таналык-Суундукского плеса, фауна которого наиболее сходна с зал. Соленый (0.83) и зал. Суундукский (0.86).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Обобщенный список зоопланктона Ириклинского водохранилища включает 109 видов мета-зоопланктона (Cladocera – 37, Copepoda – 26, Rotifera – 46) и один вид меропланктона (*Dreissena polymorpha*). В результате проведенных исследований обнаружено 23 новых для водохранилища

Таблица 6. Численность (N , тыс. экз./м³) и биомасса (B , г/м³) основных групп зоопланктона Ириклинского водохранилища в летний период 2016–2020 гг.

Таксон	2016 г.		2017 г.		2018 г.		2019 г.		2020 г.	
	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B
<i>Cladocera</i>	$\frac{7.6 \pm 1.9}{0.3-35.8}$	$\frac{0.39 \pm 0.07}{0.01-1.12}$	$\frac{1 \pm 0.4}{0.1-6.5}$	$\frac{0.14 \pm 0.04}{0.01-0.77}$	$\frac{2.9 \pm 0.5}{0.1-9.6}$	$\frac{0.17 \pm 0.04}{0.01-0.68}$	$\frac{1.8 \pm 0.6}{0.02-19.5}$	$\frac{0.14 \pm 0.03}{0-0.99}$	$\frac{1.7 \pm 0.5}{0-19.5}$	$\frac{0.08 \pm 0.02}{0.01-0.51}$
<i>Cyclopoida</i>	$\frac{10.5 \pm 1.3}{1-26.7}$	$\frac{0.22 \pm 0.03}{0.02-0.63}$	$\frac{14.6 \pm 4}{0.1-59.8}$	$\frac{0.25 \pm 0.07}{0.01-0.98}$	$\frac{25.8 \pm 5.4}{0.5-129.4}$	$\frac{0.33 \pm 0.07}{0.01-1.55}$	$\frac{10.6 \pm 1.5}{0.5-39.7}$	$\frac{0.11 \pm 0.02}{0.01-0.62}$	$\frac{64.5 \pm 16.4}{0.4-39.7}$	$\frac{0.47 \pm 0.12}{0.01-2.16}$
<i>Calanoida</i>	$\frac{4.5 \pm 0.9}{0.4-16.7}$	$\frac{0.08 \pm 0.02}{0.01-0.49}$	$\frac{2.1 \pm 0.6}{0.1-9.5}$	$\frac{0.04 \pm 0.01}{0.01-0.17}$	$\frac{7.2 \pm 1.0}{0.2-20.8}$	$\frac{0.11 \pm 0.03}{0.01-0.69}$	$\frac{4.7 \pm 0.6}{0.02-15.6}$	$\frac{0.07 \pm 0.02}{0-0.54}$	$\frac{4.6 \pm 1.2}{0.01-15.6}$	$\frac{0.07 \pm 0.03}{0.01-0.52}$
<i>Rotifera</i>	$\frac{3.0 \pm 0.7}{0.1-11.5}$	$\frac{0.01 \pm 0.00}{0-0.03}$	$\frac{3.2 \pm 0.9}{0.2-18}$	$\frac{0.01 \pm 0.00}{0.00-0.01}$	$\frac{4 \pm 0.7}{0.02-16.3}$	$\frac{0.01 \pm 0}{0-0.04}$	$\frac{4 \pm 1.3}{0.02-23.6}$	$\frac{0.01 \pm 0}{0-0.06}$	$\frac{19.1 \pm 6.0}{0.1-16.3}$	$\frac{0.05 \pm 0.02}{0-0.59}$
<i>Dreissena</i> велиеры	–	–	–	–	–	–	$\frac{0.5 \pm 0.1}{0.01-3.5}$	$\frac{0.01 \pm 0.00}{0.01-0.03}$	$\frac{2.6 \pm 1.1}{0.1-3.5}$	$\frac{0.02 \pm 0.01}{0.01-0.03}$

Таблица 7. Значения коэффициента Серенсена, рассчитанные для зоопланктона исследованных участков (даны средние значения за 2016–2020 гг.)

Участок отбора проб	1	2	3	4	5	6	7	8
1	1.00	—	—	—	—	—	—	—
2	0.75	1.00	—	—	—	—	—	—
3	0.73	0.82	1.00	—	—	—	—	—
4	0.73	0.78	0.81	1.00	—	—	—	—
5	0.57	0.62	0.69	0.68	1.00	—	—	—
6	0.63	0.74	0.75	0.74	0.79	1.00	—	—
7	0.69	0.75	0.82	0.86	0.70	0.79	1.00	—
8	0.68	0.68	0.77	0.83	0.69	0.75	0.84	1.00

Примечание. Участки отбора проб: 1 – Уртазымский плес, 2 – Чапаевский плес, 3 – Софинский плес, 4 – Таналык-Суундукский плес, 5 – Приплотинный плес, 6 – Таналыкский залив, 7 – Суундукский залив, 8 – Солёный залив.

вида ракообразных и 12 видов коловраток. В собранных нами пробах отсутствовали 11 видов клadoцер, 14 – копепоид, 12 – коловраток, отмеченных для водохранилища другими исследователями (Нечаев, 1966; Соловых и др., 2003).

Высокий процент необнаруженных видов связан, в первую очередь, с тем, что в рамках данной работы мы анализировали только летние пробы, а Г.Н. Соловых и др. (2003) приводят список видов в среднем за год и за весь период наблюдений, поэтому холодолюбивые виды нами не отмечены. Указанные в списках видов *Bythotrephes longimanus* и *B. cederstroemii* (Нечаев, 1966; Соловых и др., 2003) по результатам современных исследований (Korovchinsky, 2019) сведены к гибридам между *B. brevimanus* и *B. cederstroemii*. Ю.А. Нечаев (1966) указывает на *Acanthodiptomus denticornis* Wierzejski, 1887 как на доминирующий в 1961 г. вид, но снизивший свою численность и количество мест обитаний вслед за уменьшением общей минерализации воды с 700 до 300 мг/л к 1963 г. Однако Г.Н. Соловых и др. (2003) включают этот вид в список доминантов 1975–1992 гг. Нами этот вид пока не обнаружен, хотя летом величина минерализации воды в Ириклинском водохранилище с 2009 по 2019 г. была в среднем 400–500 мг/л (Шашуловская и др., 2019; Шашуловская, Мосияш, 2020). По нашим данным, в период 2019–2020 г. минерализация не превышала 400 мг/л (табл. 1). Также в работах (Нечаев, 1966; Соловых и др., 2003) среди доминирующих форм отмечены *Daphnia (D.) hyalina* Leydig, 1860, *D. (D.) longispina* O.F. Müller, 1785, *D. (D.) longiremis* Sars, 1862 и *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin, 1848). Возможно, эти виды были определены неверно или в связи со структурными перестройками сообщества их заменили обнаруженные нами *Daphnia (D.) cucullata*, *D. (D.) galeata* и *Diaphanosoma orghidani*.

Видовое богатство зоопланктона (число видов в пробе) Ириклинского водохранилища летом 2016–2020 гг. было достаточно низким, в среднем 12 ± 1 . Этот показатель в 2–3.2 раза ниже, чем в водохранилищах р. Волга и р. Кама и сопоставим лишь с Саратовским водохранилищем (15 ± 1) (Лазарева и др., 2018а; Лазарева и др., 2018б). Однако общий список зоопланктона (66 видов) сходен с таковым Саратовского, Куйбышевского, Нижнекамского и Чебоксарского водохранилищ (43, 57, 61 и 70 видов соответственно) (Лазарева и др., 2018а; Лазарева, 2020).

Спустя 60 лет после заполнения Ириклинского водохранилища произошли значительные изменения в структуре зоопланктонного комплекса. Не утратили своего доминирующего положения в сообществе лишь три вида ракообразных из пяти – *Bosmina (B.) longirostris*, *Termocyclops oithonoides* и *Eudiaptomus graciloides*, а также четыре вида коловраток из восьми – *Asplanchna priodonta*, *Conochilus* spp., *Kellicottia longispina*, *Keratella quadrata*. Другие виды перестали встречаться, а доминирующими стали близкие виды. Например, *Daphnia (D.) hyalina* заменила *D. (D.) galeata*, *Cyclops strenuus* Fisher, 1851 – *Mesocyclops leuckarti* и *Acanthocyclops americanus*, *Polyarthra vulgaris* – *P. major*. Утратили свой доминирующий статус, но по-прежнему присутствуют в водоеме четыре вида коловраток – *Filinia longiseta*, *Keratella cochlearis*, *Polyarthra vulgaris*, *Synchaeta* spp. К доминантному комплексу добавились два вида ветвистых *Diaphanosoma orghidani* и *Leptodora kindtii* и два вида коловраток *Brachionus calyciflorus* и *Euchlanis dilatata*.

Среди доминирующих видов в 1963 г. значительную часть сообщества (>80 тыс. экз./м³) представляли коловратки (Нечаева, 1966). Однако в период наших исследований 2016–2019 гг. их численность была 3–4 тыс. экз./м³. Лишь в 2020 г. отмечена сравнительно высокая их общая численность 19.1 ± 6 тыс. экз./м³ (табл. 6) и доля 7% в общей биомассе сообщества. В период наших исследований в зоопланктоне Ириклинского водохранилища преобладали копепоиды ($>60\%$ N_{zoo} и 43–81% B_{zoo}). Второй по численности группой выступали коловратки (11–22% N_{zoo}). Значительную часть B_{zoo} формировали клadoцеры (12–56%).

Термический режим водоема в летний период наших исследований был достаточно благоприятным ($23.3 \pm 1.3^\circ\text{C}$) для развития теплолюбивых видов *Mesocyclops leuckarti*, *Termocyclops oithonoides*, *Diaphanosoma orghidani*, *Daphnia (D.) galeata* (Елагина, 1974; Монченко, 1974; Коровчинский, 2004). На протяжении пяти лет наблюдений, особенно в 2020 г., происходило значительное увеличение доли веслоногих ракообразных в общей численности и биомассе зоопланктона, с одно-

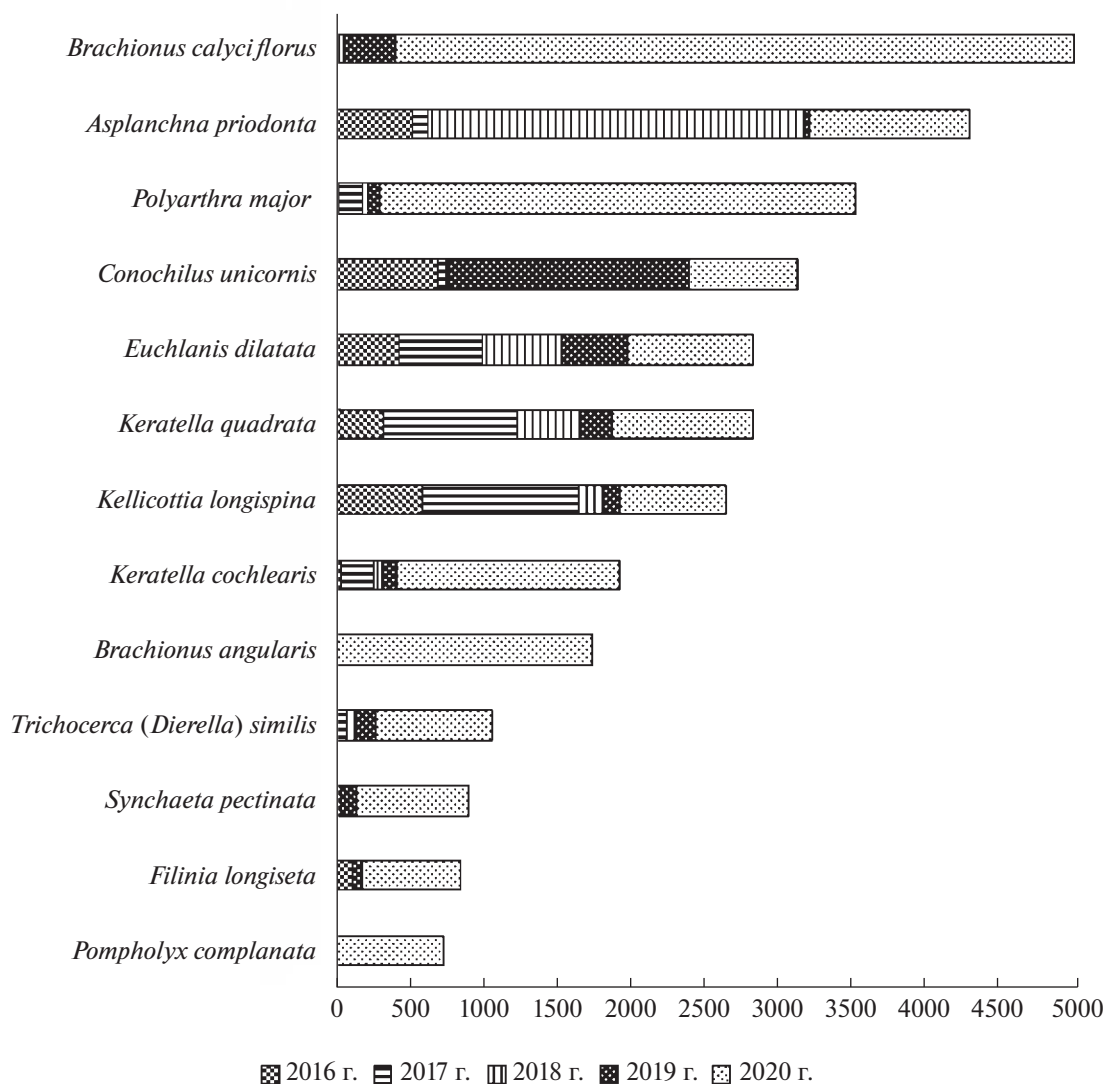


Рис. 1. Численность (экз./м³) основных видов коловраток Ириклинского водохранилища в июле 2016–2020 гг.

временным уменьшением численности и биомассы ветвистоусых ракообразных.

Трофический статус Ириклинского водохранилища протяжении периода исследований соответствовал мезо- и эвтрофному типу (табл. 3). Исключением был период 2020 гг. (гипертрофный тип), когда вслед за снижением прозрачности воды произошло значительное увеличение численности индикаторов мезо- и эвтрофных условий *Bosmina (B.) longirostris*, *Brachionus angularis*, *B. calyciflorus*, *Filinia longiseta*, *Polyarthra major*, *Pompholyx complanata* (рис. 1). Согласно принятым классификациям (Андронникова, 1996; Мязетс, 1980), на эвтрофирование водоема указывают: снижение числа доминантов, увеличение числа индикаторов эвтрофии, повышение коэффициента трофности, возрастание общей численности, биомассы и доли циклопов.

Выводы. В летний период (июль) 2016–2020 гг. в зоопланктоне Ириклинского водохранилища обнаружено 66 таксонов, из них Cladocera – 36%, Copepoda – 15%, Rotifera – 47% и один представитель меропланктона – велигеры *Dreissena polymorpha*. Более 60% численности и 40–81% биомассы зоопланктона формировали Copepoda, в основном представленные науплиями и младшими копеподами. Помимо них также доминировали *Termocyclops oithonoides*, *Mesocyclops leuckarti*, *Brachionus calyciflorus*, *Asplanchna priodonta*, *Daphnia (D.) galeata*, *Eudiaptomus graciloides*, *Polyarthra major*. Число видов ветвистоусых ракообразных и коловраток находилось в тесной связи с температурой, прозрачностью воды и глубиной на станции отбора проб, копепод – с прозрачностью и глубиной на станции отбора проб. Выявлено увеличение численности и биомассы вселенца *Dreissena*

polymorpha, а также увеличение доли веслоногих ракообразных в общей численности и биомассе зоопланктона, с одновременным уменьшением биомассы ветвистоусых ракообразных. По биомассе зоопланктона Ириклинское водохранилище сопоставимо с Иваньковским и Куйбышевским, по количеству видов – с Саратовским, Куйбышевским, Нижнекамским и Чебоксарским водохранилищами. В современный период продолжается эвтрофирование Ириклинского водохранилища на что указывают такие показатели как снижение числа доминантов, увеличение числа индикаторов эвтрофии, изменение в сторону повышения коэффициента трофности, а также возрастание общей численности, биомассы и доли циклопов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит Н.М. Коровчинского, А.Н. Неретину (Институт проблем экологии и эволюции РАН), А.Ю. Синева (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова) за помощь в определении ветвистоусых ракообразных, И. Эйсмонт-Карабин (Институт биологии Белостокского университета, Польша) за помощь в определении коловраток, а также сотрудников Саратовского филиала федерального государственного бюджетного научного учреждения “Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии” (СаратовНИРО) и уважаемых рецензентов, благодаря которым написание этой статьи стало возможным.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках мониторинговых исследований на водных объектах зоны ответственности Саратовского филиала ФГБНУ “ВНИРО” (государственные задания № 076-00005-16-00, 076-00005-17-00, 076-00005-18-00, 076-00005-19-00, 076-00005-20-02).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андронникова И.Н. 1996. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. Санкт-Петербург: Наука.
- Афонина Е.Ю. 2020. Структура и распределение зоопланктона гидротермальной зоны водоемов-охладителей (Забайкальский край) // Амурский зоол. журн. Т. XII. № 2. С. 117.
- Баканов А.И. 1987. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Фундаментальный обзор индексов обилия и доминирования. Деп. ВИНТИ 08.12.1987, № 8593-В97.
- Балабанова З.М. 1961. Ириклинское водохранилище на р. Урале // Вопросы водного хозяйства и гидрологии Урала. Свердловск: АН СССР Уральский филиал. Вып. 1. С. 33.

- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. 1979. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Ленинград: Зоол. ин-т АН СССР. С. 58.
- Гаврилко Д.Е., Шурганова Г.В., Кудрин И.А., и др. 2020. Выявление функциональных групп пресноводного зоопланктона на основе функциональных признаков видов // Поволжский эколог. журн. № 3. С. 290. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-3-290-306>
- Елагина Т.С. 1974. Влияние сброса подогретых вод Костромской ГРЭС на зоопланктон Горьковского водохранилища // Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов: Мат. 2-го симпозиума. Ин-т биол. внутр. вод АН СССР. Борок. С. 49.
- Исаев А.И., Карпова Е.И. 1980. Рыбное хозяйство водохранилищ. М.: Пищ. пром-ть.
- Килякова Ю.В., Лысенко А.А. 2007. Экологическое состояние Ириклинского водохранилища. Оценка вылова рыбы за последнее десятилетие // Тр. Кубанского гос. агр. ун-та. № 33. С. 168.
- Китаев С.П. 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН.
- Колозин В.А., Филинова Е.И., Мелешин Д.И. 2021. Первые находки *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в Ириклинском водохранилище // Российский журнал биологических инвазий. 2021. № 2. С. 63. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-2021-14-2-63-69>
- Кононова О.Н. 2018. Методическое руководство по определению размерно-весовых характеристик организмов зоопланктона европейского севера России. Сыктывкар.
- Коровчинский Н.М. 2004. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). Москва: Тов-тво науч. изд. КМК.
- Коровчинский Н.М., Котов А.А., Синева А.Ю. и др. 2021. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. Т. II. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.
- Лазарева В.И. 2010. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.
- Лазарева В.И. 2020. Многолетние изменения состава и обилия зоопланктона водохранилищ р. Камы // Биология внутр. вод. № 3. С. 260. <https://doi.org/10.31857/S0320965220030110>
- Лазарева В.И., Сабитова Р.З., Соколова Е.А. 2018а. Особенности структуры и распределения позднелетнего (август) зоопланктона в водохранилищах Волги // Тр. ИБВВ РАН. Вып. 82(85). С. 28. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-10011>
- Лазарева В.И., Сабитова Р.З., Быкова С.В. и др. 2018б. Распределение летнего зоопланктона в каскаде водохранилищ Волги и Камы // Труды ИБВВ РАН. Вып. 83(86). С. 62. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-10030>
- Малинина Ю.А. 2011. Современное состояние зоопланктона Ириклинского водохранилища // Экологические проблемы пресноводных рыбохозяй-

- ственных водоемов России: Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвященная 80-летию Татарского отделения ФГБНУ "ГосНИОРХ". Санкт-Петербург. С. 234.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. М.: Наука.
- Монченко В.И. 1974. Челюстноротые циклопообразные. Циклопы. Киев: Наук. думка.
- Мязметс А.Х. 1980. Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Ленинград: Наука. С. 54.
- Нечаев Ю.А. 1966. Планктон Ириклинского водохранилища // Гидробиол. журн. Т. II. № 5. С. 49.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2010. М.: Тов-во науч. изд. КМК. Т. 1.
- Соловых Г.Н., Раимова Е.К., Осадчая Н.Д. и др. 2003. Гидробиологическая характеристика Ириклинского водохранилища. Екатеринбург: УРО РАН.
- Фомина Ю.Ю., Сярки М.Т. 2019. Жизненный цикл рачка *Thermocyclops oithonoides* (Sars, 1863) в Онежском озере // Принципы экологии. № 3. С. 144.
- Чуйков Ю.С. 2018. Трофическая структура сообществ зоопланктона: история и некоторые итоги изучения // Астраханский вестник экологического образования. № 3(45). С. 175.
- Шутиков В.К. 2003. Количественная гидроэкология. Тольятти: Ин-т экологии Волжск. бассейна РАН.
- Эдельштейн К.К. 1991. Водные массы долинных водохранилищ. Москва: МГУ.
- Шашуловская Е.А., Мосияш С.А., Филимонова И.Г. и др. 2019. Особенности многолетней динамики гидрохимических показателей водохранилищ Нижней Волги и реки Урал (на примере Саратовского, Волгоградского, Ириклинского водохранилищ) // Водное хоз-во России: проблемы, технологии, управление. № 3. С. 72.
- Шашуловская Е.А., Мосияш С.А. 2020. Особенности минерального состава воды Ириклинского водохранилища и прилегающих участков р. Урал // Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы: Сб. матер. VII Всерос. конф. по водной экоксикологии, посвященной памяти д.б.н., проф. Б. А. Флерова. Ярославль: Филигрань. С. 227.
- Ejsmont-Karabin J. 1998. Empirical equations for biomass calculation of planktonic rotifers // Polish Arch. Hydrobiol. № 45. P. 513.
- Korovchinsky N.M. 2019. Morphological assessment of the North Eurasian interspecific hybrid forms of the genus *Bythotrephes* Leydig, 1860 (Crustacea: Cladocera: Cerropagididae) // Zootaxa. № 4550(3). P. 340. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4550.3.3>

Changes in the Structure of the Summer Zooplankton of the Iriklin Reservoir (Ural River, Russia)

V. A. Kolozin*

Saratov Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Saratov, Russia

*e-mail: zaolog@mail.ru

Summer zooplankton (studied in July) (Cladocera, Copepoda, Rotifera) of the Iriklin Reservoir, as well as meroplankton (veligers of mollusks *Dreissena polymorpha*) in 2016–2020 were studied. The generalized list of zooplankton in the Iriklin Reservoir currently includes 109 species (Cladocera 37 species, Copepoda – 26, Rotifera – 46) and 1 species of meroplankton (veligers *D. polymorpha*). As a result of the research, 23 previously not identified species of crustaceans and 12 species of rotifers were found. More than 60% of the abundance and from 40 to 81% of the zooplankton biomass were formed by Copepoda. In zooplankton of the Iriklin Reservoir dominated naupliar and juvenile copepodites, *Thermocyclops oithonoides*, *Mesocyclops leuckarti*, *Brachionus calyciflorus*, *Asplanchna priodonta*, *Daphnia (Daphnia) galeata*, *Eudiaptomus graciloides* and *Polyarthra major* in decreasing order of importance. The total abundance of zooplankton varied in studied areas from 3.0 to 188.9 thousand ind./m³. During the research period, a noticeable increase in the proportion of copepods occurred in the total abundance and biomass of zooplankton, with a simultaneous decrease in the biomass of cladocerans. The number of veligers, first discovered in 2019, by the summer of 2020 increased by 5 times, and the biomass by 7 times. At present, the eutrophication of the Iriklin Reservoir continues, its trophic status according to zooplankton indicators is estimated as eutrophic, in some years as hypertrophic.

Keywords: Iriklin Reservoir, zooplankton, composition, structure, abundance

**ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС,
ЗООПЕРИФИТОН**

УДК 574.587(470.22)

**ОСОБЕННОСТИ СОСТАВА, ОБИЛИЯ И ТРОФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ
СООБЩЕСТВ МАКРОЗООБЕНТОСА В РЕКАХ СЕЛЬГОВЫХ
ЛАНДШАФТОВ СЕВЕРНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА**

© 2022 г. И. А. Барышев*

*Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук, Петрозаводск, Россия***e-mail: i_baryshev@mail.ru*

Поступила в редакцию 21.02.2022 г.

После доработки 21.03.2022 г.

Принята к публикации 11.04.2022 г.

Проанализированы особенности формирования структуры макрозообентоса в реках сельговых ландшафтов с изрезанным рельефом. В составе макрозообентоса выявлено 110 таксонов. Видовой состав донных сообществ сформирован под влиянием бедной региональной фауны Восточной Фенноскандии. Изрезанность рельефа и обусловленное этим большое количество проточных озер в речной сети с множеством зон лимнического влияния формируют особые локальные условия, определяющие распределение и обилие макрозообентоса. В результате формируются донные сообщества с высоким обилием: в среднем 10 тыс. экз./м² и 52 г/м² по порогам и 3 тыс. экз./м² и 12 г/м² по плесам. В составе макрозообентоса велика доля коллекторов-фильтраторов (в среднем 43% общей биомассы в зонах озерного влияния), способных потреблять поступающий из озер сестон.

Ключевые слова: донные сообщества, водотоки, исток из озера, пороги, плесы

DOI: 10.31857/S0320965222050035

ВВЕДЕНИЕ

Речные экосистемы чрезвычайно тесно связаны с ландшафтом водосборного бассейна (Thorp et al., 2006; Allan, Castillo, 2007; Karlsen et al., 2019). Особенности климата, рельефа, растительности, хозяйственной деятельности человека оказывают большое влияние на структуру и состояние речных сообществ и, в частности, макрозообентоса (Heino, 2005; Богатов, Федоровский, 2017; Gerth, Giannico, 2017; Erős, Lowe, 2019). Исследование особенностей структуры донных сообществ в реках различных ландшафтов помогает раскрыть механизмы формирования и функционирования речных экосистем в условиях многофакторного воздействия на территории их водосборов.

Северное побережье Онежского озера (территория между реками Лижма и Кумса, включая Заонежский полуостров) отличается весьма примечательными ландшафтами. Основная особенность рельефа этой территории – распространение узких и длинных кристаллических гряд (сельг) с отметками до 230 м, покрытых тонким, прерывистым слоем четвертичных отложений; характерны высокие водоразделы, сильная вертикальная и горизонтальная расчлененность поверхности (Громцев, Карпин, 2013). Заонежский полуостров отличается наиболее мягкими для Карелии климатическими условиями (сумма температур >10°C достигает

~1500°C, продолжительность безморозного периода 120–130 сут, со снежным покровом – 135–145 сут) (Громцев, Карпин, 2013).

Сельговый ландшафт обуславливает ряд особенностей гидрологии рек. Для гидрографической сети полуострова характерны озерно-речные системы с коэффициентом линейной озерности ≤70% и ступенчатым продольным профилем (Литвиненко, Богданова, 2013). Изрезанность и мозаичность ландшафта формирует большое разнообразие водных биотопов, что может влиять на биологическое разнообразие и устойчивость сообществ. Многие водотоки представляют собой короткие порожистые протоки между озерами, где влияние озер на речные экосистемы сказывается в значительной степени (Baryshev, 2017; Salvo et al., 2020).

Известно, что повышенная цветность, низкая минерализация и пониженный рН, характерные для вод Фенноскандии, ограничивают развитие разнообразия и обилия водных сообществ (Теканова и др., 2019; Kesti et al., 2022). Однако для вод Заонежья свойственна относительно высокая для рек Республики Карелия минерализация (30–360 мг/л), щелочность и трофность при невысоком содержании органических веществ в озерах и при высоком – в реках (Лозовик и др., 2005).

Макрозообентос р. Лижма, одной из рек северного побережья Онежского озера, достаточно

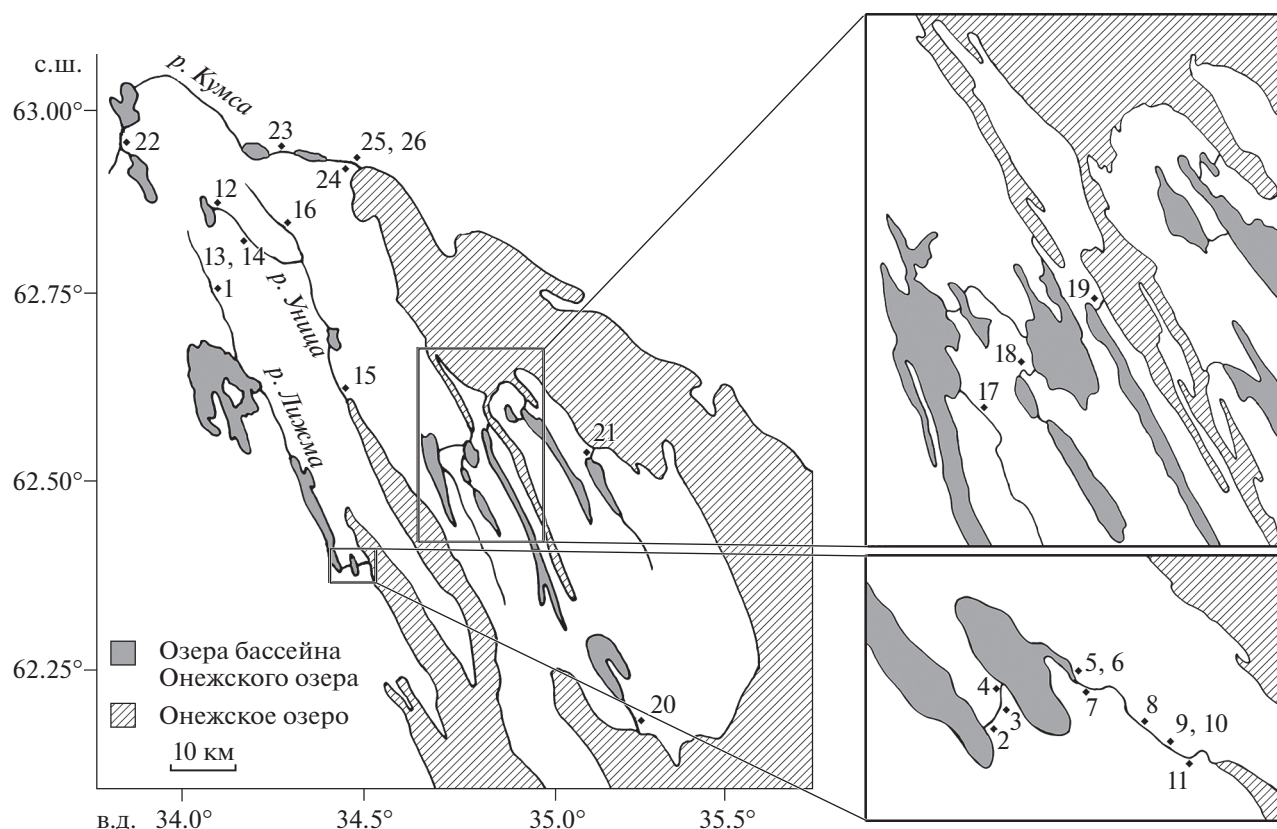


Рис. 1. Карта-схема расположения станций отбора проб (1–26) в реках северной части бассейна Онежского озера в 2007–2017 гг.

хорошо изучен (Хренников, 1978; Khrennikov, 2007; Барышев, Кухарев, 2011). Однако сведения о донных сообществах других водотоков этой территории немногочисленны (Рябинкин и др., 2000; Комулайнен и др., 2013). Вместе с тем, понимание закономерностей формирования донных сообществ в реках, протекающих по сельговым ландшафтам с высокими водоразделами, выраженной вертикальной и горизонтальной расчлененностью важно для формирования единой картины функционирования структуры пресноводных экосистем.

Цель работы – выявить, как комплекс природных факторов, связанный с физико-химическими особенностями водосбора рек сельговых ландшафтов северного побережья Онежского озера, влияет на формирование состава, обилия и трофической структуры сообществ макрозообентоса этих рек.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал для исследования собирали на 26 станциях в 10 реках (рис. 1) северного побережья Онежского озера в 2007–2017 гг. Всего было собрано и обработано 97 количественных проб макрозо-

обентоса, из них 80 – на пороговых участках и 17 – на плесовых. Основная часть материала (85 проб) собрана в летний период (вторая половина июля–первая половина августа). Этот сезон наиболее показательный и полный для характеристики водотока с биологической стороны в реках бассейна Онежского озера (Чернов, 1927; Барышев, Веселов, 2007; Барышев, 2020). Также для оценки сезонных изменений трофической структуры и обилия в течение года на трех станциях отобраны пробы осенью и весной (табл. 1).

Обследованы основные речные биотопы – пороговые участки с каменистыми грунтами и плесовые, для которых характерны “мягкие” грунты. В реках Восточной Финноскандии на порогах и перекатах тальвег обычно не выражен, поэтому деление станций на медиаль и рипаль (табл. 1) проведено только для плесов.

Для отбора проб на каменистых грунтах применяли количественную рамку “Surber” с размером ячеек 250 мкм и площадью 0.04 м², на мягких грунтах – дночерпатель ДАК-250 (площадь 0.25 м²), по два подъема на пробу (Комулайнен и др., 1989). При камеральной обработке с использованием бинокулярного микроскопа из пробы изымали всех беспозвоночных, подсчитывали и взве-

Таблица 1. Характеристика станций и число проб макрозообентоса из рек северной части бассейна Онежского озера в 2007–2017 гг.

Номер станции	Река	Дата сбора	Число проб	Глубина, м	Течение, м/с	Расход воды, м ³ /с	Биотоп	Грунт	Расстояние от озера, км
1	Егламка	23.07.2009	3	0.2	0.30	0.2	Порог	Вм, Гк	–
2	Лижма	06.08.2007	4	0.3	0.50	5.0	Порог	Вм, Гк	0.02
		01.04.2010	3						
		11.08.2010	3						
		16.11.2010	3						
3	То же	06.08.2007	4	0.3	0.30	5.0	Порог	Вм, Гк	0.3
		01.04.2010	3						
		11.08.2010	3						
		16.11.2010	3						
4	»	06.08.2007	4	0.3	0.40	5.0	Порог	Вм, Гк	0.7
		01.04.2010	3						
		11.08.2010	3						
		16.11.2010	3						
5	»	07.08.2017	2	2.0	0.05	5.0	Медиаль	Пк, Ил, Ро	0.1
6	»	07.08.2017	1	0.5	0.05	5.0	Рипаль	Ил, Ро	0.1
7	»	07.08.2007	1	0.4	0.35	5.0	Порог	Вм, Гк	0.1
8	»	07.08.2017	2	2.0	0.30	5.0	Медиаль	Пк, Ил	1.5
9	»	07.08.2017	2	2.5	0.10	5.0	Медиаль	Пк, Ил	1.7
10	»	07.08.2017	1	0.5	0.05	5.0	Рипаль	Ил, Ро	1.7
11	»	31.07.2009	1	0.1	0.20	5.0	Порог	Вк, Вм,	1.0
12	Уница	03.08.2010	6	0.2	0.50	0.2	Порог	Вк, Вм, Гк	0.1
13	То же	02.08.2017	3	0.6	0.03	2.0	Медиаль	Ро	10.0
14	»	10.08.2010	3	0.2	0.30	2.0	Порог	Вм, Гк	10.0
15	»	10.08.2010	3	0.3	0.30	4.0	Порог	Вк, Вм,	10.0
16	Чебинка	02.08.2017	3	0.6	0.02	0.3	Медиаль	Пк, Гл	–
17	Муна	21.08.2012	3	0.3	0.40	0.9	Порог	Вк, Вм, Гк	–
18	Мягрека	21.08.2012	3	0.3	0.40	0.3	Порог	Вк, Вм, Гк	0.8
19	Косморекa	21.08.2012	3	0.3	0.50	1.0	Порог	Вк, Вм, Гк	1.0
20	Яндома	09.08.2010	3	0.3	0.50	0.7	Порог	Вк, Вм	3.5
21	Падма	09.08.2010	3	0.2	0.30	0.1	Порог	Вк, Вм, Гк	1.7
22	Кумса	03.08.2010	3	0.3	0.30	0.6	Порог	Гк, Пк	4.0
23	То же	03.08.2010	3	0.3	0.30	0.3	Порог	Гк, Пк	1.7
24	»	09.08.2010	3	0.3	0.30	3.0	Порог	Гк, Пк	6.0
25	»	02.08.2017	2	0.5	0.05	3.0	Рипаль	Пк, Ил	6.2
26	»	02.08.2017	1	0.6	0.10	3.0	Медиаль	Гк, Пк	6.2

Примечание. Номера станций соответствуют таковым на рис. 1; в столбце “биотоп” медиаль и рипаль указаны для плесовых участков. Обозначения грунта: Вк – валун крупный и средний, Вм – валун мелкий, Гк – галька, Пк – песок, Ил – Ил, Гл – глина, Ро – растительные остатки.

шивали по видам. При описании структуры сообществ доминантами (по численности и биомассе) считали виды, достигающие 15% суммарного обилия на станции.

Статистические расчеты. Расчеты корреляции по Спирмену и критерия Краскела–Уоллиса, проверка выборок на нормальность распределе-

ния (тесты Шапиро–Уилка и Жарка–Бера) проведены в программе PAST 4.09. Данные по численности и биомассе даны без стандартной ошибки из-за их ассиметричного распределения.

Разнообразие. Индекс Шеннона (H) вычисляли по формуле: $H = -\sum p_i \ln p_i$, где p_i – доля особей i -го вида в суммарной численности зообентоса.

Таблица 2. Доминирующие виды в составе макрозообентоса рек северного побережья Онежского озера в 2007–2017 гг.

Биотоп	Доминирующие виды	
	по численности	по биомассе
Порог	<i>Hydropsyche pellucidula</i> (34%), <i>Simulium</i> sp. (18%), <i>Hydropsyche siltalai</i> (15%), <i>Baetis rhodani</i> (14%), <i>Neureclipsis bimaculata</i> (10%), <i>Aphelocheirus aestivalis</i> (6%), <i>Elmis aenea</i> (6%)	<i>Hydropsyche pellucidula</i> (49%), <i>Euglesa</i> sp. (19%), <i>Aphelocheirus aestivalis</i> (15%), <i>Rhyacophila nubila</i> (15%), <i>Hydropsyche siltalai</i> (9%), <i>Simulium</i> sp. (6%), <i>Glossiphonia complanata</i> (4%)
Плес	<i>Euglesa</i> sp. (36%), <i>Tanytarsus</i> sp. (17%), <i>Heterotrissocladius marcidus</i> (17%), <i>Polypedilum convictum</i> gr. sp. (12%), <i>Stictochironomus crassiforceps</i> (12%), <i>Procladius</i> sp. (12%), <i>Ephemera vulgata</i> L. (12%), <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> (6%)	<i>Euglesa</i> sp. (29%), <i>Procladius</i> sp. (17%), <i>Heterotrissocladius marcidus</i> (12%), <i>Polypedilum convictum</i> gr. sp. (12%), <i>Tanytarsus</i> sp. (12%), <i>Ephemera vulgata</i> (12%), <i>Stictochironomus crassiforceps</i> (6%), <i>Gomphus vulgatissimus</i> (6%), <i>Onychogomphus forcipatus</i> (6%), <i>Anodonta cygnea</i> (6%), <i>Unio pictorum</i> (6%)

Примечание. В скобках указана доля станций, где вид доминирует.

Выравненность сообществ рассчитывали по формуле $E = N/N_{\max} = N/\ln S$, где S – число видов в сообществе. В качестве меры доминирования выбран индекс Симпсона (D), который вычисляли по формуле $D = \sum p_i^2$, где p_i – доля особей i -го вида в обилии (по численности) зообентоса.

Трофическая структура. Для анализа трофической структуры использован метод функциональных групп по питанию, поскольку именно они в первую очередь отражают особенности состава и трансформации органического вещества на участках водотока (Vannote et al., 1980; Minshall et al., 1985). На основании работ (Merritt et al., 1996) и (Cummins et al., 2005) выделены следующие группы: измельчители; коллекторы-фильтраторы; коллекторы-собиратели; хищники; соскребатели.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Видовой состав. Фауна сформирована не менее чем 110 таксонами, большинство из них определены до вида. В бентосе порогов отмечено 90 таксонов, в бентосе плесов – 45. Данные по встречаемости видов и таксонов по станциям приведены в табл. (Приложение, S1)

Сообщества порогов сформированы в первую очередь личинками ручейников (25 видов), поденок (13 видов), веснянок (11 видов) и брюхоногими моллюсками (7 видов). В макрозообентосе плесов по числу видов преобладали хирономиды (7), ручейники (6), двустворчатые моллюски (4), поденки (4) и мошки (4). Для порогов встречаемость >50% по пробам выявлена для представителей амфибиотических насекомых: ручейников *Hydropsyche pellucidula* (82.5%) и *Rhyacophila nubila* (62.0%), мошек Simuliidae spp. (62.5). В донных сообществах плесов высокую встречаемость по пробам имеют только первичноводные организ-

мы – двустворчатые моллюски рода *Euglesa* (64.7%) и *Sphaerium corneum* (29.4%).

Доминирующие виды (табл. 2). Основу донных сообществ плесов составляют личинки хирономид (*Procladius* sp., *Heterotrissocladius marcidus*, *Procladius convictum* gr., *Stictochironomus crassiforceps*, *Tanytarsus* sp.) и двустворчатые моллюски (*Euglesa* sp.); в сообществах порогов многочисленны личинки ручейников (*Hydropsyche pellucidula*, *H. siltalai*, *Neureclipsis bimaculata*), мошек (*Simulium* sp.) и поденок (*Baetis rhodani*).

Обилие макрозообентоса. Численность и биомасса макрозообентоса варьировали по станциям в широких пределах (табл. 3). Во всех случаях медиана оказалась ниже среднего арифметического значения, что является следствием асимметрии распределения данных по обилию (Шитиков и др., 2013). Выборки статистически значимо отличались от нормального распределения: для суммарной численности критерий Шапиро–Уилка составил 0.31 ($p < 0.001$), тест Жарка–Бера – 16680 ($p < 0.001$); для суммарной биомассы критерий Шапиро–Уилка составил 0.49 ($p < 0.001$), тест Жарка–Бера – 3460 ($p < 0.001$).

Сопоставление средних и медианных значений численности и биомассы макрозообентоса привело к выводу, что в реках северного побережья Онежского озера показатели обилия достаточно высоки и в 2–3 раза превышают таковые в других река региона исследований – Восточной Фенноскандии.

Обилие макрозообентоса порогов оказалось значительно выше, чем плесов, как по численности, так и по биомассе (см. табл. 3). Количественные показатели макрозообентоса изменялись в зависимости от расстояния до вышерасположенного озера: по численности коэффициента корреляции по Спирмену $r_s = -0.522$ ($df = 95$, $p < 0.001$), для критерия Краскела–Уоллиса H ($\chi^2 = 26.17$ ($p < 0.001$)).

Таблица 3. Численность и биомасса макрозообентоса рек северного побережья Онежского озера в 2007–2017 гг. и Восточной Финноскандии в целом

Северное побережье Онежского озера		Восточная Финноскандия*	
численность, экз./м ²	биомасса, г/м ²	численность, экз./м ²	биомасса, г/м ²
Плеса			
$\frac{3185}{320-12280}$ (2200)	$\frac{12.3}{1.8-59.3}$ (5.8)	$\frac{3100}{-}$ (1000)	$\frac{6.6}{-}$ (2.4)
Пороги			
$\frac{10477}{625-205700}$ (4287)	$\frac{52.4}{0.8-732.6}$ (17.8)	$\frac{5100}{-}$ (2800)	$\frac{17.3}{-}$ (5.1)

Примечание. Над чертой – среднее, под чертой – min–max, в скобках – медиана; “–” – данные отсутствуют.

* По данным работы И.А. Барышева (2019).

По биомассе $r_s = -0.701$ ($df = 95$, $p < 0.001$), для критерия Краскела–Уоллиса H ($\chi^2 = 47.69$ ($p < 0.001$)). Численность и биомасса на разном удалении от озера показаны на рис. 2. Зависимость может быть описана степенной функцией. При этом достоверность аппроксимации (R^2) для биомассы значительно выше, чем для численности, как и коэффициент корреляции по Спирмену.

В сообществах порогов основу биомассы формируют личинки ручейников, а основу численности – гидроиды, ручейники и мошки. В сообществах плесов преобладают личинки хирономид и двустворчатые моллюски (табл. 4).

Крупные двустворчатые моллюски сем. Unionidae (*Anodonta cygnea* и *Unio pictorum*) отме-

чены в бентосе четырех проб, собранных на трех станциях (5, 6 и 8), что составляет 4.1% встречаемости по всем пробам и 23.5% встречаемости по пробам, собранным в макрозообентосе плесов. Из-за большого размера особей биомасса этих гидробионтов многократно превышает показатели других видов бентоса. Максимальное обилие выявлено на ст. 8, где численность достигала 120 экз./м², а биомасса 3600 г/м².

Трофическая структура. Показатели трофической структуры макрозообентоса были рассчитаны для трех групп станций: порогов вне влияния озера, порогов в зоне влияния озера (500 и менее метров) и плесов (табл. 5).

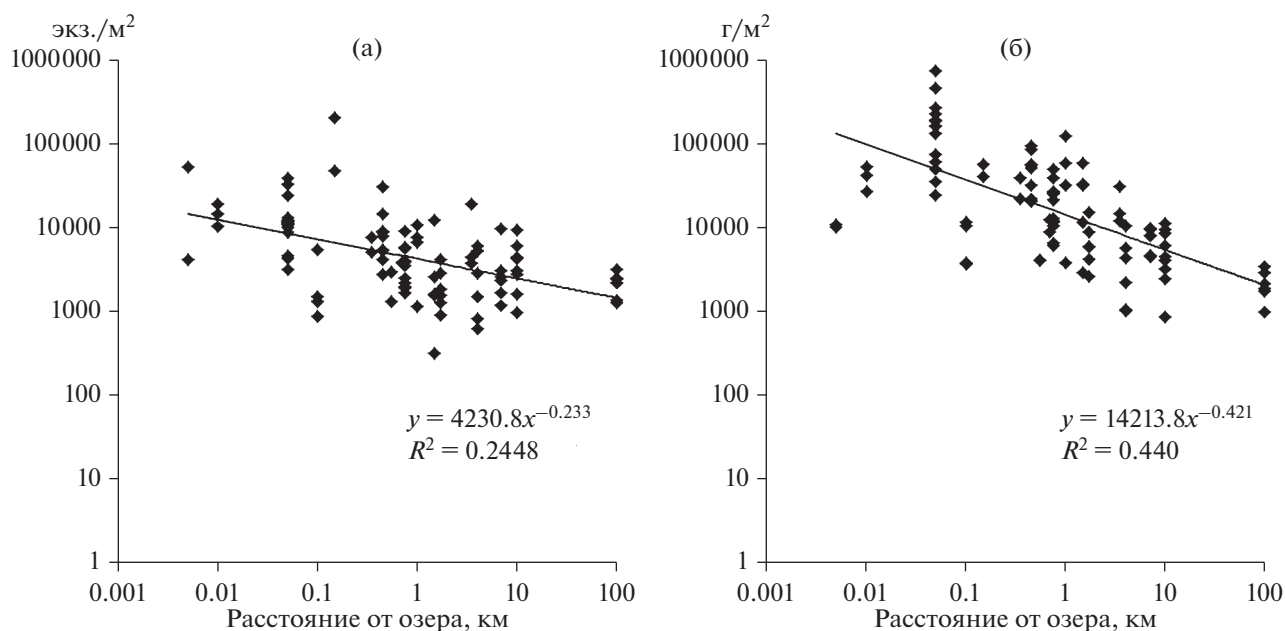


Рис. 2. Численность (а) и биомасса (б) макрозообентоса на станциях при разном удалении от вышерасположенного озера в реках северного побережья Онежского озера в 2007–2017 гг. Шкалы логарифмированы.

