СОДЕРЖАНИЕ

Номер 3, 2021 Водная флора и фауна Диатомовые водоросли (Bacillariophyta) наскальных ванн островов и побережья Кандалакшского залива Белого моря С. И. Генкал. Н. В. Вехов 219 Биология, морфология и систематика гидробионтов Два новых для науки вида нематод из рода Daptonema (Nematoda, Monhysterida) из искусственных водоемов во Вьетнаме В. Г. Гагарин 226 Изменчивость кариофондов *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae) из Рыбинского водохранилища в период локального потепления климата 235 В. В. Большаков Таксономический состав и распространение чужеродных кольчужных сомов (Siluriformes: Loricariidae) в Южном Вьетнаме И. А. Столбунов, Чан Дык Зьен, Д. П. Карабанов 242 Водная микробиология Изменение численности и активности микробоценозов в зоне влияния крупного оползня на Бурейском водохранилище Л. М. Кондратьева, З. Н. Литвиненко, Д. В. Андреева, А. С. Башкурова 243 Зоопланктон, зообентос, зооперифитон Колониальные беспозвоночные в зооперифитоне водоема-охладителя ТЭЦ (Западная Сибирь) А. А. Герасимова, А. Г. Герасимов, Т. А. Шарапова 253 Ихтиология Видовое и экологическое разнообразие ихтиофауны бассейна р. Печоры А. П. Новосёлов 261 Паразитология гидробионтов Пресноводные трематоды рода Sanguinicola (Digenea: Aporocotylidae) в Европе: распространение, распределение по хозяевам, характеристики зараженности рыб и моллюсков (обзор) А. Е. Жохов, М. Н. Пугачева, Л. Г. Поддубная 271 Жизненный цикл паразита амфибий нематоды Cosmocerca ornata

286

(Nematoda: Cosmocercidae)

Н. Ю. Кириллова, А. А. Кириллов

Экологическая физиология и биохимия гидробионтов

| Отдаленные последствия действия меди и электромагнитного поля на размерно-массовые |
|--|
| показатели и активность пищеварительных гликозидаз у сеголетков плотвы Rutilus rutilus |
| И. Л. Голованова, А. А. Филиппов, Ю. В. Чеботарева, В. В. Крылов |

Методы исследования

Опыт применения интегрального индекса для оценки дестабилизационных процессов в иммунной системе рыб

В. Р. Микряков, В. Г. Терещенко, Д. В. Микряков

311

302

__ ВОДНАЯ ФЛОРА _ И ФАУНА

УДК 582.26+581.9

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ (Bacillariophyta) НАСКАЛЬНЫХ ВАНН ОСТРОВОВ И ПОБЕРЕЖЬЯ КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ

© 2021 г. С. И. Генкал^{а, *}, Н. В. Вехов^b

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

^b Российский научно-исследовательский институт природного и культурного наследия им. Д.С. Лихачева, Москва, Россия

*e-mail: genkal@ibiw.ru

Поступила в редакцию 23.04.2019 г. После доработки 23.09.2019 г. Принята к публикации 02.11.2020 г.

Изучение материалов из наскальных ванн островов и побережья Кандалакшского залива Белого моря с помощью сканирующей электронной микроскопии позволило выявить 131 таксон видового и внутривидового ранга диатомовых водорослей из 41 рода. Среди них один новый для флоры России (*Cymbopleura* cf. *angustata* var. *fontinalis* Krammer), 16 форм из 12 родов определены только до рода. Максимальное таксономическое разнообразие отмечено в оз. Надежда (38) на о. Лодейный. Наиболее распространены в исследованных водоемах *Brachysira brebissonii*, *Frustulia crassinervia*, *Nitzschia alpina*, *Tabellaria flocculosa*.