Таблица 4. Обилие крупных таксонов в макрозообентосе рек северного побережья Онежского озера в 2007–2017 гг.

Таксон	Порог		Плес	
	численность, экз./м ²	биомасса, г/м ²	численность, экз./м ²	биомасса, г/м ²
Hydrozoa	3674	0.37	0	0.00
Nematoda	7	0.00	12	0.02
Oligochaeta	59	0.34	262	0.80
Hirudinea	46	0.62	14	0.05
Bivalvia	241	3.29	145	4.98
Gastropoda	54	0.33	22	0.07
Crustacea	21	0.04	2	0.00
Hydrachnidiae	12	0.00	2	0.01
Ephemeroptera	807	1.31	54	0.29
Plecoptera	231	0.92	47	0.09
Trichoptera	3244	41.74	73	0.14
Megaloptera	1	0.00	11	0.32
Coleoptera	114	0.10	16	0.08
Simuliidae	1211	1.61	249	0.31
Chironomidae	657	0.30	1941	2.19
Ceratopogonidae	8	0.01	0	0.00
Diptera прочие	34	0.20	276	0.03
Odonata	5	0.25	15	1.79
Hemiptera	53	0.99	42	1.08
Всего	10477	52.44	3186	12.25

Примечание. Данные приведены без учета двустворчатых моллюсков сем. Unionidae. Приведены средние показатели по станциям.

Выявлены значительные отличия в трофической структуре макрозообентоса выделенных биотопов: по вкладу в суммарную биомассу макрозообентоса на порогах вне влияния озер преобладают хищники (доля коллекторов фильтраторов также высока); в зоне влияния озер в сообществах порогов уверенно преобладают коллекторы фильтраторы; основу биомассы плесов формируют коллекторы фильтраторы.

В реках северного побережья Онежского озера измельчители представлены ручейниками *Potamophylax latipennis*, *Stenophylax* sp., *Ceraclea nigronervosa*; веснянками *Leuctra fusca* и *L. digitata*. Среди коллекторов-фильтраторов преобладают пассивные фильтраторы: ручейники *Hydropsyche pellucidula*, *H. siltalai*, *Arctopsyche ladogensis*, *Ceratopsyche newae*, *C. silfvenii*, *Neureclipsis bimaculata*; мошки *Wilhelmia equina*, *Odagmia ornata*, *Simulium morsitans*. Активные фильтраторы представлены мелкими двустворчатыми моллюсками сем. Sphaeriidae – *Sphaerium corneum* и видами рода *Euglesa*. Отдельные участки плесов заселены крупными двустворчатыми моллюсками сем. Unionidae – *Anodonta cygnea* и *Unio pictorum*. Коллекторы-собиратели представлены поденками *Baetis rhodani*,

B. fuscatus, *B. vernus*, *Nigrobaetis digitatus*, *N. niger*, *Paraleptophlebia submarginata* и др. Также к этой группе относятся жуки *Elmis aenea* и *Limnius volckmari*, малощетинковые черви *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Lumbriculus variegatus*, *Spirosperma ferox* и большинство видов хирономид. Соскребатели представлены поденками *Heptagenia sulphurea*, *Serratella ignita* и *Ephemerella mucronata*, а также брюхоногими моллюсками *Ampullaceana balthica*, *Ancylus fluviatilis*, *Planorbis corneus*, *Viviparus viviparus* и др. К хищникам относятся представитель клопов *Aphelocheirus aestivalis*; ручейники *Rhyacophila nubila* и *Rh. fasciata*; стрекозы *Onychogomphus forcipatus*, *Gomphus vulgatissimus* и *Cordulegaster boltonii*; пиявки *Erpobdella octoculata*, *Glossiphonia complanata* и *Helobdella stagnalis*; большекрылые *Sialis fuliginosa*, *S. lutaria* и *S. sordida*; двукрылые – *Procladius* sp. и *Hexatoma* sp.

Биологическое разнообразие. Показатели биологического разнообразия рассчитаны для трех групп станций: порогов вне влияния озера, порогов в зоне влияния озера (500 и менее метров) и плесов (табл. 6).

Наибольшие показатели разнообразия выявлены для донных сообществ порогов вне влияния

Таблица 5. Трофическая структура макрозообентоса в реках северного побережья Онежского озера в 2007–2017 гг. в летний период

Трофическая группа	Пороги		Плесы
	вне влияния озера	в зоне влияния озера	
Измельчители	7.4	23.5	0.3
	10	15	4
Коллекторы-фильтраторы	30.9	43.2	32.2
	13	12	6
Коллекторы-собиратели	24.7	13.3	48.6
	20	25	9
Соскребатели	4.1	2.5	0.4
	5	7	7
Хищники	32.9	17.5	18.4
	11	10	5

Примечание. Над чертой – доля (%) в общей биомассе трофических групп, под чертой – количество видов в группе.

вышерасположенных озер, наименьшие для макрозообентоса плесов.

Сезонная динамика. В течение года видовое богатство и обилие макрозообентоса меняется, что выражается в снижении количественных показателей летом (табл. 7).

Речной макрозообентос на истоке из озера характеризуется чрезвычайно высоким обилием (по численности и биомассе) в течение всего года. Трофическая структура донных сообществ по сезонам также претерпевает изменения. Летом выявлено увеличение доли хищников и снижение доли собирателей и соскребателей (табл. 8). Высокая доля фильтраторов в трофической структуре указывает на существенное влияние озера, которое прослеживается не только летом, но и в другие сезоны.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Видовой состав макрозообентоса рек северного побережья Онежского озера вполне соответ-

ствует фауне беспозвоночных в водотоках Фенноскандии (Baryshev, 2017). По сравнению с водотоками других территорий видовое разнообразие находится на низком уровне. Например, в верховьях р. Хопер (Пензенская обл.) выявлено 123 вида при обработке лишь 23 бентосных проб (Силина, 2017). Фауна реофильного пресноводного макрозообентоса Кавказа оценивается в ~1700 видов (Палатов, 2018). В реках восточного Сахалина обнаружено 164 вида (Живоглядова и др., 2012). Такая бедность фауны макрозообентоса рек северного побережья Онежского озера связана с достаточно суровым климатом Республики Карелия, высокой цветностью вод и их низкой минерализацией (Лозовик и др., 2005; Теканова и др., 2019).

Для макрозообентоса порожистых рек характерно значительное варьирование обилия по отдельным участкам, что связано с мозаичным расположением биотопов и резкими изменениями гидрологических условий и грунта в пределах русла (Тиунова, 2006; Живоглядова и др., 2012; Богатов, Федоровский, 2017; Хаменкова, Тесленко, 2021). В обследованных нами реках обилие тоже изменялось в десятки раз (табл. 3). Вместе с тем, полученные в ходе этой работы средние и медианные значения численности и биомассы для макрозообентоса порогов и плесов (табл. 3, рис. 2) довольно высоки для рек Восточной Фенноскандии.

Выявлено, что в реках северного побережья Онежского озера на состав доминирующих видов, обилие макрозообентоса и трофическую структуру сообществ большое влияние оказывают многочисленные проточные озера. Ранее подобную зависимость отмечали в работах (Malmqvist, Eriksson, 2006; Turner et al., 2016). Сельговый ландшафт обуславливает частое чередование озерных и речных фрагментов гидрографической сети, соответственно большое число речных местообитаний находится в зонах лимнического влияния. Вероятно, это основная причина того, что речной макрозообентос исследованной территории в целом отличается высокими показателями обилия, по сравнению с другими районами Фенноскандии. Также проточные озера обуславливают высокую долю коллекторов-фильтраторов (потребляющих

Таблица 6. Оценка биологического разнообразия донных сообществ в реках северного побережья Онежского озера в 2007–2017 гг. в летний период

Показатель	Пороги		Плесы
	вне влияния озера	в зоне влияния озера	
Число видов на пробу	14.7 ± 0.75	13.7 ± 0.62	6.6 ± 0.97
Индекс Шеннона	1.96 ± 0.079	1.64 ± 0.088	1.34 ± 0.138
Индекс Симпсона	0.23 ± 0.026	0.32 ± 0.032	0.41 ± 0.065
Выровненность	0.74 ± 0.024	0.64 ± 0.029	0.71 ± 0.055

Примечание. Средние приведены со значениями стандартной ошибки.

Таблица 7. Количественные показатели макрозообентоса в течение вегетационного периода 2010 г. в р. Лижма в зоне влияния оз. Кедрозеро (ст. 2–4)

Показатель	Весна	Лето	Осень
Число видов в пробе	14.0 ± 1.23	12.8 ± 0.92	15.8 ± 0.74
Численность экз./м ²	<u>11555</u>	<u>8705</u>	<u>11422</u>
	8925	4225	8875
Биомасса, г/м ²	<u>126</u>	<u>124</u>	<u>92</u>
	54.8	26.4	56.2
Индекс Шеннона	1.81 ± 0.129	1.76 ± 1.171	1.87 ± 0.197
Выровненность	0.69 ± 0.030	0.69 ± 0.058	0.68 ± 0.068
Индекс Симпсона	0.25 ± 0.031	0.29 ± 0.057	0.26 ± 0.070

Примечание. Над чертой – средняя; под чертой – медиана.

лимнический сестон) в зоне их влияния (табл. 5, 8). Известно, что в зонах поступления в реку лимнического сестона обилие макрозообентоса часто многократно увеличено за счет коллекторов-фильтраторов (Valett, Stanford, 2011; Baryshev, 2017). Вместе с тем, на участках вне влияния озер относительное обилие коллекторов-фильтратов в макрозообентосе сопоставимо с таковым в реках других территорий – Фенноскандии и других регионов (Tiipova, 2006; Baryshev, 2020). На показатели биологического разнообразия проточные озера оказывают негативное влияние (табл. 6), наибольшие значения зарегистрированы в сообществах порогов на удалении от озер.

В течение года в реках сельговых ландшафтов северного побережья Онежского озера прослеживаются ранее выявленные закономерности сезонной динамики макрозообентоса региона – снижение видового богатства и обилия в летнее время, связанное с интенсивным вылетом амфибиотических насекомых (Барышев, Веселов, 2007). Анало-

гичные закономерности отмечены и для рек других территорий (Живоглядова и др., 2012; Хаменкова, Тесленко, 2021). Высокая озерность речной сети исследуемой территории обеспечивает стабильный водный режим – плавный ход половодья и достаточное количество воды в межень, что снижает количество и интенсивность катастрофических явлений, таких как пересыхание и резкие колебания уровня воды и соответственно, разрушение донных сообществ в ходе этих процессов (Барышев, Веселов, 2007).

Структура речных донных сообществ северного побережья Онежского озера формируется под влиянием локальных и региональных факторов. К локальным следует отнести сельговый ландшафт, обуславливающий множество проточных озер. Бедная фауна беспозвоночных рек Восточной Фенноскандии определяет видовой состав донных сообществ исследованных водотоков как региональный фактор. Также в реках северного побережья Онежского озера прослежены и общие закономерности пространственной динамики структуры реофильных сообществ, в частности реакция макрозообентоса на поступление озерного сестона.

Выводы. В реках северного побережья Онежского озера выявлен относительно бедный видовой состав макрозообентоса, несмотря на изрезанный рельеф территории с разнообразием биотопов, относительно благоприятные климатические условия и достаточно высокую (для рек Карелии) минерализацию вод. Фауну макрозообентоса рек этой территории в первую очередь определяет бедный видовой состав донных беспозвоночных Восточной Фенноскандии, а не особенности ландшафта. Сообщества макрозообентоса рек этой территории отличаются относительно высокой биомассой и значительной долей коллекторов-фильтраторов, что обусловлено влиянием множества проточных озер.

Таблица 8. Трофическая структура макрозообентоса в вегетационный период на примере р. Лижма в 2010 г.

Трофическая группа	Весна	Лето	Осень
Измельчители	<u>3.0</u>	<u>2.6</u>	<u>1.3</u>
	8	6	5
Коллекторы-фильтраторы	<u>60.4</u>	<u>58.5</u>	<u>61.8</u>
	5	7	6
Коллекторы-собиратели	<u>7.1</u>	<u>4.7</u>	<u>9.0</u>
	11	8	10
Соскребатели	<u>10.5</u>	<u>2.8</u>	<u>8.7</u>
	4	3	4
Хищники	<u>18.9</u>	<u>31.3</u>	<u>19.2</u>
	5	4	5

Примечание. Над чертой – доля биомассы (%) трофических групп беспозвоночных, под чертой – количество видов. Данные приведены без учета двустворчатых моллюсков сем. Unionidae.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке из средств федерального бюджета в рамках государственного задания Карельского научного центра РАН (тема FMEN-2022-0007).

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

Дополнительный материал (табл. S1) публикуется только в электронном формате на сайтах <https://link.springer.com> и <https://www.elibrary.ru>.

Табл. S1. Встречаемость (%) выявленных видов и таксонов по пробам в макрозообентосе рек северного побережья Онежского озера в 2007–2017 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барышев И.А.* 2019. Макрозообентос рек Восточной Фенноскандии: Автореф. ... дис. докт. биол. наук. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН. 46 с.
- Барышев И.А., Веселов А.Е.* 2007. Сезонная динамика бентоса и дрейфа беспозвоночных организмов в некоторых притоках Онежского озера // Биология внутр. вод. № 1. С. 80.
- Барышев И.А., Кухарев В.И.* 2011. Влияние проточного озера на структуру зообентоса в реке с быстрым течением (на примере р. Лижма, бассейн Онежского озера) // Ученые записки Петрозаводского гос. ун-та. № 6 (119). С. 16.
- Богатов В.В., Федоровский А.С.* 2017. Основы речной гидрологии и гидробиологии. Владивосток: Дальнаука.
- Громцев А.Н., Карпин В.А.* 2013. Положение Заонежского полуострова в системе природного районирования и его физико-географическая специфика // Сельговые ландшафты Заонежского полуострова: природные особенности, история освоения и сохранение. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН. С. 11.
- Живоглядова Л.А., Даирова Д.С., Лабай В.С.* 2012. Состав, структура и сезонная динамика макрозообентоса рек восточного Сахалина // Изв. ТИНРО. Т. 171. С. 199.
- Комулайнен С.Ф., Круглова А.Н., Хренников В.В., Широков В.А.* 1989. Методические рекомендации по изучению гидробиологического режима малых рек. Петрозаводск: Карельск. науч. центра РАН.
- Комулайнен С.Ф., Круглова А.Н., Барышев И.А. и др.* 2013. Гидробиологические особенности водоемов и водотоков // Сельговые ландшафты Заонежского полуострова: природные особенности, история освоения и сохранение. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН. С. 139.
- Литвиненко А.В., Богданова М.С.* 2013. Гидрографическая сеть // Сельговые ландшафты Заонежского полуострова: природные особенности, история освоения и сохранение. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН. С. 36.
- Лозовик П.А., Басов М.И., Зобков М.Б.* 2005. Поверхностные воды Заонежского полуострова. Химический состав воды // Экологические проблемы освоения месторождения Средняя Падма. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН. С. 35.
- Палатов Д.М.* 2018. Реофильный макрозообентос Восточного Причерноморья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва: Москов. гос. ун-т. 24 с.
- Рябинкин А.В., Кухарев В.И., Полякова Т.Н.* 2000. Макрозообентос. Флора и фауна водных экосистем. Заонежский полуостров // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории Заонежского полуострова и Северного Приладожья. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН. С. 184.
- Силина А.Е.* 2017. Фауна и структура сообществ макрозообентоса верховья Хопра в условиях заповедного режима // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Сер.: Естественные науки. № 25 (274). С. 59.
- Теканова Е.В., Калинкина Н.М., Кравченко И.Ю.* 2018. Геохимические особенности функционирования биоты в водоемах Карелии // Известия Российской академии наук. Серия географическая. № 1. С. 90–100. <https://doi.org/10.7868/S2587556618010083>
- Тиунова Т.М.* 2006. Трофическая структура сообществ беспозвоночных в экосистемах лососевых рек юга Дальнего Востока // Экология. № 6. С. 457.
- Хаменкова Е.В., Тесленко В.А.* 2017. Структура сообществ макрозообентоса и динамика их биомассы в реке Ола (северное побережье Охотского моря, Магаданская область) // Зоол. журн. Т. 96. № 6. С. 619. <https://doi.org/10.7868/S0044513417060071>
- Хренников В.В.* 1978. Бентос притоков Онежского озера // Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Ленинград: Наука. С. 41.
- Чернов В.К.* 1927. Результаты гидробиологического обследования рек Суны, Шуи, Лососинки и Косалмского протока // Тр. Бородинской биол. ст. Т. 5. С. 190.
- Шутиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д.* 2003. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: Ин-т экологии волжск. бассейна РАН.
- Allan J.D., Castillo M.M.* 2007. Stream ecology: structure and function of running waters. Dordrecht; Netherlands: Springer.
- Baryshev I.A.* 2017. Taxonomic composition and trophic structure of benthic fauna in rocky rapids and riffles in rivers of the Republic of Karelia and Murmansk oblast // Inland Water Biology. V. 10. № 4. P. 405. <https://doi.org/10.1134/S1995082917040034>
- Baryshev I.A.* 2020. Zoobenthos of Pools of Rapid Rivers: Composition, Abundance, and Trophic Structure (Based on the Example of Eastern Fennoscandia) // Inland Water Biology. V. 13. № 1. P. 69. <https://doi.org/10.1134/S1995082920010022>
- Cummins K.W., Merritt R.W., Andrade P.C.* 2005. The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil // Studies on Neotropical Fauna and Environment. V. 40. Iss. 1. P. 69. <https://doi.org/10.1080/01650520400025720>

- Erős T., Lowe W.H.* 2019. The Landscape Ecology of Rivers: from Patch-Based to Spatial Network Analyses // *Current Landscape Ecology Reports*. V. 4. P. 103. <https://doi.org/10.1007/s40823-019-00044-6>
- Gerth W.J., Li J., Giannico G.R.* 2017. Agricultural land use and macroinvertebrate assemblages in lowland temporary streams of the Willamette Valley, Oregon, USA // *Agric. Ecosyst. Environ.* V. 236. P. 154. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.11.010>
- Heino J.* 2005. Functional biodiversity of macroinvertebrate assemblages along major ecological gradients of boreal headwater streams // *Freshwater Biology*. № 50(9). P. 1578.
- Karlsen C.S., Flindt M.R., Sønderup M.J. et al.* 2019. Impact of land use and runoff on stream quality // *Sustainability*. V. 11(19). P. 5479. <https://doi.org/10.3390/su11195479>
- Kesti P., Hiltunen M., Strandberg U. et al.* 2022. Lake browning impacts community structure and essential fatty acid content of littoral invertebrates in boreal lakes // *Hydrobiologia*. V. 849. P. 967. <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04760-1>
- Malmqvist B., Eriksson A.* 2006. Benthic insects in Swedish lake-outlet streams: Patterns in species richness and assemblage structure // *Freshwater Biology*. № 34(2). P. 285. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1995.tb00888.x>
- Merritt R.W., Wallace J.R., Higgins M.J. et al.* 1996. Procedures for the functional analysis of invertebrate communities of the Kissimmee River-floodplain ecosystem: Florida Scientist [Fla. Sci.]. V. 59. № 4. P. 216.
- Minshall G.W., Cummins K.W., Petersen R.C. et al.* 1985. Developments in stream ecosystem theory // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 42. P. 1045.
- Salvo J., Valdovinos C., Fierro P.* 2020. Benthic macroinvertebrate assemblages of a stream-lake network in the upper zone of the trans-Andean basin of the Valdivia River (Chile) // *New Zealand journal of marine and freshwater research*. V. 55. Iss. 2. P. 375.
- Thorp J.H., Thoms M.C., Delong M.D.* 2006. The riverine ecosystem synthesis: Biocomplexity in river networks across space and time // *River Research and Applications*. V. 22. P. 123.
- Tiunova T.M.* 2006. Trophic structure of invertebrate communities in ecosystems of salmon rivers in the southern Far East // *Russian J. Ecology*. V. 37. № 6. P. 419. <https://doi.org/10.1134/S1067413606060099>
- Turner K.L., Matthews R.A., Rawhouser A.K.* 2016. Benthic Macroinvertebrate Assemblages in Kryal and Rhithral Lake Outlet Streams in the North Cascade Mountains // *Northwest Science*. № 90(2). P. 206. <https://doi.org/10.3955/046.090.0211>
- Valett H.M., Stanford J.A.* 2011. Food quality and hydropsychid caddisfly density in a lake outlet stream in Glacier national park, Montana, USA // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* № 44(1). P. 77. <https://doi.org/10.1139/f87-009>
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al.* 1980. The river continuum concept // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 37. № 1. P. 130.

Peculiarities of Composition, Abundance and Trophic Structure of Macrozoobenthos Communities in Rivers of Esker Landscapes of the Northern Coast of Lake Onega

I. A. Baryshev*

¹*Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia*

*e-mail: i_baryshev@mail.ru

Based on the analysis of original samples of macrozoobenthos, the features of the formation of the structure of river bottom communities in conditions of esker landscapes with rugged terrain were analyzed. 110 invertebrate taxa have been identified. It was shown that the species composition of the macrozoobenthos of the rivers of the northern coast of Lake Onega was formed under the influence of the poor regional fauna of Eastern Fennoscandia. The ruggedness of the relief, as a local factor, causes a large number of flowing lakes in the river network and many zones of limnic influence. As a result, benthic communities are characterized by high abundance (10 000 ind./m² and 52 g/m² on average in rapids and 3000 ind./m² and 12 g/m², on average, in pools). In the macrozoobenthos, there is a large proportion of collector-filterers (43% on average in terms of biomass in the zones of lake influence), capable of consuming seston coming from lakes.

Keywords: bottom communities, stream, lake-outlet, rapids, pools

**ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС,
ЗООПЕРИФИТОН**

УДК 574.587:252.62(571.121)

**СТРУКТУРА ЗООБЕНТОСА НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ СУКЦЕССИИ
ЭКОСИСТЕМ В ТЕРМОКАРСТОВЫХ ВОДОЕМАХ СРЕДНЕГО ЯМАЛА**© 2022 г. М. И. Ковешников^а, *, **, Е. Н. Крылова^а^аИнститут водных и экологических проблем Сибирского отделения Российской академии наук, Барнаул, Россия

*e-mail: koveshnikov@iwep.ru

**e-mail: koveshnikovs@gmail.com

Поступила в редакцию 11.11.2021 г.

После доработки 29.11.2021 г.

Принята к публикации 08.04.2022 г.

Изучены таксономический состав, структура и пространственное распределение зообентоса в 25 водоемах арктической тундры. Для средней части полуострова Ямал выделено восемь типов термокарстовых водоемов, представляющих собой стадии сукцессионного цикла. Водоемы начальных стадий цикла расположены на возвышенностях, средних стадий — у края долин, наиболее поздних — в долинах. Обнаружен 161 вид зообентоса, разнообразие и количество которого изменялось соответственно типу водоема, в широких пределах: число видов в пробе — 1–33; численность — 0.02–23.40 тыс. экз./м², биомасса — 0.05–73.09 г/м². Установлено, что трофический статус водоемов меняется от гипертрофного в начале цикла (стадии болота) до ультраолиготрофного (стадии озер) и снова гипертрофного в конце цикла (стадии хасыреев). Понижение численности зообентоса в ходе сукцессии связано с замещением мелких форм более крупными: доминирующий по биомассе комплекс изменяется от хирономидного в начале цикла, через двустворчатых моллюсков и олигохет на озерных стадиях, к брюхоногим моллюскам и гаммаридам в конце цикла. Преобладающий тип питания зообентоса при этом изменяется от альгофагии, через широкий спектр (включая фильтрацию), к альго-детритофагии.

Ключевые слова: зообентос, арктические озера, сукцессия, термокарст, Ямал

DOI: 10.31857/S0320965222050187

ВВЕДЕНИЕ

Полуостров Ямал, расположенный в зоне многолетней мерзлоты, характеризуется высокой плотностью термокарстовых водоемов, находящихся на разных стадиях сукцессии, и является удобным объектом для сравнительного лимнологического анализа. Цикл развития этих водоемов включает в себя основные стадии: плоскобугристое болото, мочага (эмбрионическое озеро), термокарстовое озеро, хасырей (остаток термокарстового озера после слива его воды в смежный водоем или реку) (Манасыпов и др., 2012). Выяснение закономерностей термокарстовых процессов, включая типизацию водоемов, имеет практическое значение для оценки экологической ситуации и для прогнозирования возможных экономических ущербов нефтегазовым промыслам.

В 2015–2019 гг. проводили исследования по Программе дистанционного зондирования водоемов Ямала в районе БНГКМ с использованием многоспектральных спутниковых изображений.

Сокращения: БНГКМ — Бованенковское нефтегазоконденсатное месторождение.

Одновременно контактными методами обследовано 52 водоема и получены данные, необходимые для интерпретации и детализации результатов анализа космических снимков. На 25 водоемах разного размера проведены наиболее подробные гидробиологические съемки (Ермолаева, 2016; Зарубина, 2016а, 2016б; Ковешников, 2018), в том числе сбор проб зообентоса — одного из ключевых объектов экологического мониторинга, включенного в нормативы проведения комплексной оценки экологической ситуации. На следующем этапе работы планируется сопоставить результаты исследования зообентоса с данными анализа параллельных проб и дистанционного зондирования. Целью комплексной типизации термокарстовых озер полуострова должно стать определение закономерностей естественной и антропогенной сукцессии. Это необходимо для прогноза направления и скорости изменения гидрологических, гидрохимических и гидробиологических параметров водоемов, для прогноза изменения качества воды. В перспективе планируется разработать методику дистанционной типизации водоемов и оценки гидробиологических и гидрохимических пара-

Таблица 1. Код водного объекта место и время отбора проб в 2015–2019 гг.

Код	Координаты (с.ш., в.д.)	Дата	Код	Координаты (с.ш., в.д.)	Дата
3.2.1*	70°21'23.40", 68°27'26.20"	23.08.2015	Нерсто	70°12'58.86", 68°58'34.66"	15.09.2018
Нгарка- Нерадсалято	70°20'12.10", 68°21'04.30"	24.08.2015	add1	70°20'04.01", 68°38'26.40"	18.08.2019
2.2.1	70°21'52.70", 68°21'13.80"	24.08.2015	Б14	70°23'55.61", 68°12'29.74"	20.08.2019
Недормато	70°19'59.46", 68°34'27.60"	25.08.2015	RS16	70°19'45.39", 68°24'36.91"	20.08.2019
Пелхато	70°25'32.90", 68°17'47.30"	27.08.2015	TF0	70°29'08.42", 68°40'37.70"	22.08.2019
Б1	70°28'04.42", 68°22'07.07"	08.09.2018	Нябылавато	70°29'59.20", 68°32'49.56"	22.08.2019
RS04	70°23'59.61", 68°12'19.85"	09.09.2018	Большое Тибейто	70°24'25.02", 68°00'15.24"	24.08.2019
Add2	70°20'16.65", 68°37'38.54"	10.09.2018	275	70°28'57.88", 67°59'17.10"	24.08.2019
Add3	70°21'10.88", 68°35'46.80"	10.09.2018	Н18	70°17'02.12", 68°57'53.12"	26.08.2019
Б7	70°19'02.97", 68°30'13.56"	10.09.2018	RS17	70°28'21.33", 68°32'06.53"	28.08.2019
Хаето	70°28'30.50", 68°41'11.74"	11.09.2018	Б15	70°23'56.40", 68°12'13.74"	28.08.2019
Б00	70°28'42.92", 68°40'32.57"	11.09.2018	Н21	70°16'54.99", 68°44'03.49"	31.08.2019
Б13	70°20'53.55", 68°18'46.09"	13.09.2018	—	—	—

Примечание. 3.2.1* – старица р. Сеяха (Мутная).

метров окружающей среды из космоса в районах разработки арктических материковых месторождений.

Цель работы — оценить динамику развития сообществ донных макробеспозвоночных при смене стадий естественной сукцессии термокарстовых водоемов Среднего Ямала и провести типизацию водоемов по зообентосу.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Согласно физико-географическому районированию материковых тундр, район исследования находится в мохово-лишайниковой подзоне зоны типичной тундры Ямало-Тазовского района Западно-Сибирской провинции Кольско-Гыданской обл. (Горбачкий, 1967). Комплексные работы проводили в 2015, 2018 и 2019 гг. вблизи БНГКМ, расположенного в средней части п-ва Ямал (бассейн Байдарацкой губы Карского моря). Исследовали водные объекты в междуречье главных рек этого участка — Сеяха (Мутная) и

Мордыха, включая расположенные в долинах пойменные водоемы, надпойменные водоемы водораздельных возвышенностей, и надпойменные водоемы на границе этих участков. На 25 водных объектах собирали гидробиологические пробы, включая зообентос, для типизации термокарстовых водоемов по комплексу гидрофизических и гидробиологических показателей, за основу принимали характеристику донного сообщества беспозвоночных (табл. 1).

Таблицу 1 можно использовать в программе GoogleEarth как интерактивную иллюстрацию к обсуждению результатов исследования. Зообентос собирали в конце августа—начале сентября на глубину до 1 м, скребком (ячейка сита 350 мкм), по две—три объединенные выемки, в зависимости от грунта. Сбор и камеральную обработку проводили общепринятыми методами (Руководство..., 1992). Беспозвоночных идентифицировали преимущественно по (Определитель..., 1997–2006). Классификация и валидные названия даны в со-

Таблица 2. Характеристика водоемов верхней части бассейнов

Объект	Трофический статус по биообентосу	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>F</i>	<i>S</i>	<i>B</i> -доминанты (max.%) и субдоминанты (≥10%)
RS04	β-мезотрофный	2.86	5.57	7	27	<i>Henslowiana (Arcteuglesa)</i> sp. (52), <i>Lumbriculus variegatus</i> , <i>Gammarus lacustris</i> , <i>Grensia praeterita</i>
Add2	Ультраолиготрофный	0.47	0.66	4	7	<i>Gammarus lacustris</i> (48), <i>Grensia praeterita</i> , <i>Glyptotendipes paripes</i>
Б00	β-евтрофный	11.13	25.16	2	15	<i>Chironomus nigrifrons</i> (42), <i>Chironomus (Camptochironomus) macani</i> , <i>Procladius (Holotanypus) ferrugineus</i>
Нерсто	Ультраолиготрофный	2.8	0.69	5	10	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> (46), <i>Chaetopteryx villosa</i>
add1	α-мезотрофный	2.3	4.62	6	22	<i>Micruropus</i> sp. (57), <i>Hydatophylax</i> sp., <i>Limnephilus</i> sp.
Б14	β-евтрофный	12.6	39.8	7	13	<i>Chironomus (Camptochironomus) tentans</i> (84)
TF0	β-мезотрофный	1.93	10.07	5	10	<i>Lumbriculus variegatus</i> (32), <i>Chironomus nigrifrons</i> , <i>Gammarus lacustris</i>
Нябыла-вато	Ультраолиготрофный	0.4	0.39	4	9	<i>Henslowiana (Arcteuglesa)</i> sp. (39), <i>Cryptochironomus</i> gr. <i>defectus</i> , <i>Phaenopsectra flavipes</i>
Н18	α-евтрофный	10.83	19.79	12	24	<i>Euglesa (Casertiana)</i> sp. (28), <i>Pisidium amnicum</i> , <i>Micruropus</i> sp., <i>Sphaerium (Asyociclas) asiaticum</i>
Б15	Гипертрофный	23.4	73.09	7	17	<i>Chironomus (Camptochironomus) macani</i> (86)

Примечание. Здесь и в табл. 3 и 4 *N* – численность зообентоса (тыс. экз./м²); *B* – биомасса (г/м²); *F* – число семейств; *S* – число видов и доминирующий по биомассе комплекс.

ответствии с международной зоологической номенклатурой¹.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В районе БНГКМ обнаружено пять типов (Cnidaria, Nematelminthes, Annelida, Mollusca, Arthropoda), 12 классов, 20 отрядов, 36 семейств, 100 родов зообентоса и 161 таксон видового ранга. Основу списка видов составили насекомые (112) с преобладанием хирономид (88). Численность зообентоса изменялась в широких пределах 0.02–23.4 тыс. экз./м², биомасса – от 0.05 до 73.10 г/м², количество видов в пробе – от 1 до 33. Минимальные количественные показатели наблюдали на торфяных пляжах, максимальные – на детрите среди прибрежно-водных зарослей осоки. По значению биомассы зообентоса трофический статус водоемов (Китаев, 2007) варьировал в самых широких пределах – от ультраолиготрофного до гипертрофного.

При анализе характеристик зообентоса учитывали разницу условий его формирования в водоемах, занимающих различное положение в бассейне: верхнее – на водораздельных возвышенностях; среднее – у края долин; нижнее – в пойменной части долин. В табл. 2–4 приведены виды доминирующего комплекса, вносящие вклад ≥10% в био-

массу отдельных проб указанного водоема; из их числа в качестве *B*-доминантов для каждого водоема указаны виды, давшие максимальный вклад на одном из его участков (табл. 2–4).

На водоразделах встречаются заболоченные участки с мочагами – самыми мелкими (эмбрионическими) термокарстовыми водоемами. Более крупные озера, занимающие верхнее положение в бассейнах, относительно изолированы друг от друга и имеют округлую форму. Для наиболее крупных по площади надпойменных озер характерны высокие осыпные берега из переотложенного торфа и сухого ила, которые размываются за счет ветро-волновых процессов. Для них характерно песчано-илистое дно, встречаются песчаные и илистые пляжи. Окружающая надпойменные водоемы тундра бугристая, легче проходимая и преимущественно бурого цвета из-за выхода породы и менее яркой и низкой, чем в пойменных долинах, растительности. Фоновая береговая растительность: лишайник, мох, морощка, карликовая ива, карликовая береза. Террас больше, чем у пойменных водоемов за счет более крутых склонов и наличия верхнего (ягельно-березового) участка над ивняком.

Озера, занимающие верхнее и среднее положение в бассейне, образуют серии и сами увеличиваются по площади в направлении лежащих ниже пойменных долин. Средние (табл. 3) и особенно нижние водоемы характеризуются более пологими берегами, они расположены в широких

¹ ITIS. Integrated Taxonomic Information System [электронный ресурс] – Режим доступа: <https://www.itis.gov/> – дата обращения 12.03.2020.

Таблица 3. Характеристика водоемов средней части бассейнов

Объект	Трофический статус по зообентосу	N , тыс. экз./м ²	B , г/м ²	F	S	B -доминанты (max. %) и субдоминанты ($\geq 10\%$)
Недормато	Олиготрофный	4.93	1.94	12	28	<i>Chironomus</i> f. l. <i>plumosus</i> (61), <i>Henslowiana</i> (<i>Arcteuglesa</i>) sp., <i>Psectrocladius zetterstedti</i>
Add3	α -евтрофный	2.68	17.75	5	13	<i>Sphaerium</i> (<i>Asyociclas</i>) <i>asiaticum</i> (65), <i>Spiroperma ferox</i>
Хаето	α -мезотрофный	3.03	4.05	12	23	<i>Cinclinna</i> (<i>Sibirovalvata</i>) <i>confusa</i> (19), <i>Spiroperma ferox</i>
Б. Тибейто	Ультраолиготрофный	0.59	1.04	10	15	<i>Chanomphalus</i> (<i>Pseudo-gyraulus</i>) sp. (40), <i>Hydatophylax</i> sp., <i>Lumbriculus variegates</i>
H21	Ультраолиготрофный	1.28	0.6	7	16	<i>Henslowiana</i> (<i>Arcteuglesa</i>) sp. (34), <i>Procladius</i> (<i>Holotanipus</i>) <i>choreus</i>

Таблица 4. Характеристика водоемов нижней части бассейнов

Объект	Трофический статус по зообентосу	N , тыс. экз./м ²	B , г/м ²	F	S	B -доминанты (max.%) и субдоминанты ($\geq 10\%$)
3.2.1*	α -евтрофный	6.62	18.16	9	32	<i>Chironomus</i> f. l. <i>plumosus</i> (71), <i>Cinclinna</i> (<i>Sibirovalvata</i>) <i>confusa</i> , <i>Glyptotendipes paripes</i>
Нгарка-Нерад-саято	Ультраолиготрофный	0.02	0.05	1	1	<i>Henslowiana</i> (<i>Arcteuglesa</i>) sp. (100)
2.2.1	β -евтрофный	4.9	29.04	6	12	<i>Gammarus lacustris</i> (75), <i>Glyptotendipes paripes</i> , <i>Anisus laevis</i>
Пелхато	Ультраолиготрофный	0.96	0.52	6	33	<i>Chironomus</i> f. l. <i>plumosus</i> (84), <i>Cricotopus</i> (<i>Cricotopus</i>) gr. <i>fuscus</i> , <i>Orthocladius</i> (<i>Mesorthocladius</i>) gr. <i>frigidus</i>
Б1	α -евтрофный	4.23	18.42	9	22	<i>Chironomus</i> (<i>Camptochironomus</i>) <i>tentatus</i> (19), <i>Gammarus lacustris</i> (19), <i>Agrypnia pagetana</i> , <i>Chanomphalus</i> (<i>Pseudogyraulus</i>) sp.
Б7	α -евтрофный	3.25	10.95	14	33	<i>Chanomphalus</i> (<i>Pseudogyraulus</i>) sp. (30), <i>Colymbetes dolabratus</i>
Б13	α -евтрофный	1.87	10.29	7	18	<i>Chanomphalus</i> (<i>Pseudogyraulus</i>) sp. (29), <i>Lymnaea zazurnensis</i> , <i>Agrypnia pagetana</i> , <i>Anisus</i> (<i>Torquis</i>) <i>laevis</i>
RS16	Гипертрофный	7.53	49.31	14	23	<i>Sphaerium</i> (<i>Sibirisphaerium</i>) <i>levinodis</i> (39), <i>Pisidium amnicum</i> , <i>Gammarus lacustris</i>
275	α -евтрофный	8.6	16.13	5	17	<i>Micruropus</i> sp. (39), <i>Hydatophylax</i> sp., <i>Gammarus lacustris</i>
RS17	Гипертрофный	5.3	66.5	11	16	<i>Gammarus lacustris</i> (59), <i>Sphaerium</i> (<i>Sibirisphaerium</i>) <i>levinodis</i>

Примечание. 3.2.1* – старица р. Сеяха (Мутная).

понижениях рельефа и имеют тенденцию к объединению при высоком уровне воды.

Для пойменных озер средней величины характерны прибрежные сфагновые сплавины, для крупных бесформенных озер – торфяные пляжи. Окружающая нижние водоемы тундра имеет насыщенный зеленый цвет из-за густой растительности и труднопроходима из-за большой влажности, высокой травы и кустарника. Фоновая береговая растительность: мох, осока, сабельник, пушица, ива. Озерных террас меньше, чем у над-

пойменных озер за счет более пологого рельефа, крайняя верхняя терраса занята карликовой ивой. На таких участках кроме круглых и наиболее крупных бесформенных озер встречаются дуговидные водоемы – обмелевшие термокарстовые озера. Долины подобных высыхающих озер в Якутии носят название “алас”. На Ямале и долина, и дуговидный водоем называются “хасырей”. Понижения рельефа, содержащие пойменные затоны и речные старицы, внешне похожие на хасырей за счет такой же формы и сходным образом

зарастающих берегов, на местном наречии носят то же название — “хасырей” или “хасре” (Вальманова и др., 2012), однако представляют собой придаточные водоемы иного генезиса. По нашим данным, они обладают биологическими чертами старого озера или молодого хасырея, с условиями формирования в них зообентоса такого же хирономидно-моллюскового типа, но при еще большей доле брюхоногих моллюсков в структуре донного сообщества (табл. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В литературе описаны гидрологический и гляциологический аспекты цикла развития термокарстовых озер северной тундры, который включает в себя стадии плоскобугристого болота, мочаги, термокарстового озера и хасырей (Манасыпов и др., 2012). Однако на практике, в ходе маршрутных съемок, различить многочисленные водоемы тундры по стадии их развития бывает сложно. Попытка типизации на основе визуально различимых параметров ранее была предпринята с использованием околоводной растительности (Лойко и др., 2018). Наше исследование продолжает эту новую тему, но основано на изучении динамики зообентоса и условий его формирования в ходе природной сукцессии термокарстовых водоемов. Для типизации водоемов Среднего Ямала на примере района БНГКМ мы используем принятые в литературе термины, но выделяем большее число градаций. По результатам собственных исследований зообентоса, растительности и гидрологических параметров водоемов в 2015–2019 гг. (Зарубина, 2016а, 2016б; Ковешников, 2018) и данных (Манасыпов и др., 2012; Лойко и др., 2018), обследованные водные объекты ранжированы по восьми типам, представляющим собой все логические стадии сукцессионного цикла. Стадию сукцессии можно определить по комплексу признаков, наиболее показательными из которых были длина водоема по средней линии, его форма, положение в водосборном бассейне, характер донных отложений, структура животных и растительных сообществ. Схема ориентировочной типизации водоемов приведена в итоговой таблице (табл. 5).

Наблюдается связь между стадией сукцессии водоема и его положением в бассейне. Так, стадия развития от верхового болота и мочаги до озера средней стадии происходит только на возвышенностях, характерная черта таких водоемов — изоляция друг от друга. В процессе формирования группы близко расположенных озер данный участок рельефа понижается и формируется общая для этих озер долина. В результате самые зрелые озера располагаются в нижней части долины, их характерная черта — отсутствие изоляции вследствие общей гидрографической сети и затопляемой в половодье поймы. По краю образованной долины

располагаются водоемы более ранних стадий. Все хасыреи — это нижние пойменные водоемы с прозрачной бурой водой и большим количеством детрита, где формируется донное сообщество гаммарусового типа.

Часть озер поздней стадии остаются изолированными от долины из-за отсутствия прорыва в высоких берегах и не превращаются в дуговидные хасыреи. Характерные черты таких озер — крутые размываемые берега и песчано-илистые мелководья, мутная вода, малое количество и низкое разнообразие зообентоса, доминирование мелких двустворчатых моллюсков. Связь между стадией сукцессии и положением водоема в бассейне наглядно проявляется при выстраивании водоемов по градиенту их длины по средней линии внутри каждого выделенного типа (рис. 1).

По ряду приведенных в табл. 5 параметров некоторые водоемы заняли промежуточное положение между выделенными типами. При расчетах усредненных значений для каждого типа такие водоемы объединяли с более ранним по стадии типом (VI+ и VII+) на основании размера и формы водоема.

В начале цикла (болото и мочага) при отсутствии ила, но обилии фитоперифитона, наблюдается наибольшее значение численности и биомассы зообентоса в сообществе хирономидного типа с доминированием альгофагов. По мере роста озера и накопления мягких грунтов количество зообентоса снижается (рис. 2), но его таксономическое разнообразие увеличивается (рис. 3) в соответствии с ростом разнообразия микробиотопов вдоль береговой линии.

На озерных стадиях развивается наиболее сложное сообщество с доминированием по биомассе двустворчатых моллюсков, олигохет и хирономид. При этом большие торфяные пляжи поздних озер почти лишены зообентоса, могут встречаться лишь единичные моллюски. Но на илистом грунте и в зарослях поздних озер разнообразие зообентоса значительно выше (рис. 3).

После слива озера и образования богатого детритом хасырея таксономическое разнообразие зообентоса постепенно понижается до уровня придаточных водоемов. Сначала значительно возрастает доля гаммарид, а затем и брюхоногих моллюсков, вместе они составляют основу зообентоса вплоть до исчезновения водоема и возвращения ситуации к первому этапу цикла. Таким образом, преимущественный тип питания зообентоса проходит путь от альгофагии через широкий спектр питания (включая фильтрацию) до альго-детритофагии. В ходе сукцессии мелкие формы уступают место все более крупным и численность зообентоса постепенно уменьшается. На озерных стадиях увеличивается общее таксономическое разнообразие, но биомасса уменьшается. На стадиях хасыреев,

Таблица 5. Типизация термокарстовых водоемов Среднего Ямала

Стадия сукцессии	Тип	Описание; генезис	Положение в бассейне, форма	Длина, м	Грунт и растительность в литорали	Число, состав и порядок удаления от уреза воды растительных ассоциаций (1, 2, 3)	Трофический статус объектов; <i>V</i> -доминанты зообентоса по убыванию значимости (1, 2, 3)
I	Болото	Мелкие водоемы между осоковых кочек; переувлажнение	Верхние, по рельефу местности	<5	Детрит; фоновая тундровая растительность, обильный фитоперифитон	1. Мох, осока, сабельник, пушица, ива	Гипертрофный; 1. Хирономиды
II	Мочага	Неглубокие постоянные водоемы; просадка грунта	Верхние, овальные	5–50	Преобладает детрит, есть ил; фитоперифитон, прибрежно-водная растительность	1. Мох, осока, сабельник, пушица, ива; 2. Мох, лишайник, береза	β -евтрофный; 1. Хирономиды
III	Озеро ранней стадии	Глубокие постоянные водоемы; просадка грунта и рост мочаги	Верхние, округлые	50–1000	Преобладает ил, есть детрит; прибрежно-водная и погруженная растительность	1. Арктофила; 2. Мох, осока, пушица, ива; 3. Мох, лишайник, береза	Ультраолиготрофный– β -мезотрофный; 1. Гаммариды 2. Олигохеты (моллюски) 3. Ручейники (хирономиды)
IV	Озеро средней стадии	Глубокие, бурого цвета, деформированы сплавинами или заливами; просадка грунта и рост озера	Верхние и средние, округлые или с изрезанной береговой линией	1000–1500	Преобладает ил, есть песок, детрит, торф; прибрежно-водная и погруженная растительность	1. Арктофила; 2. Мох, осока, пушица, ива; 3. Мох, лишайник, береза	α -мезотрофный– α -евтрофный; 1. Моллюски 2. Олигохеты (гаммариды) 3. Хирономиды
V	Озеро поздней стадии	Крупные, глубокие, штормовые, с пляжами, бурого цвета; просадка грунта и рост озера	Любые, с наиболее изрезанной береговой линией, обычно объединенные в форме “8”	>1500	Ил, песок, торф или детрит; прибрежно-водная и погруженная растительность	1. Арктофила, лютик, пепельник; 2. Мох, осока, пушица, ива; 3. Мох, лишайник, береза	Ультраолиготрофный – α -евтрофный; 1. Моллюски 2. Олигохеты (хирономиды) 3. Хирономиды (олигохеты)

Таблица 5. Окончание

Стадия сукцессии	Тип	Описание; генезис	Положение в бассейне, форма	Длина, м	Грунт и растительность в литорали	Число, состав и порядок удаления от уреза воды растительных ассоциаций (1, 2, 3)	Трофический статус объектов; <i>B</i> -доминанты зообентоса по убыванию значимости (1, 2, 3)
VI	Хасырей ранней стадии	Глубокие, бурого цвета; обмеление позднего озера	Нижние, неправильно-серповидные	>1500	Ил, торф, детрит; прибрежно-водная растительность	1. Арктофила; 2. Осока, лютик; 3. Вейник	α -евтрофный – гипертрофный; 1. Моллюски 2. Гаммариды 3. Хирономиды (жуки);
VII	Хасырей средней стадии	Неглубокие, остаточные; обмеление раннего хасырея	Нижние, правильно-серповидные	1500 – 500	Ил, торф, детрит; прибрежно-водная растительность	1. Арктофила; 2. Хвоц, лютик, осока, пушица; 3. Вейник, сабельник, ива	α - β -евтрофный; 1. Гаммариды 2. Хирономиды 3. Моллюски (ручейники)
VIII	Хасырей поздней стадии	Неглубокие, зарастающие; обмеление хасырея	Нижние, разорвано-серповидные	<500	Детрит, горф, дерн; прибрежно-водная растительность, обильный фитопери-фитон	1. Сабельник, осока, лютик, мох, пушица; 2. Мох, багульник, пушица, ива	α -евтрофный – гипертрофный; 1. Гаммариды (моллюски) 2. Хирономиды (ручейники)
	Придаточный водоем*	Остаточные; отделение старого русла	Нижние, серповидные	Любая	Ил, детрит; прибрежно-водная растительность	1. Арктофила; 2. Мох, осока, пушица; 3. Ива	α -евтрофный; 1. Моллюски (хирономиды) 2. Хирономиды (моллюски)

Примечание. Характеристика придаточных водоемов (*) приведена для сравнения.

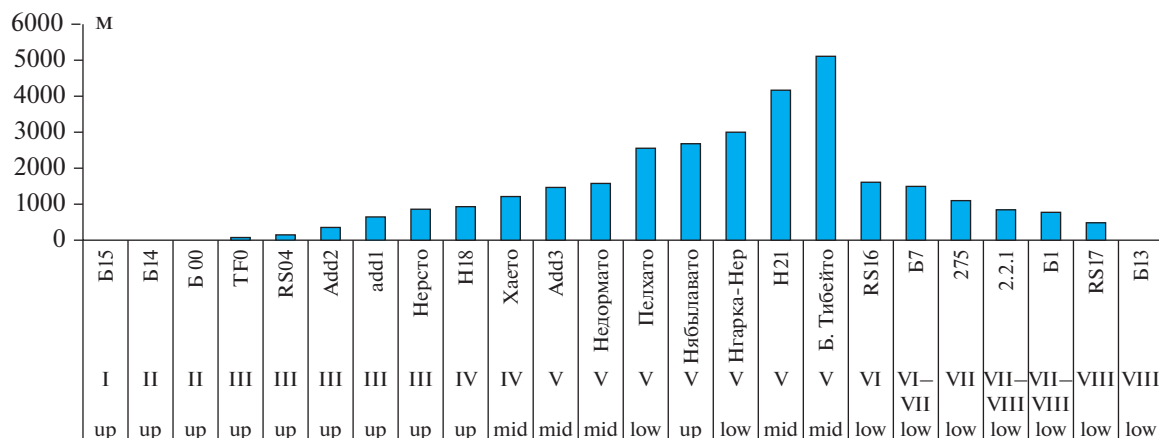


Рис. 1. Связь размера (длина по средней линии) термокарстовых водоемов, стадии сукцессионного цикла (I–VIII) и положения водоема в бассейне (up – верхнее, mid – среднее, low – нижнее).

после смены доминирующего комплекса, разнообразие и биомасса зообентоса возвращаются к до-озерному уровню.

Приведенное описание носит предварительный, феноменологический характер и основано на поиске внутренне не противоречивых тенденций. Данных для глубокого статистического анализа пока недостаточно, поэтому применен метод первичного рекогносцировочного анализа:

построена дендрограмма Евклидова расстояния методом одиночных связей для обобщенных видовых списков разных стадий цикла. Анализ показал, что несмотря на смену доминирующего комплекса, донная фауна крайних мелководных стадий (болота, мочаги, хасыреи) объединяется вместе со старицей в общий кластер, который последовательно вкладывается в кластеры озер ран-

ней, средней и поздней стадий развития. Это указывает на близость условий существования донных сообществ в неглубоких водоемах тундры, где отмечается небольшое таксономическое разнообразие при высоком уровне биомассы зообентоса, и, с другой стороны, на отличие всех мелководных объектов от собственно озер с их большим таксономическим разнообразием, но низкой численностью и низкой биомассой. Расчет индекса видового сходства Жаккара для обобщенных видовых списков беспозвоночных в водоемах разных стадий сукцессии ожидаемо показывает наибольшее изменение состава зообентоса при переходе от старого хасырея к болоту (VIII–I). Наибольшее сходство (почти одного уровня) отмечается внутри разных озер (III–IV–V) и внутри разных хасыреев (VI–VII–VIII). Это свидетельствует об однородности условий существования внутри данных

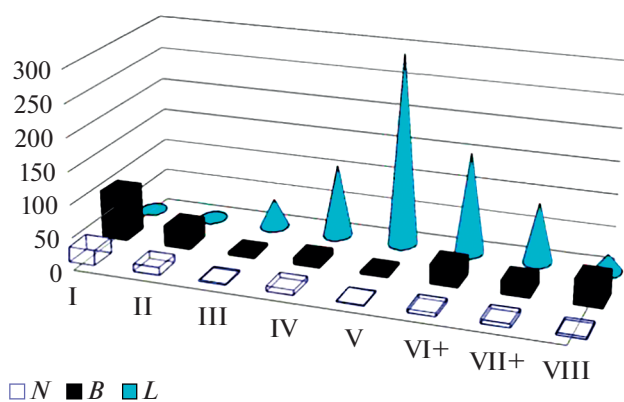


Рис. 2. Средние значения численности (N , тыс. экз./м²) и биомассы (B , г/м²) зообентоса на разных этапах сукцессии термокарстовых водоемов Среднего Ямала (I–VIII) и средняя длина водоемов данного типа (L , 10 м).

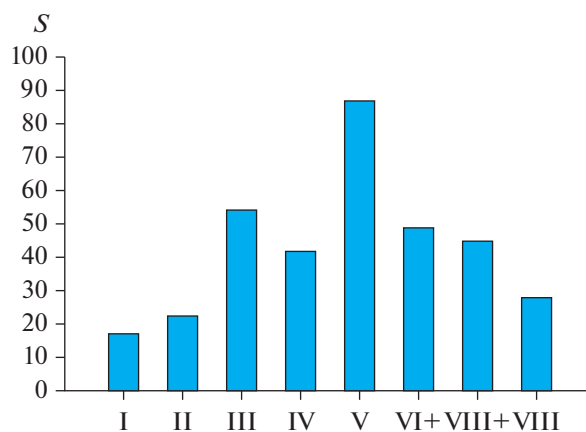


Рис. 3. Общее число видов зообентоса (S) в термокарстовых водоемах Среднего Ямала на разных этапах сукцессии (I–VIII).

категорий, а также о существенном изменении условий жизни и видового состава при превращении озера в хасырей (V–VI), что может объясняться резким изменением глубины водоема. Число уникальных видов в таксономических списках водоемах разных стадий начинается с максимума 41.2% в заболоченной тундре (I) и снижается до нуля в хасыреях поздней стадии (VIII).

Таким образом, на примере междуречья Сеяха (Мутная) – Мордыяха проведена предварительная типизация термокарстовых водных объектов для типичной мохово-лишайниковой тундры Среднего Ямала. Выделено восемь типов водоемов, представляющих собой стадии сукцессионного цикла. Сукцессия нескольких близкорасположенных термокарстовых водоемов протекает взаимосвязано и приводит к формированию общей долины и гидрографической сети. Водоемы начальных стадий цикла расположены на возвышенностях, озера средней и поздней стадии могут располагаться у края долин, наиболее зрелые озера и все хасыреи – в нижней части долин. Некоторые отдельно расположенные старые озера остаются изолированными на водоразделах, и представляют собой характерные мутные водоемы с крутыми размываемыми берегами.

Цикл начинается с плоскобугристого болота (стадия I). Это временные водоемы и протоки среди осоковых кочек и кустарника. Такие водоемы гипертрофны и богаты фитоперифитомом. Зообентос был представлен 17 видами и достигал численности 23.4 тыс. экз./м², биомассы 73.1 г/м². Это водоемы “хириноmidного” типа, в которых преобладает трофическая группа соскребателей (scraпер), поедающих фитоперифитон. Основу биомассы (до 86%) составляют личинки комара *Chironomus (Camptochironomus) macani*.

Понижение участков болота ведет к образованию эмбрионических озер – мочаг (II). Это мелкие, овальные, евтрофные водоемы диаметром до 50 м. Их дно занято затопленной растительностью окружающей тундры, на которой много фитоперифитона и детрита. Зообентос представлен 22 видами, его количество варьирует в пределах 11.1–12.6 тыс. экз./м² и 25.2–39.8 г/м². Это по-прежнему водоемы “хириноmidного” типа, где преобладают соскребатели (scraпер). В-доминанты – *Chironomus (Camptochironomus) tentans* (≤84%) и *Chironomus nigrifrons* (≤42%).

Дальнейшее увеличение мочаги за счет таяния мерзлоты под ней приводит к образованию озера ранней стадии (III). Возникают глубокие круглые водоемы диаметром до 1000 м, с заиленным дном на котором встречаются гидрофиты (в основном Potamogeton). По-видимому, наличие рдестов можно считать отличительным признаком собственно “озер”, но такое утверждение требует дополнительных исследований. По сравнению с

предыдущими стадиями, трофический статус водоема значительно понижается (от β-мезотрофного до ультраолиготрофного), количество зообентоса падает, но его видовое разнообразие растет вместе с увеличением разнообразия микробиотопов. Значительно увеличивается вариативность трофического поведения зообентоса, в доминирующий комплекс попадают грунтоядные (pelophil), собиратели (collector) и фильтраторы (filtrator). Зообентос представлен 54 видами, его количество варьирует в пределах 0.5–2.9 тыс. экз./м² и 0.7–10.1 г/м². В-доминанты – *Micruropus* sp. (≤57%), *Henslowiana* sp. (≤52%), *Gammarus lacustris* (≤48%), *Limnodrilus hoffmeisteri* (≤46%), *Lumbriculus variegatus* (≤32%).

Берега молодых озер зарастают гелофитами, иногда формируются покрытые береговой растительностью сплавины: возникают деформированные озера средней стадии (IV) диаметром до 1500 м, с изогнутой береговой линией и водой гуминового оттенка. По нашим наблюдениям, сфагновые сплавины тундровых озер Среднего Ямала значительно уступают по размеру сплавинам лесотундровых (г. Надым) и тем более лесных (г. Нижневартовск) озер зоны многолетней мерзлоты. Вероятно, мощные отложения торфа формировались на Ямале в более теплую эпоху, а в современных озерах происходит его размыв и переотложение. Трофический статус озер средней стадии – от α-мезотрофного до α-евтрофного. Зообентос представлен 42 видами, его количество варьирует в пределах 3.0–10.8 тыс. экз./м² и 4.1–19.8 г/м². Это уже определенно водоемы “моллюскового” типа, где преобладают мелкие двустворчатые моллюски-фильтраторы (filtrator). В-доминант на дне – *Euglesa (Casertiana) sp.* (≤28%), а в зарослях гелофитов – *Cincinna (Sibirovalvata) confusa* (≤19%).

Дальнейший рост озер часто приводит к объединению соседних водоемов, что придает им 8-образную форму. Формируются самые крупные озера поздней стадии развития (V), длиной несколько километров. Из-за большой площади здесь наиболее выражены ветро-волновые процессы, по урезу воды возникают песчаные пляжи и отложения старого торфа. Трофический статус ультраолиготрофный, только в одном случае был α-евтрофный. Зообентос представлен 87 видами, его количественные показатели: 0.02–4.9 тыс. экз./м² и 0.05–17.8 г/м². Это по-прежнему водоемы “моллюскового” типа. В-доминанты – *Henslowiana (Arcteuglesa) sp.* (≤100%), *Chironomus f. l. plumosus* (≤84%), *Sphaerium (Asyociclas) asiaticum* (≤65%), *Chanomphalus (Pseudogyraulus) sp.* (≤40%).

Растущее озеро соприкасается с рекой или другим ниже расположенным водоемом, сбрасывает в него воду и мелеет, разделяясь на торфяные отложения и дуговидный водоем – хасырей ран-

ней стадии развития (VI). Эти остаточные водоемы длиной до нескольких километров, с илисто-детритным дном, начинают зарастать полупогуженной растительностью. С уменьшением глубины трофический статус водоемов снова начинает расти (от α -евтрофного до гипертрофного), а разнообразие зообентоса сокращается. Зообентос представлен 49 видами, его количество — в пределах 3.3–7.5 тыс. экз./м² и 10.9–49.3 г/м². В-доминанты на дне — *Sphaerium (Sibirisphaerium) levinodis* ($\leq 39\%$) и *Pisidium amnicum* ($\leq 38\%$), а в прибрежных зарослях гелофитов — *Chanomphalus (Pseudogyraulus) sp.* ($\leq 30\%$). По-прежнему преобладают моллюски, но увеличивается доля собирателей (collector), поедающих детрит.

В результате вторичного замерзания талика и мерзлотного пучения хасырей продолжает мелеть, его берега зарастают тундровой растительностью. Остаются водоемы отчетливо серповидной формы — хасырей средней стадии (VII) с длиной менее 1500 м. Трофический статус снова высокий — от α -евтрофного до β -евтрофного. Главную роль в пищевых цепях играют “собиратели” (collector). Теперь это водоемы определено “гаммарусового” типа. Зообентос представлен 45 видами, его количество в пределах 3.3–7.5 тыс. экз./м² и 10.1–49.3 г/м². В-доминанты — *Micruropus sp.* ($\leq 39\%$), *Gammarus lacustris* ($\leq 37\%$).

В конце цикла хасырей средней стадии распадаются на серповидный ряд отдельных небольших водоемов длиной менее 500 м — хасырей поздней стадии (VIII), которые затем полностью зарастают тундровой растительностью. Трофический статус таких водоемов возвращается к максимуму (от α -евтрофного до гипертрофного), но это уже водоемы гаммарусового, а не хирономидного типа, как это было в начале цикла. Зообентос представлен 28 видами, его количество варьирует в пределах 1.9–5.3 тыс. экз./м² и 10.3–66.5 г/м². В-доминанты — *Gammarus lacustris* ($\leq 59\%$), *Chanomphalus (Pseudogyraulus) sp.* ($\leq 29\%$).

Отдельный тип часто встречающихся водоемов представляют собой речные старицы, похожие на серповидные хасырей средней стадии. Но в отличие от хасыреев, роль бокоплавов здесь невелика, а преобладают брюхоногие моллюски и хирономиды. Трофический статус обследованной старицы был α -евтрофным. Зообентос представлен 32 видами, его количество достигало 6.6 тыс. экз./м² и 18.2 г/м². В-доминанты — *Chironomus f. l. plumosus* ($\leq 71\%$), *Cincinna (Sibirovalvata) confusa* ($\leq 37\%$).

Выводы. По результатам исследований 2015, 2018 и 2019 гг. в 25 водоемах в районе Бованенковского нефтегазоконденсатного месторождения обнаружен 161 вид зообентоса. Его разнообразие и количество изменялось в широких пределах: число видов в пробе — 1–33; численность — 0.02–

23.40 тыс. экз./м², биомасса — 0.05–73.09 г/м². Для типичной мохово-лишайниковой тундры Среднего Ямала выделено восемь типов термокарстовых водоемов, соответствующих разным стадиям сукцессионного цикла: временный водоем плоскобугристого болота (I); мочага (эмбрионическое озеро) (II); озеро ранней стадии развития (III); озеро средней стадии (IV); озеро поздней стадии (V); хасырей ранней стадии (VI); хасырей средней стадии (VII); хасырей поздней стадии (VIII). Водоемы начальных стадий сукцессии (I–IV) расположены на возвышенностях, озера следующих стадий (IV–V) — у края долин, большинство озер поздней стадии развития и все хасыреи (V–VIII) — в нижней части долин. Трофический статус водоемов меняется от гипертрофного в начале цикла до ультраолиготрофного на промежуточных стадиях озер и вновь гипертрофного в конце цикла. Преобладающий тип питания зообентоса при этом изменяется от альгофагии, через широкий спектр (включая фильтрацию), до альго-детритофагии. Доминирующий по биомассе комплекс при этом изменяется от хирономидного в начале цикла, через преобладание двустворчатых моллюсков и олигохет на стадиях озер, к преобладанию брюхоногих моллюсков и гаммарид в конце цикла. Понижение численности зообентоса в течение сукцессии связано с замещением мелких форм более крупными.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность за сотрудничество Н.М. Ковалевской и Д.Н. Балькину.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Государственного задания Института водных и экологических проблем Сибирского отделения РАН (регистрационный номер АААА-А17-117041210244-5) при финансовой поддержке Российского Центра освоения Арктики (г. Салехард, Россия).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вальгманова С.И., Вануйто Г.И., Ириков С.И. и др. 2012. Словарь гидронимов Ямало-Ненецкого автономного округа. Государственное казенное учреждение Ямало-Ненецкого автономного округа “Научный центр изучения Арктики”. Екатеринбург, 2012. С. 10.
- Ермолаева Н.И. 2016. Зоопланктон разнотипных водоемов полуострова Ямал в 2015 г. // Научный вестник Ямало-Ненецкого автономного округа. № 2(91). С. 56.
- Горбачкий Г.В. 1967. Физико-географическое районирование Арктики. Ч. 1: Полоса материковых тундр. Ленинград: Ленинградский ун-т.

- Зарубина Е.Ю.* 2016а. Видовое разнообразие и структура растительного покрова разнотипных водоемов и водотоков территории Бованенковского нефтегазоконденсатного месторождения (полуостров Ямал) // Науч. вест. Ямало-Ненецкого АО. № 2(91). С. 50.
- Зарубина Е.Ю.* 2016б. Флора разнотипных водоемов Бованенковского нефтегазоконденсатного месторождения (полуостров Ямал) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. науч. статей по материалам XV междунар. научно-практ. конф. (23–26 мая 2016 г., Барнаул). Барнаул: Концепт. С. 78.
- Китаев С.П.* 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Ковешников М.И.* 2018. Зообентос разнотипных водных экосистем в районе Бованенковского газоконденсатного месторождения (Ямал) // Науч. вест. Ямало-Ненецкого АО. № 3(100). С. 4.
- Лойко С.В., Кузьмина Д.М., Климова Н.В.* 2018. Ландшафтная характеристика котловин осушенных термокарстовых озер южной тундры Западной Сибири // Науч. вест. Ямало-Ненецкого АО. № 4(101). С. 13.
- Манасыпов Р.М., Кирпотин С.Н., Покровский О.С., Широкова Л.С.* 2012. Особенности элементного состава озерных вод и макрофитов термокарстовых экосистем Западной Сибири // Вестник Томск. гос. ун-та. Биология. № 3(19). С. 186.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 1997–2006. Т. II–VI. Санкт-Петербург: Наука.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. 1992. Санкт-Петербург: Гидрометеоздат.

Zoobenthos Structure at Different Stages of Ecosystem Succession in Thermokarst Water Bodies of Middle Yamal

M. I. Koveshnikov^{1, *, **} and E. N. Krylova¹

¹Institute for Water and Environmental Problems of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Barnaul, Russia

*e-mail: koveshnikov@iwep.ru

**e-mail: koveshnikovs@gmail.com

The taxonomic composition, structure and spatial distribution of zoobenthos in 25 reservoirs of the Arctic tundra were studied. For the middle part of the Yamal Peninsula 8 types of thermokarst reservoirs (stages of a succession cycle) were identified. The reservoirs of initial stages of the cycle are located on the hills, middle – at the edge of the valleys and the latest ones – in the valleys. A total of 161 species of zoobenthos were found, the diversity and quantity of which varied greatly with the reservoir type: the number of species in the sample was 1–33; abundance – 0.02–23.40 ind. × 10³/m² and biomass – 0.05–73.09 g/m². The trophic status of water bodies varied from hypertrophic at the beginning of the cycle (stage of swamps) to ultra-oligotrophic (stage of lakes) and back to hypertrophic at the end of the cycle (stage of khasyrei development). The decrease in zoobenthos number during succession was associated with the replacement of small forms with larger ones, i.e. the biomass-dominant complex changed from the chironomid at the beginning of the cycle (through the predominance of bivalves and oligochaetes at lake stages) to the prevalence of gastropod mollusks and gammarids at the end of the cycle. The predominant nutrition type of zoobenthos varied from algophagous (through a wide spectrum, including filtration) to algo-detritophagous.

Keywords: zoobenthos, Arctic lakes, succession, thermokarst, Yamal

УДК 597.08(496.1)

**ПЕРВЫЕ ДАННЫЕ ПО БИОЛОГИИ *Anatolichthys meridionalis*
(Actinopterygii, Aphaniidae): ЭНДЕМИЧНОЙ
И НАХОДЯЩЕЙСЯ ПОД УГРОЗОЙ ИСЧЕЗНОВЕНИЯ РЫБЫ
(БАСЕЙН р. ДАЛАМАН, ТУРЦИЯ)¹**

© 2022 г. Салим Серкан Гючлю*

Факультет рыболовства Эгирдира, Университет прикладных наук Испарта, Испарта, Турция

*e-mail: salimguclu@isparta.edu.tr

Поступила в редакцию 01.10.2021 г.

После доработки 11.03.2022 г.

Принята к публикации 21.03.2022 г.

Виды, принадлежащие семейству Aphaniidae, как сохранившиеся, так и ископаемые, широко распространены вдоль береговых линий моря Тетис позднего периода. Среди родов этого семейства *Anatolichthys* – род, представленный 13 видами. Анатолия считается центром разнообразия *Anatolichthys*. Настоящее исследование – одно из первых, посвященных росту этого вида. Соответственно, целью исследования было изучение параметров роста популяции *Anatolichthys meridionalis* Akşiray, 1948, эндемичного и находящегося под угрозой исчезновения вида в Анатолии. Структура популяции *A. meridionalis* в источнике (озере) Гекпынар (бассейн р. Даламан, Турция) (37.34° с.ш., 29.44° в.д.) изучена с использованием 108 рыб в октябре 2019 г. и сентябре 2020 г. В ходе исследования получены ростовые и репродуктивные характеристики *A. meridionalis*. На долю самцов приходилось 42.59% популяции, самок – 57.41%. Соотношение длины и массы тела и уравнение роста Берталанфи представлены как $W = 0.0112L^{3.4638}$, $R^2 = 0.9793$, $Lt = 22.97(1 - e^{-0.0304(t + 2.834)})$ соответственно. Средние показатели роста и коэффициент упитанности были 1.21 и 1.84 соответственно. Максимальное значение гонадосоматического индекса (12.742%) зарегистрировано в июле, минимальное (0.545%) – в январе. Установлено, что период размножения приходится на июль–сентябрь. Средняя плодовитость и средний диаметр икры достигали 147.94 ± 28.03 штук/(особь · год) и 1.35 ± 0.04 мм соответственно. Первое созревание обнаружено в возрасте I. Длина первой зрелости (L_m) была 23.95 мм для самок и 22.04 мм для самцов. Хотя исследование показало, что у *A. meridionalis* нет проблем с поиском пищи и он представлен популяцией с широким возрастным диапазоном, присутствие инвазивных видов в месте его обитания, сама среда обитания, напрямую зависящая от загрязнения в результате сельскохозяйственной деятельности и забора воды насосами для сельскохозяйственных нужд, свидетельствуют о необходимости охраны этого узкораспространенного и исчезающего вида и среды его обитания – источника (озера) Гекпынар.

Ключевые слова: Анатолия, эндемичный вид *Anatolichthys meridionalis*, плодовитость, рост

DOI: 10.31857/S0320965222050229

**The First Data on the Biology of *Anatolichthys meridionalis* (Actinopterygii,
Aphaniidae): an Endemic and Endangered Fish of Turkey (Dalaman River Basin)¹**

Salim Serkan Güçlü*

Faculty of Eğirdir Fisheries, Isparta University of Applied Sciences, Isparta, Turkey

*e-mail: salimguclu@isparta.edu.tr

Abstract—Species belonging to the Aphaniidae, extant as well as fossil, are widely distributed along the late-period Tethys Sea coast lines. Among the mentioned genera, *Anatolichthys* is the genus that includes the

¹ Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2022, Vol. 15, No. 5 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>.

13 species. Anatolia has been a center in the diversity of *Anatolichthys*. The study is one of the first studies on the growth of the species. On this occasion, in study, it was aimed to examine the growth parameters of the *Anatolichthys meridionalis* population, which is an endemic and endangered species in Anatolia. The population structure of endemic species *Anatolichthys meridionalis* in Gökpinar Spring (Dalaman River basin-Turkey) (N 37.34°, E 29.44°) was studied, using 108 fish in October 2019 and September 2020. The growth and reproductive characteristics of *A. meridionalis* were examined in the study. Males made up 42.59%, females 57.41% of the population. The length-weight relationship and Von Bertalanffy growth equation were $W = 0.0112L^{3.4638}$, $R^2 = 0.9793$, $L_t = 22.97 (1 - e^{-0.0304(t+2.834)})$, respectively. Average growth performance and condition factor are calculated as 1.21 and 1.84, respectively. The gonadosomatic index was found in a maximum value (12.742%) in July and a minimum value (0.545%) in January. Reproduction time was found to be in between of July and September. The mean fecundity and mean egg diameter were found as 147.94 ± 28.03 number/individual/year and 1.35 ± 0.04 mm, respectively. The first maturation was found to be at age I. First maturity length (L_m) was estimated at 23.95 mm for females and 22.04 mm for males. Although the study shows that the species has no problem in finding food and is a population with a wide age range, the presence of invasive species in the habitat, the habitat is directly affected by pollution from agricultural activities, water is drawn by pumps for agricultural activities, and it is narrowly distributed and endangered species, *A. meridionalis* and its habitat Gökpinar Spring should be protected.

Keywords: Anatolia, endemic species *Anatolichthys meridionalis*, fecundity, growth, killifish

УДК 597“322”(285.2:54)

ЛЕТНИЙ ПЕРИОД – ТЯЖЕЛОЕ ИСПЫТАНИЕ ДЛЯ *Clarias gariepinus* В ВОДОХРАНИЛИЩЕ ТУРЦИИ

© 2022 г. Бурджу Ешилбудак*

Кафедра биологии, факультет естественных наук и литературы, Университет Чукурова, Адана, Турция

*e-mail: yesilbudak@gmail.com

Поступила в редакцию 24.09.2021 г.

После доработки 09.12.2021 г.

Принята к публикации 27.04.2022 г.

Дана оценка влияния сезонности на показатели роста и антиоксидантные ферменты сома *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822), обитающего в водохранилище Асланташ, расположенном в Национальном парке Каратеппе в дельте р. Чукурова. С этой целью исследовали морфологические характеристики 118 образцов *C. gariepinus* в сезонном аспекте. Определяли соотношение общей длины и массы тела (LWR), коэффициент упитанности Фултона (K), гепатосоматический индекс (HSI) и гонадосоматический индекс (GSI) рыб. Активность общего белка и ферментативных антиоксидантов (супероксиддисмутазы (SOD), каталазы (CAT)) в мышцах, печени и жаберных тканях определяли сезонно спектрофотометрическими методами. Установлено, что минимальная и максимальная длина и масса рыбы в течение года достигают 18.00–85.00 см и 160.70–900.90 г соответственно в зимне-летние сезоны. Характеристики роста рыб показали положительную аллометрию весной и летом ($b = 3.69$, $b = 3.12$ соответственно), отрицательная аллометрия зарегистрирована осенью и зимой ($b = 2.49$, $b = 2.51$ соответственно). Наибольшее снижение значений K и GSI выявлено в летний сезон (22.57%, 47.21% соответственно; $p < 0.05$), однако в этот же период наблюдали относительное увеличение HSI (13.24%, $p > 0.05$). Наибольшее снижение общего белка в мышечной и печеночной тканях обнаружено в летний период, наибольшее снижение активности SOD и CAT – в зимний ($p < 0.05$). Соматические индексы у рыб, соотношение общей длины и массы тела биохимические показатели позволяют получить данные, которые помогут оценить состояние рыбы в определенные периоды для эффективного их использования при исследовании устойчивых рыбных запасов.

Ключевые слова: сом, водохранилище, антиоксидантная система, дельта Чукурова

DOI: 10.31857/S0320965222050060

Summer is More Challenging for the Fish *Clarias gariepinus* in a Reservoir from Turkey¹

Burcu Yeşilbudak*

Department of Biology, Faculty of Science and Letters, Çukurova University, Adana, Turkey

*e-mail: yesilbudak@gmail.com

Abstract—Fish have a very important place in biological monitoring studies due to the fact that they are periodic reflectors of environmental changes. In this study, we evaluated the effects of seasonality on the growth indices and antioxidant enzymes of the catfish *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) living in Aslantaş reservoir located within the borders of Karatepe National Park in Çukurova Delta. For this purpose, the morphological characteristics of 118 *C. gariepinus* specimens were investigated seasonally. The total length-weight relationship (LWR), Fulton's condition factor (K), hepato-somatic index (HSI), and gonadosomatic index (GSI) of fish were utilized in this study. Total protein and enzymatic antioxidant (superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT)) activities in muscle, liver and gill tissues were determined seasonally by spectrophotometric methods. The minimum-maximum length and weight of the fish during the year were found to be 18.00–85.00 cm and 160.70–900.90 g in the winter-summer seasons. Growth characteristics of fish showed positive allometry in the spring and the summer ($b = 3.69$, $b = 3.12$), while negative allometry was found in the winter

¹ Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2022, Vol. 15, No. 5 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>.

and fall seasons ($b = 2.49$, $b = 2.51$). The highest decrease in the changes of K and GSI values were found in the summer season (22.57, 47.21%; $p < 0.05$), while a relative increase in the change of HSI was observed in this season (13.24%, $p > 0.05$). The highest decrease in total protein of muscle and liver tissues were determined in the summer season, whereas the same situation was observed for SOD and CAT activities in the winter ($p < 0.05$). The fish somatic indices, total length-weight relationship parameters and biochemical results will provide data in deciding whether the development of fish is at appropriate values, which will lead to effective use of the data for various works such as sustainable fish stock studies.

Keywords: Catfish, dam reservoir, antioxidant system, Çukurova Delta

ВЛИЯНИЕ СЕРОВОДОРОДНОЙ НАГРУЗКИ НА АКТИВНОСТЬ
ФЕРМЕНТОВ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА И АДЕНИЛАТНУЮ
СИСТЕМУ ТКАНЕЙ МОЛЛЮСКА *Anadara kagoshimensis*© 2022 г. А. А. Солдатов^а, *, И. В. Головина^а, Е. Э. Колесникова^а, И. В. Сысоева^а, А. А. Сысоев^а^аИнститут биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Российской академии наук, Севастополь, Россия

*e-mail: alekssoldatov@yandex.ru

Поступила в редакцию 17.12.2021 г.

После доработки 04.02.2022 г.

Принята к публикации 27.04.2022 г.

В условиях экспериментальной H_2S -нагрузки (СН) изучали активность оксидоредуктаз и состоящие аденилатной системы тканей устойчивой к гипоксии/аноксии *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906). Использовали взрослых особей моллюска с высотой раковины 26–38 мм. Виды с высокой устойчивостью к гипоксии обычно отличаются повышенной H_2S -переносимостью сероводорода, однако высокий анаэробный потенциал не может служить единственным объяснением выживания в среде с повышенными концентрациями сульфидов. Контрольную группу моллюсков содержали в аквариуме с концентрацией кислорода 7.0–7.1 мг/л (нормоксия). Экспериментальную группу подвергли действию СН, создававшейся при растворении в воде донора H_2S сульфида натрия (Na_2S) до финальной концентрации 6 мг S^{2-} /л; время экспозиции – 24 ч. После первых суток эксперимента уровень O_2 в воде был 1.8 мг/л, сероводород отсутствовал. Часть моллюсков подвергали повторной сероводородной нагрузке (вторые сутки эксперимента), внесен Na_2S до финальной концентрации 9 мг S^{2-} /л; к концу вторых суток регистрировали 1.9 мг S^{2-} /л и следовую концентрацию O_2 (0.03 мг/л). В первые сутки СН в тканях моллюсков сохранялась высокая активность малатдегидрогеназы (МДГ) на фоне значительного подавления активности лактатдегидрогеназы (ЛДГ) и роста значений индекса МДГ/ЛДГ, что отражает усиление анаэробных процессов в тканях анадары при относительно высоких концентрациях O_2 в воде (1.8 мг/л). После вторых суток СН активность оксидоредуктаз в тканях моллюсков не изменялась по сравнению с первыми сутками, однако на фоне относительного снижения [АТФ] сохранялась величина аденилатного энергетического заряда (АЭЗ). Удержание АЭЗ свидетельствовало о способности анадары существовать в условиях сероводородного заражения и острых форм гипоксии/аноксии.

Ключевые слова: моллюски, *Anadara kagoshimensis*, сероводород, малатдегидрогеназа, лактатдегидрогеназа, аденилатная система, Черное море

DOI: 10.31857/S0320965222050230

ВВЕДЕНИЕ

Образование сероводорода (H_2S) в шельфовой зоне обычно носит не регулярный характер и в большинстве случаев сопровождается возникновением локальных зон со сниженным содержанием кислорода (гипоксией) (Заика и др., 2011), что является следствием отсутствия сквозной вертикальной конвекции и формирования локальных областей гниения мертвого органического вещества (Орехова, Коновалов, 2018). Выносу глубинных зараженных H_2S вод в прибрежную зону способствует наличие специфических вертикальных

течений (апвеллингов) (Орехова, Коновалов, 2018). Упомянутые выше явления в значительной мере распространены в пределах побережий Черного моря.

Бентосные организмы, обитающие в зонах совокупного действия острой гипоксии и сероводородного заражения, должны обладать повышенной устойчивостью к указанным факторам. К ним относится двустворчатый моллюск *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (далее анадара). В экспериментах, выполненных на данном виде, отмечена устойчивость моллюска к гипоксии и аноксии (Isani et al., 1989; Soldatov et al., 2010; Головина, 2019), а также способность переносить присутствие H_2S (Miyamoto, Iwanaga, 2017; Nakano et al., 2017). Уровень потребления O_2 анадарой не снижается даже при экстремально низкой

Сокращения: АЭЗ – аденилатный энергетический заряд; ЛДГ – лактатдегидрогеназа; МДГ – малатдегидрогеназа; ПА – пул аденилатов; АТФ – трифосфат, АДФ – дифосфат, и АМФ – 5-моно-фосфат аденозина; СН – сероводородная нагрузка.

его концентрации в морской воде (<1.2% насыщения) (Cortesi et al., 1992).

К метаболическим аспектам устойчивости морских организмов к гипоксии следует отнести сопряжение реакции гликолиза с процессами белкового обмена. Показано, что при снижении уровня O_2 в тканях повышается содержание не свойственных аэробному обмену соединений (аланина, сукцината) (Buck, 2000), усиливается продукция NH_4^+ (Chew et al., 2005), растет активность аланин- и аспартат-аминотрансфераз (Soldatov et al., 2009), активизируются процессы переаминирования аминокислот (глутамата, аланина) (Hochachka, Somero, 2002), а дыхательная цепь митохондрий перестраивается на нескомпенсированный тип функционирования (Савина, 1992).

Природа устойчивости гидробионтов к сероводородному загрязнению не вполне ясна. В ряде работ отмечают симбионтные отношения моллюсков с сульфидоокисляющими бактериями (Stewart, Cavanaugh, 2006), также фиксируют наличие в гемолимфе особого O_2 -транспортного белка и нескольких нечувствительных к H_2S разновидностей гемоглобина (Arg, Childress, 1981, 1983). Особое внимание уделяется присутствию в эритроидных элементах крови зернистых включений, содержащих гематин, которые позволяют моллюскам нейтрализовать повышенные концентрации сульфидов (Vismann, 1993). Участие зернистых включений эритроцитов в нейтрализации H_2S показана для анадары (Soldatov et al., 2018). Вместе с тем, несмотря на отдельные исследования, метаболические аспекты адаптации гидробионтов к повышенным концентрациям сульфидов до настоящего времени освещены недостаточно.

Устойчивость гидробионтов в значительной мере зависит от способности поддерживать баланс между интенсивностью энергетического обмена и запросом на макроэргические соединения (Hochachka, Somero, 2002). Реакции гликолиза, которые обеспечивают ферменты малатдегидрогеназа (L-малат: НАД-оксидоредуктаза; МДГ, 1.1.1.37) и лактатдегидрогеназа (лактат: НАД-оксидоредуктаза; ЛДГ, 1.1.1.27), – неотъемлемая часть механизмов адаптации, а также важная система для проведения исследований (Somero, 2010; Bishop, Piffe, 2012). Центральное место в энергообмене клеток всех типов принадлежит аденилатной системе, включающей АТФ, АДФ и АМФ. Для оценки энергетического состояния клеток используют показатель АЭЗ, отражающий интенсивность физиологических процессов.

Цель работы – исследовать в условиях эксперимента активность оксидоредуктаз и аденилатный статус тканей анадары при сероводородной нагрузке.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа выполнена на взрослых особях анадары, собранных в июне 2021 г. в акватории бухты Ласпи (44°25' с.ш., 33°42' в.д.). Высота раковины моллюсков от замка до края створки была 26–38 мм.

Схема эксперимента. Контрольную группу моллюсков (7 особей) содержали в аквариуме с концентрацией кислорода 7.0–7.1 мг/л (нормоксия). Экспериментальную группу (14 особей) подвергали действию сероводородной нагрузки. В воде, где находились моллюски, растворяли использовавшегося в качестве донора H_2S сульфид натрия (Na_2S) до финальной концентрации 6 мг S^{2-} /л. Экспозиция – 24 ч (первые сутки эксперимента). В результате гидролиза Na_2S образуется гидроксид-ион (OH^-), который дает щелочную реакцию ($2Na^+ + S^{2-} + H_2O \rightarrow Na^+ + HS^- + Na^+ + OH^-$). Поскольку образование в воде OH^- приводило к ее защелачиванию, сдвиг кислотно-щелочного баланса водной среды устраняли внесением 0.1 н HCl, удерживая значения pH в пределах 8.20–8.27. Образующийся при гидролизе Na_2S H_2S частично эвапорирует из раствора и окисляется при взаимодействии с O_2 до SO_2 (при недостатке O_2 до S), что с течением времени сопровождается понижением содержания обоих газов в воде аквариума. Спустя 24 ч уровень кислорода в воде был 1.8 мг/л, а следов сероводорода обнаружено не было. У части моллюсков (7 особей) образцы тканей отбирали через 24 ч экспозиции. Оставшихся 7 особей подвергали повторной сероводородной нагрузке. В воду аквариума дополнительно вносили навеску Na_2S до финальной концентрации 9 мг S^{2-} /л. Спустя 24 ч (вторые сутки эксперимента) в воде аквариума обнаруживали следы кислорода (0.03 мг/л), уровень сульфидов был 1.9 мг S^{2-} /л. У моллюсков этой группы также брали образцы тканей для анализа.

Содержание кислорода в воде контролировали при помощи оксиметра DO Meter ST300D RU (Ohaus, США). Значения pH измеряли на pH-метре InoLab pH 720 (Германия). Величину сульфид-иона в воде определяли потенциометрически с применением сульфидселективного сенсора “MSBS” (Нидерланды).

Биохимические исследования. Препарирование тканей (ноги, жабр, гепатопанкреаса), гомогенизацию и центрифугирование проводили при охлаждении ($0 \pm 4^\circ C$). Образцы тканей хранили при температуре $-80^\circ C$ в морозильной камере (Farma 900 Series, TermoScientific, USA). Активность цитоплазматической МДГ и ЛДГ измеряли спектрофотометрически при длине волны 340 нм по скорости окисления восстановленной формы кофермента НАДН, используя в качестве среды выделения 0.2М Трис-HCl буфер, pH 7.5 (по: Kolesnikova, Golovina, 2020). Субстратом для

определения активности ЛДГ служил пируват, для МДГ – оксалоацетат. Активность МДГ и ЛДГ определяли при температуре инкубации реакционной смеси 25°C в трех повторностях для каждой ткани. Удельную активность ферментов выражали в мкмоль НАДН/(мин мг белка супернатанта). Содержание белка определяли микробиуретовым методом, экстинкцию измеряли при длине волны 330 нм.

Содержание адениловых нуклеотидов регистрировали хемилюминисцентным методом (Holm-Hansen, Booth, 1966), проводя две повторности измерений. Результаты выражали в мкмоль/г сырой массы ткани. Исследуемые ткани гомогенизировали в 0.1М Трис-ацетатном буфере, рН 7.75, на холоде. Аденилатный комплекс экстрагировали в кипящем буфере на водяной бане в течение 5 мин. Полученные экстракты замораживали до дальнейшего анализа. Определение АТФ проводили по стандартной методике, по световой эмиссии с добавлением люциферин-люциферазы на приборе АТР-Luminometer 1250 (ЛКВ, Швеция). АДФ и АМФ восстанавливали до АТФ с применением энзимов пируваткиназы и аденилаткиназы. На основании полученных значений рассчитывали АЭЗ (Atkinson, 1968). Средняя масса навески ткани ноги была 47 мг, жабр – 42 мг, гепатопанкреаса – 26 мг.

Результаты соответствующих повторностей усредняли, затем рассчитывали средние величины и показатели вариации. Полученные данные представлены как $M \pm m$. Нормальность распределения проверяли при помощи критерия Пирсона. Для сравнения использовали двусторонний *t*-критерий Стьюдента. Различия считали значимыми при $p < 0.05$; рассчитывали линейный коэффициент корреляции (r). Статистическую обработку и графическое оформление полученной информации проводили при помощи стандартного пакета Microsoft Excel 2010.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Активность оксидоредуктаз. Максимальную активность МДГ регистрировали в ноге моллюска (контрольная группа) – 0.575 ± 0.067 мкмоль НАДН/(мин мг белка), что на 34–35% ($p < 0.05$) превышало активность фермента в жабрах и гепатопанкреасе (рис. 1а). Сероводородная нагрузка вызвала значительный рост активности МДГ в ноге в первые сутки эксперимента: 0.974 ± 0.180 мкмоль НАДН/(мин мг белка). Различия достигали ~70% ($p < 0.05$). На вторые сутки активность фермента возвращалась к контрольным величинам. В жабрах и гепатопанкреасе значительных изменений активности МДГ не происходило.

Максимальную активность ЛДГ отмечали в жабрах контрольной группы моллюсков: 0.040 –

0.047 мкмоль НАДН/(мин мг белка) (рис. 1б). В ноге активность была минимальна – 0.025 ± 0.003 мкмоль НАДН/(мин мг белка) (на 89% ниже, чем в жабрах, $p < 0.05$). На сероводородную нагрузку все ткани отреагировали значительным снижением активности ЛДГ. Минимальная активность фермента зарегистрирована в тканях на вторые сутки эксперимента. По сравнению с контрольными величинами различия были в 1.9–5.7 раза ($p < 0.05$).

В исследованных тканях в условиях сероводородной нагрузки отмечено существенное увеличение индекса МДГ/ЛДГ (рис. 1в) – относительно контроля в 2.5–4.9 раза ($p < 0.01$). Изменение величины индекса МДГ/ЛДГ, в основном, обусловлено снижением активности ЛДГ в тканях. Коэффициент корреляции (r) между активностью ЛДГ и величиной индекса МДГ/ЛДГ в ноге (от -0.70 до -0.86) и жабрах (от -0.70 до -0.80) имел отрицательное значение в контроле и опытах ($p < 0.05$).

При сероводородной нагрузке в системе МДГ–ЛДГ значительно возрос линейный коэффициент корреляции в гепатопанкреасе ($r = 0.74$, $p < 0.05$, первые сутки; $r = 0.84$, $p < 0.05$, вторые сутки) и ноге ($r = 0.94$, $p < 0.05$, вторые сутки). В тканях контрольных особей корреляция между активностью МДГ и ЛДГ была незначительная.

Аденилатная система. Максимальный пул ПА отмечен в тканях ноги моллюска – 13.44 ± 0.12 мкмоль/г сырой массы (табл. 1). В остальных тканях он был на 43–44% ниже ($p < 0.01$). Данное отличие распространялось на все составляющие аденилатного комплекса (АТФ, АДФ, АМФ). Величина АЭЗ совпадала во всех тканях и находилась на уровне 0.53–0.56.

Сероводородная нагрузка снижала ПА во всех исследованных тканях. В первые сутки эксперимента его значения понижались на 13–14% ($p < 0.01$). В большей степени изменения затрагивали концентрацию АТФ – [АТФ]. Ресурс данного соединения уменьшался на 24–29% ($p < 0.05$). Содержание АДФ также понижалось: на 15% в гепатопанкреасе, 23% в ноге и 32% в жабрах ($p < 0.05$). В отношении АМФ результаты были противоположны. Содержание этой фракции было выше на 16–25% ($p < 0.05$). АЭЗ в ткани ноги моллюска сохранялся на уровне контрольных значений – 0.52. В жабрах и гепатопанкреасе отмечали снижение этого показателя на 14–17% ($p < 0.05$).

На вторые сутки эксперимента принципиальных изменений не наблюдали. Почти все контролируемые показатели оставались на уровне, отмеченном в первые сутки. Исключение касалось [АТФ], которая продолжала снижаться. По сравнению с первыми сутками снижение [АТФ] во вторые сутки было на 5–6% для тканей ноги и жабр и носило, скорее всего, характер тенденции,

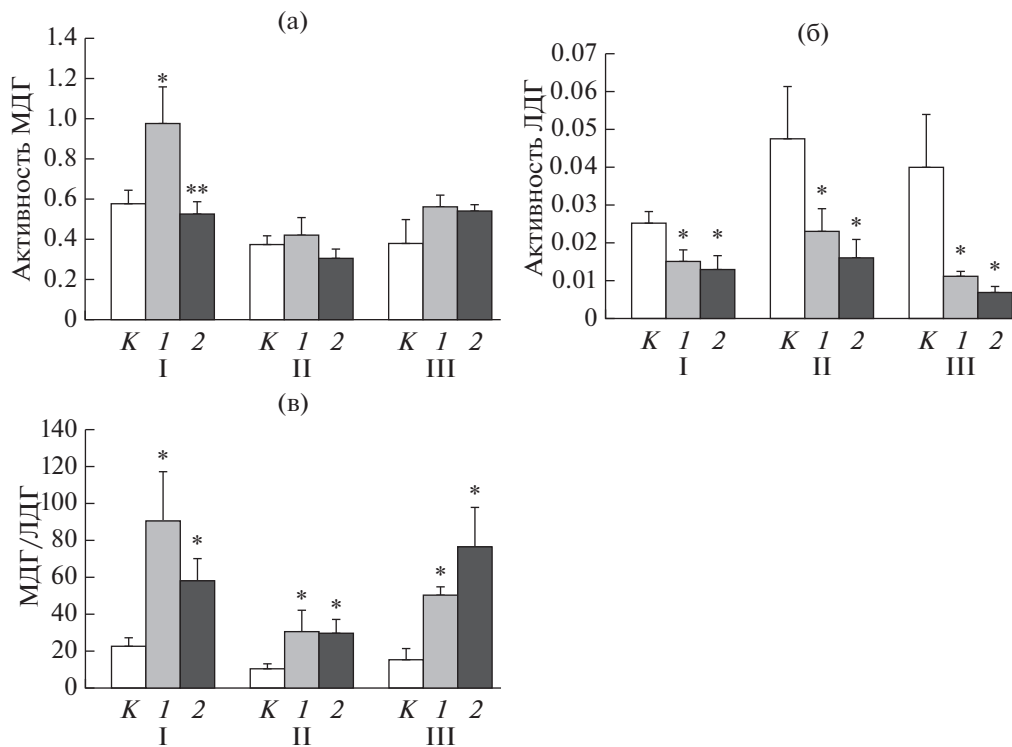


Рис. 1. Активность МДГ (а), ЛДГ (б) (мкмоль НАДН/(мин мг белка)) и индекс МДГ/ЛДГ (в) в тканях *Anadara kagoshimensis* в условиях сероводородной нагрузки. I – нога, II – жабры, III – гепатопанкреас. Условия опыта: K – контроль, I – первые сутки эксперимента, 2 – вторые сутки эксперимента; * – достоверно по сравнению с контролем, $p < 0.05$, ** – достоверно по сравнению с другим опытом, $p < 0.05$.

для гепатопанкреаса падение значений этого показателя достигало 16% ($p < 0.05$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Из представленных результатов следует, что сероводородная нагрузка сопровождалась значительным снижением концентрации кислорода в воде аквариума. Причем, двукратное внесение навесок Na_2S в течение двух суток эксперимента приводило к определенным изменениям в водной среде: после первых суток в воде аквариумов развивалась умеренная гипоксия (1.8 мг $\text{O}_2/\text{л}$), сероводород не определялся; на вторые сутки формировалась устойчивая аноксия с сохранением сероводородного заражения (1.9 мг $\text{S}^{2-}/\text{л}$).

Основные изменения активности ферментов энергетического обмена под действием H_2S отмечали после первых суток эксперимента, что выражалось в значительном понижении активности ЛДГ при сохранении активности МДГ на уровне контрольных величин в большинстве тканей. Ранее подобную реакцию отмечали у анадары в условиях аноксии (Soldatov et al., 2009), подразумевающей полное прекращение функционирования дыхательной цепи митохондрий. В настоящем исследовании сходная совокупность метабо-

лических процессов развивалась под действием H_2S -нагрузки и при наличии относительно высоких концентраций кислорода (1.8 мг/л), хотя анадара способна поддерживать окислительный метаболизм при критической степени гипоксии (< 0.5 мг $\text{O}_2/\text{л}$) (Cortesi et al., 1992). Принято считать, что состояние кислородного голодания развивается у гидробионтов при содержании кислорода < 2 мг/л (Rosenberg et al., 2001). Очевидно, развитие пограничного с аноксией состояния ограниченной доступности кислорода (1.8 мг $\text{O}_2/\text{л}$) анадары следует рассматривать как следствие токсического воздействия сульфидов. Известно, что основной токсический эффект сероводорода проявляется в результате связывания с цитохром-с-оксидазой, что ограничивает ее взаимодействие с кислородом (Cao et al., 2011) и фактически блокирует клеточное дыхание, останавливая функционирование дыхательной цепи митохондрий (гистотоксическая гипоксия). Кроме того, ситуация может усугубляться и при взаимодействии H_2S с элементами механизма детоксикации сульфидов у двусторчатых моллюсков и других морских беспозвоночных. Эти комплексные соединения (гематины) жаберной ткани (Powell, Agr, 1989; Kraus, 1995) связывают H_2S с двумя разновидностями гемоглобина, обнаруженными

Таблица 1. Аденилатная система тканей анадары в условиях сероводородной нагрузки

Компонент аденилатного комплекса	Содержание в ткани, мкмоль/г сырой массы		
	нога	жабры	гепатопанкреас
ПА			
Контроль	13.44 ± 0.12	7.53 ± 0.30	7.59 ± 0.19
1-е сут	11.54 ± 0.15	6.55 ± 0.06	6.77 ± 0.03
2-е сут	11.37 ± 0.02	6.26 ± 0.12	6.66 ± 0.02
АТФ			
Контроль	5.45 ± 0.31	2.74 ± 0.04	2.94 ± 0.20
1-е сут	4.15 ± 0.04	2.07 ± 0.03	2.08 ± 0.04
2-е сут	3.93 ± 0.03	1.94 ± 0.06	1.75 ± 0.06
АДФ			
Контроль	4.86 ± 0.10	2.63 ± 0.22	2.65 ± 0.06
1-е сут	3.75 ± 0.26	1.78 ± 0.05	2.26 ± 0.04
2-е сут	3.73 ± 0.11	2.05 ± 0.05	2.18 ± 0.03
АМФ			
Контроль	3.13 ± 0.08	2.16 ± 0.15	1.99 ± 0.11
1-е сут	3.64 ± 0.05	2.70 ± 0.10	2.44 ± 0.07
2-е сут	3.72 ± 0.10	2.27 ± 0.14	2.72 ± 0.07
Величина АЭЗ			
Контроль	0.53 ± 0.03	0.53 ± 0.07	0.56 ± 0.03
1-е сут	0.52 ± 0.02	0.45 ± 0.05	0.47 ± 0.08
2-е сут	0.51 ± 0.04	0.47 ± 0.01	0.44 ± 0.01

Примечание. ПА – пул аденилатов; АТФ – трифосфат аденозина; АДФ – дифосфат аденозина; АМФ – 5-моно-фосфат аденозина; АЭЗ – аденилатный энергетический заряд. Контрольная группа $n = 7$ особей; экспериментальная группа 14 особей (по 7 на каждой стадии эксперимента).

в гемолимфе анадары (Doeller et al., 1988), что приводит к развитию прогрессирующей гипоксемии. По нашему мнению, сероводородная нагрузка определяет сочетаемость/сопряженность своих прямых токсических эффектов с фактором гипоксии в водной среде, а также с развитием кислородного голодания различного генеза на уровне отдельно взятого организма гидробионта. По-видимому, с учетом вышеупомянутых фактов 48-часовая сероводородная нагрузка в нашем эксперименте с анадарой уже не имела дополнительного влияния на проявившиеся после 24 ч экспозиции изменения процессов энергетического обмена.

Можно предположить, что фактор гипоксии/аноксии, развивающейся при сероводородной нагрузке под воздействием сульфидов, играет определяющую роль в формировании метаболической реакции анадары и переходе энергетического обмена моллюска на анаэробный путь. Двусторчатые моллюски признаны одной из наиболее устойчивых к гипоксии и аноксии групп организмов, для которых характерна наиболее высокая ферментативная активность гликолитических энзимов – прежде всего, фосфофруктокиназы, пируваткиназы и МДГ (Hand, Somero,

1983). Вместе с тем, у моллюсков отмечена крайне низкая активность ЛДГ, поскольку именно МДГ, осуществляющей двойственную функцию, отводится ведущая роль в реакциях гликолитического окислительно-восстановительного баланса при анаэробном метаболизме (Hand, Somero, 1983). Считают (Yusseppone et al., 2018), что при аноксии индукция активности МДГ и накопление сукцината служат значимыми признаками активации анаэробных митохондриальных путей для поддержания выживаемости моллюсков

Подавление активности ЛДГ в условиях острой гипоксии и аноксии у моллюсков имеет особое адаптивное значение. Подобная реакция отмечена в ряде работ (Larade, Storey, 2002a; Washizu et al., 2002), в том числе для анадары (Soldatov et al., 2009; Головина, 2019). Следует отметить, что снижение активности ЛДГ при дефиците O_2 служит своего рода отражением принципиальной реорганизации тканевого метаболизма, которое исключает накопление токсических продуктов в виде лактата в тканях моллюска. Претворение появления лактата осуществляется еще на стадии образования пирувата, когда под действием аланинаминотрансферазы и при участии глутамата синтезируются аланин и α -кетоглута-

рат. В свою очередь α -кетоглутарат доводится ферментами цикла Кребса до сукцината, что позволяет получать дополнительный ресурс макроэргов (ГТФ).

Кроме образующегося из α -кетоглутарата глутамата его резерв может возникать при трансформации *D*-аспартата. Отмечено, что раковины представителей рода *Anadara* содержат значительный резерв *D*-аспартата (Larade, Storey, 2002b; Watanabe, 2005). Реакция его трансформации в глутамат катализируется аспартатаминотрансферазой. Образующийся оксалоацетат восстанавливается до малата, который посредством специального переносчика попадает в митохондрии и доводится до сукцината, что также позволяет осуществлять ресинтез АТФ. Впервые подобная последовательность событий рассмотрена в работе Оуэна и Хочачки (Owen, Hochachka, 1974). В пользу такой последовательности преобразований в условиях гипоксии свидетельствуют накопления в тканях моллюсков в качестве конечных продуктов сукцината и аланина (De Zwaan et al., 1991; Larade, Storey, 2002a). Кроме того, в ряде работ также отмечается протекторная роль сукцината в отношении мембран митохондрий (Bacchiocchi, Principato, 2000), противодействующего избыточной продукции активных форм кислорода в условиях гипоксии (Grivennikova, Vinogradov, 2013; Cadenas, 2018). Одновременно в рамках предлагаемой схемы находят свое место усиление процессов переаминирования аминокислот (глутамата, аланина) (Hochachka, Somero, 2002) и рост активности аланин- и аспартатаминотрансфераз, зарегистрированные в тканях анадары при аноксии (Soldatov et al., 2009). Следует отметить, что одним из ключевых субстратов, определяющих рассмотренную выше совокупность процессов, наряду с аминокислотами, является гликоген. Истощение его запасов существенно повышает вероятность гибели моллюсков в условиях сероводородного заражения (Miyamoto, Iwanaga, 2017).

Виды с высокой резистентностью к гипоксии обычно отличаются повышенной H_2S -переносимостью (Grieshaber, Völkel, 1998). Вместе с тем высокий анаэробный потенциал не может служить единственным объяснением длительного выживания в среде с повышенными концентрациями сульфидов (Völkel et al., 2001). Многие устойчивые к гипоксии виды обладают способностью к снижению скорости метаболизма, которое обеспечивается за счет обратимого фосфорилирования, активации или дезактивации ключевых регуляторных ферментов гликолиза, таких как гликогенфосфоорилаза, пируваткиназа (фосфоенолпируваткарбоксикиназа (ФЕПКК) (Yusseppone et al., 2018). К ингибирующим агентам можно отнести фруктозо-2,6-бисфосфат (аллостерический активатор фосфофруктокиназы), аланин (подавляет активность пируваткиназы). Повышение содер-

жания данных факторов способствует подавлению гликолитической активности тканей в целом (Oeschger, Storey, 1990).

Примечательная особенность митохондрий двустворчатых моллюсков — наличие альтернативной оксидазы (alternative oxidase, AOX) (van Hellemond et al., 2003). Нечувствительная к ингибированию сульфидами АОХ окисляет убихинол и восстанавливает O_2 до воды и, следовательно, поддерживает транспорт электронов, когда цитохромоксидаза дыхательной цепи митохондрий ингибируется в присутствии сульфидов (Yusseppone et al., 2018). АОХ способна защищать “анаэробные” митохондрии от респираторного отравления сероводородом. В системе транспорта электронов (ETS) АОХ отклоняет электроны от классических сайтов фосфорилирования в комплексах III и IV (цитохромоксидаза) и восстанавливает кислород без перекачки протонов через внутреннюю митохондриальную мембрану при «остановке» привычных путей метаболизма. Отмечено, что реакция АОХ носит гораздо более выраженный характер в жабрах по сравнению с тканью мантии (Yusseppone et al., 2018), поскольку жабры служат органом, через который H_2S попадет в организм животных и где его воздействие на цитохром-с-оксидазу будет максимальным. Более того, не имеющая заметных запасов гликогена жаберная ткань снижает потребность своих клеток в энергии (частоту биений ресничек), одновременно координируя отключение активности ETS и выработку АТФ для сохранения потенциала митохондриальной мембраны при низком уровне кислорода. Дополнительную защиту целостности митохондрий в периоды кислородного истощения обеспечивает и повышение экспрессии белка теплового шока HSP90 (Yusseppone et al., 2018).

Анализ состояния аденилатной системы анадары под действием H_2S показал отсутствие критических изменений энергетического статуса моллюска. Исходно АЭЗ контрольной группы моллюсков был 0.53–0.56 (в зависимости от изучаемой ткани), что по сравнению с высшими позвоночными может отражать умеренный уровень интенсивности физиологических процессов (Atkinson, 1968; Лукьянова, 2004) и высокую степень приспособления к постоянно сниженному содержанию O_2 в придонных слоях водной среды при диапазоне глубин обитания анадары от 3 до 60 м (Sahin et al., 2019; Ревков, 2016). Следует отметить, что данная особенность характерна для анадары, которая в условиях нормоксии потребляет в 5–6 раз меньше кислорода, чем *Mytilus galloprovincialis* Lam (Soldatov et al., 2009). Двустворчатым моллюскам присуща низкая активность цитохромоксидазы по сравнению с другими видами животных (Hand, Somero, 1983), что также может

в значительной мере определять величину показателей энергетического статуса тканей моллюска.

В условиях сероводородной нагрузки и сопутствующей острой гипоксии АЭЗ анадары несколько понижался в жабрах и гепатопанкреасе (в тканях, принимавших участие в связывании/детоксикации сульфидов), однако в тканях ноги АЭЗ не претерпевал существенных изменений, что в целом отражает высокую степень толерантности данного вида к указанным условиям среды. Аналогичное наблюдаемому у анадары снижение ресурса АТФ при воздействии сероводорода отмечено в условиях гипоксии у *Mytilus edulis* L. (Wijisman, 1976) и *Lima hians* (Gmelin, 1791) (Gäde, 1983), что может свидетельствовать о подобии биохимических проявлений при повышении концентрации сульфидов и кислородном голодании.

Выводы. При сероводородной нагрузке в тканях анадары сохранялась высокая активность МДГ на фоне значительного подавления активности ЛДГ и роста значений индекса МДГ/ЛДГ, что отражает усиление анаэробных процессов в тканевых структурах данного вида при относительно высоких концентрациях кислорода в воде (1.8 мг/л), рассматриваемое как следствие токсического влияния H_2S на дыхательную цепь митохондрий. На вторые сутки эксперимента заметных изменений активности оксидоредуктаз не наблюдали. Одновременно уровень аденилатов в тканях несколько понижался, но уровень АЭЗ не претерпевал критических изменений, что свидетельствует о способности моллюска существовать в условиях сероводородной нагрузки и острых форм гипоксии.

Результаты исследования позволяют поддерживать положение, что средовое действие H_2S аналогично эффекту аноксии по своим последствиям для энергетического метаболизма гидробионтов (Oeschger, Storey, 1990). Очевидно, сероводородная нагрузка *per se* служит источником развития гипоксии/аноксии различного генеза (средовой/гипоксической гипоксии, гемической, вследствие инактивации гемоглобина, тканевой или гистотоксической), т.е. смешанной разновидности гипоксии у беспозвоночных животных. Основной эффект от сероводородной нагрузки — это переход организма анадары к анаэробному гликолизу с вовлечением МДГ. Для анадары воздействие H_2S не имеет дополнительных или специфических эффектов на уровне гликолитических ферментов и энергетического статуса тканей по сравнению с гипоксией/аноксией. Вместе с тем, у любого гидробионта под действием сероводорода возможно более интенсивное угнетение отдельных ферментов, в частности сопровождающееся резким снижением уровня фруктозо-2,6-бисфосфата (аллостерический активатор фосфофруктокиназы) и ингибированием

пируваткиназы аланином, что способствует дальнейшему снижению активности фосфофруктокиназы и гликолитической активности в целом (Oeschger, Storey, 1990).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Госзадания (№ регистрации 121041400077-1) и проекта Российского фонда фундаментальных исследований № 20-04-00037.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Головина И.В. 2019. Устойчивость к негативным воздействиям и соотношение активности ферментов энергетического обмена в тканях черноморских моллюсков *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 и *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) // Мор. биол. журн. Т. 4. № 3. С. 37.
<https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.3.04>
- Заика В.Е., Коновалов С.К., Сергеева Н.Г. 2011. Локальные и сезонные явления гипоксии на дне севавтопольских бухт и их влияние на макробентос // Мор. экол. журн. Т. 10. № 3. С. 15.
- Лукьянова О.Н. 2004. АТФ-азы как неспецифические молекулярные биомаркеры состояния гидробионтов при антропогенном загрязнении // Биотехнология — охране окружающей среды. II Междунар. науч. конф.: Тез. докл. Москва: МГУ. С. 124.
- Орехова Н.А., Коновалов С.К. 2018. Кислород и сульфиды в донных отложениях прибрежных районов севавтопольского региона Крыма // Океанология. Т. 58. № 5. С. 739.
<https://doi.org/10.1134/S0030157418050106>
- Ревков Н.К. 2016. Особенности колонизации Черного моря недавним вселенцем — двустворчатым моллюском *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia: Arcidae) // Мор. биол. журн. Т. 1. № 2. С. 3.
<https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.2.01>
- Савина М.В. 1992. Механизмы адаптации тканевого дыхания в эволюции позвоночных. Санкт-Петербург: Наука.
- Arp A.J., Childress J.J. 1981. Blood function in the hydrothermal vent vestimentiferan tube worm // Science. V. 213. P. 342.
<https://doi.org/10.1126/science.213.4505.342>
- Arp A.J., Childress J.J. 1983. Sulfide binding by the blood of the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila* // Science. V. 219. P. 295.
<https://doi.org/10.1126/science.219.4582.295>
- Atkinson D.E. 1968. The energy charge of the adenylate pools as a regulatory parameter. Interaction with feedback modifiers // Biochemistry. V. 7. Is. 11. P. 4030.
<https://doi.org/10.1021/bi00851a033>

- Bacchiocchi S., Principato G. 2000. Mitochondrial contribution to metabolic changes in the digestive gland of *Mytilus galloprovincialis* during anaerobiosis // J. Exp. Zool. V. 286. P. 107.
https://doi.org/10.1002/(sici)1097-010x(20000201)286:2<107::aid-jez1>3.0.co;2-8
- Bishop R.E., Iliffe T.M. 2012. Ecological physiology of the anchialine shrimp *Barbouria cubensis*: a comparison of epigeal and hypogean populations // Marine Biodiversity. V. 42. Is. 3. P. 303.
https://doi.org/10.1007/s12526-012-0113-8
- Buck L.T. 2000. Succinate and alanine as anaerobic end-products in the diving turtle *Chrysemys picta bellii* // Comparative Biochemistry and Physiology. Part B. Biochem. Mol. Biology. V. 126. Is. 3. P. 409.
https://doi.org/10.1016/s0305-0491(00)00215-7
- Cadenas S. 2018. Mitochondrial uncoupling, ROS generation and cardioprotection // Biochim. Biophys. Acta Bioenerg. V. 1859. Is. 9. P. 940.
https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2018.05.019
- Cao Y., Wang H.G., Cao Y.Y. et al. 2011. Inhibition effects of protein-conjugated amorphous zinc sulfide nanoparticles on tumor cells growth // Nanopar. Res. V. 13. P. 2759.
https://doi.org/10.1007/s11051-010-0163-4
- Chew S.F., Gan J., Ip Y.K. 2005. Nitrogen metabolism and excretion in the swamp eel, *Monopterus albus*, during 6 or 40 days of estivation in mud // Physiol. Biochem. Zool. V. 78. № 4. P. 620.
https://doi.org/10.1086/430233
- Cortesi P., Cattani O., Vitali G. 1992. Physiological and biochemical responses of the bivalve *Scapharca inaequivalvis* to hypoxia and cadmium exposure: erythrocytes versus other tissues // Marine coastal eutrophication. Proceedings of an Intern. Conf. Bologna, Italy, 21–24 March 1990. P. 1041.
https://doi.org/10.1016/B978-0-444-89990-3.50090-0
- De Zwaan A., Cortesi P., Thillart G. et al. 1991. Differential sensitivities to hypoxia by two anoxia-tolerant marine molluscs: A biochemical analysis // Mar. Biology. V. 111. Is. 3. P. 343.
- Doeller J.E., Kraus D.W., Colacino J.M., Wittenberg J.B. 1988. Gill Hemoglobin May Deliver Sulfide to Bacterial Symbionts of *Solemya velum* (Bivalvia, Mollusca) // Biol. Bull. V. 175. P. 388.
- Gäde G. 1983. Energy production during anoxia and recovery in the adductor muscle of the file shell, *Lima hians* // Comparative Biochemistry and Physiology. Part B: Biochem. Mol. Biology. V. 76. № 1. P. 73.
https://doi.org/10.1016/0305-0491(83)90173-6
- Grieshaber M.K., Völkel S. 1998. Animal adaptations for tolerance and exploitation of poisonous sulfide // Annu. Rev. Physiol. V. 60. P. 33.
https://doi.org/10.1146/annurev.physiol.60.1.33
- Grivennikova V.G., Vinogradov A.D. 2013. Mitochondrial production of reactive oxygen species // Biochemistry (Moscow). V. 78. № 13. P. 1490.
https://doi.org/10.1134/S0006297913130087
- Hand S.C., Somero G.N. 1983. Energy metabolism pathways of hydrothermal vent animals: adaptations to a food-rich and sulfide-rich deep-sea environment // Biol. Bull. V. 165. P. 167.
- Hochachka P.W., Somero G.N. 2002. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. New York: Oxford University Press.
- Holm-Hansen O., Booth C.R. 1966. The measurement of adenosine triphosphate in the Ocean and its ecological significance // Limnol., Oceanogr. V. 11. Is. 4. P. 510.
https://doi.org/10.4319/lo.1966.11.4.0510
- Isani G., Cattani O., Tacconi S. 1989. Energy metabolism during anaerobiosis and recovery in the posterior adductor muscle of *Scapharca inaequivalvis* (Bruguère) // Comp. Biochem. Physiol. B. V. 93. P. 193.
- Kolesnikova E.E., Golovina I.V. 2020. Oxidoreductase Activities in Oxyphilic Tissues of the Black Sea Ruff *Scorpaena porcus* under Short-term Hydrogen Sulfide Loading // J. Evol. Biochem. Physiol. V. 56. Is. 5. P. 459.
https://doi.org/10.1134/S0022093020050099
- Kraus D.W. 1995. Heme Proteins in Sulfide-oxidizing Bacteria/Mollusc Symbioses // Amer. Zool. V. 35. P. 112.
https://doi.org/10.1093/icb/35.2.112
- Larade K., Storey K.B. 2002a. A profile of the metabolic responses to anoxia in marine invertebrates // Cell and Molecular Responses to Stress. V. 3. Sensing, Signaling and Cell Adaptation. Amsterdam: Elsevier Science B.
- Larade K., Storey K.B. 2002b. Reversible suppression of protein synthesis in concert with polysome disaggregation during anoxia exposure in *Littorina littorea* // Mol. Cell. Biochem. V. 232. № 1–2. P. 121.
https://doi.org/10.1023/a:1014811017753
- Miyamoto Y., Iwanaga C. 2017. Effects of sulphide on anoxia-driven mortality and anaerobic metabolism in the ark shell *Anadara kagoshimensis* // J. Mar. Biology. Assoc. UK. V. 97. Is. 2. P. 329.
https://doi.org/10.1017/S0025315416000412
- Nakano T., Yamada K., Okamura K. 2017. Duration rather than frequency of hypoxia causes mass mortality in ark shells *Anadara kagoshimensis* // Mar. Pollut. Bull. V. 125. № 1–2. P. 86.
https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.07.073
- Oeschger R., Storey K.B. 1990. Regulation of glycolytic enzymes in the marine invertebrate *Halicryptus spinulosus* (Priapulida) during environmental anoxia and exposure to hydrogen sulfide // Mar. Biology. V. 106. P. 261.
- Owen T.G., Hochachka P.W. 1974. Purification and properties of dolphin muscle aspartate and alanine transaminases and their possible roles in the energy metabolism of diving mammals // Biochem. J. V. 143. P. 541.
https://doi.org/10.1042/bj1430541
- Powell M.A., Arp A.J. 1989. Hydrogen sulfide oxidation by abundant nonhemoglobin heme compounds in marine invertebrates from sulfide-rich habitats // J. Exp. Zool. V. 249. Is. 2. P. 121.
https://doi.org/10.1002/jez.1402490202
- Rosenberg R., Nilsson H.C., Diaz R.J. 2001. Response of benthic fauna and changing sediment redox profiles over a hypoxic gradient // Estuarine, Coastal and Shelf Science. V. 53. P. 343.
https://doi.org/10.1006/ecss.2001.0810
- Sahin C., Erbay M., Kalayci F. et al. 2019. Life-history traits of the Black Scorpionfish (*Scorpaena porcus*) in south-eastern Black Sea // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. V. 19. № 7. P. 571–584.
https://doi.org/10.4194/1303-2712-v19_7_04

- Soldatov A.A., Andreenko T.I., Sysoeva I.V., Sysoev A.A. 2009. Tissue specificity of metabolism in the bivalve mollusc *Anadara inaequalis* Br. under conditions of experimental anoxia // J. Evol. Biochem. Physiol. V. 45. № 3. P. 349.
https://doi.org/10.1134/S002209300903003X
- Soldatov A.A., Andreenko T.I., Golovina I.V., Stolbov A.Ya. 2010. Peculiarities of organization of tissue metabolism in mollusks with different tolerance to external hypoxia // J. Evol. Biochem. Physiol. V. 46. № 4. P. 341.
https://doi.org/10.1134/S0022093010040022
- Soldatov A.A., Kukhareva T.A., Andreeva A.Y., Efreanova E.S. 2018. Erythroid Elements of Hemolymph in *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) under Conditions of the Combined Action of Hypoxia and Hydrogen Sulfide Contamination // Rus. J. Mar. Biology. V. 44. Is. 6. P. 452.
https://doi.org/10.1134/S1063074018060111
- Somero G.N. 2010. The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine 'winners' and 'losers' // J. Experimental Biology. Special is. 213. P. 912.
https://doi.org/10.1242/jeb.037473
- Stewart F.J., Cavanaugh C.M. 2006. Bacterial endosymbioses in *Solemya* (Mollusca: Bivalvia) – model systems for studies of symbiont-host adaptation // Antonie van Leeuwenhoek. V. 90. P. 343.
https://doi.org/10.1007/s10482-006-9086-6
- van Hellemond J.J., van der Klei A., van Weelden S. W., Tielens A.G. 2003. Biochemical and evolutionary aspects of anaerobically functioning mitochondria // Philos. Trans. R. Soc. Lond. Soc. B. 358, 205.
https://doi.org/10.1098/rstb.2002.1182
- Vismann B. 1993. Hematin and sulfide removal in hemolymph of the hemoglobin-containing bivalve *Scapharca inaequalis* // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 98. P. 115.
- Volkel S., Berenbrink M., Heisler N., Nikinmaa M. 2001. Effect of sulfide on K^+ flux pathways in red blood cells of crucian carp and rainbow trout // Fish Physiol. Biochem. V. 24. P. 213.
https://doi.org/10.1023/A:1014050001585
- Washizu T., Nakamura M., Izawa N. et al. 2002. The activity ratio of the cytosolic MDH/LDH and the isoenzyme pattern of LDH in the peripheral leukocytes of dogs, cats and rabbits // Veterinary Research Communications. V. 26. Is. 5. P. 341.
https://doi.org/10.1023/a:1016278409138
- Watanabe T. 2005. Effects of hypoxic and osmotic stress on the free D-aspartate level in the muscle of blood shell *Scapharca broughtonii* // Amino Acids. V. 28. № 3. P. 291.
https://doi.org/10.1007/s00726-005-0188-7
- Wijsman T.C.M. 1976. Adenosine phosphates and energy charge in different tissues of *Mytilus edulis* under aerobic and anaerobic conditions // J. Comp. Physiol. V. 107. № 1. P. 129.
- Yusseppone M.S., Rocchetta I., Sabatini S.E. et al. 2018. Inducing the Alternative Oxidase Forms Part of the Molecular Strategy of Anoxic Survival in Freshwater Bivalves // Front Physiol. V. 9. P. 100.
https://doi.org/10.3389/fphys.2018.00100

Impact of Experimental Hydrogen Sulfid Loading on the Activity of Enzymes of Energy Metabolism and Adenylate System in Tissues of Clam *Anadara kagoshimensis*

A. A. Soldatov¹, *, I. V. Golovina¹, E. E. Kolesnikova¹, I. V. Sysoeva¹, and A. A. Sysoev¹

¹Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia

*e-mail: alekssoldatov@yandex.ru

Hypoxia-tolerant species are usually characterized by increased hydrogen sulfide (H_2S) tolerance; however, a high anaerobic potential cannot serve as the only explanation for survival in an environment with increased sulfide concentrations. The activity of oxidoreductases, as well as parameters of adenylate system were studied in the tissues of hypoxia/anoxia-tolerant clam *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) under conditions of experimental H_2S loading (HSL). This study was performed on adult specimens of clam with a shell height of 26–38 mm. The control group of clams was kept in the aquarium with oxygen concentration of 7.0–7.1 mg/L (normoxia). Experimental group was exposed to HSL created by dissolving of H_2S donor, sodium sulfide (Na_2S) in water to the final concentration 6 mg S^{2-} /L; the time of exposure was 24 hours. At the fall of 1st day of the experiment, the O_2 level was 1.8 mg/L, and no H_2S was detected. Some of the clams were subjected to repeated HSL (2nd day of the experiment) by adding Na_2S to a final concentration of 9 mg S^{2-} /L; by the end of 2nd day, 1.9 mg S^{2-} /L and a trace O_2 concentration (0.03 mg/L) were observed. On the 1st day of HSL, the clam tissues retained a high activity of malate dehydrogenase (MDH) against the background of a significant suppression of lactate dehydrogenase (LDH) activity and an elevation in the values of MDH/LDH index, which reflected a gain of anaerobic processes in anadara tissues at relatively high O_2 concentrations in water (1.8 mg/L). On 2nd days of HSL, the activity of oxidoreductases in the clam tissues did not change in comparison with the 1st day, however, against the background of a relative drop in [ATP], the value of the adenylate energy charge (AEC) was preserved. AEC retention indicates the ability of anadara to survive under conditions of H_2S contamination and acute hypoxia/anoxia.

Keywords: clams, *Anadara kagoshimensis*, hydrogen sulfide, malate dehydrogenase, lactate dehydrogenase, adenylate system, Black Sea

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ АЛЬБУМИНА НА ПРИМЕРЕ
МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ БЕСЧЕЛЮСТНЫХ РЫБООБРАЗНЫХ И КОСТНЫХ
ЧЕЛЮСТНОРОТЫХ РЫБ (ОБЗОР)

© 2022 г. А. М. Андреева*

*Институт биологии внутренних вод им И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия***e-mail: aam@ibiw.ru*

Поступила в редакцию 19.03.2022 г.

После доработки 05.05.2022 г.

Принята к публикации 17.05.2022 г.

На примере модельных представителей низших водных позвоночных: бесчелюстных рыбообразных (Agnatha, Cyclostomata) и челюстноротых костных лопастеперых (Sarcopterygii) и лучеперых (Actinopterygii: Chondrostei, Holostei, Teleostei) рыб рассмотрены вопросы организации альбумина – белка, принадлежащего суперсемейству альбуминоидов; проведен сравнительный анализ полной длины и длины кодирующей и некодирующей последовательностей гена альбумина, количества экзонов, длины интронов и наличия в них повторяющихся элементов ДНК; наличия/отсутствия генов-паралогов, их хромосомной принадлежности и состава синтетических групп; длины аминокислотной последовательности, количества доменов и S–S-связей в структуре альбумина. Обсуждены вопросы появления предкового гена альбуминоидов, “расширения” и “сужения” репертуара альбуминоидов в разных группах позвоночных, появления кластера генов-паралогов в составе одной хромосомы в ветви Sarcopterygii и генов-паралогов на разных хромосомах в ветви Actinopterygii у представителей хрящевых ганоидов и костистых рыб; удлинение гена и белковой цепи альбумина в линии миног и потери гена альбумина в наиболее массовых группах костистых рыб – костнопузырных Ostariophysi и колючеперых Acanthopterygii. Перечисленные сценарии были рассмотрены в свете их согласованности с событиями полногеномных, локальных и сегментных дупликаций. На примере группы костистых рыб обсуждалась проблема компенсации функций “утраченного” гена альбумина за счет множественных осмотически активных белков плазмы.

Ключевые слова: альбумин, альбуминоиды, полногеномные дупликации, миноги, рыбы

DOI: 10.31857/S0320965222050023

ВВЕДЕНИЕ

Альбумин принадлежит суперсемейству альбуминоидов, в состав которого также входят витамин D связывающий белок, альфа-фетопротейн и афамин. Альбуминоиды локализованы преимущественно в жидкостях организма и участвуют в транспорте ряда важных лигандов. Интерес к альбумину обусловлен его ключевым вкладом в гомеостаз физиологических процессов у высших позвоночных, который реализуется в виде транспортной и осмотической функций. По сравнению с другими альбуминоидами, альбумин транспортирует максимально широкий спектр лигандов – неорганические катионы, жирные кислоты, билирубин, витамины, гормоны, пеп-

тиды, белки и другие соединения, обеспечивая пластический и энергетический обмен позвоночных (Curry et al., 1998; Otterbein et al., 2002; Jerkovic et al., 2005; Ascenzi et al., 2013; Malik et al., 2013). Имея небольшие размеры глобулы и высокий титр в плазме крови (~60% общего белка), альбумин создает ее коллоидно-осмотическое давление, поддерживая волемию сосудов и осмотический гомеостаз внутренней среды организма (Dziegielewska et al., 1980; Byrnes, Gannon, 1990; Gray, Doolittle, 1992; Metcalf et al., 1998a, 1998b; Xu, Ding, 2005; Majorek et al., 2012; Anguizola et al., 2013).

Тестирование 183 видов амниот, амфибий и рыб на наличие альбумина выявило 100%-ное присутствие этого белка в первых двух группах организмов, в то время как среди рыб его имела лишь половина отобранных видов (Li et al., 2017). Например, среди костистых рыб (Teleostei) альбумины обнаружены у лососеобразных (Salmoniformes) (Nynca et al., 2017), а в семействе карповых

Сокращения: а.о. – аминокислотные остатки; п.н. – пара нуклеотидов; нт – нуклеотиды; WGD – полногеномная дупликация; SD – сегментная дупликация; LD – локальная дупликация; 1R, 2R, 3R – раунды WGD.

рыб они не найдены (Noel et al., 2010). Подобные факты потери генов связывают с событиями полногеномных дупликаций (Noel et al., 2010; Braasch et al., 2014, 2016). В ходе эволюции позвоночные пережили несколько масштабных и менее крупных дупликационных событий, затронувших целые геномы или их ограниченные участки (Ohno, 1970). Все мультигенные семейства, включая альбуминоиды, формировались под влиянием этих процессов (Hoegg et al., 2004; Noel et al., 2010; Озернюк, Мюге, 2013; Soshnikova et al., 2013; Braasch et al., 2014, 2016). Параллельно с удвоением генов и геномов, в некоторых мультигенных семействах происходило “сужение” репертуара в виде потери отдельных генов (Braasch et al., 2016; Pasquier et al., 2016). Потеря гена альбумина в семействе карповых рыб – один из примеров последствий геномных перестроек. Однако, до сих пор нет ясности в вопросе масштабов этой потери у Teleostei, – ограничивается ли она только карповыми рыбами или охватывает более широкий спектр отрядов?

В обзоре рассмотрены пути эволюционных преобразований альбумина в составе суперсемейства альбуминоидов, на примере модельных представителей низших водных позвоночных – бесчелюстных рыбообразных (Agnatha) и костных челюстноротых рыб (Gnatostomata: Osteichthyes). Обсуждается связь этих сценариев с событиями полногеномных, локальных и сегментных дупликаций, а также проблема потери гена альбумина и компенсации этой потери в наиболее массовых группах костистых рыб – костнопузырных Ostariophysi и колючеперых Acanthopterygii.

Материал и методы исследования

Для поиска альбуминов были отобраны 26 видов, принадлежащих 20 отрядам, относящимся к бесчелюстным рыбообразным (Agnatha: Cyclostomata, 1 отряд) и костным челюстноротым рыбам (19 отрядов) – лопастеперым и лучеперым (Gnatostomata: Sarcopterygii, Actinopterygii) (табл. 1). При отборе объектов использовали сведения о наличии геномов в DB Genomes NCBI (Genome) и полногеномном секвенировании (BioProject), а также перечень модельных объектов из обзорной работы (Ravi, Venkatesh, 2018) с идентификаторами BioProject accession для 60 видов лучеперых рыб.

Систематика и латинские видовые названия даны согласно “Аннотированному каталогу круглоротых и рыб...” (Решетников, 1998). Для радужной форели использовали видовое название *Parasalmo mykiss* (Решетников, 1998) и *Oncorhynchus mykiss*. Последний вариант (*O. mykiss*) используется в базах данных Proteins, Genes (NCBI) и KEGG.

По костистым рыбам сформирован расширенный список модельных объектов, в который входят: (1) низшие Teleostei из двух семейств (Salmonidae, Esocidae) отряда Salmoniformes; (2) костнопузырные (Ostariophysi) из пяти отрядов – Cypriniformes, Gymnotiformes, Gonorynchiformes, Characiformes, Siluriformes; и (3) высшие костистые колючеперые (Acanthopterygii) из десяти отрядов – Gobiiformes, Mugiliformes, Cichliformes, Atheriniformes, Cyprinodontiformes, Carangiformes, Pleuronectiformes, Labriformes, Perciformes и Tetraodontiformes. В качестве референсной группы использовали млекопитающих (*Homo sapiens*) (табл. 1).

Сведения об аминокислотных последовательностях, доменной организации и S-S-связях альбумина и других альбуминоидов тестируемых видов получены из DB Proteins NCBI. Для сравнения использовали полные последовательности (исключение – фрагменты альбумина озерного гольца и миноги). Сведения об организации генов альбумина – экзон-интронной структуре; полной длине; длине кодирующей и некодирующей последовательностей; генах- паралогах, их хромосомной принадлежности и синтетических группах – получены из DB Genes и Genome Data Viewer (GDV) NCBI. Для поиска близкородственных совпадений последовательностей в виде пяти лучших совпадений и расширенного списка гомологов, множественного выравнивания и количественной оценки сходства последовательностей использовали инструмент SmartBLAST и/или веб-ресурс KEGG. Выравнивание и сравнение сходных по положению в структуре генов альбумина последовательностей интронов, на наличие в них коротких повторяющихся последовательностей ДНК у тестируемых видов, проводили с помощью программы MEGA 6 (Tamura et al., 2013).

Наименования белков/генов альбуминоидов, обозначения параметров их организации даны в соответствии с DB Genes и Proteins NCBI: для альбумина и витамин D-связывающего белка низших позвоночных – ALB/alb и DBP/dbp соответственно; для альбумина, альфа- фетопротейна, афамина и витамин D-связывающего белка человека – ALB/ALB, AFP/AFP, AFM/AFM и DBP/DBP соответственно; CDS (coding sequence) – кодирующая последовательность ДНК; SINES (short interspersed nuclear element) – короткие диспергированные повторы; LINEs (long interspersed nuclear element) – длинные диспергированные повторы; D – домен; L, а.о. – длина белковой цепи в аминокислотных остатках; L, нт – длина последовательности ДНК в нуклеотидах.

Наименования событий полногеномных, таксонспецифичных и других дупликаций даны в соответствии с принятыми в литературе обозначениями: WGD (whole genome duplication) – полно-

Таблица 1. Список идентификаторов генов и белков у тестируемых объектов

Таксон, группа	Вид	Наименование и идентификатор		Хромосома
		ген	белок	
Cyclostomata	<i>Petromyzon marinus</i> (морская минога)	SDS-1 103091717 ALB или AS 103091689	Serum albumin SDS-1-like XP_032800944 Albumin (фрагменты) XP_032800109 Plasma albumin BAF47283	— — —
	<i>Lethenteron camtschaticum</i> (японская минога)	—	—	—
Coelacanth	<i>Latimeria chalumnae</i> (латимерия)	Serum albumin-like 102347143	Serum albumin-like XP_006011457	—
Chondrostei	<i>Acipenser ruthenus</i> (стерлядь)	Serum albumin 2-like 117420476	Serum albumin 2-like XP_034777466.1	chr1
		Serum albumin 2-like 117408315	Serum albumin 2-like XP_033869101.2	chr2
Holostei	<i>Lepisosteus oculatus</i> (панцирная щука)	Serum albumin 2-like 102693995	Serum albumin 2-like XP_015195668	LG2
Teleostei Salmoniformes	<i>Salmo salar</i> (лосось атлантический)	alb1 100136575	Serum albumin 1	—
		alb2 100136922 106570911	Serum albumin 2 Albumin 2-like	ssa18 ssa15
		<i>Salmo trutta</i> (кумжа)	Serum albumin 2 115193491	Serum albumin 2
	Serum albumin 2 115200616		Serum albumin 2 XP_029619662.1	chr9
	Serum albumin 2 115193491		Serum albumin 2 XP_029553400.1	chr18
	<i>Oncorhynchus mykiss</i> (<i>Parasalmo mykiss</i>) (радужная форель)		Albumin 1 100499622	Albumin 1 XP_036844031.1 Albumin 2 isoform X1 XP_036792380.1
		Albumin 1 110531464	Albumin 1 XP_036816797.1	chr23
<i>Salvelinus namaycush</i> (озерный голец)	Albumin 2-like 120046859	Albumin 2-like XP_038848354.1 ²	chr4	
	Albumin 2-like 120063464	Albumin 2-like XP_038869773.1	chr18	
	Albumin 2 120039988	albumin 2-like XP_038841236.1	—	
<i>Esox lucius</i> (щука обыкновенная)	Serum albumin 2 ID:105008514	Serum albumin 2 XP_034148111	chr5	
	Serum albumin 2 ID:105014523	Serum albumin 2 XP_012992300	chr13	
Teleostei Ostariophysii	<i>Danio rerio</i> <i>Electrophorus electricus</i> , <i>Chanos chanos</i> <i>Pygocentrus nattereri</i> , <i>Ictalurus punctatus</i>	—	—	—
Teleostei Acanthopterygii	<i>Periophthalmodon schlosseri</i> , <i>Mugil cephalus</i> , <i>Neolamprologus bifasciatus</i> , <i>Odontesthes bonariensis</i> , <i>Poeciliopsis retropinna</i> , <i>Seriola lalandi</i> , <i>Cynoglossus semilaevis</i> , <i>Thunnus orientalis</i> , <i>Tautoglabrus adspersus</i> , <i>Sebastes nebulosus</i> , <i>Takifugu flavidus</i>	—	—	—
Mammalia*	<i>Homo sapiens</i>	ID:213	NP_000468.1	chr4

Примечание. Наименование и идентификаторы альбуминов у модельных видов миног и рыб согласно DB Genes и Proteins NCBI от 24.02.2022. “—” — сведения в DB Genes/Proteins NCBI отсутствуют.

* Референсная группа.

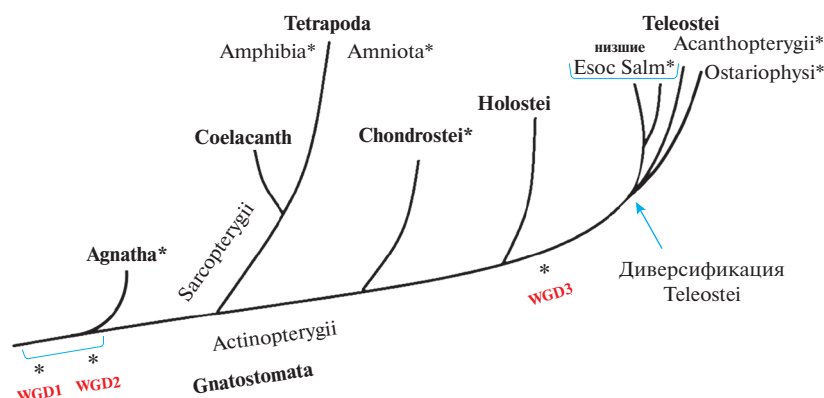


Рис. 1. Схема эволюции позвоночных с отметкой основных раундов полногеномных дупликаций (WGD1, WGD2, WGD3) относительно этапов дивергенции Vertebrata на Agnatha и Gnatostomata, и расхождения последних на Sarcopterygii и Actinopterygii. Esoc – Esocidae; Salm – Salmonidae. Звездочками отмечены дупликации в отдельных отрядах в составе таксонов. Пояснения в тексте.

геномная дупликация; AsGD (acipenser-specific WGD) – полногеномная дупликация у осетровых рыб; TGD (teleost WGD) – полногеномная дупликация у костистых рыб; CyGD (cyprinidae WGD) – полногеномная дупликация у карповых рыб; SaGD (salmonidae WGD) – полногеномная дупликация у лососевых рыб; SD – сегментная дупликация; LD – локальная дупликация; 1R, 2R, 3R – раунды WGD (Ohno, 1970; Freeling, Thomas, 2006; Braash et al., 2016).

Полногеномные, локальные и сегментные дупликации у позвоночных

Большинство биологов считают дупликацию генов и геномов с последующей дивергенцией источником эволюционного процесса, стимулировавшим появление и радиацию крупных таксонов животных и растений, например позвоночных и покрытосеменных (Freeling, Thomas, 2006). Дупликации генов и геномов достигаются с помощью дупликаций разного масштаба – WGD, SD и LD. При WGD амплифицируются протяженные участки ДНК (онологи). При SD под влиянием хромосомных перестроек амплифицируются менее протяженные геномные сегменты; при межхромосомных перестройках они могут оказаться на разных хромосомах. LD обычно происходят по типу тандемных повторов, в результате которых на хромосоме появляется кластер расположенных друг за другом родственных генов. Во всех перечисленных случаях происходит дупликация генома, группы генов или отдельных генов, в результате чего из исходных (предковых) генов получают гомологичные им копии. Гомологичные гены в составе одного генома, образовавшиеся путем дупликации предкового гена, являются паралога-

ми; гомологичные гены в составе геномов разных организмов, появившиеся в результате эволюции одного и того же предкового гена, который был в геноме общего предка этих организмов, являются ортологами (Ravi, Venkatesh, 2018).

В 1970 г. Сусуму Оно (Ohno, 1970) вынес на обсуждение гипотезу 2R, согласно которой ancestrальный геном позвоночных до их диверсификации прошел через два раунда полногеномных дупликаций – 1R (WGD1) и 2R (WGD2). Позднее челюстноротые рыбы прошли через третий раунд полногеномной дупликации (3R, WGD3), давший начало таксону костистых рыб (Teleostei) и потому обозначенный как TGD (Ohno, 1970; Noel et al., 2010; Braasch et al., 2016; Pasquier et al., 2016). Среди тетрапод дупликации геномов произошли у амфибий и рептилий (Sauria); у птиц и млекопитающих устойчивые полиплоидные формы не обнаружены (Васильев, 1985; Uno et al., 2013; Evans et al., 2017; Ravi, Venkatesh, 2018) (рис. 1).

Большинство авторов считают, что первые два раунда дупликаций имели место до разделения бесчелюстных и челюстноротых ~500–550 млн лет назад (Holland et al., 1994; Kuraku et al., 2009a, 2009b; Van de Peer et al., 2017). Другая точка зрения поддерживает сценарий, в котором первый раунд отнесен к периоду до расхождения бесчелюстных и челюстноротых, а второй – к периоду после их расхождения (Nakatani et al., 2021). Третий раунд дупликаций произошел, предположительно, ~230–400 (Venkatachalam et al., 2017) или ~300–450 млн лет назад (Taylor et al., 2001).

Анализ геномов у круглоротых указывает на высокую вероятность независимых от челюстноротых событий полиплоидизации (гексаплоидизации) в линии миног (Smith, Keinath, 2015; Nakatani et al., 2021). Независимые события полиплоиди-

зации произошли у осетрообразных в семействах Acipenseridae и Polyodontidae (Crow et al., 2012; Du et al., 2020; Cheng et al., 2021). В ветви лучеперых рыб после события TGD и появления таксона Teleostei, дубликации геномов произошли у карповых (CyGD) (Ma et al., 2014) и лососевых рыб (SaGD) (Alexandrou et al., 2013; Berthelot et al., 2014; Животовский, 2015). Полиплоиды также обнаружены в отдельных отрядах колючеперых, например, у губанообразных Labriformes, лабиринтообразных Anabantiformes и некоторых других (Васильев, 1985; Felip et al., 2009; Cioffi et al., 2015) (рис. 1).

Помимо гипотезы 2R, предложены модели, рассматривающие вклад в эволюционный процесс как полногеномных, так и локальных и сегментных дубликаций (Freeling, Thomas, 2006). Например, в модели “1R + SD” учитывается вклад множественных сегментных дубликаций в геномные перестройки миног до события 1R и после него (Asrar et al., 2013; Smith, Keinath, 2015; Nakatani et al., 2021). Предполагается, что в возникновение Salmonidae внесли вклад как полногеномные дубликации TGD и SaGD, так и SD (Васильев, 1977; Животовский, 2015).

Организация генов альбуминоидов на хромосомах

Среди позвоночных только амниоты имеют полный набор из четырех генов альбуминоидов. У млекопитающих все четыре гена — *DBP*, *ALB*, *AFP* и *AFM* — находятся на одной хромосоме (рис. 2). У челюстноротых рыб обнаружены гены двух альбуминоидов — *alb* и *dbp*. Бесчелюстные имеют только один альбуминоид — альбумин; ген *dbp* у них отсутствует (Fanali et al., 2012). Подобно млекопитающим, у панцирной щуки и стерляди гены *alb* и *dbp* расположены на одной хромосоме в противоположной транскрипционной ориентации (рис. 2б). У низших костистых рыб обнаружено 2–3 гена-паралога альбумина: у щуки обыкновенной — 2 гена, у лососевых — 3. Причем, гены *alb* и *dbp* могут находиться как на одной, так и на разных хромосомах. У щуки гены-паралоги находятся на двух разных хромосомах. У микижи 3 гена-паралога альбумина находятся на хромосомах 1, 11 и 23; на хромосоме 11 расположены гены и альбумина и *dbp*; на хромосомах 1 и 23 — только гены альбумина.

У млекопитающих и рыб синтеничные группы генов, включающие альбумин, различны. Не совпадают они у панцирной щуки, стерляди и лососеобразных. В то же время в отряде лососеобразных обнаружены две устойчивые синтеничные группы, включающие гены-паралоги альбумина (рис. 2в, 2г). У щуки обыкновенной, которая рассматривается как наиболее близкий к общим предкам лососеобразных вид (Rondeau et al., 2014), синтеничная группа на хромосоме 13 вклю-

чает, с учетом альбумина, пять генов: E3 ubiquitin protein lipase K CMF1 like — solute carrier family 20 member — albumin — methylenetetrahydrofolate dehydrogenase (NADP+ dependent) 2 like — epithelial mitogen (epigen). Другая синтеничная группа (также из пяти генов) на хромосоме 5 включает другие гены: poly(A) polymerase gamma — retinal homeobox protein Rx1-like — albumin — v-rel avian reticuloendotheliosis vital oncogene homolog — peroxisomal biogenesis factor 13 (рис. 2в).

У лосося атлантического синтеничная группа на хромосоме ssa15 совпадает (кроме одного гена) с последовательностью генов щуки на хромосоме 13, но только в обратном порядке: epigen — methylenetetrahydrofolate dehydrogenase (NADP + dependent) 2 like — albumin — sodium dependent phosphate transporter 2 — Un — E3 ubiquitin protein lipase K CMF1 like (рис. 2г). Другая синтеничная группа на неустановленной хромосоме лосося (Un) полностью совпадает с порядком генов у щуки на хромосоме 5 (рис. 2г).

Обе синтеничные группы встречаются на разных хромосомах у кумжи *Salmo trutta* озерного гольца *Salvelinus namaycush* радужной форели *Oncorhynchus mykiss* в виде полных или укороченных вариантов. При этом, в каждом случае отмечаются примеры преобразования синтеничных групп в результате инверсий единичных генов, нескольких генов или полных групп сцепления.

Экзон-интронная организация генов альбумина

Длина кодирующей последовательности CDS гена альбумина у челюстноротых относительно постоянна (табл. 2). У всех протестированных видов она организована в виде 14–16 экзонов; минимальное число экзонов — 13 — имеет ген альбумина озерного гольца *Salvelinus namaycush* на хромосоме 4. За исключением двух крайних экзонов, остальные кодируют полипептидную цепь из трех доменов. Длины полных последовательностей гена варьируют существенно за счет разной длины интронов — некодирующих участков ДНК (табл. 2, 3, рис. 3). У миноги все перечисленные показатели превосходят таковые у челюстноротых рыб.

Сравнение длин соответствующих интронов в генах альбумина челюстноротых рыб и человека не выявило ни одного совпадения (табл. 3). Большинство представленных в DB NCBI последовательностей интронов начинаются с динуклеотида GT и заканчиваются AG (сайты сплайсинга); заметим, что в ряде представленных последовательностей (интроны между вторым и третьим экзонами гена альбумина щуки обыкновенной *Esox Lucius* на хромосоме 5 и гена альбумина панцирной щуки *Lepisosteus oculatus* эти сайты отсутствуют).

Сравнение повторяющихся элементов в структуре интронов генов альбумина рыб и человека,

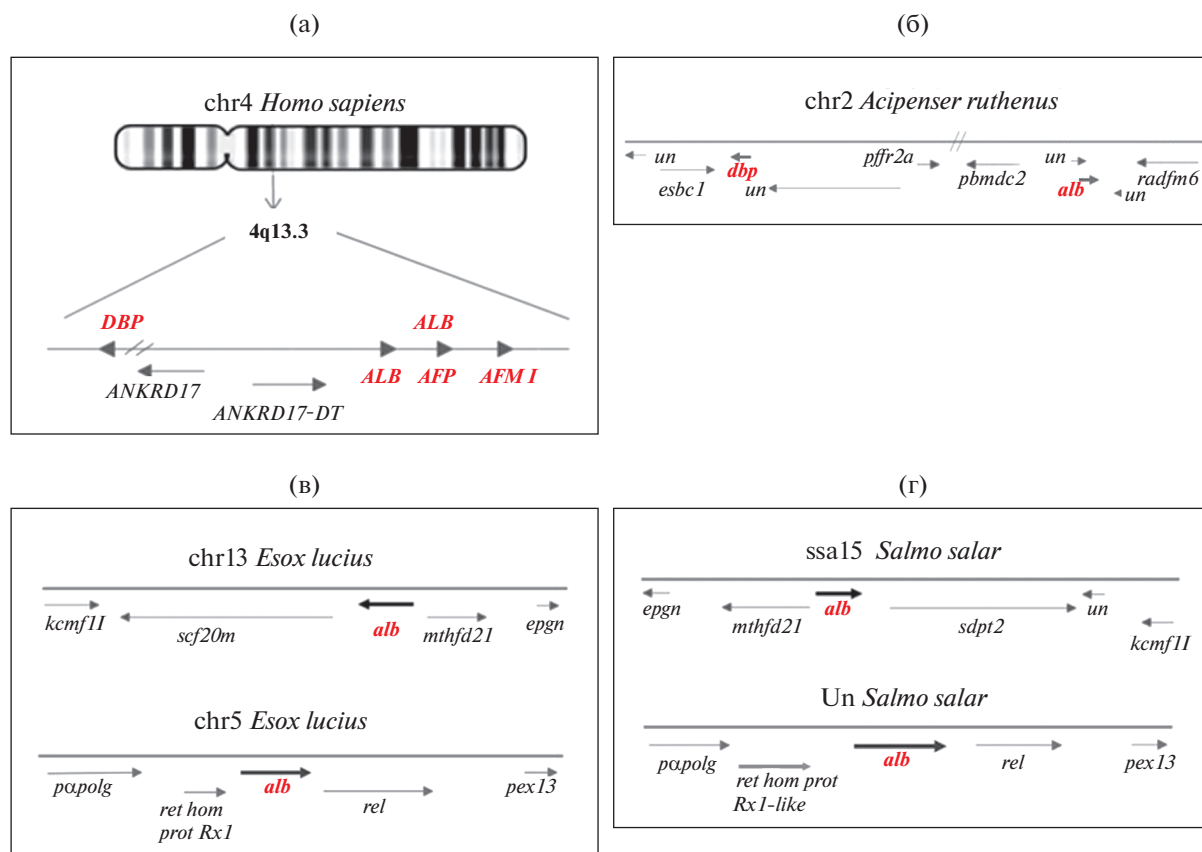


Рис. 2. Положение на хромосоме генов альбуминоидов в составе синтетических групп у человека (а), стерляди (б), лосося атлантического (в) и щуки обыкновенной (г). Стрелки показывают направление транскрипции. *un* – ген не определен. Наименования генов и пояснения в тексте.

расположенных между экзонами 2 и 3 и выделенных в табл. 3 розовым цветом, не выявило совпадений. В интронах гена альбумина человека имеются 11 SINEs и 6 LINEs – коротких и длинных диспергированных повторов ДНК. Они не следуют в линейном порядке друг за другом, а разбросаны по разным участкам последовательности (Nishio, Dugaiczky, 1996; Nishio et al., 1996). Среди SINEs наиболее известны специфичные для приматов Alu – повторы, названные по наименованию рестриктазы Alu, обработка которой ДНК и привела к их обнаружению: aattgctgtgttctt, gatgtatg, gaatactcattcat и другие. В гене альбумина человека выявлено 4 Alu-последовательности.

У рыб в составе интронов гена альбумина обнаружены другие короткие повторы. Так, интрон, расположенный между экзонами 1 и 2, содержит tg-повторы разной длины – от 40 до 124 п.н. у лососевых и более коротки – у латимерии. Самый длинный второй интрон (7411 п.н.) в гене альбумина лосося на хромосоме ssa15 содержит 13 копий коротких повторов agagtatggc, 10 копий ccttgtaat и 11 копий aaccaggtcc. Перечисленные последовательности отсутствуют у гена-паралога

альбумина лосося, а также в генах альбумина радужной форели, латимерии и человека.

Область промотора гена альбумина у тестируемых видов представлена в DB NCBI только последовательностью у лосося атлантического. Она состоит из 410 п.н. (*Salmo salar* albumin promoter region: GenBank X79487.1). У человека область промотора детально исследована (Kajiya et al., 2006). Она состоит из 406 п.н. (albumin (ALB) 5' regulatory region; RefSeq NC_000004.12). И у лосося, и у человека промоторы генов альбумина содержат ТАТА-мотивы. Заметим, что у многих позвоночных промоторы ряда генов могут содержать другие иницирующие элементы (Carninci et al., 2006). Промоторный мотив ТАТА-бокс гена альбумина лосося состоит из шести нуклеотидов (ТАТААА), у человека – из семи (ТАТАААА). Регуляторные области генов альбумина лосося и человека гомологичны, что подтверждается специфическим связыванием фактора транскрипции HNF1 лосося промоторными участками генов альбумина рыб и млекопитающих (Deryckere et al., 1995).

Таблица 2. Параметры организации гена и полипептидной цепи альбумина у модельных видов бесчелюстных рыбообразных и челюстноротых рыб (по DB Genes и Proteins NCBI от 14.02.2022 г.)

Вид	ID гена, хромосома	L1, нт	CDS, нт	Экзоны	L2, а.о.	D	S–S
<i>Petromyzon marinus</i>	103091717, –	110 143	3495	24	1423	7	41
<i>Latimeria chalumnae</i>	102347143, –	58 773	1842	15	613	3	–
<i>Acipenser ruthenus</i>	117420476, chr1	42995	2337	14	778	3	–
	117408315, chr2	13084	1839	15	612	3	–
<i>Lepisosteus oculatus</i>	102693995, LG2	14504	1842	15	613	3	–
<i>Salmo salar</i>	106570911, ssa15	20 122	1827	15	608	3	18
	100136575, –	22205	1827	14	608	3	18
	–, ssa18	–	–	–	–	–	–
<i>Esox lucius</i>	105008514, chr5	12201	1827	16	608	3	–
	105014523, chr13	10641	1833	14	610	3	–
<i>Homo sapiens</i>	213, chr4	17 196	1830	15	609	3	17

Примечание. L1, L2 – длина полной нуклеотидной последовательности гена в нуклеотидах (нт) и аминокислотной последовательности в аминокислотных остатках (а.о.) соответственно; CDS – длина кодирующей последовательности в нуклеотидах (нт); D – число альбуминовых доменов, S–S – число дисульфидных связей. “–” – данные отсутствуют.

Таблица 3. Положение и длина интронов в генах альбумина Gnatostomata (по DB Genes NCBI от 01.04.2022 г.)

Положение интрона между экзонами	Длина интрона, нт							
	<i>L.c.</i> (Un)	<i>A.r.</i> (chr 2)	<i>L.o.</i> (LG2)	<i>S.s.</i> (ssa15)	<i>S.s.</i> (Un)	<i>E.l.</i> (chr 5)	<i>E.l.</i> (chr 13)	<i>H.s.</i> (chr 4)
1ex и 2ex	7796	469	724	467	6894	1165	377	709
2ex и 3ex	1058	1829	701	7411	3019	817	1500	1455
3ex и 4ex	2439	279	720	3139	183	2665	1001	1832
4ex и 5ex	1415	2083	1152	136	4919	705	84	549
5ex и 6ex	5470	699	108	327	189	107	327	824
6ex и 2ex	3422	510	552	111	109	133	417	1586
7ex и 2ex	7030	1827	905	284	605	95	602	1294
8ex и 2ex	1013	765	4144	491	201	314	1917	1400
9ex и 2ex	6868	457	303	4010	1418	502	503	1088
10ex и 11ex	2570	946	247	778	303	352	258	1177
11ex и 12ex	6536	332	760	158	1017	215	193	418
12ex и 13ex	4996	131	1706	163	195	1468	277	1195
13ex и 14ex	3908	759	169	240	930	109	283	614
14ex и 15ex			206	81		333		770
15ex и 16ex						1214		

Примечание. *L.c.* – латимерия, *A.r.* – стерлядь, *L.o.* – панцирная щука, *S.s.* – лосось атлантический, *E.l.* – щука обыкновенная, *H.s.* – человек. В скобках – обозначение хромосомы, Un – хромосома не установлена. Заливкой выделены интроны, по которым проводили поиск и сравнение повторяющихся последовательностей.

Организация полипептидной цепи альбумина

Полипептидная цепь альбумина и других альбуминоидов состоит из трех альбуминовых доменов, являющихся структурными и функциональными единицами (Li et al., 2017). Домены содержат сайты связывания разнообразных эндогенных и экзогенных лигандов, включая семь сайтов свя-

зывания жирных кислот (Ghuman et al., 2005). Каждый домен содержит ~190 аминокислотных остатков (а.о.). У млекопитающих каждый домен стабилизирован 5–6 S–S- связями; полная полипептидная цепь имеет 17 S–S-связей (Saber et al., 1977). Спирализованные области полипептидной цепи придают ей конформационную гибкость, а S–S-связи поддерживают необходимую жест-

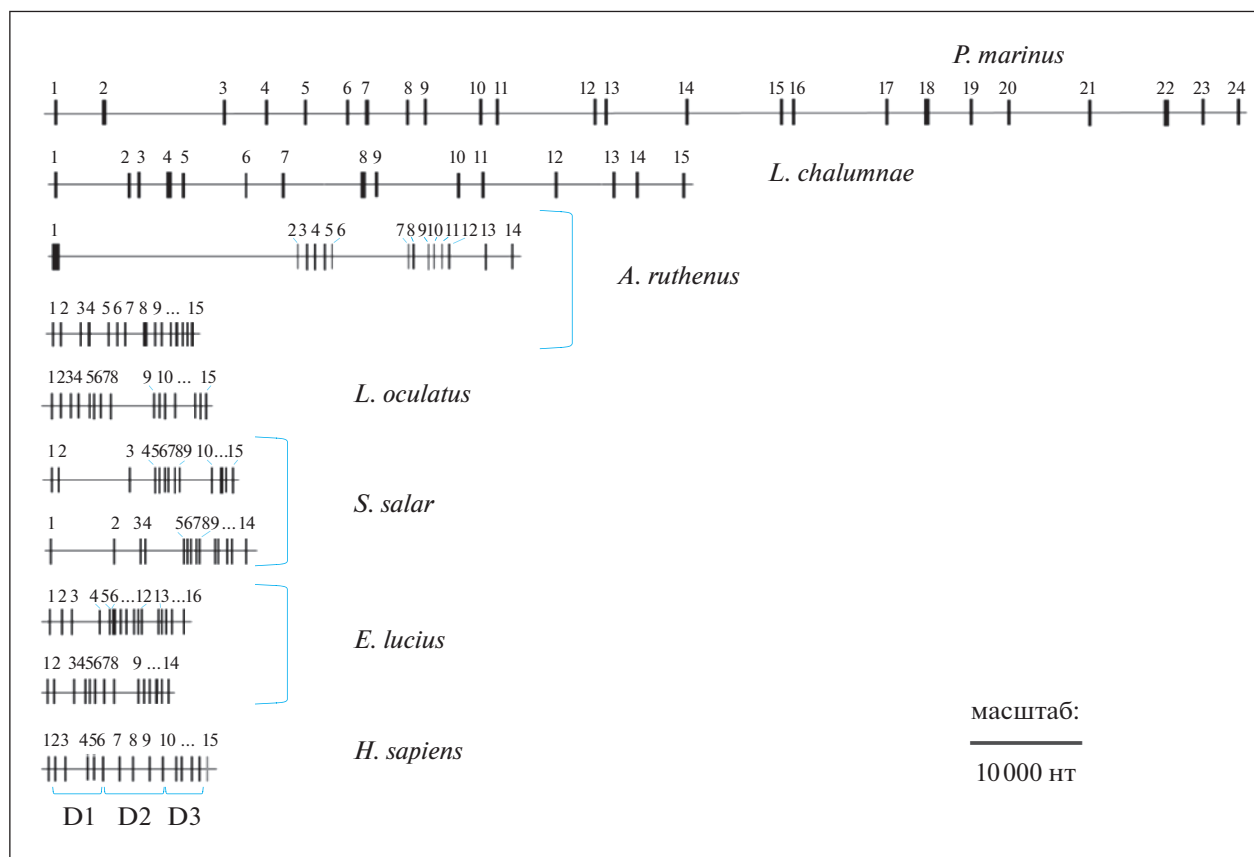


Рис. 3. Графическое представление экзон-интронной организации генов альбумина у морской миноги (*Petromyzon marinus*), латимерии (*Latimeria chalumnae*), стерляди (*Acipenser ruthenus*), панцирной щуки (*Lepisosteus oculatus*), атлантического лосося (*Salmo salar*), щуки обыкновенной (*Esox lucius*) и человека (*Homo sapiens*). Экзоны представлены в виде темных вертикальных боксов разной толщины в зависимости от их длины, интроны — в виде горизонтальных линий между ними. D1–D3 — домен. Использованы графические данные DB Genes NCBI.

кость пространственной структуры. Подобно млекопитающим, рыбы сохраняют консервативную трехдоменную организацию альбуминов, а также консервативное количество аминокислотных остатков и S-S-связей. У миног все показатели пропорционально возрастают (табл. 2, рис. 4).

Консервативность перечисленных параметров поддерживается при относительно высоких показателях сходства аминокислотных последовательностей на внутриродовом и внутриотрядном уровнях. В то же время, сходство последовательностей у представителей разных отрядов оказывается минимальным. Так, сходство альбумина SDS-1 морской миноги с альбуминами того же вида и японской миноги достигает ~77–99%, а с альбуминами млекопитающих лишь ~22–24%. Сходство альбумина стерляди (612 а.о.) с альбуминами осетрообразных — ~81–99%; с альбуминами панцирничкообразных, многоперообразных и лососевых ~58, ~49–51 и ~43% соответственно; с AFP и AFM амниот ~28–35% и с DBP позвоночных <28%. Такая же закономерность прослежи-

вается для альбумина лосося атлантического: высокое сходство последовательностей на внутриродовом (~78–99%) и внутриотрядном (~64–93%) уровнях, более низкое — на межотрядном уровне (~41–49% с альбуминами панцирной щуки и осетрообразных) и минимальное — с альбуминоидами амниот (~23–27%) и DBP (~20–22%).

Для панцирной щуки максимальное сходство (93%) также отмечено на внутриотрядном уровне с альбумином миссисипского панцирника *Atractosteus spatula*; более низкие показатели — с альбуминами осетрообразных (~58–60%) и лососеобразных (~43–49%) и минимальное сходство — с альбуминами млекопитающих (~31–33%), AFP и AFM амниот (~26–32%) и DBP (~21–22%).

Альбумины морской миноги имеют особый статус, обусловленный большой длиной полипептидной цепи (1423 а.о.), наличием семи альбуминовых доменов и пропорционального размеру белка числа S-S-связей (41), в целом, сохраняя сходство с альбуминоидами челюстноротых. Высокий уровень сходства последовательностей аль-

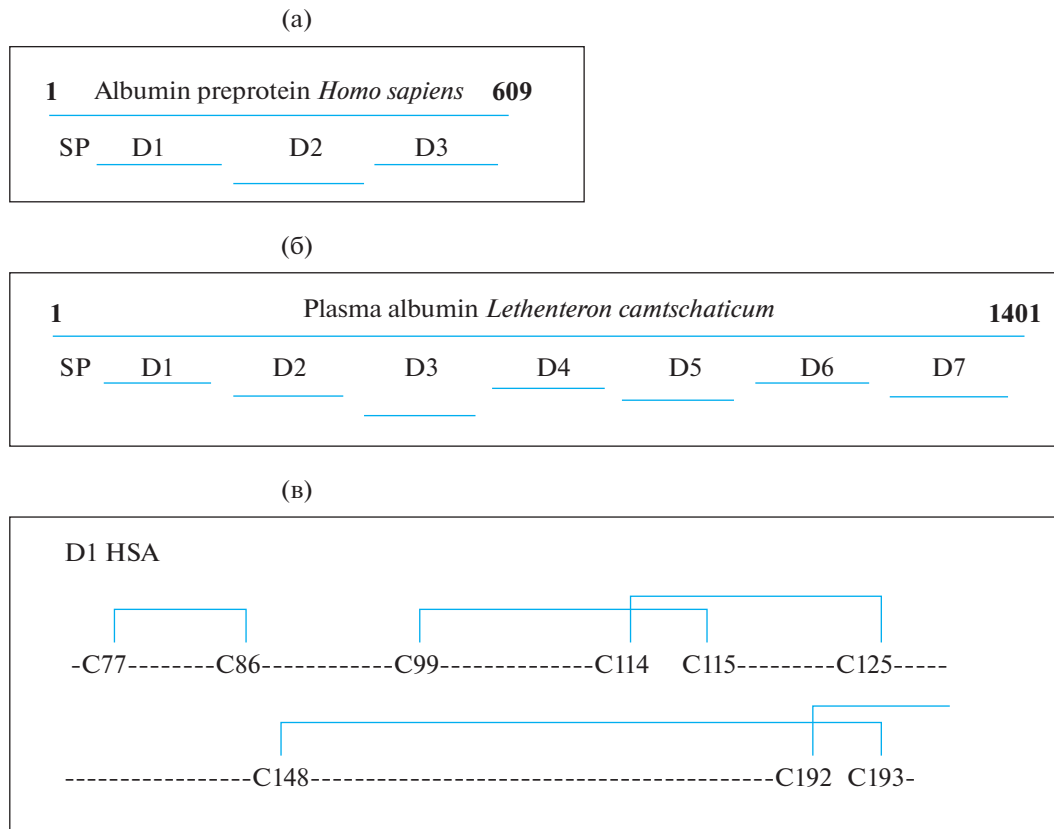


Рис. 4. Графическое изображение альбуминовых доменов (D) полипептидной цепи альбумина человека (HSA) (RefSeq NP_000468.1) (а) и японской миноги *Lethenteron camtschaticum* (GenBank BAF47283.1) (б); положения цистеинов (C77–C193) и S–S-связей в домене (D1) HSA (RefSeq NP_000468.1) (в). Пояснения в тексте.

буминов миног на внутриотрядном уровне по сравнению с альбуминами других позвоночных, вероятно, объясняется их независимым происхождением от одно- или двухдоменного предшественника, в отличие от альбуминов других позвоночных, ведущих начало от трехдоменного предшественника (Gray, Doolittle, 1992). Гомология аминокислотных последовательностей альбуминов миног и альбуминоидов челюстноротых сохраняется на всей протяженности миножьей аминокислотной цепи (рис. 5).

Эволюционные преобразования альбумина и их связь с дупликацией генов/генов

Трехдоменные альбуминоиды произошли из однодоменного предшественника. Первоначально этот вывод сделан на основе анализа аминокислотной последовательности бычьего сывороточного альбумина и, прежде всего, по расположению S–S-мостиков, характеризующихся 3-кратным повторением в аминокислотной последовательности (Brown, 1976). Позднее выяснилось, что последовательности альбуминоидов других видов млекопитающих имели сходную архитектуру

S–S-связей и трехдоменную структуру (Gorin et al., 1981; Jagodzinski et al., 1981; Morinaga et al., 1983 и др.; Minghetti et al., 1985).

Начало альбуминоидам дал древний ген, кодирующий “полудоменный” белок ($\frac{1}{2}D$) (Gibbs, Dugaiczuk, 1987). Он имел в своей структуре пять экзонов. Из него произошел ген с семью экзонами, кодирующий однодоменный (1D) белок. На его основе появился ген, кодирующий двухдоменный белок (2D), и содержащий 11 экзонов, и далее – анцестральный ген из 15 экзонов, кодирующий трехдоменный белок – предшественник альбуминоидов (3D). Удлинение древнего гена произошло в результате двух событий негомолгичной рекомбинации (неравный кроссинговер) и одного события гомологичной рекомбинации. Предполагается, что анцестральный ген был дуплицирован, дав начало двум протогенам-паралогам – прото-ALB и прото-DBP. Из прото-ALB появились гены ALB, которые дали начало генам AFP и AFM, а из прото-DBP появились гены витамин D-связывающего белка позвоночных (Eiferman et al., 1981; Ohno, 1981; Sargent et al., 1981; Gibbs, Dugaiczuk, 1987; Gray, Doolittle, 1992; Noel et al., 2010). Ген DBP на начальных этапах эволю-

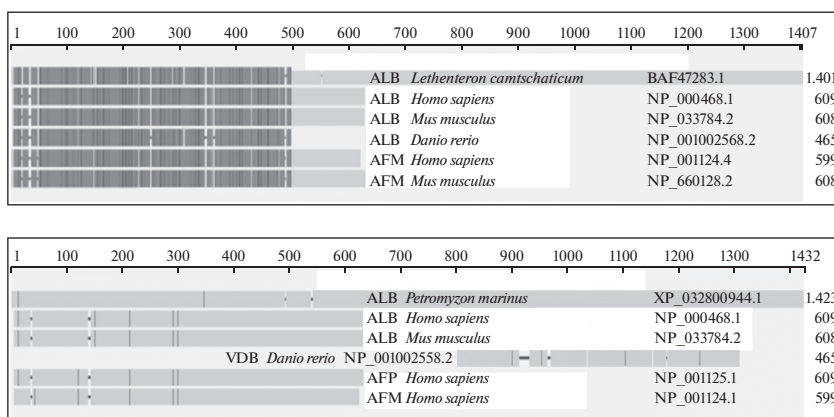


Рис. 5. Множественное выравнивание в SmartBLAST последовательностей альбуминов японской речной миноги *Lethenteron camtschaticum* (а) и морской миноги *Petromyzon marinus* (б) с пятью ближайшими гомологами альбуминоидами ALB, VDB, AFP и AFM человека *Homo sapiens*, мыши *Mus musculus* и рыбки данио *Danio rerio*. Вверху – шкала длины аминокислотных последовательностей, справа – их длина; рядом с наименованием белка и вида указан идентификатор ID.

ции потерял два экзона (12-й и 13-й) (Nishio, Dugaiczky, 1996; Malik et al., 2013). DBP не обнаружен у миног (Gray, Doolittle, 1992), однако, представлен почти во всех других группах позвоночных и за ~500 млн лет их эволюции хорошо сохранил свою структуру (Bouillon et al., 2020). Ген альбумина имеют все позвоночные, кроме некоторых костистых рыб; AFP и AFM имеют только амниоты (Noel et al., 2010).

События дупликации генов, которые привели к общей для альбуминоидов трехдоменной структуре, предположительно, происходили между ответвлением миног от ствола позвоночных (~450 млн лет назад) и появлением DBP (Gray, Doolittle, 1992). Альбумин миног произошел, скорее всего, в результате дупликации гена, кодирующего одноили двухдоменный белок, независимо от событий, ведущих к трехдоменному альбумину, и до появления гена DBP (Gray, Doolittle, 1992). В линии миног произошло удлинение полипептидной цепи альбумина до семи доменов. По аналогии с моделью Гиббса и Дужека (Gibbs, Dugaiczky, 1987), можно предположить, что это удлинение могло быть результатом негомологичных рекомбинаций в виде неравного кроссинговера. Литературные данные указывают на наличие у миног двух альбуминов – AS и SDS-1, предположительно, кодируемых генами-паралогами (Filosa et al., 1998). Недавние исследования указывают на высокую вероятность независимых от челюстноротых событий полиплоидизации в ветви миног в виде гексаплоидизации и сегментарных дупликаций (Smith, Keinath, 2015; Nakatani et al., 2021), что косвенно поддерживает точку зрения о возможности наличия у миног генов-паралогов альбумина.

После события 2R эволюция альбумина на основе трехдоменного предшественника в разных ветвях челюстноротых происходила по разным сценариям. Латимерия (Sarcopterygii) и панцирная щука (Holostei) имели типичный для позвоночных диплоидный геном, сходный с геномом человека (Ravi, Venkatesh, 2018), их альбумины детерминированы одним геном. У Tetrapoda (Sarcopterygii) произошли дупликационные события, затронувшие альбуминоиды. Так, у амфибий ~40 млн лет назад произошла полногеномная дупликация, в результате чего лягушки имеют гены альбумина на гомеологичных хромосомах. У амниот полиплоиды появились в группе Sauria (ящерицы); у птиц и Mammalia стабильные полиплоиды не обнаружены (Васильев, 1985). Между тем у всех амниот есть гены AFP и AFM, отсутствующие у других Vertebrata. Они появились, предположительно, вследствие локальной – тандемной дупликации анцестрального гена альбуминоидов и появления предкового гена AFP/AFM (Noel et al., 2010). Другая точка зрения рассматривает AFM как промежуточное звено между ALB и AFP (Fasano et al., 2007). Таким образом, у тетрапод эволюция альбумина шла в двух направлениях: появление множественных копий гена альбумина в составе гомеологичных хромосом у аллотетраплоидов (амфибии) и тандемная дупликация гена альбумина с появлением генов-паралогов AFP и AFM, в результате чего возник кластер ALB/AFP/AFM, от которого на отдалении 1.5 млн л.н. расположен ген DBP (амниоты). Появление AFP/AFM произошло, вероятно, после 2R и расхождения амфибий и рептилий ~320 млн лет назад (Noel et al., 2010).

В другой ветви челюстноротых – Actinopterygii – у отряда осетрообразных у стерляди выявлено две

копии гена альбумина, появившиеся, вероятно, вследствие специфичной для Acipenseriformes дупликации генома. На отрезке времени ~230–450 млн лет назад, параллельно со временем расхождения амфибий и рептилий, в ветви Actinopterygii произошло событие TGD, давшее начало таксону Teleostei и стимулировавшее диверсификацию этой группы. В результате реорганизации геномов наиболее массовые группы костистых – колючеперые и костнопузырные – утратили ген альбумина, а низшие костистые – лососевые и щуковые – получили дополнительные копии этого гена.

На основе представленных данных предлагается схема эволюции альбумина в группах Agnatha и Gnatostomata (рис. 6), дополненная событиями полногеномных и сегментарных дупликаций, рекомбинаций и дупликаций гена альбумина, в том числе у тетрапод в группе Amniota.

Эволюционная судьба генов-паралогов альбумина после дупликационных событий

Сусумо Оно (Ohno, 1970) предположил, что наиболее часто после дупликации один из двух генов-паралогов теряет функциональность. Одной из причин потери может быть накопление вредных мутаций, которые приводят к вырождению, псевдогенизации, нефункциональному состоянию гена. Псевдогены характеризуются определенной степенью гомологии с функциональными генами и изменениями организации, препятствующими их нормальной транскрипции и трансляции. Большая часть копий теряет функциональность в процессе ре-диплоидизации, следующей за дупликационным событием. Анализ последствий TGD на примере мультигенных семейств Teleostei указывает на высокий процент утраты их генов после дупликации геномов (Brunet et al., 2006; Braash et al., 2016). Так, у *Danio rerio* сохраняется ~20% всех дуплицированных генов, остальные теряют функциональность (Postlethwait et al., 2000), а в целом, по группе костистых, этот показатель достигает ~17% (Braasch, Postlethwait, 2012). Примером потери гена как результата TGD, вероятно, является и отсутствие гена альбумина у колючеперых и костнопузырных рыб. Это событие не имеет ничего общего с отсутствием DBP у миног. В первом случае речь идет о возможной утрате генов альбумина, так как до события TGD альбумины были во всех группах костных челюстноротых. Во втором случае отсутствие DBP объясняется тем, что ответвление бесчелюстных произошло до появления трехдоменового предшественника всех альбуминоидов, а значит, и до появления прото-DBP.

В то же время, некоторые группы рыб, например Salmonidae, демонстрируют включение почти половины всех дуплицированных генов в процессы суб- и неофункционализации (Berthelot et al., 2014).

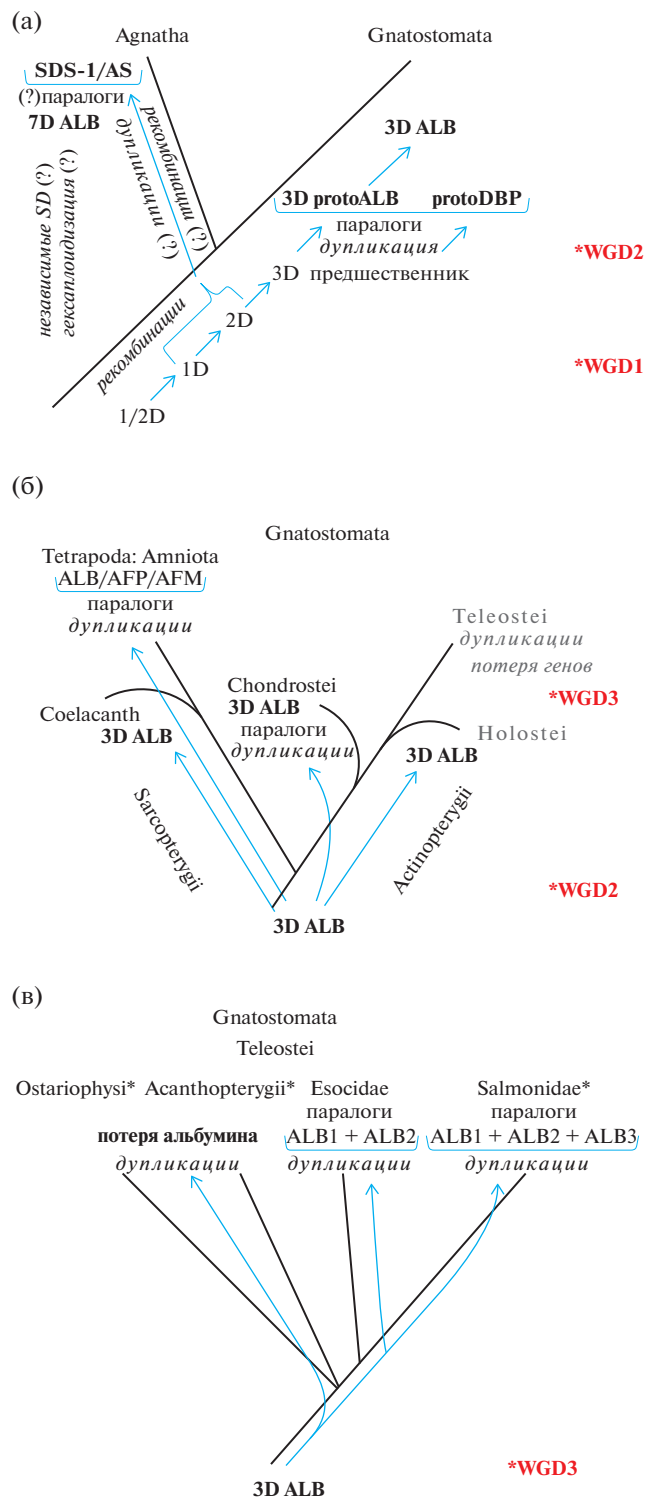


Рис. 6. Схема эволюционных преобразований предшественника альбуминоидов и альбумина под влиянием WGD: у бесчелюстных (а) и челюстноротых до события TGD (б) и после него (в). Схема дополнена событиями сегментарных и локальных (тандемных) дупликаций, а также событием потери генов альбумина. Пояснения в тексте.

Эти два сценария реализуются в эволюции генов-паралогов, которые сохранились после дубликационных событий. При субфункционализации происходит разделение функций исходного гена между паралогами. Модель “дубликации—вырождения—дополнения” или DDC (Duplication-Degeneration-Complementation (Force et al., 1999) предлагает возможный сценарий распределения функций предкового гена между двумя паралогами. Согласно ей, накопление мутаций происходит в обеих копиях. Это ведет к снижению их функциональности, в результате чего обе копии в сумме воспроизводят эффект одного (исходного) гена. Если мутации касаются регуляторных областей, то это будет отражаться на паттернах экспрессии паралогов. Если мутации касаются белок-кодирующих областей, то они могут привести к распределению функций исходного гена между его дочерними копиями. Примеры этих сценариев описаны в ряде экспериментальных работ и обзоров (Озернюк, Мюге, 2013; Каменская, Брыков, 2020; Байрамов и др., 2021; Gu, Xia, 2019 и др.).

Примеря перечисленные сценарии к альбуминоидам, отметим, что первоначально кодируемый предковым геном трехдоменный анцестральный белок, вероятно, выполнял функцию транспорта. Его дубликация привела к появлению двух паралогов — прото-ALB и прото-DBP — давших начало генам альбумина и витамин D-связывающего белка. Последующая их субфункционализация могла проходить в виде специализации каждого из них на транспорте определенного круга лигандов: широкого — в случае альбумина и узкого — в случае DBP. Возможно, что сужение функциональности DBP произошло вследствие потери им двух экзонов на ранних этапах эволюции. Примером неофункционализации может служить приобретение одним из двух паралогов, а именно альбумином, новой (осмотической) функции. Это могло произойти из-за повышения уровня экспрессии кодирующего его гена, возможно, в результате мутаций в его регуляторной области. Соответствующий уровень экспрессии обеспечил высокий титр альбумина в плазме, оказавшийся достаточным для создания им коллоидно-осмотического давления плазмы. Поскольку среди всех альбуминоидов только альбумин имеет максимально высокий титр в плазме позвоночных, именно он и был закреплен отбором в качестве идеального белкового фактора, контролирующего гомеостаз внеклеточной жидкости в организме позвоночных.

Другой пример субфункционализации касается альбумина у миног и тетрапод. Паралоги гена альбумина SDS-1 и AS разделили функцию транспорта лигандов между разными стадиями онтогенеза (Filosa et al., 1998), подобно генам-паралогам *ALB* и *AFP* у млекопитающих, разделив-

шим функцию транспорта между эмбриональным и постнатальными этапами развития.

Еще один пример суб- и неофункционализации демонстрируют лососевые, чьи геномы прошли через полногеномные и сегментные дубликации и испытали не менее шести событий множественного слияния хромосом (Makhrov, 2017). Почти половина предковых генов (48%) сохранилась у лососевых в виде копий, значительная часть которых имеет дивергентные профили (уровни) экспрессии (Berthelot et al., 2014). Данное обстоятельство указывает на высокую вероятность мутаций в регуляторных областях паралогов и на то, что у лососевых почти половина генов-паралогов вовлечена в процессы суб- и неофункционализации. Возможно, что в эти процессы вовлечены и гены-паралоги альбумина.

После дубликационных событий геномы проходят через период ре-диплоидизации или возврата к диплоидному состоянию (Ravi, Venkatesh, 2018). Этим, вероятно, и объясняется причина несовпадения в количествах реальных и ожидаемых генов-паралогов у полиплоидов. Установлено (Ramberg et al., 2021), что у *Salmo salar* среднее число паралогов для ряда генов, кодирующих ферментные белки, — три. Такое же число паралогов установлено и для альбумина у *S. salar*. По-видимому, это число больше двух из-за того, что лососевые пережили (помимо 1R и 2R) две полногеномные дубликации — TGD и SaGD. В то же время оно меньше ожидаемой величины “четыре”, возможно, вследствие процесса ре-диплоидизации полиплоидного генома, который лососевые пережили в позднем меловом периоде и эоцене (Gundappa et al., 2021). Между тем, у щуки обыкновенной обнаруживается только два, а не три гена-паралога альбумина, что может объясняться только одним (помимо 1R и 2R) дубликационным событием в виде TGD в эволюции Esocidae.

После приведенных примеров той или иной стратегии в эволюции генов-паралогов возникает закономерный вопрос — какие факторы определяют ее выбор?

Факторы, влияющие на эволюционную судьбу генов-паралогов

Эволюционная стратегия генов-паралогов зависит от способа дубликации (WGD или SD) и типа амплифицируемых фрагментов ДНК (Freeling, Thomas, 2006). При полногеномных дубликациях ДНК копируется в виде длинных копий — онологов, объединяющих множественные группы генов. В таком виде сохраняются гены, вовлеченные в процессы регуляции онтогенеза, оогенеза, клеточного цикла, сигнальных каскадов и другие. В составе онологов гены часто объединены в так называемые “функциональные модули”. Коди-

руемые генами таких модулей белки, как правило, организованы в надмолекулярные функциональные комплексы. Считается, что дупликация таких модулей приводит к скачку приспособленности организмов. В то же время, при сегментных дупликациях отдельные гены, не объединенные в функциональные модули, сохраняются в виде коротких копий ДНК. Такой способ амплификации не приводит к скачку приспособленности, но вносит определенный вклад в модуляцию биологических процессов. В виде коротких копий сохраняются гены, отвечающие за консервативные функции, например за метаболизм ДНК, активность нуклеаз и др. (Bowers et al., 2003; Papp et al., 2003; Yang et al., 2003; Maere et al., 2005; Freeling, Thomas, 2006). Представления о роли баланса генов в составе длинных и коротких копий ДНК основаны на том, что баланс соблюдается в онологах, в то время как локальные дупликации, например тандемные, из-за риска несбалансированности предпочтительно охватывают гены, кодирующие мономерные белки или гены, слабо связанные на хромосоме (Freeling, Thomas, 2006).

Возвращаясь к альбуминам лососеобразных (щуковых и лососевых рыб), отметим, что информация о наличии их в составе функциональных модулей отсутствует. Однако, оказалось, что они стабильно присутствуют в составе двух синтетических групп из пяти-шести генов. Одна такая “щучья” группа генов на chr 5 полностью воспроизводится на одной из хромосом лосося атлантического, кумжи и микижи. Другая “щучья” группа генов на chr 13 полностью воспроизводится на chr 18 озерного гольца, и в виде инвертированной последовательности генов – на хромосоме ssa15 лосося; при этом, у лосося один из пяти генов щуки заменяется на другой – “теряется”. Инверсии отдельных или нескольких генов из этих двух синтетических групп щуки, замены одних генов на другие – эти события имеют место и у других лососеобразных. Ни полиплоидизация, ни характерные для лососеобразных интенсивные хромосомные перестройки, которые обнаружены и у предков костистых (Braash et al., 2016), не “разорвали” эти группы, а только перестроили их.

Сравнительный анализ геномов костистых рыб, панцирной щуки, слоновой акулы *Callorhynchus milii* и других челюстноротых показал, что для костистых характерны короткие консервативные синтетические группы или блоки (Ravi, Venkatesh, 2018). Для одиночных генов, кодирующих мономерные белки, не организованных в кластеры в виде тандемных повторов и не входящих в состав функциональных модулей, установлена еще одна закономерность – такие гены теряются чаще, чем связанные гены в составе функциональных модулей онологов (Freeling, Thomas, 2006). Не исключено, что подобный сценарий по-

тери гена альбумина мог реализоваться в группах *Ostariophysi* и *Acanthopterygii*.

Благодаря WGD, костистые рыбы совершили глобальный скачок в эволюционном развитии, в то время как в процессе сегментных дупликаций и дупликаций отдельных генов может достигаться более “тонкая” подгонка механизмов, направленных на поддержание сбалансированной работы удвоенного генома и, в конечном счете, на гомеостаз физиологических функций.

Проблема компенсации функции альбумина в группах *Acanthopterygii* и *Ostariophysi*

Учитывая роль сывороточного альбумина как одного из ключевых факторов физиологического гомеостаза у высших позвоночных, его потеря у представителей низших позвоночных могла бы привести к неблагоприятным последствиям. Однако, *Acanthopterygii* и *Ostariophysi* относятся к наиболее массовым и эволюционно продвинутым группам позвоночных, а это, в свою очередь, позволяет предположить, что осмотическую и транспортную функции альбумина у них взяли на себя какие-то другие белки плазмы.

Анализ белкового состава плазмы крови костистых рыб, включая *Acanthopterygii* и *Ostariophysi*, выявил широкий спектр белков с высоким электроотрицательным потенциалом, способных связывать неорганические катионы и диполи воды и проявляющих таким образом осмотическую активность. Оказалось, что в плазме крови альбумин-содержащих и “безальбуминовых” костистых рыб присутствует не один, а несколько белков в составе осмотически активной белковой фракции: 1) альбумин; 2) белок тепловой акклимации (warm temperature acclimated 65 kDa protein), проявляющий свойства гемопексина; 3) ингибиторы сериновых и цистеиновых протеиназ; 4) аполипопротеины ApoA-I и Apo-14 в составе липопротеинов высокой плотности; и 5) множественная дополнительная анодная фракция из низкомолекулярных белков с высокоотрицательным поверхностным потенциалом (Andreeva, 2019, 2020, 2021). В составе последней имеются не только “истинные” белки плазмы – внеклеточные белки, выполняющие в системе кровообращения специфические функции, но и так называемые “транзитные” белки, чей пул постоянно пополняют внутриклеточные белки, попадающие в кровь вследствие разрушения клеток (Andreeva, 2021).

Доля осмотически активных белков плазмы костистых рыб из вышеперечисленных групп достигает ~50–60% тотального белка, что сопоставимо с содержанием альбумина в плазме млекопитающих. Это предполагает сопоставимый с *Mammalia* вклад этих белков в коллоидно-осмо-

тическое давление плазмы у “безальбуминовых” костистых рыб. Не пострадала у *Acanthopterygii* и *Ostariophysii* и транспортная функция плазмы крови. Так, сравнение функций транспорта жирных кислот между альбуминами и липопротеинами высокой плотности позволяет предположить их более эффективное воплощение с участием липопротеиновых частиц (Andreeva, 2019).

Причины эволюционного успеха полиплоидов на примере Teleostei или почему у костистых рыб потеря альбумина прошла “незамеченной”

Главные изменения, возникшие у Teleostei по сравнению с более древними лучеперыми рыбами, и, по-видимому определившие их эволюционный успех, затронули механизмы локомоции, питания и плодовитости (Romer, Parsons, 1986). Teleostei отличаются от других позвоночных высочайшим разнообразием формы тела, образа жизни, типа питания и высокой плодовитостью. Поскольку геномы представителей костистых рыб прошли через дополнительный раунд WGD и таксонспецифичные события SaGD, CyGD и др., прогрессивные черты этой группы в значительной степени связывают с событиями дубликации геномов. Среди дублицированных генов особое место занимают HOX-гены. После отделения *Acipenseriformes* и *Semionotiformes*, у предков костистых произошла дубликация четырех кластеров HOX-генов. Полагают, что именно это событие отразилось на формообразовательных процессах, морфологии организма и послужило причиной радиации предковой группы, давшей начало новому таксону (Озернюк, Мюге, 2013; Soshnikova et al., 2013).

Другая группа генов, чьи дубликации имели важные последствия для эволюции Teleostei, — гены, кодирующие факторы транскрипции. Они представлены разными мультигенными семействами — *Sox*, *Vmp*, *Gtf3a*, *Hif*, *HNF1* и др., вовлеченными в регуляцию экспрессии сотен других генов, сигнальные каскады, контроль процессов эмбриогенеза, онтогенеза, оогенеза, клеточного цикла и др. (Озернюк, Мюге, 2013; Pelster, Egg, 2018; Rojo-Bartolome et al., 2020). Эволюционному успеху Teleostei, несомненно, способствовали и гены, кодирующие белки промежуточного обмена. Прежде всего, это белки, участвующие в липидном обмене, составляющем основу энергетики рыб. Особая роль отводится транспортным белкам, отвечающим за обеспечение тканевых обменных процессов всеми требуемыми лигандами, включая альбуминоиды (Sharma et al., 2006).

Для выживания полиплоидных организмов важно состояние кластеров генов рРНК, поскольку экспрессия дублицированных генов лимитируется белок-синтезирующей способностью рибосом, зависящей от эффективности пополне-

ния пулов различных фракций рРНК. При сравнении экспрессии кластеров этих генов у аллотетраплоидного ($4n = 200$) и диплоидного ($2n = 100$) серебристого карася *Carassius auratus* четкой корреляции не выявлено, хотя замечены различия в экспрессии 5S и 45S рРНК (Zhao et al., 2021). На примере *Danio rerio* и полиплоидных окунеобразных показано влияние дубликационных событий и хромосомных перестроек на перераспределение, накопление и гомеостаз рРНК, обеспечивающих необходимый уровень экспрессии востребованных дублицированных генов (Cioffi et al., 2015; Rojo-Bartolome et al., 2020). В отличие от костистых рыб и других эукариот, в семействе *Acipenseridae* на примере девяти видов североамериканских осетровых показана множественность аллелей гена 18S рРНК, связанная, предположительно, с полиплоидизацией этой группы (Krieger et al., 2000, 2006; Krieger, Fuerst, 2002). Существенная индивидуальная вариация гена 18S рРНК отсутствует у большинства других видов, для которых установлены его последовательности. Существует предположение, что высокий полиморфизм этих последовательностей у осетровых может быть связан с низкой скоростью согласованной эволюции в этой группе, замедлившей потерю любой возникшей полиморфной вариации. Данное обстоятельство позволяет объяснить отсутствие подобной вариативности у костистых рыб быстрыми темпами эволюционных преобразований в этой группе (Ravi, Venkatesh, 2018).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный поиск предполагает различия в сценариях эволюции генов альбумина у бесчелюстных и челюстноротых позвоночных. В линии миног эволюция альбумина проходила под влиянием одного или двух раундов WGD и независимых событий гексаплоидизации и сегментных дубликаций. Взяв начало не от трехдомного предшественника, а от более коротких одно- или двухдомных белков, альбумины миног достигли двукратного превосходства по длине аминокислотной последовательности над альбуминами челюстноротых. Два гена-паралога, разделившие между собой функцию транспорта лигандов у молоди и половозрелых особей миног, очень напоминают паралогов — альбумин и альфа-фетопроtein — у амниот, разделивших транспортную функцию исходного гена между эмбриональной и постнатальной стадиями. Не затронутые третьей полногеномной дубликацией челюстноротые рыбы (латимерия и панцирная пятнистая щука) имеют, как и млекопитающие, по одному гену альбумина. В то же время у стерляди, в эволюции которой, помимо первых раундов WGD, присутствовала специфичная для *Acipenseriformes* пол-

ногеномная дупликация, обнаружено два гена-паралога альбумина. В группе костистых рыб, третий раунд WGD и таксонспецифичные полногеномные дупликации привели, с одной стороны, к появлению генов-паралогов альбумина у низших Teleostei, с другой стороны, к потере альбумина в наиболее массовых и эволюционно продвинутых группах Acanthopterygii и Ostariophysii, в результате у них произошло “сужение” репертуара альбуминоидов до одного белка – DBP.

Наличие секвенированных геномов при отсутствии аннотаций или слабой поддержке в виде аннотирования последовательностей некоторых анализируемых видов не позволяют считать результаты поиска окончательными. Однако, обширные литературные данные по идентификации белков плазмы и ее тканевых фильтратов у модельных видов Acanthopterygii и Ostariophysii убеждают в отсутствии альбуминов в составе протеомов плазмы (Dietrich et al., 2014, 2021; Vilchez et al., 2016; Banerjee et al., 2017; Schrama et al., 2017 и др.). Не обнаружены альбумины и у ряда немодельных объектов, демонстрирующих высокий уровень идентичности с белками модельных Acanthopterygii и Ostariophysii (Andreeva et al., 2015, 2017, 2019). Эти факты позволяют считать утрату гена альбумина событием, выходящим за рамки одного семейства карповых рыб.

Консервативность организации полипептидных цепей альбумина во всех группах челюстноротых – сохранение их длины, числа доменов и S–S-связей, и пропорциональное сохранение этих особенностей при увеличении длины альбумина у бесчелюстных миног, – вероятно, объясняется тем, что организованный таким образом белок успешно выполняет возложенные на него функции транспорта и осмотической активности. Все эти консервативные черты поддерживаются отбором при относительно низком сходстве аминокислотных последовательностей на межотрядном уровне, редко превышающем 40%. При этом поддержка консервативной организации полипептидной цепи достигается высоким оборотом интронов. Нами не отмечено ни одного примера совпадения длин соответствующих интронов в генах-паралогах и ортологах альбумина. Динамичный оборот интронов демонстрируют паралоги альбумина у стерляди и у низших костистых рыб – у них не выявлено совпадений длин соответствующих интронов и повторов ДНК. Между тем, для генов млекопитающих с консервативными белок-кодирующими областями отмечен дефицит приобретения и оборота интронов (Roy et al., 2003). Учитывая, что интроны включают в себя и регуляторные элементы, их высокий оборот в генах альбумина костистых рыб, вероятно, способствовал процессам их суб- и неофункционализации.

Другой эволюционный сценарий преобразований альбумина у костистых рыб – в виде его утраты вследствие WGD – не помешал таксону Teleostei в освоении и завоевании новых экологических ниш. На фоне динамичных преобразований геномов, высокого уровня внутри- и межкроссомных перестроек, повышенной скорости эволюции белок-кодирующих последовательностей, а также более высокой по сравнению с другими позвоночными скорости оборота интронов и регуляторных элементов (Ravi, Venkatesh, 2018) – утрата альбумина у Teleostei прошла “незамеченной”, а функцию альбумина взяли на себя другие осмотически активные белки.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания 121050500046-8.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Байрамов А.В., Ермакова Г.В., Кучерявый А.В., Зарайский А.Г. 2021. Геномные дупликации как основа эволюционного успеха позвоночных // *Онтогенез*. Т. 52(3). С. 170.
<https://doi.org/10.31857/S0475145020030052>
- Васильев В.П. 1977. О полиплоидии у рыб и некоторые вопросы эволюции кариотипов лососевых (Salmonidae) // *Журн. общ. биологии*. Т. 38. С. 380.
- Васильев В.П. 1985. Эволюционная кариология рыб. Москва: Наука.
- Животовский Л.А. 2015. Эволюционная история тихоокеанских лососей и форелей // *Тр. ВНИРО*. Т. 157. С. 4.
- Каменская Д.Н., Брыков В.А. 2020. Гены гормона роста у рыб: структура и дивергенция // *Биология моря*. Т. 46(4). С. 219.
<https://doi.org/10.31857/S0134347520040038>
- Озернюк Н.Д., Мюге Н.С. 2013. Крупномасштабные дупликации генов и дивергенция паралогичных генов на примере рыб // *Генетика*. Т. 49(1). С. 73.
<https://doi.org/10.7868/S0016675813010086>
- Решетников Ю.С. 1998. Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. Москва: Наука.
- Alexandrou M., Swartz B., Matzke N., Oakley T. 2013. Genome duplication and multiple evolutionary origins of complex migratory behavior in Salmonidae // *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 69(3). P. 514.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.07.026>
- Andreeva A.M., Lamash N.E., Serebryakova M.V. et al. 2015. Reorganization of low-molecular-weight fraction of plasma proteins in the annual cycle of Cyprinidae // *Biochemistry (Moscow)*. V. 80(2). P. 208.
<https://doi.org/10.1134/S0006297915020078>
- Andreeva A.M., Serebryakova M.V., Lamash N.E. 2017. Oligomeric protein complexes of apolipoproteins stabilize the internal fluid environment of organism in red-fins of the *Tribolodon* genus [Pisces; Cypriniformes, Cyprinidae] // *Comp. Biochem. Physiol., Part D: Ge-*

- nomics Proteomics. V. 22. P. 90.
<https://doi.org/10.1016/j.cbd.2017.02.007>
- Andreeva A.M.* 2019. The Strategies of Organization of the Fish Plasma Proteome: with and without Albumin // Russian Journal of Marine Biology. V. 45(4). P. 263.
<https://doi.org/10.1134/S1063074019040023>
- Andreeva A.M., Vasiliev A.S., Toropygin I.Y. et al.* 2019. Involvement of apolipoprotein A in maintaining tissue fluid balance in goldfish *Carassius auratus* // Fish Physiol. Biochem. V. 45(5). P. 1717.
<https://doi.org/10.1007/s10695-019-00662-1>
- Andreeva A.M.* 2020. Structural Organization of Plasma Proteins as a Factor of Capillary Filtration in Pisces // Inland Water Biology. V. 13. № 4. P. 664.
<https://doi.org/10.1134/S1995082920060036>
- Andreeva A.M.* 2021. Organization and Function of Osmotically Active Fraction of Fish (Pisces) Plasma Proteome // Inland Water Biology. V. 14. № 4. P. 449.
<https://doi.org/10.1134/S1995082921040039>
- Anguizola J., Matsuda R., Barnaby O.S. et al.* 2013. Review: Glycation of human serum albumin // Clin Chim Acta. V. 425. P. 64.
<https://doi.org/10.1016/j.cca.2013.07.013>
- Ascenzi P., di Masi A., Leboffe L. et al.* 2013. Molecular phylogenetic analyses of albuminoids reveal the molecular evolution of allosteric properties // IUBMB Life. V. 65(6). P. 544.
<https://doi.org/10.1002/iub.1164>
- Asrar Z., Haq F., Abbasi A.A.* 2013. Fourfold paralogy regions on human HOX-bearing chromosomes: role of ancient segmental duplications in the evolution of vertebrate genome // Mol. Phylogenet Evol. V. 66(3). P. 737.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.10.024>
- Banerjee S., Mahanty A., Mohanty S. et al.* 2017. Identification of potential biomarkers of hepatotoxicity by plasma proteome analysis of arsenic-exposed carp *Labeo rohita* // J. Hazard Mater. V. 336. P. 71.
<https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2017.04.054>
- Berthelot C., Brunet F., Chalopin D. et al.* 2014. The rainbow trout genome provides novel insights into evolution after whole-genome duplication in vertebrates // Nat. Commun. V. 5. P. 3657.
<https://doi.org/10.1038/ncomms4657>
- Bouillon R., Schuit F., Antonio L., Rastinejad F.* 2020. Vitamin D Binding Protein: A Historic Overview // Front Endocrinol (Lausanne). V. 10. P. 910.
<https://doi.org/10.3389/fendo.2019.00910>
- Bowers J.E., Chapman B.A., Ron J., Paterson A.H.* 2003. Unravelling angiosperm genome evolution by phylogenetic analysis of chromosomal duplication events // Nature. V. 422. P. 433.
<https://doi.org/10.1038/nature01521>
- Braasch I., Postlethwait J.H.* 2012. Polyploidy in Fish and the Teleost Genome Duplication // Polyploidy and Genome Evolution. P. 341. Berlin: Springer.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-31442-1_17
- Braasch I., Gehrke A.R., Smith, J.J. et al.* 2016. The spotted gar genome illuminates vertebrate evolution and facilitates human-teleost comparisons // Nat. Genet. V. 48(4). P. 427.
<https://doi.org/10.1038/ng.3526>
- Braasch I., Guiguen Y., Loker R. et al.* 2014. Connectivity of vertebrate genomes: Paired-related homeobox (Prrx) genes in spotted gar, basal teleosts, and tetrapods // Comp. Biochem. Physiol. C Toxicol. Pharmacol. V. 163. P. 24.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2014.01.005>
- Brown J.D.* 1976. Structural origins of mammalian albumin // Fed. Proc. Gen. V. 20. P. 415.
- Brunet F.G., Crollius H., Paris M. et al.* 2006. Gene loss and evolutionary rates following whole-genome duplication in teleost fishes // Mol. Biol. Evol. V. 23(9). P. 1808.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msl049>
- Byrnes L., Gannon F.* 1990. Atlantic salmon (*Salmo salar*) serum albumin: cDNA sequence, evolution, and tissue expression // DNA Cell Biol. V. 9(9). P. 647.
<https://doi.org/10.1089/dna.1990.9.647>
- Carninci P., Sandelin A., Lenhard B. et al.* 2006. Genome-wide analysis of mammalian promoter architecture and evolution // Nat Genet. V. 38(6). P. 626.
<https://doi.org/10.1038/ng1789>
- Cheng P., Huang Y., Lv Y. et al.* 2021. The American Paddlefish Genome Provides Novel Insights into Chromosomal Evolution and Bone Mineralization in Early Vertebrates // Mol. Biol. Evol. V. 38(4). P. 1595.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msaa326>
- Cioffi M., Bertollo L.A., Villa M.A. et al.* 2015. Genomic Organization of Repetitive DNA Elements and Its Implications for the Chromosomal Evolution of Channid Fishes (Actinopterygii, Perciformes) // PLoS One. V. 10(6). e0130199.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130199>
- Crow K.D., Smith C.D., Cheng J.F. et al.* 2012. An independent genome duplication inferred from HOX paralogs in the American paddlefish a representative basal ray-finned fish and important comparative reference // Genome Biol Evol. V. 4(9). P. 937.
<https://doi.org/10.1093/gbe/evs067>
- Curry S., Mandelkow H., Brick P., Franks N.* 1998. Crystal structure of human serum albumin complexed with fatty acid reveals an asymmetric distribution of binding sites // Nat. Struct. Biol. V. 5(9). P. 827.
<https://doi.org/10.1038/1869>
- Deryckere F., Byrnes L., Wagner A. et al.* 1995. Salmon HNF1: cDNA sequence, evolution, tissue specificity and binding to the salmon serum albumin promoter // J. Mol. Biol. V. 247(1). P. 1.
<https://doi.org/10.1006/jmbi.1994.0115>
- Dietrich M.A., Arnold G.J., Nynca J. et al.* 2014. Characterization of carp seminal plasma proteome in relation to blood plasma // J. Proteomics. V. 98. P. 218.
<https://doi.org/10.1016/j.jprot.2014.01.005>
- Dietrich M.A., Irnazarow I., Adamek M. et al.* 2021. 2D-DIGE proteomic analysis of blood plasma reveals changes in immune- and stress-associated proteins following hormonal stimulation of carp males // Fish Shellfish Immunol. V. 118. P. 354.
<https://doi.org/10.1016/j.fsi.2021.09.018>
- Du K., Stöck M., Kneitz S. et al.* 2020. The sterlet sturgeon genome sequence and the mechanisms of segmental rediploidization // Nat. Ecol. Evol. V. 4(6). P. 841–852.
<https://doi.org/10.1038/s41559-020-1166-x>
- Dziegielewska K.M., Evans C.A., Fossan G. et al.* 1980. Proteins in cerebrospinal fluid and plasma of fetal sheep during development // J Physiol. V. 300. P. 441.
<https://doi.org/10.1113/jphysiol.1980.sp013171>

- Eiferman F.A., Young P.R., Scott R.W., Tilghman S.M.* 1981. Intragenic amplification and divergence in the mouse alpha-fetoprotein gene // *Nature*. V. 294(5843). P. 713. <https://doi.org/10.1038/294713a0>
- Evans B., Upham N., Golding G. et al.* 2017. Evolution of the Largest Mammalian Genome // *Genome Biol. Evol.* V. 9(6). P. 1711. <https://doi.org/10.1093/gbe/evx113>
- Fanali G., Ascenzi P., Bernardi G., Fasano M.J.* 2012. Sequence analysis of serum albumins reveals the molecular evolution of ligand recognition properties // *Biomol. Struct. Dyn.* V. 29(6). P. 691. <https://doi.org/10.1080/07391102.2011.672632>
- Fasano M., Fanali G., Leboffe L., Ascenzi P.* 2007. Heme binding to albuminoid proteins is the result of recent evolution // *IUBMB Life*. V. 59(7). P. 436. <https://doi.org/10.1080/15216540701474523>
- Felip A., Carrillo M., Zanuy S.* 2009. Older triploid fish retain impaired reproductive endocrinology in the European sea bass *Dicentrarchus labrax* // *J. Fish Biol.* V. 75(10). P. 2657. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02458.x>
- Filosa M.F., Adam I., Robson P. et al.* 1998. Partial clone of the gene for AS protein of the lamprey *Petromyzon marinus*, a member of the albumin supergene family whose expression is restricted to the larval and metamorphic phases of the life cycle // *J. Exp. Zool.* V. 282(3). P. 301. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1097-010x\(19981015\)282:3<301::aid-jez3>3.0.co;2-q](https://doi.org/10.1002/(sici)1097-010x(19981015)282:3<301::aid-jez3>3.0.co;2-q)
- Force A., Lynch M., Pickett F.B. et al.* 1999. Preservation of duplicate genes by complementary, degenerative mutations // *Genetics*. V. 151. P. 1531. <https://doi.org/10.1093/genetics/151.4.1531>
- Freeling M., Thomas B.C.* 2006. Gene-balanced duplications, like tetraploidy, provide predictable drive to increase morphological complexity // *Genome Res.* V. 16(7). P. 805. <https://doi.org/10.1101/gr.3681406>
- Ghuman J., Zunszain P.A., Petitpas I. et al.* 2005. Structural basis of the drug-binding specificity of human serum albumin // *J. Mol. Biol.* V. 353(1). P. 38. <https://doi.org/10.1016/j.jmb.2005.07.075>
- Gibbs P.E., Dugaiczak A.* 1987. Origin of structural domains of the serum-albumin gene family and a predicted structure of the gene for vitamin D-binding protein // *Mol. Biol. Evol.* V. 4(4). P. 364. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040447>
- Gorin M.B., Cooper D.L., Eiferman F. et al.* 1981. The evolution of alpha-fetoprotein and albumin, I. A comparison of the primary amino acid sequences of mammalian alpha-fetoprotein and albumin // *J. Biol. Chem.* V. 256(4). P. 1954.
- Gray J.E., Doolittle R.F.* 1992. Characterization, primary structure, and evolution of lamprey plasma albumin // *Protein Science*. V. 1(2). P. 289. <https://doi.org/10.1002/pro.5560010211>
- Gu L., Xia C.* 2019. Cluster expansion of apolipoprotein D (ApoD) genes in teleost fishes // *BMC Evolutionary Biology*. V. 19(9). P. 2. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-02111-1>
- Gundappa M.K., To T.H., Grønvold L. et al.* 2021. Genome-Wide Reconstruction of Rediploidization Following Autopolyploidization across One Hundred Million Years of Salmonid Evolution // *Mol. Biol. Evol.* V. 39(1). <https://doi.org/10.1093/molbev/msab310>
- Hoegg S., Brinkmann H., Naylor J.S. et al.* 2004. Phylogenetic timing of the fish specific duplication correlates with the diversification of teleost fish // *J. Mol. Evol.* V. 59. P. 190. <https://doi.org/10.1007/s00238-004-0010-0>
- Holland P.W., Garcia-Fernández J., Williams N.A., Sidow A.* 1994. Gene duplications and the origins of vertebrate development // *Dev Suppl.* P. 125. <https://doi.org/10.1093/dev/suppl-1/1/1/125>
- Jagodzinski L.L., Sargent T.D., Yang M. et al.* 1981. Sequence homology between RNAs encoding rat alpha-fetoprotein and rat serum albumin // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 78(6). P. 3521. <https://doi.org/10.1073/pnas.78.6.3521>
- Jerkovic L., Voegelé A.F., Chwatal S. et al.* 2005. Afamin is a novel human vitamin E-binding glycoprotein characterization and in vitro expression // *J. Proteome Res.* V. 4(3). P. 889. <https://doi.org/10.1021/pr0500105>
- Kajiyama Y., Tian J., Locker J.* 2006. Characterization of distant enhancers and promoters in the albumin-alpha-fetoprotein locus during active and silenced expression // *J. Biol. Chem.* V. 281(40). P. 30 122. <https://doi.org/10.1074/jbc.M603491200>
- Krieger J., Fuerst P.A.* 2002. Evidence of multiple alleles of the nuclear 18S ribosomal RNA gene in sturgeon (Family: Acipenseridae) // *J. Appl. Ichthyol.* V. 18. P. 290. <https://doi.org/10.1046/J.1439-0426.2002.00377.X>
- Krieger J., Fuerst P.A., Cavender T.M.* 2000. Phylogenetic relationships of the North American sturgeons (order Acipenseriformes) based on mitochondrial DNA sequences // *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 16(1). P. 64. <https://doi.org/10.1006/mpev.1999.0743>
- Krieger J., Hett A.K., Fuerst P.A. et al.* 2006. Unusual intra-individual variation of the nuclear 18S rRNA gene is widespread within the Acipenseridae // *J. Hered.* V. 97(3). P. 218. <https://doi.org/10.1093/jhered/esj035>
- Kuraku S., Meyer A., Kuratani S.* 2009a. Timing of genome duplications relative to the origin of the vertebrates: did cyclostomes diverge before or after? // *Mol. Biol. Evol.* V. 26(1). P. 47. <https://doi.org/10.1093/molbev/msn222>
- Kuraku S., Meyer A.* 2009b. The evolution and maintenance of HOX gene clusters in vertebrates and the teleost-specific genome duplication // *Int. J. Dev. Biol.* V. 53(5–6). P. 765. <https://doi.org/10.1387/ijdb.072533km>
- Li S., Cao Y., Geng F.* 2017. Genome-wide identification and comparative analysis of albumin family in vertebrates // *Evol. Bioinf. Online*. V. 13. P. 1. <https://doi.org/10.1177/1176934317716089>
- Ma W., Zhu Z., Bi X. et al.* 2014. Allopolyploidization is not so simple: evidence from the origin of the tribe Cyprinini (Teleostei: Cypriniformes) // *Curr. Mol. Med.* V. 14(10). P. 1331. <https://doi.org/10.2174/1566524014666141203101543>

- Makhrov A.A.* 2017. A narrowing of the phenotypic diversity range after large rearrangements of the karyotype in Salmonidae: The relationship between saltational genome rearrangements and gradual adaptive evolution // *Genes*. V. 8. P. 297.
<https://doi.org/10.3390/genes8110297>
- Maere S., De Bodt S., Raes J. et al.* 2005. Modeling gene and genome duplications in eukaryotes // *Proc Natl Acad Sci*. V. 102. P. 5454.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0501102102>
- Majorek K.A., Porebski P.J., Dayal A., et al.* 2012. Structural and immunologic characterization of bovine, horse, and rabbit serum albumins // *Mol. Immunol.* V. 52(3–4). P. 174. <https://doi.org/10.1016/j.molimm.2012.05.011>
- Malik S., Fu L., Juras D.J. et al.* 2013. Common variants of the vitamin D binding protein gene and adverse health outcomes // *Crit. Rev. Clin. Lab. Sci.* V. 50(1). P. 1.
<https://doi.org/10.3109/10408363.2012.750262>
- Metcalfe V., Brennan S., Chambers G., George P.* 1998a. The albumins of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) and brown trout (*Salmo trutta*) appear to lack a propeptide // *Arch Biochem Biophys.* V. 350(2). P. 239.
<https://doi.org/10.1006/abbi.1997.0509>
- Metcalfe V.J., Brennan S.O., Chambers G.K., George P.M.* 1998b. The albumin of the brown trout (*Salmo trutta*) is a glycoprotein // *Biochim. Biophys. Acta.* V. 1386(1). P. 90.
- Minghetti P.P., Law S.W., Dugaiczky A.* 1985. The rate of molecular evolution of alpha-fetoprotein approaches that of pseudogenes // *Mol. Biol. Evol.* V. 2(4). P. 347.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040350>
- Morinaga T., Sakai M., Wegmann T.G., Tamaoki T.* 1983. Primary structures of human alpha-fetoprotein and its mRNA // *Proc. Natl. Acad. Sci USA.* V. 80(15). P. 4604.
<https://doi.org/10.1073/pnas.80.15.4604>
- Nakatani Y., Shingate P., Ravi V. et al.* 2021. Publisher Correction: Reconstruction of proto-vertebrate, protocyclostome and proto-gnathostome genomes provides new insights into early vertebrate evolution // *Nat. Commun.* V. 12(1). P. 4704.
<https://doi.org/10.1038/s41467-021-25110-8>
- Nishio H., Dugaiczky A.* 1996. Complete structure of the human alpha-albumin gene, a new member of the serum albumin multigene family // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V. 93(15). P. 7557.
<https://doi.org/10.1073/pnas.93.15.7557>
- Nishio H., Heiskanen M., Palotie A. et al.* 1996. Tandem arrangement of the human serum albumin multigene family in the sub-centromeric region of 4q: Evolution and chromosomal direction of transcription // *J. Mol. Biol.* V. 259. P. 113.
<https://doi.org/10.1006/jmbi.1996.0306>
- Noel E.S., Reis M., Arai Z., Ober E.A.* 2010. Analysis of the Albumin/ α -Fetoprotein/Afamin/Group specific component gene family in the context of zebrafish liver differentiation // *Gene Expression Patterns.* V. 10(6). P. 237.
<https://doi.org/10.1016/j.gep.2010.05.002>
- Nynca J., Arnold G., Fröhlich T., Ciereszko A.* 2017. Proteomic identification of rainbow trout blood plasma proteins and their relationship to seminal plasma proteins // *Proteomics.* V. 17(11). P. 1.
<https://doi.org/10.1002/pmic.201600460>
- Ohno S.* 1970. Evolution by Gene Duplication. Berlin; Heidelberg; New York: Springer-Verlag.
- Ohno S.* 1981. Original domain for the serum albumin family arose from repeated sequences // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V. 78(12). P. 7657.
<https://doi.org/10.1073/pnas.78.12.7657>
- Otterbein L.R., Cosio C., Graceffa P., Dominguez R.* 2002. Crystal structures of the vitamin D-binding protein and its complex with actin: structural basis of the actin-scavenger system // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V. 99(12). P. 8003.
<https://doi.org/10.1073/pnas.122126299>
- Pelster B., Egg M.* 2018. Hypoxia-inducible transcription factors in fish: expression, function and interconnection with the circadian clock // *J. Exp. Biol.* V. 221(13). jeb163709.
<https://doi.org/10.1242/jeb.163709>
- Papp B., Pal C., Hurst L.D.* 2003. Dosage sensitivity and the evolution of gene families in yeast // *Nature.* V. 424. P. 194.
<https://doi.org/10.1038/nature01771>
- Pasquier J., Cabau C., Nguyen T. et al.* 2016. Gene evolution and gene expression after whole genome duplication in fish: the PhyloFish database // *BMC Genomics.* V. 17(368). P. 1.
<https://doi.org/10.1186/s12864-016-2709-z>
- Postlethwait J.H., Woods I.G., Ngo-Hazelet P. et al.* 2000. Zebrafish comparative genomics and the origins of vertebrate chromosomes // *Genome Res.* V. 10(12). P. 1890.
<https://doi.org/10.1101/gr.164800>
- Ramberg S., Hoyheim B., Ostbye T., Andreassen R.* 2021. A de novo full-length mRNA transcriptome generated from hybrid-corrected PacBio long-reads improves the transcript annotation and identifies thousands of novel splice variants in Atlantic Salmon // *Frontiers in Genetics.* V. 12. P. 1–22.
<https://doi.org/10.3389/fgene.2021.656334>
- Ravi V., Venkatesh B.* 2018. The Divergent Genomes of Teleosts // *Annu Rev. Anim. Biosci.* V. 6. P. 47.
<https://doi.org/10.1146/annurev-animal-030117-014821>
- Rojo-Bartolomé I., de Souza J., de Cerio O., Cancio I.* 2020. Duplication and subfunctionalisation of the general transcription factor IIIA (gtf3a) gene in teleost genomes, with ovarian specific transcription of gtf3ab // *PLoS One.* V. 15(1). e0227690.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0227690>
- Romer A.S., Parsons T.S.* 1986. The Vertebrate Body. Philadelphia: Saunders College Publishing.
- Rondeau E.B., Minkley D.R., Leong J.S. et al.* 2014. The genome and linkage map of the northern pike (*Esox lucius*): conserved synteny revealed between the salmonid sister group and the Neoteleostei // *PLoS One.* V. 9(7). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0102089>
- Roy S.W., Fedorov A., Gilbert W.* 2003. Large-scale comparison of intron positions in mammalian genes shows intron loss but no gain // *PNAS USA.* V. 100. P. 7158.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1232297100>
- Saber M.A., Stockbauer P., Moravek L., Meloun B.* 1977. Disulfide bonds in human serum albumin // *Collect Czech Chem Commun.* V. 42. P. 564.
<https://doi.org/10.1135/cccc19770564>
- Sargent T.D., Jagodzinski L.L., Yang M., Bonner J.* 1981. Fine structure and evolution of the rat serum albumin gene // *Mol. Cell. Biol.* V. 1(10). P. 871.
<https://doi.org/10.1128/mcb.1.10.871-883>
- Schräma D., Richard N., Silva T.S. et al.* 2017. Enhanced dietary formulation to mitigate winter thermal stress in

- gilthead sea bream (*Sparus aurata*): a 2D-DIGE plasma proteome study // *Fish Physiol. Biochem.* V. 43(2). P. 603.
<https://doi.org/10.1007/s10695-016-0315-2>
- Sharma M.K., Liu R.Z., Thisse C. et al. 2006. Hierarchical subfunctionalization of fabp1a, fabp1b and fabp10 tissue-specific expression may account for retention of these duplicated genes in the zebrafish (*Danio rerio*) genome // *FEBS J.* V. 273(14). P. 3216.
<https://doi.org/10.1111/j.1742-4658.2006.05330.x>
- Smith J.J., Keinath M.C. 2015. The sea lamprey meiotic map improves resolution of ancient vertebrate genome duplications // *Genome Res.* V. 25(8). P. 1081.
<https://doi.org/10.1101/gr.184135.114>
- Soshnikova N., Dewaele R., Janvier P. et al. 2013. Duplications of HOX gene clusters and the emergence of vertebrates // *Dev. Biol.* V. 378(2). P. 194.
<https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2013.03.004>
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipski A., Kumar S. 2013. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0 // *Mol. Biol. Evol.* V. 30. P. 2725.
<https://doi.org/10.1093/molbev/mst197>
- Taylor J.S., Van de Peer Y., Braasch I., Meyer A. 2001. Comparative genomics provides evidence for an ancient genome duplication event in fish // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* V. 356(1414). P. 1661.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2001.0975>
- Uno Y., Nishida C., Takaqi C. et al. 2013. Homoeologous chromosomes of *Xenopus laevis* are highly conserved after whole-genome duplication // *Heredity (Edinb.)* V. 111(5). P. 430.
<https://doi.org/10.1038/hdy.2013.65>
- Van de Peer Y., Mizrachi E., Marchal K. 2017. The evolutionary significance of polyploidy // *Nat. Rev. Genet.* V. 18(7). P. 411.
<https://doi.org/10.1038/nrg.2017.26>
- Venkatachalam A.B., Parmar M.B., Wright J.M. 2017. Evolution of the duplicated intracellular lipid-binding protein genes of teleost fishes // *Mol. Genet. Genomics.* V. 292(4). P. 699.
<https://doi.org/10.1007/s00438-017-1313-5>
- Vílchez M.C., Pla D., Gallego V. et al. 2016. Identification of the major proteins present in the seminal plasma of European eel, and how hormonal treatment affects their evolution. Correlation with sperm quality // *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.* V. 201. P. 37.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2016.06.025>
- Xu Y., Ding Z. 2005. N-terminal sequence and main characteristics of Atlantic salmon (*Salmo salar*) albumin // *Prep. Biochem. Biotechnol.* V. 35(4). P. 283.
<https://doi.org/10.1080/10826060500218081>
- Yang J., Lusk R., Li W.-H. 2003. Organismal complexity, protein complexity, and gene duplicability // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V. 100. P. 15661.
<https://doi.org/10.1073/pnas.2536672100>
- Zhao C., Zhang Y., Qin H. et al. 2021. Organization and expression analysis of 5S and 45S ribosomal DNA clusters in autotetraploid *Carassius auratus* // *BMC Ecol. Evol.* V. 21(201). P. 2.
<https://doi.org/10.1186/s12862-021-01918-2>

Evolutionary Changes of Albumin on the Example of Model Species from Agnatha and Gnatostomata Pisces Groups (Review)

A. M. Andreeva*

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

*e-mail: aam@ibiw.ru

On the example of model representatives of lower aquatic vertebrates – jawless Agnatha (Cyclostomata), lobe-finned (Sarcopterygii) and ray-finned (Actinopterygii: Chondrostei, Holostei, Teleostei) fish – the organization of albumin, a protein belonging to the albuminoid superfamily, is considered. A comparative analysis of the total length and length of the coding and non-coding sequences of the albumin gene was carried out; the number of exons, the length of introns and the presence of repetitive DNA elements in them; the presence/absence of paralog genes, their chromosomal affiliation, and the composition of syntenic groups. A comparative analysis of the length of the amino acid sequence, the number of domains and S-S-bonds in the structure of albumin was also carried out. Evolutionary scenarios for the appearance of the ancestral albuminoid gene, “expansion” and “narrowing” of the albuminoid repertoire in different groups of vertebrates, the emergence of a cluster of paralogous genes on one chromosome in the Sarcopterygii branch and paralogous genes on different chromosomes in the Actinopterygii branch in Chondrostei and Teleostei are discussed; elongation of the albumin gene and protein chain in the line of lampreys and loss of the albumin gene in the most massive groups of bony fish, the Ostariophysi and the Acanthopterygii. All of the above scenarios are considered in the light of their consistency with whole genome, local, and segmental duplication events. Using the example of a group of bony fish, the problem of compensation for the functions of the “lost” albumin gene due to multiple osmotically active plasma proteins is discussed.

Keywords: albumin, albuminoids, whole genome duplications, lampreys, fish

ВЛИЯНИЕ АНАЛОГОВ КОРТИЗОЛА НА ПОКАЗАТЕЛИ ВТОРИЧНОГО
ГЕМОСТАЗА КАРПА *Cyprinus carpio*© 2022 г. Д. И. Березина^а, *, Л. Л. Фомина^а^аВологодская государственная молочнохозяйственная академия им. Н.В. Верещагина, Вологда, Россия

*e-mail: vetxwork@gmail.com

Поступила в редакцию 01.09.2021 г.

После доработки 19.01.2022 г.

Принята к публикации 11.02.2022 г.

Получены данные по динамике коагулограммы карпа (*Cyprinus carpio* L.), а также стресс-маркеров под влиянием синтетических аналогов кортизола короткого и пролонгированного действия в течение 21 сут. Проведен сравнительный анализ изменения этих показателей у экспериментальных групп и у интактных рыб. Выявлено, что свертывающая способность крови за счет некоторых плазменных факторов усилилась в ходе эксперимента у всех животных, участвующих в опыте, хотя кривая этих изменений в группах различалась. Отмечено ускорение активированного частичного тромбопластинового времени (АЧТВ), протромбинового времени и повышение концентрации фибриногена в крови рыб. При этом характер изменений содержания растворимых фибрин-мономерных комплексов, а также антитромбина III, указывает на развитие гипокоагуляционных процессов у рыб отдельных групп. Кортизоловый ответ у обработанных гормонами животных был противоречивый. Высказаны предположения о факторах влияния на динамику показателей, отмеченных не только у экспериментальных, но и у контрольных рыб. Статистический анализ выявил корреляционные связи между кортизолом и отдельными параметрами гемостаза.

Ключевые слова: рыбы, коагуляция, гемостаз, кортизол, гормон

DOI: 10.31857/S0320965222050047

ВВЕДЕНИЕ

В природе, а в значительной мере в искусственном рыбоводстве промысловая рыба подвергается различным воздействиям стрессовых условий. Стресс-реакции у рыб вызывают в основном катехоламины и кортизол, которые действуют в течение двух различных, но пересекающихся отрезков времени (Смит, 1986; Schreck, Tort, 2016). Регулируется кортикальный ответ у костистых рыб гипоталамо-гипофизарно-интерренальной осью (Donaldson, 1981). Количественная характеристика этого ответа, в частности кортизолового, у рыб достаточно хорошо изучена. Существует обширная база данных, касающихся влияния различных видов стресса на промысловых и диких рыб, в большинстве из которых экспериментально зафиксировано изменение концентрации эндогенного кортизола и глюкозы в плазме крови. Так, исследовано влияние различных стрессовых стимулов: загрязнителей (Рома-

ненко и др., 2010), транспортировки (Dobšíková et al., 2009), плотности посадки (Ruane et al., 2002; Ruane, Komen, 2003; Ramsay et al., 2006), облова (Ruane et al., 2001), голода (White, Fletcher, 1986), гипоксии (Причеп, 2015; Березина, 2017), температуры (Basu et al., 2001) и др. (Barry et al., 1993; Barcellos et al., 1999). Многие из авторов отмечают этот кортикостероид как чувствительный индикатор различных нарушений в окружающей среде, а его содержание в органах и тканях можно применять при проведении биомониторинга условий. В рыбоводной практике имеет место как кратковременное, так и многократное и длительное воздействие какого-либо фактора или нескольких стресс-факторов одновременно. Поэтому изучение физиологического состояния рыбы в таких условиях имеет определенное практическое значение.

Стрессовая реакция у рыб сопровождается изменением функционального состояния защитных систем организма и отражается, в первую очередь, на гематологических и иммунологических показателях. Влияние экзогенного кортизола на физиологию крови рыб исследователи изучали неоднократно, применяя его аналоги — гидрокортизон, дексаметазон-фосфат и др. —

Сокращения. АТ III — антитромбин; АЧТВ — активированное частичное тромбопластиновое время; ПТВ — тромбиновое время; ТВ — тромбиновое время; РФМК — растворимые фибрин-мономерные комплексы. *n* — число рыб, участвующих в эксперименте.

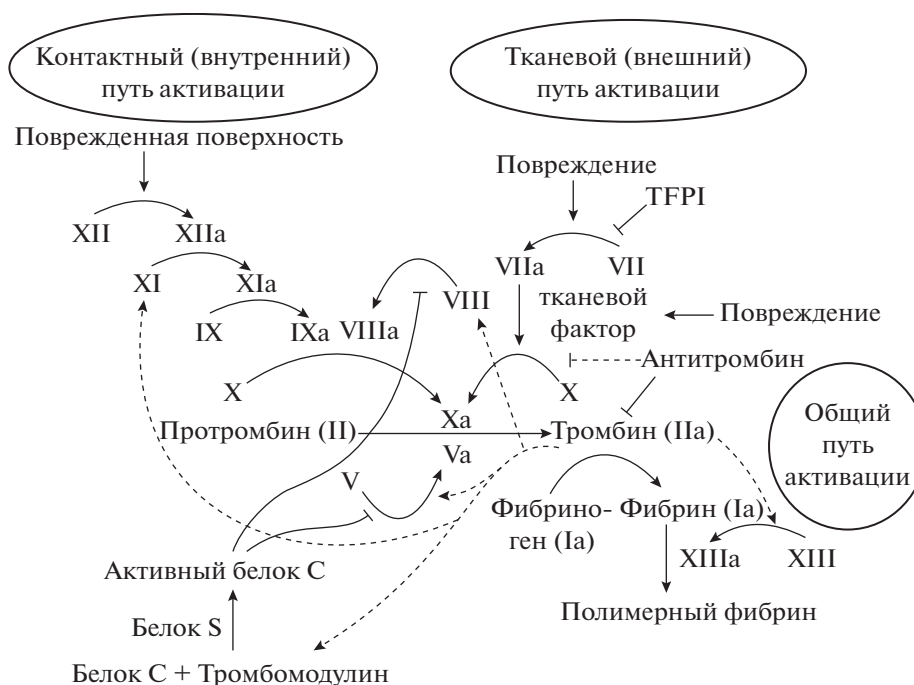


Рис. 1. Схема взаимодействия факторов свертывания при активации гемокоагуляции по: (Тюкавин и др., 2021). Римскими цифрами обозначены факторы свертывания крови. TFPI – ингибитор тканевого фактора.

(Микряков, 2004; Микряков и др., 2007а, 2007б; Балабанова и др., 2009), кортизол, не уточняя природу его происхождения (Pickering, Pottinger, 1989; Espelid et al., 1996; Vijayan et al., 1997) и синтетические кортикостероиды (Roth, 1972; Houghton, Matthews, 1986) для индуцирования стресса. В основном это работы, направленные на изучение иммунологической функции крови рыб, в них в той или иной мере отмечали супрессивное влияние таких гормональных обработок.

Важный момент, подчеркивающий практическую составляющую подобных исследований, – факт самопроизвольного образования тромбов, описанный у ханоса *Chanos chanos* (Forsskål, 1775) полосатого тунца *Katsuwonus pelamis* L., желтоперого тунца *Thunnus albacares* (Bonnaterre, 1788) и кефали *Mugil cephalus* (Smith, 1980). Также нередки случаи неожиданной гибели рыб в аквакультуре через несколько суток после травматических манипуляций, например сортировки. Возможно, это происходит в результате травмы, способной вызвать спонтанный тромбоз. В связи с этим система гемостаза представляет большой интерес.

Система гемостаза – физиологический механизм, который, с одной стороны, предотвращает кровопотерю, образуя сгусток и закупоривая сосуды, с другой, – препятствует образованию нежелательных тромбов. Основные черты этого процесса подробно изучаются у высших животных и человека, но значительно менее исследованы у низших животных. Различают три компо-

нента (звена) системы гемостаза: сосудистый, клеточный и коагуляционный. Сосудистый компонент включает сужение стенки сосудов и активацию следующих компонентов. Клеточный компонент (первичный или тромбоцитарный гемостаза) представлен в основном тромбоцитами и лейкоцитами, однако исследование агрегационной способности ядерных тромбоцитов у низших позвоночных затруднительно. Коагуляционный компонент системы гемостаза (вторичный или плазменно-коагуляционный гемостаза) – комплекс факторов системы свертывания крови. Процесс свертывания происходит в виде многоступенчатых каскадов последовательных реакций плазменных белков (рис. 1). Антигемостатические механизмы поддерживаются за счет тромборезистентности стенки сосудов, комплекса антигемостатических факторов форменных элементов, факторов системы фибринолиза, а также ингибиторов коагуляции (Тюкавин и др., 2021).

Основным процессом плазменного гемостаза у всех позвоночных является тромбин-катализируемое превращение растворимого в плазме белка фибриногена в нерастворимый фибриновый сгусток. Внешний путь свертывания крови имеет преобладающее значение для рыб (Doolittle, Surgenor, 1962; Tavares-Dias, Oliveira, 2009).

Работы по влиянию экзогенного кортизола и его аналогов на коагуляционные процессы у рыб в доступных литературных источниках отсутствуют, однако, исследование данного вопроса важно

для понимания механизма повреждающего действия неблагоприятных факторов, в том числе гормон-индуцируемого стресса на состояние здоровья и свертывающую функцию плазмы крови этих гидробионтов.

Цель работы – оценить воздействие синтетических аналогов кортизола на функционирование плазменно-коагуляционного звена системы гемостаза рыб, а также проследить динамику уровня стресс-маркеров (эндогенного кортизола и глюкозы).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Опыты проводили в центре развития аквакультуры “АкваБиоЦентр” Вологодской государственной молочно-хозяйственной академии им. Н. В. Верещагина в весенний период (март–апрель) 2020 г. В эксперименте использовали двухгодовалых чешуйчатых карпов *Cyprinus carpio* L. массой 800–1000 г (без половой идентификации), выращенных в рыбоводном хозяйстве “Диана” (пос. Кадуй Вологодской обл.). Рыб предварительно разделяли на три группы (по $n = 8$ в каждой): контрольные рыбы с имитацией острого стресса (1-я экспериментальная группа), с имитацией хронического стресса (2-я экспериментальная группа).

Для имитации острого стресса использовали перитонеальные инъекции дексаметазона (4 мг/мл) (Эллара, Россия) в дозе 0.2 мл или 0.8 мг активного вещества дексаметазон-фосфата на особь (Балабанова и др., 2009), который у млекопитающих метаболизируется в течение 4 ч. В качестве глюкокортикоида, имитирующего хронический стресс, применяли суспензию дипроспана (Schering-Plough Labo N.V., Бельгия) по 0.5 мл на особь, что соответствует 3.5 мг активного вещества бетаметазона, период выведения которого у млекопитающих >10 сут. Использование такой дозировки фармакологического препарата обусловлено эмпирически и не подкреплено данными каких-либо подобных исследований. Обычно в исследованиях применяют масляную эмульсию и внутрибрюшинное введение вещества рыбе, воздействие этого гормона отмечают в течение 24 ч при дозировке 0.1 мг/кг (Swift, 1982). Используемые в работе синтетические гормоны обладали аналогичным кортикостероидам эффектом (Mazeaud et al., 1977; Gamperl et al., 1994). Контрольная группа оставалась интактной (без инъекции).

Рыб содержали в экспериментальной установке, состоящей из трех аквариумов, соединенных между собой системой труб, обеспечивающих непрерывную циркуляцию воды между всеми аквариумами и фильтром. Очистка воды включала механический и биологический компоненты, аэрацию и температурный режимы обеспечивали для каждого аквариума индивидуально. Темпера-

тура воды была 18–20°C, режим кормления – 1 раз в сутки (за 4 ч до забора крови) кормом для прудовых рыб “Гран-при 2” (Зоомир, Россия). До забора крови рыб анестезировали, добавляя в воду гвоздичное масло в дозе 0.033 мл/л (Namasckova et al., 2006) и выдерживая в ней 15 мин. Для забора крови проводили пункцию из хвостовой вены у рыб всех трех групп: через 24 ч после прибытия из рыбного хозяйства, спустя 7, 14 и 21 сут после обработки препаратами (Балабанова и др., 2009). При каждом взятии отбирали по 8.0 мл крови.

Для определения показателей плазменно-коагуляционного гемостаза рыб использовали коагулометр “Thrombostat” (Behnk Elektronik, Германия) и медицинские наборы для исследования коагулограммы (табл. 1): “Тромбо-тест”, “Техпластин-тест”, “АПТВ-тест”, “РФМК-тест планшетный вариант”, “Хромотех-Антитромбин” (ООО Технология-Стандарт, Россия) и уровень фибриногена (НПО РЕНАМ, Россия). Все исследования проводились в соответствии с инструкциями к реагентам.

Количественный анализ стресс-маркеров в сыворотке крови проводили по уровню кортизола и содержанию глюкозы. Уровень кортизола определяли методом твердофазного хемилюминесцентного иммуноанализа в лаборатории ООО “Центр лабораторных исследований”; содержание глюкозы – используя медицинские наборы (ООО Ольвекс-Диагностикум, Россия) на полуавтоматическом биохимическом анализаторе “БИЛАБ-100” (Россия).

Значения полученных результатов в работе представлены в виде средней величины и стандартной ошибки средней ($M \pm m$). Достоверность различий показателей коагулограммы карпов для множественных независимых выборок определяли с помощью критерия Кроскелла–Уоллеса, для парных зависимых выборок использовали критерий Вилкоксона. Результаты исследования со значением вероятности допущения альфа-ошибки $\leq 5\%$ ($p < 0.05$), расценивали как статистически значимые. Различие двух показателей считали достоверным, если оно равнялось или превышало свою среднюю ошибку разности в ≥ 2 раз (Шихова, 2016).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Оценка стресс-реакции. В результате проведенного нами исследования с модуляцией стресса получили данные, представленные в табл. 2.

Начальные значения стресс-маркеров животных трех исследованных групп различались между собой, хотя статистический анализ не подтвердил достоверность этих различий (табл. 2). Уровень кортизола плазмы у контрольных рыб, не получавших инъекцию гормонов, недостоверно

Таблица 1. Характеристика показателей плазменно-коагуляционного гемостаза

Показатель	Характеристика
АЧТВ, сек	Характеризует первую фазу свертывания крови, является показателем измерения эффективности внутреннего (контактного) пути свертывания крови, активности I, II, V, VIII, IX, X, XI и XII факторов свертывания при добавлении активатора
ПТВ, сек	Характеризует 1-ю и 2-ю фазы свертывания крови, показатель измерения эффективности внешнего (тканевого) пути свертывания крови, факторов свертывания I, II, V, VII и X при добавлении тканевого фактора
ТВ, сек	Характеризует 3-ю фазу свертывания крови, показатель измерения эффективности общего пути свертывания, отражает скорость превращения фибриногена в фибрин
Фибриноген, г/л	Белок, растворенный в плазме крови. Характеризует 3-ю фазу свертывания крови, напрямую обеспечивает образование сгустка
РФМК, мг/100 мл	Промежуточные продукты фибринолиза сгустка, показатель измерения эффективности фибринолиза
АТ III, %	Белок. Ингибитор коагуляции является показателем оценки активности факторов свертывания крови

Примечание. Здесь и в табл. 3: АЧТВ – активированное частичное тромбопластиновое время; ПТВ – протромбиновое время; ТВ – тромбиновое время; РФМК – растворимые фибрен-мономерные комплексы; АТ III – антитромбин.

Таблица 2. Количественные значения стресс-маркеров у карпов в ходе эксперимента

<i>t</i> , сут	Группа рыб	Кортизол, нг/мл	Глюкоза, ммоль/л
0	(а) Контроль	376.25 ± 44.04	4.56 ± 0.32
	(б) 1-я экспериментальная	346.25 ± 43.16	5.20 ± 0.56
	(в) 2-я экспериментальная	353.68 ± 66.39	4.83 ± 0.57
7	(г) Контроль	366.75 ± 42.82	3.90 ± 0.30 ^а
	(д) 1-я экспериментальная	242.25 ± 58.49 ^б	4.89 ± 0.16 ^б
	(е) 2-я экспериментальная	5.25 ± 1.49 ^{г, д, в}	8.00 ± 0.42 ^{г, д}
14	(ж) Контроль	335.33 ± 8.57	4.79 ± 0.34 ^г
	(з) 1-я экспериментальная	388.25 ± 37.51 ^д	4.61 ± 0.38 ^{б, д}
	(и) 2-я экспериментальная	6.00 ± 1.08 ^{ж, з, в}	6.76 ± 0.62 ^{ж, з, в}
21	(к) Контроль	366.00 ± 89.22	3.11 ± 0.30 ^{а, г, ж}
	(л) 1-я экспериментальная	264.25 ± 21.21 ^{з, д, б}	4.34 ± 0.46 ^д
	(м) 2-я экспериментальная	7.28 ± 1.27 ^{л, м, е, в}	6.96 ± 1.00 ^{к, в}

Примечание. Группы рыб: 1-я экспериментальная с имитацией острого стресса, 2-я экспериментальная с имитацией хронического стресса. *t* – время взятия проб после обработки препаратами. ^{а-м} – значимые различия между группами рыб при $p \leq 0.05$.

плавно снижался к 14-м суткам и восстанавливался к 21-м суткам эксперимента, за все время его разброс был 335–376 нг/мл. У рыб, стрессированных дексаметазоном, содержание эндогенного кортизола достоверно изменялось скачкообразно и разнонаправленно. Его уровень за все время эксперимента варьировал в пределах 242–388 нг/мл. В группе рыб, подвергнувшихся инъекции гормона пролонгированного действия (бетаметазона), произошло полное достоверное ингибирование выработки эндогенного кортизола к 7-м суткам эксперимента с 353 до 5 нг/мл (на

98.5% изначального), не восстановившееся к концу опыта.

Динамика глюкозы сыворотки крови карпов отличалась от предсказываемой общеизвестной кортизол-зависимой картины, возникающей из-за стимуляции глюконеогенеза и гликогенолиза. Изменения содержания глюкозы у контрольной группы карпов имели скачкообразный характер, в итоге приводящий к достоверному снижению от исходного уровня (на 31.8%), у группы с имитацией острого стресса, напротив, это понижение достоверно сглаженное (на 16.5%). Содержание

глюкозы в крови хронически стрессированных карпов претерпевало резкий достоверный подъем (на 65.6%) и оставалось выше по сравнению с контролем на 44.1%, относительно исходного, до конца эксперимента.

Оценка коагулограммы. Результаты исследования показали, что в начале эксперимента параметры коагулограммы тестируемых различных групп животных различались между собой (табл. 3), хотя статистический анализ не подтвердил достоверность этих различий (кроме растворимых фибрин-мономерных комплексов).

Активированное частичное тромбопластиновое время у всех групп карпов изменялось синхронно и однонаправленно в сторону достоверного сокращения на 63.6–70.5% по сравнению с исходным значением.

Следует отметить сильное достоверное снижение протромбинового времени к последним суткам воздействия гормониндуцированного стресса у всех групп карпов на 78.5–86.1% по сравнению с исходным, у рыб с имитированием острого стресса оно было более резким.

Количество фибриногена в плазме крови в ходе эксперимента у карпов всех групп достоверно увеличилось (на 12.8% в контроле, 43.5% у рыб первой экспериментальной группы и в 2 раза второй группы). Кривая изменений у первой и второй экспериментальных групп рыб, обработанных гормонами, имеет схожую форму, в отличие от таковой контрольной группы. Следует отметить, что под влиянием бетаметазона повышение этого белка происходило наиболее явно.

Анализ тромбинового времени за исследованный период показал, что у всех групп карпов оно, подобно протромбиновому времени, достоверно и почти синхронно сократилось к концу эксперимента на 83.5–85.0%, относительно исходного.

Уровень антитромбина III на седьмые сутки опыта достоверно снижался: у карпов контрольной группы – более резко (на 31.8%), первой экспериментальной – более плавно (на 22.9%), второй экспериментальной – на 15.3%. Содержание антитромбина III у карпов второй экспериментальной группы в итоге превысило таковое исходного уровня на 18.2%, у других групп, наоборот, снизилось (у контрольных рыб на 20.8%, первой группы – на 6.1%). Зарегистрировано общее превышение антитромбина в плазме рыб у экспериментальных групп, по сравнению с контрольными животными в течение всех суток эксперимента.

Одинаковые достоверные колебания уровня растворимых фибринмономерных комплексов с тенденцией к их снижению относительно исходного наблюдали у рыб из всех участвующих в опыте групп: растворимые фибринмономерные комплексы контрольной и первой экспериментальной групп снизились более заметно (12.1–

13.1%) по сравнению со второй экспериментальной группой (6.7%).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Выявленные различия между показателями в группах до начала эксперимента могут быть обусловлены меж- и внутривидовыми различиями устойчивости к стрессу (например, хэндлинг-стрессу), связанному с забором проб крови (Иванов, 2021), либо некачественно подобранными группами по методу пар-аналогов (из-за различий в возрасте, половой принадлежности, массе рыб).

Тотальное снижение уровня плазменного кортизола у рыб с имитацией хронического стресса может быть связано с медленным всасыванием бетаметазона из места введения и блокированием выработки эндогенных гормонов. Контроль уровня эндогенного кортизола при моделировании стрессовых реакций разными способами подробно рассмотрен в работе Gamperl et al. (1994). По мнению Gamperl и других авторов (Pickering et al., 1987; Pickering, Pottinger, 1989; Jerez-Cepa et al., 2019), дексаметазон и бетаметазон подавляют выработку эндогенного кортизола путем ингибирования адренокортикотропного гормона (АКТГ) при воздействии на гипоталамус и гипофиз от 80 до 100%, как это происходит и у млекопитающих. В связи с этим количественный анализ кортизола в рамках данного исследования нельзя считать достаточным и пригодным для качественной и количественной оценки физиологической реакции этих гидробионтов на стресс, хотя и представляется актуальным для изучения гипоталамо-гипофизарно-интерренального ответа на введение синтетических аналогов кортикостероидов.

Изменение уровня глюкозы у всех групп рыб могло быть вызвано влиянием катехоламинов, погрешностью режима кормления и прочими факторами.

Внутренние, внешние и общие пути свертывания крови рыб достаточно подробно были описаны ранее (Doolittle Surgenor, 1962; Lewis, 1996; Jagadeeswaran et al., 2007; Tavares-Dias, Oliveira, 2009; Фомина и др., 2015; Березина и др., 2017), включая и генетические, и экспериментальные аспекты вопроса. Исследование стресса, связанного с выработкой эндогенных гормонов, у млекопитающих – мышей (Toukh et al., 2014), кроликов (Khatun et al., 1999), человека (Palmlblad et al., 1977) – показывает, что под влиянием стресс-факторов происходит усиление коагуляционной активности крови. Некоторые данные (Иванов, 2021) свидетельствуют, что стресс-факторы повышают скорость свертывания крови и у рыб, поскольку реакция адаптации к стрессу у рыб включает в себя механизм защиты организма от крово-

Таблица 3. Динамика параметров коагулограммы карпов в ходе эксперимента

<i>t</i> , сут	Группа рыб	ТВ, сек	ПТВ, сек	АЧТВ, сек	Фибриноген, г/л	РФМК, мг/100 мл	АТ III, %
0	(а) Контроль	>800	>800	27.05 ± 1.06	0.86 ± 0.03	29.00 ± 0.41	95.54 ± 1.99
	(б) 1-я экспериментальная	>800	>800	20.85 ± 2.63	0.69 ± 0.20	28.00 ± 0.71	101.38 ± 4.63
	(в) 2-я экспериментальная	>800.00	626.93 ± 108.12	25.35 ± 4.93	0.60 ± 0.17	30.00 ± 0.71 ^б	90.57 ± 13.52
7	(г) Контроль	144.9 ± 20.4 ^а	160.75 ± 16.45 ^а	8.90 ± 0.23 ^а	0.77 ± 0.05 ^а	28.50 ± 0.29	65.17 ± 3.91 ^а
	(д) 1-я экспериментальная	128.75 ± 19.98 ^б	157.18 ± 18.5 ^б	8.13 ± 0.38 ^б	0.97 ± 0.01 ^б	29.00 ± 0.58	78.21 ± 2.91 ^{г,б}
	(е) 2-я экспериментальная	184.58 ± 39.30 ^в	257.10 ± 69.11 ^{л,в}	10.30 ± 0.53 ^{л,в}	1.06 ± 0.01 ^{г,в}	27.75 ± 1.31 ^в	76.69 ± 9.08
14	(ж) Контроль	177.20 ± 27.99 ^а	175.10 ± 19.76 ^а	7.28 ± 0.24 ^{а,г}	0.85 ± 0.05 ^г	24.25 ± 2.25 ^{а,г}	47.66 ± 12.55 ^{а,г}
	(з) 1-я экспериментальная	217.65 ± 35.54 ^{б,д}	139.03 ± 13.39 ^{ж,б}	6.95 ± 0.30 ^{б,д}	0.98 ± 0.02 ^б	23.25 ± 1.49 ^д	87.80 ± 2.75 ^{ж,б,д}
	(и) 2-я экспериментальная	107.63 ± 16.92 ^{з,ж,в,е}	129.60 ± 7.39 ^{в,е}	7.33 ± 0.13 ^{в,е}	1.17 ± 0.03 ^{ж,з,в,е}	28.00 ± 0.00 ^{з,в}	85.01 ± 4.99 ^ж
21	(к) Контроль	119.70 ± 25.50 ^{а,г,ж}	110.90 ± 14.81 ^{а,г,ж}	7.98 ± 0.35 ^{а,г,ж}	0.97 ± 0.05 ^{а,г,ж}	25.50 ± 1.26 ^{а,г}	75.64 ± 10.41 ^а
	(л) 1-я экспериментальная	132.23 ± 30.92 ^{б,з}	137.90 ± 26.45 ^б	7.58 ± 0.33 ^б	0.99 ± 0.02 ^б	24.25 ± 1.18 ^{б,д}	95.15 ± 2.83 ^{б,д}
	(м) 2-я экспериментальная	130.33 ± 14.39 ^в	134.88 ± 10.24 ^{в,е}	8.28 ± 0.52 ^{в,е,и}	1.22 ± 0.03 ^{к,л,в,е}	28.00 ± 0.00 ^{к,л,в}	107.04 ± 3.67 ^{к,е,ж,и}

Примечание. ^{а-м} — значимые отличия между группами рыб при *p* ≤ 0.05.

течения. Также предполагается, что полученные межвидовые различия в свертывании крови у рыб вполне могут оказаться результатом различий устойчивости этих рыб к стрессам, поскольку вылов рыбы с целью исследования уже стресс-фактор. Согласно исследованиям (Tavares-Dias, Oliveira, 2009), отмечена активация первичного и вторичного звеньев гемостаза у стрессированных рыб, включая сокращение времени свертывания, увеличение числа тромбоцитов, снижение уровня фибриногена, быстрое сокращение времени рекальцификации плазмы, протромбинового времени и АЧТВ. Основываясь на результатах собственных исследований по воздействию острой и хронической гипоксии, отмечено гиперкоагуляционное влияние такого стресса на плазменно-коагуляционное звено гемостаза карпов (Пересторонина и др., 2019).

Гиперкоагуляционный эффект, выявленный нами в настоящем исследовании, также отмечен в экспериментах по воздействию стресса на функциональное состояние гемостаза мышцей (Полиданов, 2020). В этой работе авторы отмечают стимулированное стрессом повышение концентрации фибриногена в крови, которое оказалось справедливо и для рыб, и совпадает с результатами наших прошлых исследований (Березина, Фомина, 2018). Принимая во внимание результаты анализа данных интактных рыб, описанные изменения могут быть связаны с краткосрочным стрессом, вызванным хэндлингом (даже у анестезированных рыб), достаточно сильным, чтобы вызвать гиперкоагуляцию, хотя при оценке стресс-маркеров нельзя наблюдать какой-либо стресс в контроле. Более качественную картину влияния хэндлинг-стресса может дать почасовое исследование стресс-маркеров у рыб.

Схожие для всех групп результаты могут быть обусловлены и слабым действием данной дозы синтетических аналогов кортизола, достаточной, чтобы вызвать иммуносупрессию (Балабанова и др., 2009), но недостаточной для специфического воздействия на плазменно-коагуляционное звено системы гемостаза. Настоящие предположения требуют уточнения и дальнейшего продолжения исследований в этом направлении. Необходимо учитывать, что изучение коагулограммы без применения хэндлинг-стресса, сопровождающего венепункцию, достаточно затруднительно и требует поиск более сильных анестетиков, установку системы непрерывной кислородной циркуляции или других методик.

Известно, что растворимые фибрен-мономерные комплексы служат маркерами тромбинемии при диссеминированном внутрисосудистом свертывании у человека (Момот, Мамаев, 2008), и по сравнению с ним и большинством млекопитающих их концентрация у рыб достаточно высока

(Фомина и др., 2015). Если гемокоагуляция рыб в процессе настоящего эксперимента ускорилась, можно предположить, что этот показатель должен увеличиваться, что противоречит выше приведенным данным. Однако количественная характеристика растворимых фибрен-мономерных комплексов в крови рыб и их роль в физиологии гидробионтов пока не описана в литературе, соответственно, какие-либо выводы по этому вопросу также делать преждевременно.

Несмотря на ранее приведенные данные об отсутствии у гидробионтов антитромбина (Jordan, 1983), в ходе настоящего исследования удалось зафиксировать и проанализировать антитромбиноподобный фактор с помощью классического теста, применяемого в медицине. Избыток антитромбина III, выявленный к концу эксперимента у второй группы карпов, свидетельствует о сниженной свертываемости плазмы крови и, вместе со снижением растворимых фибрен-мономерных комплексов грозит высоким риском геморрагических осложнений. Начальное снижение концентрации антитромбина III у всех групп могло быть вызвано забором крови, либо повышенной потребностью в компенсаторных процессах гемостаза, связанных с гиперкоагуляцией.

Следует помнить, что на данный момент не разработаны стандартизированные методики и реактивы для исследования параметров коагулограммы пойкилотермных животных и что результаты зависят и от использованного вида тромбина, и от тканевого фактора и даже лабораторной посуды. В связи с этим требуются дальнейшие исследования по разработке единых методик и оценок в данной области.

Выводы. У обработанных синтетическими гормонами рыб уровень эндогенного кортизола имел нестабильную динамику (у остро стрессированных рыб) и снизился по сравнению с контролем у хронически стрессированных. Все группы карпов прореагировали на введение аналогов кортизола сильной активацией плазменных гемостатических механизмов. Вместе с тем при индукции хронического стресса у рыб к концу опыта также отмечены признаки гипокоагуляционного статуса.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование проведено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках научного проекта № 19-34-90109.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балабанова Л.В., Микряков Д.В., Микряков В.Р. 2009. Реакция лейкоцитов карпа *Cyprinus carpio* на гормониндуцируемый стресс // Биология внутр. вод. № 1. С. 91.

- Березина Д.И. 2017. Динамика уровня кортизола при стрессе у рыб // Молекулярные исследования агропромышленных и лесных комплексов – регион: Матер. II междунар. молод. науч.-практ. конф. Вологда-Молочное, 27 апреля 2017 г. Вологда: Вологодская государственная молочно-хозяйственная академия им. Н.В. Верещагина. С. 12.
- Березина Д.И., Вайцель А.Э., Фомина Л.Л. 2017. Сравнительно-физиологические аспекты системы гемостаза рыб // Эволюц. и экол. аспекты изуч. живой мат.: Матер. I Всерос. науч. конф., Череповец, 8–9 февраля 2017 г. Череповец: Череповец. гос. ун-т. С. 38.
- Березина Д.И., Фомина Л.Л. 2018. Динамика уровня фибриногена в крови рыб под влиянием стресса // Мол.-хоз. вестник. № 3(31). С. 8.
- Иванов А.А. 2021. Физиология рыб: Уч. пособие. Санкт-Петербург: Лань.
- Микряков Д.В. 2004. Влияние некоторых кортикостероидных гормонов на структуру и функцию иммунной системы рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.10, 14.00.36 / Ин-т проблем экол. и эволюц. им. А.Н. Северцова РАН. Москва.
- Микряков Д.В., Микряков В.Р., Силкина Н.И. 2007а. Изменение морфофизиологических показателей иммунокомпетентных органов карпа *Cyprinus carpio* под влиянием гормона стресса // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 3. С. 418.
- Микряков Д.В., Силкина Н.И., Микряков В.Р. 2007б. Влияние гормона стресса кортизона на окислительные процессы в иммунокомпетентных органах карпа *Cyprinus carpio* L. // Биология внутр. вод. № 3. С. 84.
- Момот А.П., Мамаев А.Н. 2008. Современные аспекты патогенеза, диагностики и терапии ДВС-синдрома // Клинич. онкогем. Фунд. иссл. и клинич. практ. Т. 1. № 1. С. 63.
- Пересторонина Е.А., Березина Д.И., Фомина Л.Л. 2019. Влияние кортизола на коагуляционные и иммунологические показатели крови рыб // Мол. иссл. агропром. и лесн. компл. – регион: Матер. IV междунар. молодеж. науч.-практ. конф., Вологда-Молочное, 25 апр. 2019 г. Вологда: Вологод. гос. мол.-хоз. акад. Т. 3. Ч. 2. С. 84.
- Полиданов М.А., Скороход А.А., Бабиченко Н.Е. 2020. Реактивность и стресс: гемостатическая реактивность организма при стрессе. Исследование влияния стресса на гемокоагуляцию // Modern Science. № 3–1. С. 308.
- Причена М.В. 2015. Вміст кортизолу в тканинах йоржата судака за різних умов зимівлі // Наукові записки Терноп. націонал. пед. унів. Сер. Біологія. С. 547.
- Романенко В.Д., Потрохов А.С., Зиньковский О.Г. 2010. Гормональный механизм энергообеспечения адаптации рыб к воздействию минерального азота // Гидробиол. журн. Т. 46. № 6. С. 58.
- Смит Л.С. 1986. Введение в физиологию рыб. Москва: Агропромиздат. 168 с. (Smith L.S. 1982. *Introduction to fish physiology*. TFH. 352 p.).
- Токавин А.И. Черешнев В.А. Яковлев В.Н., Гайворонский И.В. 2021. Физиология с основами анатомии: учебник. Москва: ИНФРА-М. 574 с.
- Фомина Л.Л., Вайцель А.Э., Березина Д.И. 2015. Функциональное состояние системы гемостаза рыб // Мол.-хоз. вестник. № 2(18). С. 41.
- Фомина Л.Л., Кулакова Т.С., Березина Д.И. 2017. Определение активности плазменно-коагуляционного звена системы гемостаза рыб клоттинговыми методами с использованием коагулометра // Актуальные вопр. вет. биологии. Т. 35. № 3. С. 54.
- Шухова О.А. 2016. Математическая биостатистика: Учеб. пособие. ФГБОУ ВО Вологодская государственная молочно-хозяйственная академия им. Н.В. Верещагина.
- Barcellos L.J.G., Nicolaiewsky S., De Souza S.M.G. et al. 1999. Plasmatic levels of cortisol in the response to acute stress in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (L.), previously exposed to chronic stress // Aquacul. Res. V. 30. № 6. P. 437.
- Barry T.P., Lapp A.F., Kayes T.B. et al. 1993. Validation of a microtitre plate ELISA for measuring cortisol in fish and comparison of stress responses of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and lake trout (*Salvelinus namaycush*) // Aquaculture. V. 117. № 3–4. P. 351.
- Basu N., Nakano T., Grau E.G. et al. 2001. The effects of cortisol on heat shock protein 70 levels in two fish species // General and comparative endocrinology. V. 124. № 1. P. 97.
- Dobšíková R., Svobodová Z., Bláhová J. et al. 2009. The effect of transport on biochemical and haematological indices of common carp (*Cyprinus carpio* L.) // Czech. J. Anim. Sci. V. 54. № 11. P. 510.
- Donaldson E.M. 1981. The pituitary-interrenal axis as an indicator of stress in fish // Stress and fish. P. 11.
- Doolittle R.F., Surgenor D.M. 1962. Blood coagulation in fish // Am. J. Physiology-Legacy Content. V. 203. № 5. P. 964.
- Espilid S., Løkken G.B., Steiro K. et al. 1996. Effects of cortisol and stress on the immune system in Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) // Fish & Shellfish Immunol. V. 6. № 2. P. 95.
- Gamperl A.K., Vijayan M.M., Boutilier R.G. 1994. Experimental control of stress hormone levels in fishes: techniques and applications // Rev. Fish Biol. Fisheries. V. 4. № 2. P. 215.
- Hamackova J., Kouril J., Kozak P. et al. 2006. Clove oil as an anaesthetic for different freshwater fish species // Bulg. J. Agricult. Science. V. 12. № 2. P. 185–194.
- Houghton G., Matthews R.A. 1986. Immunosuppression of carp (*Cyprinus carpio* L.) to ichthyophthiriasis using the corticosteroid triamcinolone acetonide // Vet. Immunol. Immunopathol. V. 12. № 1–4. P. 413.
- Jagadeeswaran P., Kulkarni V., Carrillo M. et al. 2007. Zebrafish: from hematology to hydrology // J. Thrombosis Haemostasis. V. 5. С. 300.
- Jerez-Cepa I., Gorissen M., Mancera J.M. et al. 2019. What can we learn from glucocorticoid administration in fish? Effects of cortisol and dexamethasone on intermediary metabolism of gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) // Comparative Biochem. Physiol. Part A: Molecular & Integrative Physiology. V. 231. P. 1–10.
- Jordan R.E. 1983. Antithrombin in vertebrate species: conservation of the heparin-dependent anticoagulant

- mechanism // Arch. Biochem. Biophys. V. 227. № 2. P. 587–595.
- Khatun S., Kanayama N., Belayet H.M. et al.* 1999. Induction of hypercoagulability condition by chronic localized cold stress in rabbits // Thrombosis and Haemostasis. V. 81. № 03. P. 449.
- Lewis J.H.* 1996. Comparative hemostasis in vertebrates. Springer Science & Business Media. 426 p.
- Mazeaud M.M., Mazeaud F., Donaldson E.M.* 1977. Primary and secondary effects of stress in fish: some new data with a general review // Transactions Am. Fisheries Soc. V. 106. № 3. P. 201–212.
- Palmblad J., Blombäck M., Egberg N. et al.* 1977. Experimentally induced stress in man: effects on blood coagulation and fibrinolysis // J. Psychosom. Res. V. 21. № 1. P. 87.
- Pickering A.D., Pottinger T.G.* 1989. Stress responses and disease resistance in salmonid fish: effects of chronic elevation of plasma cortisol // Fish Physiol. Biochem. V. 7. № 1–6. P. 253.
- Pickering A.D., Pottinger T.G., Sumpter J.P.* 1987. On the use of dexamethasone to block the pituitary-interrenal axis in the brown trout, *Salmo trutta* L. // General Comparative Endocrinol. V. 65. № 3. P. 346.
- Ramsay J.M., Feist G.W., Varga Z.M. et al.* 2006. Whole-body cortisol is an indicator of crowding stress in adult zebrafish, *Danio rerio* // Aquaculture. V. 258. № 1–4. P. 565.
- Roth R.R.* 1972. Some factors contributing to the development of fungus infection in freshwater fish // J. Wildlife Diseases. V. 8. № 1. P. 24.
- Ruane N.M., Huisman E.A., Komen J.* 2001. Plasma cortisol and metabolite level profiles in two isogenic strains of common carp during confinement // J. Fish Biol. V. 59. № 1. P. 1.
- Ruane N.M., Komen H.* 2003. Measuring cortisol in the water as an indicator of stress caused by increased loading density in common carp (*Cyprinus carpio*) // Aquaculture. V. 218. № 1. P. 685.
- Ruane N.M., Carballo E.C., Komen J.* 2002. Increased stocking density influences the acute physiological stress response of common carp *Cyprinus carpio* (L.) // Aquacult. Res. V. 33. № 10. P. 777.
- Schreck C.B., Tort L., Farrell A., Brauner C.* 2016. The concept of stress in fish // Fish Physiol. USA. Academic Press. V. 35. P. 1.
- Smith A.C.* 1980. Formation of lethal blood clots in fishes // J. Fish Biol. V. 16. № 1. P. 1–4.
- Swift D. J.* 1982. Changes in selected blood component values of rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, following the blocking of the cortisol stress response with betamethasone and subsequent exposure to phenol or hypoxia // J. Fish Biology. V. 21. № 3. P. 269–277.
- Tavares-Dias M., Oliveira S.R.* 2009. A review of the blood coagulation system of fish // Revista Brasileira de Biociências. № 2. P. 205.
- Toukh M., Gordon S.P., Othman M.* 2014. Construction noise induces hypercoagulability and elevated plasma corticosteroids in rats // Clinical and Applied Thrombosis/hemostasis. V. 20. № 7. P. 710.
- Vijayan M.M., Pereira C., Grau E.G. et al.* 1997. Metabolic responses associated with confinement stress in tilapia: the role of cortisol // Comp. Biochem. Physiol. Part C: Pharmacology, Toxicology and Endocrinology. V. 116. № 1. P. 89.
- White A., Fletcher T.C.* 1986. Serum cortisol, glucose and lipids in plaice (*Pleuronectes platessa* L.) exposed to starvation and aquarium stress // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Comp. Physiol. V. 84. № 4. P. 649.

The Influence of Cortisol Analogs on the Secondary Hemostasis in Carp *Cyprinus carpio*

D. I. Berezina¹, * and L. L. Fomina¹

¹Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education Vereshchagin Vologda State Dairy Farming Academy, Vologda, Russia

*e-mail: vetxwork@gmail.com

The dynamics data of a carp coagulogram (*Cyprinus carpio* L.), as well as stress markers under the influence of synthetic analogues of short- and long-acting cortisol for 21 days have been given. The change in these parameters in the experimental groups in comparison with those of intact fish has been analyzed. Objective data have showed that clotting tendency of blood due to some plasma factors is enhanced in all animals by the last day of the experiment, although the curve of these changes in the groups has been different. Acceleration of activated partial thromboplastin time, prothrombin time, and increased fibrinogen concentration in fish blood have been noted. The nature of changes in the content of soluble fibrin-monomer complexes, as well as antithrombin III indicate the development of hypocoagulation processes in fish of certain groups. The cortisol response in hormone-treated animals has been controversial. Assumptions have been made about the causes of the dynamics of indicators noted not only in experimental, but also in control fish. Statistical analysis has revealed correlation relationship between cortisol and individual parameters of hemostasis.

Keywords: fish, coagulation, hemostasis, cortisol, hormone

ИЗМЕНЕНИЕ ПРОТЕОМА ПЕЧЕНИ ЯПОНСКОЙ МЕДАКИ В ОТВЕТ
НА КРАТКОСРОЧНОЕ ДЕЙСТВИЕ ГУМИНОВОЙ КИСЛОТЫ¹© 2022 г. В. В. Юрченко^а, * , А. А. Морозов^а^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, Россия

*e-mail: victoria.yurchenko@rambler.ru

Поступила в редакцию 03.02.2022 г.

После доработки 25.04.2022 г.

Принята к публикации 12.05.2022 г.

Проведен анализ изменений протеома печени японской медаки *Oryzias latipes* линии Hd-rR после 96-часового воздействия гуминовой кислоты. Гуминовые кислоты — это один из основных компонентов растворенного органического вещества в поверхностных водах. Данные соединения могут влиять на различные пути метаболизма водных животных, вызывая многообразные биологические эффекты. Протеомные данные были получены методом безметковой количественной оценки с помощью высокоэффективной жидкостной хроматографии с масс-спектрометрическим детектированием. Выявленные изменения протеома печени показали, что гуминовая кислота изменяла регуляцию белков с различными функциями, включая белки цитоскелета и белки, участвующие в метаболизме РНК, передаче сигнала, синтезе АТФ, сфинголипидов и простагландинов, репарации белков, транспорте холестерина и метаболизме ксенобиотиков. Кроме того, гуминовая кислота в наибольшей концентрации вызывала увеличение обилия белка DIABLO, действующего в каскаде реакций митохондриального пути апоптоза.

Ключевые слова: рыбы, белковый профиль, LFQ, ВЭЖХ-МС/МС, органический углерод

DOI: 10.31857/S0320965222050254

Changes in Japanese Medaka Liver Proteome in Response
to Short-term Humic Acid Exposure¹V. V. Yurchenko¹, * and A. A. Morozov¹¹Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

*e-mail: victoria.yurchenko@rambler.ru

Abstract—The analysis of changes in the liver proteome of the Japanese medaka *Oryzias latipes* Hd-rR strain following 96-h exposure to humic acid was carried out. Humic acids are one of the major components of dissolved organic matter in surface waters. These substances can interfere with different metabolic pathways in aquatic animals, causing various biological effects. Proteomics data were obtained by high-performance liquid chromatography with tandem mass spectrometry analysis employing a label-free quantification approach. Liver proteome changes showed that HA exposure can dysregulate proteins with various functions, including cytoskeletal proteins and those involved in RNA metabolism, signal transduction, ATP, sphingolipid and prostaglandin synthesis, protein repair, cholesterol efflux, and xenobiotic metabolism. Furthermore, high HA concentration caused up-regulation of DIABLO, the protein of the mitochondrial apoptotic pathway.

Keywords: fish, protein profile, differentially abundant proteins, LFQ, HPLC-MS/MS, organic carbon

¹ Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2022, Vol. 15, No. 5 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>.

ВЛИЯНИЕ ПИЩЕВОГО ХОЛЕСТЕРИНА НА ПОКАЗАТЕЛИ РОСТА, НАКОПЛЕНИЕ ЖИРОВ И ЭКСПРЕССИЮ *OlApoA-I* В ОТВЕТ НА ИММУННЫЕ СТИМУЛЫ У МЕДАКИ (*Oryzias latipes*)¹© 2022 г. Мд. А. Аль Хафиз^a, С. Т. Лян^a, Ц. Т. Яо^a, Х. Шэнь^a, Э. Нибона^{a, b}, Б. Ван^a, Ц. Г. Ван^a, С. П. Чжуа^a, Ц. Ч. Чжуа^a, Х. Б. Чжао^{a, *}^aКлассический университет Центрального Китая, Школа естественных наук, Ключевая лаборатория генетической регуляции и интегративной биологии провинции Хубэй, Ухань, Китай^bУниверситет Бурунди, Институт прикладной педагогики, Бужумбура-Бурунди, Бурунди

*e-mail: zhaohb@cnu.edu.cn

Поступила в редакцию 26.01.2021 г.

После доработки 08.04.2022 г.

Принята к публикации 18.05.2022 г.

Аполипопротеин А-I (ApoA-I) имеет ключевое значение для нормального метаболизма холестерина и защиты от атеросклероза у млекопитающих. Медака (*Oryzias latipes*), маленькая рыбка, служит подходящей моделью для изучения ApoA-I. В настоящей работе профиль экспрессии *ApoA-I* (*OlApoA-I*) у медаки исследован в тканях взрослых особей и эмбрионов. Кроме того, изучена реакция *OlApoA-I* на пищевой холестерин и иммунные стимулы. *OlApoA-I* мРНК экспрессировалась во всех тканях взрослых особей, с особенно высокими уровнями в кишечнике и печени. Также экспрессию определяли от стадии бластулы до вылупления эмбрионов с помощью РТ-ПЦР. Диета, богатая холестерином, не повлияла на рост молоди рыбы, но привела к значительному отложению жира в брюшной полости. Такая диета сначала снижала уровень *OlApoA-I* мРНК в кишечнике, но к концу исследования он возрастал. И наоборот, *OlApoA-I* мРНК в мышцах и жире сначала увеличивался, затем уменьшался; *OlApoA-I* мРНК в печени был понижен. Кроме того, иммунная стимуляция липополисахаридом (LPS) и полиинозиновой-полицитидиловой кислотой (PolyI:C) повышала или понижала регуляцию *OlApoA-I* мРНК в иммунных органах (печени, кишечнике, почках и селезенке) взрослых рыб. Результаты показали, что *OlApoA-I* повсеместно экспрессируется в тканях взрослых рыб и является зиготическим геном у эмбрионов медаки. Реакция экспрессии *OlApoA-I* на пищевой холестерин и иммунные стимулы указывает на возможную роль *OlApoA-I* в метаболизме холестерина и иммунном ответе.

Ключевые слова: медака, ApoA-I, экспрессия мРНК, холестерин, рост, иммунные стимулы**DOI:** 10.31857/S0320965222050102**Influence of Dietary Cholesterol on Growth Performance, Fat Accumulation, and Expression of *OlApoA-I* with Response to Immune Stimuli in Medaka (*Oryzias latipes*)¹**Md. A. Al Hafiz^a, X. T. Liang^a, Q. Yao^a, H. Shen^a, E. Nibona^{a, b}, B. Wang^a, Z. Q. Wang^a, X. P. Zhong^a, Q. Ch. Zhou^a, and H. B. Zhao^{a, *}^aHubei Key Laboratory of Genetic Regulation and Integrative Biology, School of Life Sciences, Central China Normal University, Wuhan 430079 China^bInstitute of Applied Pedagogy, University of Burundi, Bujumbura-Burundi, Burundi

*e-mail: zhaohb@cnu.edu.cn

Apolipoprotein A-I (ApoA-I) is critical for normal cholesterol metabolism and atheroprotection in mammals. It also involves the immune functions in mammals including humans and fishes. Medaka (*Oryzias latipes*)

¹ Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2022, Vol. 15, No. 5 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>.

pes), a small fish suitable as a model for the study of ApoA-I. In this study, the expression profile of medaka *ApoA-I* (*OlApoA-I*) was done in adult tissues and embryos. Moreover, the response of *OlApoA-I* to dietary cholesterol and immune stimuli was examined. *OlApoA-I* mRNA was expressed in all adult tissues assessed with notably high levels in the intestine and liver. Expression was also detected from the blastula stage to the hatching of embryos using RT-PCR. A cholesterol-rich diet did not affect the growth of young fish but resulted in significant fat deposition in the abdomen. This diet decreased intestinal *OlApoA-I* mRNA levels at first but increased towards the end of the study. Conversely, *OlApoA-I* mRNA in muscle and fat initially increased, then decreased; *OlApoA-I* mRNA was down-regulated in the liver. Further, immune stimulation with lipopolysaccharide (LPS) and polyinosinic-polycytidylic acid (PolyI:C) induced up or down-regulation of *OlApoA-I* mRNA in immune organs such as liver, intestine, kidney, and spleen in adult fish. The results suggested that *OlApoA-I* is ubiquitously expressed in adult tissues and is a zygotic gene in medaka embryos. The response of *OlApoA-I* expression to dietary cholesterol and immune stimuli hints a possible role of *OlApoA-I* in cholesterol metabolism and immune response.

Keywords: Medaka, ApoA-I, mRNA expression, Cholesterol, Growth, Immune stimuli

**ДЕФОРМАЦИЯ СТРУКТУРЫ МЕНТУМА У ЛИЧИНОК ХИРОНОМИД
(Diptera: Chironomidae) В БАССЕЙНЕ р. ЧИ (ТАИЛАНД)¹**© 2022 г. И. Тхани^{а, *}, Т. О. Промми^б^аУниверситет Махасаракхам, отделение биологии, факультет естественных наук,
провинция Махасаракхам, 44150 Таиланд^бУниверситет Касетсарт, отделение биологических наук, факультет свободных искусств и наук,
кампус Кампхэнг Саэн, провинция Накхонпатом, 73140 Таиланд

*e-mail: isara.th@msu.ac.th

Поступила в редакцию 19.08.2021 г.

После доработки 06.04.2022 г.

Принята к публикации 08.04.2022 г.

Исследованы частота деформаций личинок хирономид и корреляции с качеством воды в бассейне р. Чи (провинция Махасаракхам, Таиланд). Личинок хирономид и пробы воды отбирали на шести участках. Четыре участка отбора проб располагались в сельской местности, два других – в городских районах. Средние значения растворенного кислорода (РК) и биохимического потребления кислорода (БПК₅) значительно различались в разных местах отбора проб ($p < 0.05$). Однако по средним значениям температуры воды, рН, электропроводности и общего количества взвешенного вещества существенных различий не выявлено. Всего собрано 148 экз. личинок из восьми родов и трех подсемейств; Chironomidae (75.7%, 5 родов), Orthocladiinae (14.2%, один род) и Tanypodidae (10.1%, 2 рода). Выявлены часто встречающиеся роды: *Kiefferulus* sp., *Chironomus* sp. и *Polypedilum* sp. Род *Polypedilum* подсемейства Chironominae был наиболее многочисленным. Показано, что частота деформаций личинок сильно коррелирует с уровнем РК. Самая высокая частота деформации хирономид (36.4%) достоверно отмечена на участке МК3 (пруд около инженерного здания), где зарегистрирован наиболее высокий уровень РК, за ним следуют по убыванию участки МК5 (водохранилище Кэнг Ленг Чан, участок 1) (12.9%), МК1 (водохранилище Нонг Буа) (11.1%), МК6 (водохранилище Кэнг Ленг Чан, участок 2) (11.1%) и МК4 (пруд около научного корпуса) (10.9%). Сделан вывод, что деформации личинок хирономид могут быть косвенно использованы в качестве потенциального инструмента биомониторинга для определения качества воды.

Ключевые слова: Chironomidae, деформация, ментум, органическое загрязнение

DOI: 10.31857/S0320965222050126

**Deformation of Mentum Structure in Larvae of Chironomidae
(Diptera: Chironomidae in the Chi River Basin, Thailand)¹**Isara Thani^{а, *} and Taeng On Prommi^б^аDepartment of Biology, Faculty of Science, Mahasarakham University, Maha Sarakham Province, 44150 Thailand^бDepartment of Biological Science, Faculty of Liberal Arts and Science, Kasetsart University, Kamphaeng Saen Campus,
Nakhon Pathom Province, 73140 Thailand

*e-mail: isara.th@msu.ac.th

Received August 19, 2021; revised April 6, 2022; accepted April 8, 2022

Abstract—A study of the frequency of deformations of chironomid larvae and correlation with water quality in the Chi River basin, Maha Sarakham Province, Thailand was carried out. The chironomid larvae and water samples were collected in six sampling sites. Four sampling sites were located in rural areas and the other two

¹ Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2022, Vol. 15, No. 5 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>.

sites were located in urban areas. The results showed that the mean values of dissolved oxygen (DO) and biochemical oxygen demand (BOD₅) were significantly different among sampling sites ($p < 0.05$). Whereas, the mean values of water temperature, pH, electrical conductivity, and total dissolved solid were not significantly different among sampling sites. A total of 148 individuals of larvae were sampled comprising 8 genera belonging to 3 subfamilies; Chironomidae (75.7%, 5 genera), Orthocladiinae (14.2%, one genus), and Tanypodidae (10.1%, 2 genera). The result indicated that the majority of genera; *Kiefferulus* sp., *Chironomus* sp., and *Polypedilum* sp. were discovered. Genus *Polypedilum* was obtained in the highest number of subfamily Chironominae. This study showed that the incidence of larvae deformity strongly correlated with DO level. Site MK3 (pond at engineering building) which had the highest DO level showed the significantly highest incidence of chironomid deformity at 36.4%, followed by sites MK5 (Kaeng Loeng Chan Reservoir site 1) (12.9%), MK1 (Nong Bua Reservoir) (11.1%), MK6 (Kaeng Loeng Chan Reservoir site 2) (11.1%), and MK4 (pond at science building) (10.9%). In conclusion, deformities of chironomid larvae could be used indirectly as a potential biomonitoring tool for detecting water quality.

Keywords: Chironomidae, deformation, mentum, organic pollution

**КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ**

УДК 582.252

НАХОДКА *Unruhdinium penardii* var. *robustum* (Dinophyta) В САРАТОВСКОМ И ВОЛГОГРАДСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩАХ (р. ВОЛГА, РОССИЯ)

© 2022 г. Л. Г. Корнева^а, *, В. В. Соловьева^а^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

*e-mail: korneva@ibiw.ru

Поступила в редакцию 21.03.2022 г.

После доработки 27.04.2022 г.

Принята к публикации 16.05.2022 г.

Обнаружена новая для водоемов России разновидность динофитовых водорослей *Unruhdinium penardii* var. *robustum* (Qi Zhang, G.X. Liu & Z.Y. Hu) Gottschling in Gottschling & al., 2017 (= *Peridiniopsis penardii* var. *robusta* Qi Zhang, G.X. Liu & Z.Y. Hu). Находку установили в конце августа–начале сентября 2020 г. в Саратовском и Волгоградском водохранилищах (Нижняя Волга). Ее численность варьировала от 0.5 до 4.5 тыс. кл./л, биомасса – от 0.008 до 0.071 мг/л. Длина клеток достигала 29–40 мкм, ширина – 24–31 мкм.

Ключевые слова: Волга, Саратовское и Волгоградское водохранилища, фитопланктон, вселенцы, динофитовые водоросли, *Unruhdinium penardii* var. *robustum*

DOI: 10.31857/S0320965222050175

Динофитовые водоросли широко распространены в морских и пресных водах. Часто в морях они вызывают “цветение” воды, которое известно под названием “красные приливы” (Zohdi, Abbaspour, 2019; Anderson et al., 2021). В пресных водах “цветение” воды динофитовыми водорослями встречается намного реже (Экосистема..., 1989; Белова, 2001; Cantonati et al., 2003; Viner-Mozzini et al., 2003; Zohary, 2004). В волжских водохранилищах за период 1953–2004 гг. обнаружено 45 видов (49 видов и разновидностей) динофлагеллят (Корнева, 2015). Наибольшей биомассой динофитовых в 1990-е годы и в начале XXI в. отличались водохранилища Верхней Волги – Ивановское и Угличское (Корнева, 2015; Корнева и др., 2018). Во втором десятилетии в этих водоемах наблюдали увеличение биомассы динофитовых. С 1980-х годов в р. Волга и ее притоках отмечено появление и распространение нового инвазийного вида *Unruhdinium kevei* (Grigorszky et F. Vasas) Gottschling in Gottschling & al., 2017 (Syn.: *Peridiniopsis kevei* Grigorszky et Vasas) (Korneva et al., 2015; Воденеева и др., 2016).

В конце лета 2020 г. в Саратовском и Волгоградском водохранилищах (Нижняя Волга) обнаружен новый для российских водоемов представитель этого рода *Unruhdinium penardii* var. *robustum* (Qi Zhang, G.X. Liu & Z.Y. Hu) Gottschling in Gottschling & al. 2017 (рис. 1).

Пробы фитопланктона отбирали 29 августа–2 сентября 2020 г. из поверхностного двухметрового слоя воды с помощью 4-литрового батометра системы Элгморка на шести станциях (рис. 2), расположенных на акватории Саратовского и Волгоградского водохранилищ. Для количественного учета водорослей фитопланктон концентрировали методом прямой фильтрации воды под давлением последовательно через мембранные фильтры с диаметром пор 5 и 1.2 мкм. Пробы

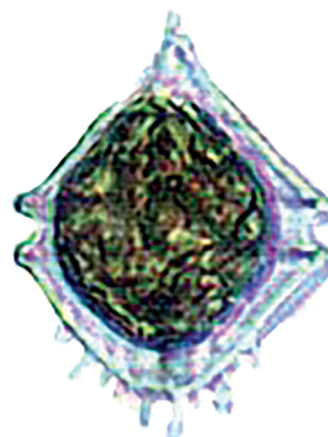


Рис. 1. Фронтальный вид *Unruhdinium penardii* var. *robustum* (световая микроскопия).



Рис. 2. Карта-схема Саратовского и Волгоградского водохранилищ. Станции отбора проб: 1 – устье р. Малый Иргиз, 2 – Саратовское водохранилище, напротив р. М. Иргиз, 3 – Саратовское водохранилище, ниже р. М. Иргиз, 4 – Саратовское водохранилище, напротив г. Балаково, 5 – Волгоградское водохранилище, ниже г. Маркс, 6 – Волгоградское водохранилище, напротив р. Еруслан.

сгущали до объема 5 мл и консервировали раствором Люголя с добавлением формалина и ледяной уксусной кислоты. Для определения биомассы использовали обычный счетно-объемный стереометрический метод (Методика..., 1975). Линейные размеры получали путем измерения клеток каж-

дого встреченного организма. К доминирующим относили виды, достигающие $\geq 10\%$ общей численности и биомассы фитопланктона.

Некоторые гидрофизические показатели в период наблюдения приведены в табл. 1.

В период исследования суммарные численность и биомасса фитопланктона варьировали в пределах 8–391 млн кл./л и 1–39 мг/л соответственно, достигая наибольших значений на ст. 1 и 3, расположенных в р. Малый Иргиз и ниже ее впадения в р. Волга (Саратовское водохранилище) соответственно. В русловой части водохранилищ численность и биомасса фитопланктона были значительно ниже (8–22 млн кл./л и 1–3 мг/л) (табл. 2). Численно и по биомассе на всех участках лидировала цианобактерия *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz. (табл. 3), достигая в среднем $\leq 51\%$ общей численности и $\leq 42\%$ общей биомассы фитопланктона. Относительная биомасса динофитовых водорослей не превышала 9%, численность – 0.2%.

Численность *Unruhdinium penardii* var. *robustum* варьировала от 0.5 до 4.5 тыс. кл./л, биомасса – от 0.008 до 0.071 мг/л, достигая наибольших значений на ст. 1 и 6 (около устья р. Еруслан). Длина панцирей была 29–40 мкм, ширина – 24–31 мкм. Впервые *Unruhdinium penardii* var. *robustum* под названием *Peridiniopsis penardii* var. *robusta* Qi Zhang, G.X. Liu & Z.Y. Hu обнаружен в водохранилище Манвань, провинция Юньнань (Китай) (Zhang et al., 2011). В сентябре 2018 г. он формировал обширные красные приливы в р. Луара (Франция) (Mertens et al., 2021). В октябре 2019 г. его обнаружили в доминирующем комплексе фитопланктона в водохранилище Палданг (Южная Корея) (Kim et al., 2020; Kim T., Ki J.-S., 2022).

Таким образом, летом 2020 г. в водохранилищах Нижней Волги на основании морфологических критериев обнаружена новая разновидность динофитовых водорослей для альгофлоры России – *Unruhdinium penardii* var. *robustum*. Молекулярно-генетический анализ этого таксона необходим для более детального изучения этого вида.

Таблица 1. Гидрофизические показатели в августе–сентябре 2020 г. в Саратовском и Волгоградском водохранилищах

Показатель	min–max	Среднее по станциям, $n = 6$
Температура, °C	20–21	20.2 ± 0.1
Электропроводность, мкСм/см при 25°C	502–965	689 ± 96
Прозрачность, см	190–260	213 ± 13
Цветность, град Pt-Co	35–40	39 ± 1

Примечание. n – число станций отбора проб.

Таблица 2. Численность (млн кл./л) и биомасса (в скобках, мг/л) различных таксономических групп фитопланктона на исследованных станциях (1–6)

Таксон	Саратовское вдхр.				Волгоградское вдхр.	
	1	2	3	4	5	6
Диатомовые	5 (0.41)		0.9 (0.27)	0.09 (0.04)	0	2 (0.76)
Цианобактерии	0.2 (0.09)	21 (2.38)	169 (15.73)	7 (0.83)	10 (1.07)	17 (0.92)
Зеленые	1 (0.9)	0.3 (0.3)	0.3 (0.2)	0.2 (0.1)	0.08 (0.05)	0.2 (0.15)
Криптофитовые	0	0	0	0.004 (0)	0	0
Динофитовые	0.005 (0.02)	0.03 (0.30)	0.003 (0.03)	0.02 (0.20)	0.002 (0.06)	0.006 (0.07)
Золотистые	0	0	0	0	0	0.03 (0.01)
Общая	391(38.6)	22(3.1)	170(16.2)	8(1.1)	10(1.2)	19(1.9)

Таблица 3. Численность и биомасса доминирующих видов фитопланктона на исследованных станциях (1–6)

Таксон	Саратовское вдхр.				Волгоградское вдхр.	
	1	2	3	4	5	6
<i>Microcystis aeruginosa</i>	<u>70</u>	<u>38</u>	<u>80</u>	<u>48</u>	<u>41</u>	<u>29</u>
	71	17	79	29	22	24
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (L.) Ralfs ex Born. et Flah.	<u>20</u>	<u>32</u>	<u>13</u>	<u>35</u>	<u>30</u>	–
	–	14	–	15	16	–
<i>Microcystis flos-aquae</i> Wittrock) Kirchner	<u>–</u>	<u>14</u>	–	–	<u>20</u>	–
	13	18	–	–	–	–
<i>Dolichospermum</i> sp.	<u>–</u>	<u>10</u>	–	<u>12</u>	–	–
	12	27	–	26	23	12
<i>Aphanocapsa incerta</i> (Lemm.) Cronberg et Komárek	–	–	–	–	–	<u>52</u>
	–	–	–	–	–	–
<i>Cyclotella</i> sp.	–	–	–	–	–	–
	–	–	–	–	–	24

Примечание. Над чертой – численность вида (% общей численности), под чертой – биомасса (% общей биомассы), “–” – ≤10% общей численности и биомассы фитопланктона.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны членам экипажа экспедиционного судна “Академик Топчиев” Института биологии внутренних вод РАН и всем коллегам – участникам длительных экспедиций по волжскому каскаду за помощь в сборе материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в соответствии с Госзаданием по теме № 121051100099-5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белова С.Л. 2001. Фитопланктон, первичная продукция и деструкция органического вещества в Можайском водохранилище // Водн. ресурсы. Т. 28. № 5. С. 615.
- Воденеева Е.Л., Куликин П.В., Оханкин А.Г. 2016. О развитии инвазийного вида *Peridiniopsis kevei* Grigor. et

Vasas (Dinophyta) в среднем течении р. Керженец (Нижегородская область) // Тр. Гос. заповед. “Керженский”. Т. 8. С. 68.

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

Корнева Л.Г., Соловьева В.В., Макарова О.С. и др. 2018. Распределение фитопланктона в волжских водохранилищах летом 2015 г. // Тр. Ин-та биол. внутр. вод РАН. Вып. 82(85). С. 21.

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

Экосистема озера Плещеево. 1989. Ленинград: Наука.

Anderson D.M., Fensin E., Gobler C.J. et al. 2021. Marine harmful algal blooms (HABs) in the United States: History, current status and future trends // Harmful Algae. V. 102. 101975. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2021.101975>

Cantonati M., Tardio M., Tolotti M., Corradini F. 2003. Blooms of the dinoflagellate *Glenodinium sanguineum* obtained during enclosure experiments in Lake Tovel

- (N. Italy) // J. Limnol. V. 62(1). P. 79.
<https://doi.org/10.4081/jlimnol.2003.79>
- Korneva L.G., Solovyeva V.V., Sakharova E.G. 2015. On the Distribution of *Peridiniopsis kevei* Grigor. et Vasas (Dinophyta) in the Upper Volga Reservoirs // Inland Water Biology. V. 8. № 4. P. 414.
<https://doi.org/10.1134/S1995082915040094>
- Kim T., Lee Y.-S., Ki J.-S. 2020. New record of the dinoflagellate *Unruhdinium penardii* var. *robustum* (Dinophyceae) from Paldang Reservoir, Korea // Korean J. Microbiol. V. 56. № 2. P. 146.
<https://doi.org/10.7845/kjm.2020.0034>
- Kim T., Ki J.-S. 2022. Autumn blooms and seasonality of the dinoflagellate *Unruhdinium penardii* in the Han River (Korea) as tracked by morphological and molecular techniques // J. Plankton Res. V. 44(2). P. 194.
<https://doi.org/10.1093/plankt/fbac009>
- Mertens K.N., Takano Y., Meyvisch P. et al. 2021. Morphomolecular and spectroscopic characterization of the freshwater dinoflagellate *Unruhdinium penardii* var. *robustum* (Kryptoperidiniaceae, Peridinales), blooming in the Loir River, France // Nova Hedwigia. Bd 112. H. 3–4. P. 283.
- Viner-Mozzini Y., Zohary T., Gasith A. 2003. Dinoflagellate bloom development and collapse in Lake Kinneret: a sediment trap study // J. Plankton Res. V. 25. № 6. P. 591.
<https://doi.org/10.1093/plankt/25.6.591>
- Zhang Q., Liu G.X., Hu Z.Y. 2011. Morphological differences and molecular phylogeny of freshwater blooming species, *Peridiniopsis* spp. (Dinophyceae) from China // Europ. J. Protistol. V. 47 (3). P. 149.
<https://doi.org/10.1016/j.ejop.2011.03.001>
- Zohary T. 2004. Changes to the phytoplankton assemblage of Lake Kinneret after decades of a predictable, repetitive pattern // Freshw. Biol. V. 49. P. 1355.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01271.x>
- Zohdi E., Abbaspour M. 2019. Harmful Algal blooms (Red Tide): A Review of Causes, Impacts and Approaches to Monitoring and Prediction // Int. J. Environ. Sci. Technol. V. 16 (3). P. 1789.
<https://doi.org/10.1007/s13762-018-2108-x>

The Discovery of *Unruhdinium penardii* var. *robustum* in Saratov and Volgograd Reservoirs (Volga River, Russia)

L. G. Korneva¹, * and V. V. Solovyeva¹

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*
 *e-mail: korneva@ibiw.ru

A new variety of dinophyte algae *Unruhdinium penardii* var. *robustum* (Qi Zhang, G.X. Liu & Z.Y. Hu) Gottschling in Gottschling & al., 2017 (= *Peridiniopsis penardii* var. *robusta* Qi Zhang, G.X. Liu & Z.Y. Hu) was detected. It was identified in two reservoirs of the Lower Volga, Saratov and Volgograd in late August–early September 2020. Its abundance varied from 0.5 to 4.5 thousand cells/L, biomass, from 0.008 to 0.071 mg/L. The length of cells varied from 29 to 40 µm, and the width varied from 24 to 31 µm.

Keywords: Volga River, Saratov and Volgograd reservoirs, phytoplankton, invaders, dinophytes, *Unruhdinium penardii* var. *robustum*

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 595.371(282.247.413.5)

ПЕРВАЯ НАХОДКА *Pontogammarus robustoides*
В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

© 2022 г. С. Н. Перова*

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

*e-mail: perova@ibiw.ru

Поступила в редакцию 31.03.2022 г.

После доработки 06.04.2022 г.

Принята к публикации 22.04.2022 г.

Впервые в бассейне Верхней Волги отмечен потенциально опасный инвазионный вид *Pontogammarus robustoides* Sars, 1894. Находка понто-каспийского бокоплава зарегистрирована в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в октябре 2019 г. В настоящее время этот вид активно расширяет свой ареал в водоемах Европы, благодаря способности быстро размножаться и адаптироваться к разной солености воды. Делать вывод о его вселении в Рыбинское водохранилище преждевременно, требуются дальнейшие исследования макрозообентоса различных участков Рыбинского и других волжских водохранилищ.

Ключевые слова: Рыбинское водохранилище, *Pontogammarus robustoides*, первая находка, инвазионный вид

DOI: 10.31857/S0320965222050205

Во второй половине XX—начале XXI в. в макрозообентосе Рыбинского водохранилища появилось несколько видов-вселенцев, в основном, представителей понто-каспийской фауны. Их продвижение в северном направлении обусловлено строительством плотин на р. Волга и интенсивным судоходством (Щербина и др., 1997; Регова et al., 2019). Немалую роль в расселении новых видов сыграло потепление климата, результаты которого стали еще более заметны в начале XXI в.

Понто-каспийский бокоплав *Pontogammarus robustoides* Sars, 1894 — вид, характерный для солоноватых и опресненных заливов, прибрежных озер и лагун, эстуариев рек (Мордухай-Болтовской, 1960). Постоянно расширяя ареал распространения, этот вид в настоящее время считается некоренным и инвазионным в Прибалтике и среднем течении р. Волга. Нашествие вида в регионы, в основном, — результат деятельности человека (преднамеренная интродукция, транспортировка, изменение экологических условий из-за загрязнения или климатических флуктуаций и естественного распространения по водотокам. Устойчивость к сильному загрязнению и низкой минерализации воды, способность быстро создавать высокую плотность и большие размеры популяции и адаптироваться к разной солености воды обеспечивают высокий потенциал распространения этого вида. *P. robustoides* принадлежит

к комплексу понто-каспийских реликтовых гаммарид (Мордухай-Болтовской, 1960). В естественном ареале вид обнаружен в солоноватых и пресноводных заливах Черного, Азовского и Каспийского морей, прибрежных озерах, лагунах, низовьях и лиманах крупных рек Понто-Каспийского бассейна: Волга, Дон, Буг, Терек, Кура, Кубань, Днепр, Днестр, Дунай, Прут (Мордухай-Болтовской, 1960; Grabowski et al., 2007). Ареал *P. robustoides* охватывает территорию России, Турции, Кавказа, Румынии, Болгарии и Украины (Мордухай-Болтовской и др., 1969; Jazdzewski, 1980). К концу XX в. вид расселился по течению крупных европейских рек (Эльба, Одер, Висла, Неман), проникнув во многие озера и водохранилища в бассейне этих водотоков (Jankauskiene, 2003; Ezhova et al., 2005). В последнее время *P. robustoides* активно расширяет свой ареал в бассейне р. Дунай и в 2017 г. впервые отмечен в Нидерландах (Moedt, Naaren, 2018).

В 1999 г. *P. robustoides* впервые обнаружили в Невской губе Финского залива Балтийского моря и вдоль эстонского побережья, в Нарвском заливе (Berezina, Panov, 2003). За период 1999–2005 гг. вид зарегистрирован на большинстве исследованных участков в нижнем течении и устье латвийских рек, впадающих в Балтийское море (Grudule et al., 2007). В 2009 г. найден в прибрежной зоне Рижского залива (Kalinkina, Berezina,

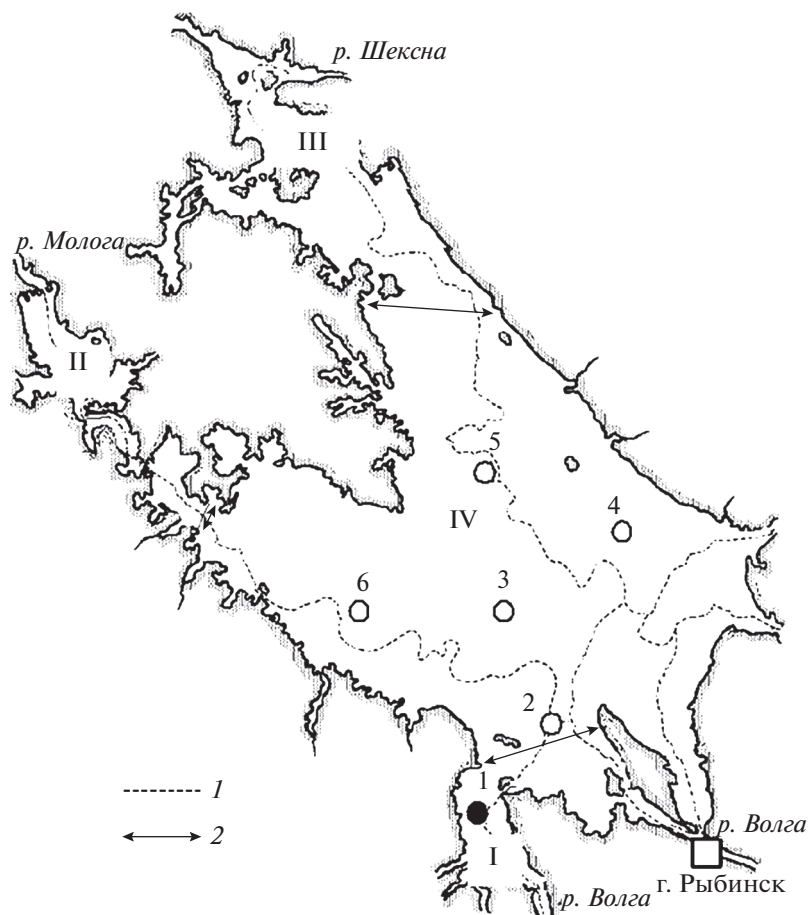


Рис. 1. Схема расположения стандартных гидробиологических станций в Рыбинском водохранилище. Плесы водохранилища: I – Волжский, II – Моложский, III – Шекснинский, IV – Главный; 1 – русла затопленных рек, 2 – границы плесов; 1–6 – станции (● место находки *P. robustoides*).

2010). В 2011 г. *P. robustoides* в массе встречался в губах Копорской и Лужской и вдоль открытого побережья юго-восточной части Финского залива Балтийского моря (Березина, Петряшев, 2012). В настоящее время этот бокоплав – обычный и массовый компонент донных зооценозов в Вислинском и Куршском заливах Балтийского моря. Его локальному распространению способствовало судоходство и самостоятельные миграции через прибрежные балтийские воды (Березина, Фенева, 2018). Из Финского залива *P. robustoides* проник в Ладожское озеро (Kurashov, Varbasha, 2008). В августе 2001 г. обнаружен в Волжско-Камском плесе Куйбышевского водохранилища (Яковлева, Яковлев, 2010). Скорость расширения ареала вида в р. Волга достигает ~2 км в год. Этот бокоплав, преимущественно обитающий в прибрежной зоне, широко распространен в водохранилищах Средней и Нижней Волги и их притоках (Курина, Селезнев, 2019), также встречается в камских водохранилищах (Курина и др., 2021). В бассейне Верхней Волги до настоящего времени вид не отмечали.

Большинство авторов (Gumuliauskaite, Arbaciauskas, 2008 и др.) указывают на негативное влияние *P. robustoides* на богатство, биоразнообразие и биомассу аборигенных сообществ макробеспозвоночных, в частности из-за способности подавлять местные виды. В результате этого он определен как вид с высоким уровнем воздействия и занесен в “черный список” видов для внутренних вод Европы (Panov et al., 2009). Кроме того, *P. robustoides* – переносчик целого ряда паразитов рыб, в частности трематод, а также – один из агрессивных хищников-вселенцев в водоемах Европы, который может представлять угрозу для аборигенных видов макрозообентоса, в том числе и для более мелких видов амфипод Понто-Каспийского комплекса (Курина, 2014).

В октябре 2019 г. *P. robustoides* впервые обнаружен в Рыбинском водохранилище на ст. Коприно (58°04.228' с.ш., 38°17.563' в.д.) Волжского плеса (рис. 1). Материал собран с целью мониторинга макрозообентоса, который в течение многих лет проводится на стандартных станциях, распо-

женных в глубоководной зоне Главного и Волжского плесов Рыбинского водохранилища. Пробы грунта отбирали модифицированным дночерпателем Экмана-Берджа (ДАК-250) с площадью захвата 1/40 м², по два подъема на каждой станции. Сбор, разборку и камеральную обработку собранного материала проводили по стандартной методике (Методика..., 1975), идентификацию вида – по (Определитель..., 1995).

Бокоплав обнаружен в единственном экземпляре, его длина достигала 9 мм, масса – 13 мг. Донное население этого участка на биотопе серого ила (глубина 11 м) представлено типичным сообществом, в его состав входили личинки хирономид *Chironomus f.l. plumosus*, *Ch. agilis* Schobanov et Djomin, *Procladius choreus* (Meigen), *Cryptochironomus obreptans* Walker и олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede, *L. claparedeanus* Ratzel, *Potamothrix hammoniensis* (Michaelson) и *P. moldaviensis* Vejdovsky et Mrazek. Общая численность макрозообентоса была 1.1 тыс. экз./м², биомасса – 18 г/м². Хирономиды, среди которых доминировали крупные личинки рода *Chironomus*, преобладали по численности (56%) и биомассе (94%). По индексу сапробности Пантле–Букка, вычисленному по макрозообентосу (3.07), этот участок водохранилища характеризовался как α -мезосапробная зона.

Поскольку бокоплав *P. robustoides* обнаружен в единственном экземпляре, делать вывод о его вселении в Рыбинское водохранилище преждевременно – находка может быть случайной. Однако, учитывая высокую скорость распространения вида в других волжских водохранилищах, нельзя исключить вероятность его появления и распространения в Рыбинском водохранилище в последующие годы. Известно, что на начальных этапах вселения чужеродные виды могут характеризоваться крайне низкой численностью из-за специфических условий среды, которые задерживают распространение вида и его эффективное размножение (Arim et al., 2006; Byers et al., 2015). В Рыбинском водохранилище из-за его большой площади, обширной литоральной зоны и наличия большого количества биотопов с различными условиями, некоторые виды-вселенцы (например, полихета *Huypnia invalida* Grube) не образуют массовых поселений, могут встречаться редко и единично, ограничиваясь локальными местообитаниями.

Выводы. В октябре 2019 г. *P. robustoides* впервые обнаружен в Рыбинском водохранилище. Бокоплав обнаружен в единственном экземпляре. Чтобы выяснять, была ли находка *Pontogammarus robustoides* случайностью или же началом инвазии, требуются дальнейшие исследования макрозообентоса различных участков Рыбинского и других волжских водохранилищ.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность Н.Н. Жгаревой (Институт биологии внутренних вод РАН) за помощь в идентификации ракообразных.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания (темы № АААА-А18-118012690106-7 и АААА-А18-118012690105-0).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Березина Н.А., Петряшев В.В. 2012. Инвазии высших ракообразных (Crustacea: Malacostraca) в водах Финского залива (Балтийское море) // Российский журнал биологических инвазий. № 1. С. 2.
- Березина Н.А., Фенева И.Ю. 2018. *Pontogammarus robustoides* – понтогаммарус выносливый // Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) Москва: Товарищество науч. изданий КМК. С. 435.
- Курина Е.М. 2014. Распространение чужеродных видов макрозообентоса в притоках Куйбышевского и Саратовского водохранилищ // Известия Самар. науч. центра РАН. Т. 16. № 1. С. 236.
- Курина Е.М., Селезнев Д.Г. 2019. Анализ закономерностей организации комплексов видов макрозообентоса Понто-Каспийского и Понто-Азовского происхождения в водохранилищах Средней и Нижней Волги // Экология. № 1. С. 62.
- Курина Е.М., Селезнев Д.Г., Шершова Н.Г. 2021. Распространение чужеродных видов макрозообентоса и их ценогические комплексы в Камских водохранилищах // Российский журнал биологических инвазий. Т. 14. № 4. С. 85.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. Москва: Наука.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. 1960. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Гресе И.И., Василенко С.В. 1969. Отряд амфиподы, или разноногие, – Amphipoda // Определитель фауны Черного и Азовского морей. Т. 2. Свободноживущие беспозвоночные. Ракообразные. Киев: Наукова думка. С. 440.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 1995. Т. 2. Санкт-Петербург: Зоол. ин-т РАН.
- Щербина Г.Х., Архипова Н.Р., Баканов А.И. 1997. Об изменении биологического разнообразия зообентоса верхневолжских и Горьковского водохранилищ // Проблемы биологического разнообразия водных организмов Поволжья. Тольятти: Ин-т экологии волжск. бассейна РАН. С. 108.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А. 2010. Современная фауна и количественные показатели инвазионных беспозвоночных в зообентосе верхних плесов Куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. № 2. С. 97.

- Arim M., Abades S.R., Neill P.E. et al. 2006. Spread dynamics of invasive species // PNAS. V. 103. № 2. P. 374. <https://doi.org/10.1073/pnas.0504272102>.
- Byers J.E., Smith R.S., Pringle J.M. et al. 2015. Invasion Expansion: Time since introduction best predicts global ranges of marine invaders // Sci. Reports. V. 5. № 12436. <https://doi.org/10.1038/srep12436>
- Berezina N.A., Panov V.E. 2003. Establishment of new gammarid species in the eastern Gulf of Finland (Baltic Sea) and their effects on littoral communities // Proceed. Estonian Acad. Sci., Biol. and Ecol. V. 52(3). P. 284.
- Ezhova E., Żmudziński L., Maciejewska K. 2005. Long Term Trends in the Macrozoobenthos of the Vistula Lagoon, South-Eastern Baltic Sea: Species Composition and Biomass Distribution // Bull. Sea Fisheries Institute. V. 164. № 1. P. 55.
- Grabowski M., Jazdzewski K., Konopacka A. 2007. Alien Crustacea in Polish waters – Amphipoda // Aquatic Invasions. V. 2(1). P. 25. <https://doi.org/10.3391/ai.2007.2.1.3>
- Grudule N., Parele E., Arbaciauskas K. 2007. Distribution of Ponto-Caspian Amphipod *Pontogammarus robustoides* in Latvian Waters // Acta Zool. Lituonica. V. 17. P. 28.
- Gumuliauskaite S., Arbaciauskas K. 2008. The impact of the invasive Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* on littoral communities in Lithuanian lakes // Hydrobiologia. V. 599. P. 127. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9209-8>
- Jankauskiene R. 2003. Selective Feeding of Ponto-Caspian Higher Crustaceans and Fish Larvae in the Littoral Zone of the Curonian Lagoon // Ekologija. V. 2. P. 19.
- Jazdzewski K. 1980. Range Extension of Some Gammaridean Species in European Inland Waters Caused by Human Activity // Crustaceana. V. 6. P. 84.
- Kalinkina N.M., Berezina N.A. 2010. First record of *Pontogammarus robustoides* Sars, 1894 (Crustacea: Amphipoda) in the Gulf of Riga (Baltic Sea) // Aquatic Invasions. V. 5. S. 1. P. 5. <https://doi.org/10.3391/ai.2010.5.S1.002>
- Kurashov E.A., Barbashova M.A. 2008. First record of the invasive Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894 from Lake Ladoga, Russia // Aquatic Invasions. V. 3. I. 2. P. 253. <https://doi.org/10.3391/ai.2008.3.2.18>
- Moedt S., Haaren van T. 2018. *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894), a new non-indigenous amphipod in the Netherlands (Crustacea: Amphipoda) // Lauterbornia. V. 85. P. 123. <https://www.researchgate.net/publication/330384640>.
- Panov V.E., Alexandrov B., Arbaciauskas K. et al. 2009. Assessing the risks of aquatic species invasions via European inland waterways: from concepts to environmental indicators // Integrated Environmental Assessment and Management (IEAM). V. 5(1). P. 110. https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1897/IEAM_2008-034.1/full.
- Perova S.N., Pryanichnikova E.G., Zhgareva N.N. 2019. Appearance and Distribution of New Alien Macrozoobenthos Species in the Upper Volga Reservoirs // Rus. J. Biol. Invasions. V. 10. № 1. P. 30. <https://doi.org/10.1134/S2075111719010119>

First Finding of *Pontogammarus robustoides* in the Rybinsk Reservoir

S. N. Perova*

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

*e-mail: perova@ibiw.ru

In the present paper, the first finding of the Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* Sars, 1894 in the Rybinsk Reservoir is reported. This potentially dangerous invasive species is currently actively expanding its range due to its ability to reproduce quickly and adapt to different salinity. In October 2019, *P. robustoides* was detected in the Volga Reach of the Rybinsk Reservoir. The species was first recorded in the Upper Volga basin. It is premature to conclude that it has entered the Rybinsk Reservoir, further studies of the macrozoobenthos of various sections of the Rybinsk and other Volga reservoirs are required.

Keywords: Rybinsk reservoir, *Pontogammarus robustoides*, first finding, invasive species

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 597.554.3.591.111.2

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СВОЙСТВА ГЕМОГЛОБИНА
И ГЕТЕРОГЕННОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ

© 2022 г. И. М. Камшилов*

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

*e-mail: kim@ibiw.ru

Поступила в редакцию 17.11.2021 г.

После доработки 19.01.2022 г.

Принята к публикации 11.04.2022 г.

Исследованы функциональные свойства гемоглобина у представителей популяций плотвы *Rutilus rutilus* L., язя *Leuciscus idus* L. и леща *Abramis brama* (L.). Впервые в изученных популяциях обнаружено наличие нескольких групп рыб с различными функциональными свойствами гемоглобина: в популяции плотвы – две группы, в популяции язя – тоже две, леща – четыре группы. Это свидетельствует о гетерогенности исследованных популяций рыб по функциональными свойствами гемоглобина.

Ключевые слова: сродство гемоглобина к кислороду, P_{50} , эффект Бора, популяция, *Rutilus rutilus*, *Leuciscus idus*, *Abramis brama*

DOI: 10.31857/S032096522205014X

Миллионы лет назад, расселяясь по планете и занимая определенные экологические ниши, виды приспособились обитать в тех условиях, которые наиболее соответствуют их биологическим и, в частности, физиологическим потребностям. Если наземные организмы находятся в относительно стабильных условиях, то гидробионты в большей степени подвержены воздействию различных факторов внешней среды. К наиболее важным абиотическим факторам можно отнести температуру и количество растворенного в воде кислорода. Рыбы обычно обладают множеством компонентов или изоформ гемоглобина, и функциональная неоднородность, обнаруженная у многих видов, по-видимому, связана с изменяющейся физико-химической средой и меняющимися потребностями в кислороде в течение жизненного цикла (Andersen, 2020). Функциональная неоднородность гемоглобинов рыб позволяет многим видам переносить гипоксические условия и изнурительное плавание, а также поддерживать давление газа в плавательном пузыре. Известно, что катодные изоформы гемоглобина имеют высокое сродство к кислороду и низкую чувствительность к изменениям рН, что важно для обеспечения транспорта кислорода, когда рН крови падает во время физических нагрузок и в условиях гипоксии. Для сравнения, анодные изоформы обладают относительно низким сродством гемоглобина к кисло-

роду, а при снижении рН оно еще более снижается (Andersen, 2020).

Виды, занимая определенные пространства, наиболее благоприятные для существования, либо благодаря, либо вопреки каким-то факторам, не приводящим к их гибели, образовали популяции.

В современной биологии популяция рассматривается как элементарная единица процесса эволюции, способная реагировать на изменения среды перестройкой своего генофонда (Яблоков, 1980; Северцов, 2005). Относясь к открытым системам, популяции рыб находятся под постоянным воздействием внешних факторов, оказывающих на нее определенное воздействие (Судаков, 2012). Вместе с тем, популяция в определенном смысле относится и к изолированным системам, скрещивание или обмен генетическим материалом обычно происходит внутри самой популяции (Северцов, 2005).

Сродство гемоглобина к кислороду, а также и концентрация этого газа в воде для конкретного вида рыб служат лимитирующими факторами, определяющими его место обитания. Гемоглобин различных видов рыб способен присоединять и отдавать кислород в тех условиях температуры, pO_2 и других факторов внешней среды, которые характерны для места обитания данного вида в настоящем и, следовательно, в обозримом прошлом (Лукьяненко и др., 1991). Эти факторы играют особую роль, поскольку к ним приспособле-

ны как физиологические, биохимические, так и биологические процессы в организме (Строганов, 1962). Популяция, являясь элементарной единицей эволюции (Северцев, 2005), как и виды рыб, находится под постоянным воздействием различных внешних и внутренних факторов, которые в конечном итоге приводят к выживанию или гибели ее представителей и самой популяции. Таким образом, при относительном постоянстве этих условий можно, с большой долей вероятности, спрогнозировать дальнейшее развитие или деградацию определенной популяции рыб.

Основная константа гемоглобина P_{50} (особенно водных организмов) находится под сильным давлением естественного отбора, который ведет к выживанию только тех особей вида, у которых гемоглобин имеет достаточно высокое сродство к кислороду, чтобы он мог эффективно связывать его в органах аэрации, но и достаточно низкое, чтобы дыхательный пигмент легко освобождал кислород в дышащих тканях. Это та “золотая середина” в формировании свойств гемоглобина и его P_{50} , абсолютное значение ее различно для разных видов, обитающих в разных условиях, по достижении которой вид может выжить в том или ином водоеме. Функциональные свойства гемоглобинов разных видов имеют в основе своей особенности молекулярной структуры белковой части молекулы, возникшие в процессе длительной эволюции и закрепленные естественным отбором. Изложенное выше относится и к популяциям рыб.

Исследования функциональных свойств гемоглобина и других переносчиков кислорода у рыб и водных животных должны по праву занимать одно из главенствующих мест в экологической физиологии. Наличие растворенного кислорода — один из основных лимитирующих факторов, определяющих место обитания данного вида и его популяции. В настоящее время данные о влиянии функциональных свойств гемоглобина на популяции рыб в литературе отсутствуют.

Для определения функциональных свойств гемоглобина у леща *Abramis brama* (L.), плотвы *Rutilus rutilus* L. и язя *Leuciscus idus* L. рыб отлавливали разово весной неводом в канале, соединяющемся с Рыбинским водохранилищем у пос. Борок, Ярославская обл. Для исследования отбирали половозрелых особей в количестве ≥ 40 экз. леща, ≥ 40 экз. плотвы и ≥ 20 экз. — язя. Рассматривали рыбу, выловленную в одном месте, что обеспечивало принадлежность каждого вида к своей популяции. По собственным наблюдениям и неопубликованным данным, пол рыбы не влияет на функциональные свойства гемоглобина. Отбор проб крови и получение гемоглобина проводили по стандартной методике, кривые кислородного равновесия получали спектрофотометрически по разработан-

ной ранее методике (Камшилов, 2001). Результаты статистически обрабатывали по критерию Стьюдента.

По величине P_{50} во всех случаях обнаружены различия, наиболее заметные при рН 6.6 и молярности буферного раствора 0.05M.

У плотвы кривые кислородного равновесия имели выраженную S-образную форму, однако, в исследованной группе находились особи с разным сродством гемоглобина к кислороду. По величине P_{50} выделились две группы — Г1 (6239.4 Па) и Г2 (7239.3) (рис. 1а). Рыб с более высоким сродством гемоглобина к кислороду было ~10%. В то же время кривые кислородного равновесия были очень схожи по своей форме и инвариантны.

Несколько иная картина выявлена при изучении величины эффекта Бора (рис. 1б). У 10% рыб наблюдали классическую куполообразную форму эффекта Бора, у 90% рыб максимум смещался в сторону более низких значений насыщения гемоглобина кислородом, это может свидетельствовать о воздействии стрессирующего фактора на большую часть рыб из выборки.

Сходные результаты получены и при исследовании величины P_{50} гемоглобина язя. Рыбы в выборке также разделились на две независимые статистически достоверные группы с P_{50} 12132.1 (Г1) и 15251.8 Па (Г2), однако в этом случае рыб с более высоким сродством гемоглобина к кислороду было значительно больше — ~2 : 1 или 66 : 33%. При этом не происходило полного насыщения гемоглобина кислородом, хотя кривые кислородного насыщения очень сходны (рис. 1в).

По величине эффекта Бора эти две группы язя также отличались друг от друга (рис. 1г), однако по форме кривой величины эффекта Бора были сходны.

Исследование функциональных свойств гемоглобина леща выявило несколько другую картину (рис. 1д). Хотя все кривые кислородного равновесия имели выраженную S-образную форму, выборка разделилась на четыре группы. Величины P_{50} достигали 8025.9 (Г1), 5919.4 (Г2), 5026.2 (Г3) и 4306.2 Па (Г4) при рН 6.6, т.е. при крайних значениях сродство гемоглобина к кислороду увеличилось в 1.86 раза. Вместе с тем, наибольшее количество рыб обладало более высоким сродством к кислороду — 29%, 42, 14 и 14% соответственно. Сходные различия наблюдались и при исследовании эффекта Бора, в выборке присутствовали те же четыре группы (рис. 1е). Все кривые имели почти классическую куполообразную форму, лишь у четвертой группы максимум сдвинулся в область 40%-ного насыщения гемоглобина кислородом.

В свое время в акватории Рыбинского водохранилища проводили исследования популяций леща

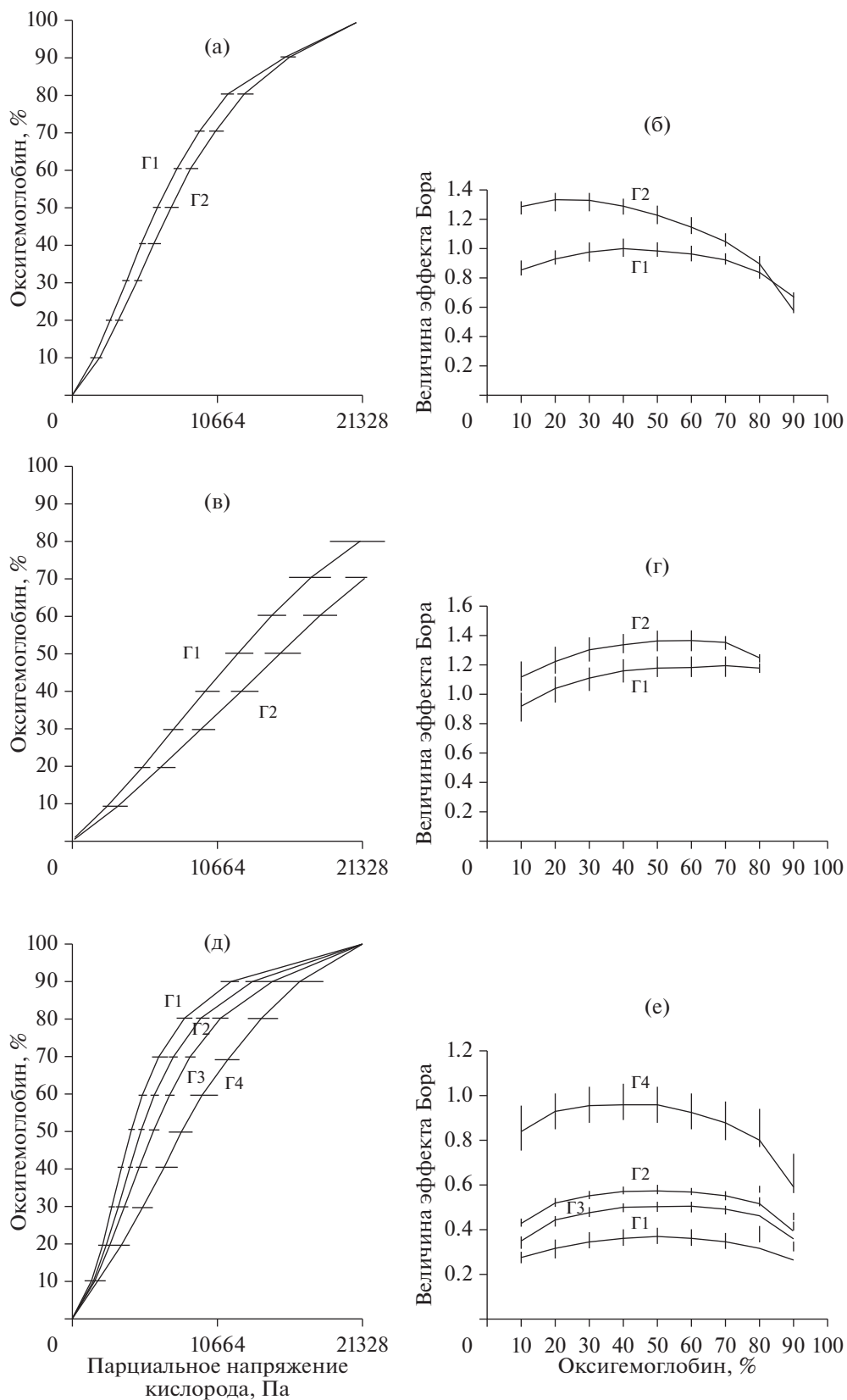


Рис. 1. Кривые кислородного равновесия гемоглобина при молярности буферного раствора 0.05M и pH 6.6 (а, в, д) и величина эффекта Бора гемоглобина (б, г, е) плотвы (а, б), язя (в, г), леща (д, е). Г1–Г4 – группы рыб с разным парциальным давлением (пояснение в тексте).

и плотвы. Многолетние исследования миграционного поведения леща (Рыбинское..., 1972; Рыбы..., 2015) показали, что лещ в водохранилище представляет собой единую популяцию, состоящую из локальных стад. По результатам массового мечения (Рыбинское..., 1972; Рыбы..., 2015), все производители леща возвращались для нереста в те реки и участки прибрежья, где были помечены весной предыдущего года. Авторы считают, что это предопределяет дифференциацию популяции на ряд территориальных группировок, обособленных в период нереста и состоящих из оседлых рыб, а также уходящих далеко от нерестилищ мигрантов. Более подробные комплексные исследования популяции леща (Рыбы ..., 2015) позволили сделать заключение, что существуют две трофические группировки леща, различающиеся по ширине спектра питания, и две этологические группировки этого вида, (номадные). Такие исследования согласуются с нашей точкой зрения, что подтверждается обнаружением четырех групп леща с различными функциональными свойствами гемоглобина. Часть из них находится под воздействием гипоксии, о чем свидетельствует высокое сродство гемоглобина к кислороду (Г1, Г2) (Камшилов, Камшилова, 2019). Также в исследованной популяции обнаружена группа с низким сродством гемоглобина к кислороду (Г4), т.е. живущая при максимальном содержании кислорода. Однако, в выборке присутствует еще одна небольшая группа рыб (Г3), занимающая среднее положение, как по сродству гемоглобина, так и по величине эффекта Бора, что может свидетельствовать о том, что эта группа в данный момент не подвергается воздействию каких-либо физических факторов.

Исходя из вышеизложенного, можно предположить, что в выборку попали представители как двух трофических, так и двух этологических группировок леща, отличающиеся по месту обитания, и соответственно гидрологическому режиму водоема. Необходимо отметить, что наличие в выборке леща четырех групп рыб с различными функциональными свойствами гемоглобина увеличивает возможность этой популяции выжить при изменении и температуры, и снижении кислорода в водоеме.

По мнению исследователей (Рыбы..., 2015), плотва Рыбинского водохранилища разделена на две экологические расы: прибрежную форму (со смешанным спектром питания) и пойменно-придонную (преимущественно моллюскоядную), различающиеся по комплексу морфологических признаков. Это также согласуется с выделением по результатам настоящего исследования двух групп плотвы, различающихся по функциональным свойствам гемоглобина, на пойменно-придонную или глубоководную группировку (бентофаги) с относительно высоким сродством и прибрежную

(растительноядную) с более низким сродством гемоглобина к кислороду.

Гораздо меньше данных по биологии язя, видимо, потому что он не принадлежит к относительно ценным промысловым речным рыбам. Известно, что пища молоди язя, в основном, представлена зоопланктоном; рыбы старших возрастов питаются преимущественно бентосными насекомыми. Иногда в пище язя попадает и рыба (Никольский, 1971), т.е. при определенных условиях язь может становиться хищником. При этом несколько меняется его образ жизни, он становится более активным, что, в свою очередь, требует несколько больших затрат энергии, а следовательно, и большего потребления кислорода. Известно, что гемоглобин высокоподвижных видов рыб способен легче отдавать кислород тканям против крутого градиента O_2 . Это имеет определенное адаптивное значение, поскольку в активнорыбающих тканях рыб, как и у других позвоночных, происходит интенсивное образование лактата, АТФ, производится больше CO_2 и некоторых других кислых продуктов, которые в конечном счете понижают рН крови, вследствие чего освобождается большая часть связанного им кислорода. Вместе с этим, избыток ионов водорода, представляющих собой, по образному выражению П. Хочачка и Дж. Сомеро (1977), “отрицательный модулятор функции гемоглобина”, способствуя отдаче кислорода тканям, в то же время препятствует насыщению гемоглобина кислородом в жабрах (Weber, Campbell, 2010), что приводит к гипоксии. Однако в выборке язя присутствует две группы рыб, различные свойства гемоглобина которых позволяют популяции выжить при снижении кислорода.

Согласно прогнозам, из-за изменения климата средняя температура пресной воды вырастет на $4^{\circ}C$. Повышенная температура вызывает снижение сродства гемоглобина к кислороду, что способствует разгрузке кислорода в тканях, но может быть вредным для связывания кислорода в жабрах. С повышением температуры воды количество растворенного кислорода уменьшается, а метаболическая потребность в нем увеличивается (Val et al., 2016). При таких изменениях выживут популяции, в которых присутствует несколько групп, обладающих различными функциональными свойствами гемоглобина.

Выводы: Итак, функциональные свойства гемоглобина способны влиять на популяции рыб. В исследованной группе плотвы находились особи с разным сродством гемоглобина к кислороду. По величине P_{50} выделились две группы. В выборке язя присутствовали также две группы рыб, позволяющие популяции выжить и при потеплении, и при похолодании. Наличие в выборке леща четырех групп рыб с различными функциональными свой-

ствами гемоглобина также увеличивает возможность этой популяции выжить и при изменении температуры, и снижении кислорода в водоеме.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках темы АААА-А18-118012690123-4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Камшилов И.М.* 2001. Методика определения функциональных свойств у рыб (влияние метгемоглобина и АТФ) // Биология внутр. вод. № 1. С. 96.
- Камшилов И.М., Камшилова Т.Б.* 2019. Функциональные свойства гемоглобина леща *Abramis brama* и карася *Carassius carassius* при гипоксии // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 3. С. 369. <https://doi.org/10.1134/S0042875219020103>
- Лукьяненко В.И., Васильев А.С., Лукьяненко В.В.* 1991. Гетерогенность и полиморфизм гемоглобина рыб. Санкт-Петербург: Наука.
- Никольский Г.В.* 1971. Частная ихтиология. Москва: Наука.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. 1972. Ленинград: Наука.
- Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. 2015. Ярославль: Филигрань. ISBN 978-5-906682-31-4.
- Северцов А.С.* 2005. Теория эволюции. Москва: Владос. ISBN 5-691-01354-8.
- Строганов Н.С.* 1962. Экологическая физиология рыб. Т. I. Москва: Москов. гос. ун-т.
- Судаков Г.А.* 2012. Популяция рыб как динамическая система с элементами саморегуляции // Юг России: экология, развитие. № 7(2). С. 56. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2012-2-56-59>
- Хочачка П., Сомеро Дж.* 1977. Стратегия биохимической адаптации (Peter W Hochachka, George N. Somero Strategies of Biochemical Adaptation. Saunders, 1973) Москва: Мир.
- Яблоков А.В.* 1980. Фенетика: эволюция, популяция, признак. Научно-популярная серия АН СССР. Москва: Наука.
- Andersen Ø.* 2020. Multiplicity and Polymorphism of Fish Hemoglobins. In: Vertebrate and Invertebrate Respiratory Proteins, Lipoproteins and other Body Fluid Proteins. Eds. Hoeger U., Harris J.R. Switzerland: Springer Nature. P. 323–344. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-41769-7>
- Val A.L., Paula-Silva M. de N., Almeida-Val V.M.F., Wood C.M.* 2016. In vitro effects of increased temperature and decreased pH on blood oxygen affinity of 10 fish species of the Amazon // J. Fish Biol. V. 89. P. 264. <https://doi.org/10.1111/jfb.13009>
- Weber R.E., Campbell K.L.* 2010. Temperature dependence of haemoglobin-oxygen affinity in heterothermic vertebrates: mechanisms and biological significance // Acta Physiologica. V. 202. P. 549.

Functional Properties of Hemoglobin and Heterogeneity of Fish Populations

I. M. Kamshilov*

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

*e-mail: kim@ibiw.ru

The functional properties of hemoglobin were studied in some representatives of the populations of roach *Rutilus rutilus* L., ide *Leuciscus idus* L., and bream *Abramis brama* (L.). For the first time in the studied populations, the presence of several groups of fish with different functional properties was found, namely, in the roach population, two groups were found, ide – two groups and bream – four groups of fish, which indicates the heterogeneity of the studied fish populations in terms of these vital parameters.

Keywords: affinity of hemoglobin for oxygen, P₅₀, Bohr effect, roach *Rutilus rutilus* L., ide *Leuciscus idus* L., bream *Abramis brama* (L.), population