Ключевые слова: Белое море, Кандалакшский залив, наскальные ванны, планктон, диатомовые водоросли, электронная микроскопия

DOI: 10.31857/S0320965221030074

ВВЕДЕНИЕ

На севере Европейской России к интересным и малоизученным природным водоемам относятся ванны на выходах скальных пород в супралиторали, обычные на побережье и островах Белого моря. Наскальные ванны образовались в результате заполнения всевозможных выбоин и трещин талой снеговой, дождевой и морской водой. В них отсутствуют настоящие грунты, а дно представлено скальным монолитом, поэтому многие наскальные водоемы лишены какой-либо высшей растительности, даже мхов, некоторые зарастают галофильными водорослями. Литературные данные о водорослях, в частности, диатомовых наскальных ванн отсутствуют, имеются сведения о водорослях супралиторальных ванн с грунтом в виде заиленного песка с разной соленостью островов Кандалакшского (Уланова, 2004) и Онежского (Уланова, 2001) заливов Белого моря. В первой работе рассматриваются водоросли из отделов Chlorophyta и Cyanophyta, вызывающие цветение воды в ваннах, во второй – анализируется состав водорослей из отделов Chlorophyta, Cyanophyta, Bacillariophyta, Dinophyta, Euglenophyta и Xantophyta. В исследованных ваннах выявлено 88 представителей Bacillariophyta, включая пресноводные, солоновато-водные и морские виды (Уланова, 2001).

Цель работы — изучить видовой состав диатомовых водорослей наскальных ванн с использованием методов электронной микроскопии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

С 15 июля по 29 августа 1999 г. в ходе совместных работ Морской арктической комплексной экспедиции (МАКЭ-99) Российского научно-исследовательского института природного и культурного наследия им. Д.С. Лихачева и Кандалакшского государственного природного заповедника одним из авторов обследованы наскальные ванны на островах Кандалакшского залива Белого моря с разной соленостью (Вехов, 2001).

Местонахождение района исследования — 66°20′—67°10′ с.ш. и 32°30′—34°30′ в.д. Наскальные водоемы встречаются на островах с крутизной склонов >20° и конусообразными вершинами, где фактически отсутствует почвенно-растительный покров. Наибольшее количество ванн сконцентрировано на склонах скал, на вершинах их обычно меньше. Ванны на вершинах обнаружены на невысоких (до 15—20 м) и плоских остро-

вах, а также на участках береговых скал среди почти сплошных зарослей тундровоподобной растительности (Вехов, 2001). В зависимости от высотного профиля наскальные ванны по уровню солености воды четко разделяются на три группы: 1) постоянно пресноводные, лежащие выше 3-4 м над уровнем моря; слабосолоновато-водные; 2) периодически опресняющиеся (1.5–3‰) и солоновато-водные (5-7%) в течение всего безледного периода, расположены на высоте от 1.5 до 3-4 м над у.м., соленая вода поступает в них с брызгами при волнобое, а пресная стекает по скалам в виде дождевой и талой воды и из верхних водоемов при их переполнении; 3) соленые (до 10–15‰), занимающие самый нижний горизонт (0-1.5 м над уровнем моря), куда поступает в основном морская вода. Большинство наскальных ванн имеют небольшие размеры (длина 2-5 м и ширина 0.5-3.5 м). Преобладающая глубина в них 10-80 см. Иногда встречаются совсем небольшие водоемы длиной 15-25 см, шириной 5-15 см и глубиной 1-15 см. Объем воды в них ≤3-5 л, в отдельных случаях ≤1 л. Единичны обширные водоемы, достигающие в длину 8-35 м и в ширину 1-7 м, с глубиной ≤1.2—1.5 м. В пресноводных ваннах часто встречаются заросли высших водных растений (ежеголовника маленького, вахты трехлистной) и водных мхов. В период исследований температура воды в ваннах не падала в ночное время ниже 10-22°C, в дневное время достигала 13–29°C (Вехов, 2001). Поскольку ванны расположены на скалах и заполняются, главным образом, талой снеговой и дождевой водой, а также заплесками морской воды, для населяющих эти природные экотопы гидробионтов складывается специфическая обстановка. Катастрофическими для них считаются заплески соленой воды в слабосоленые водоемы и попадающие в них потоки дождевых вод, которые резко меняют соленость то в одну, то в другую сторону. По многочисленным наблюдениям, рН воды в самых разных ваннах обычно от 8 до 9 (Вехов, 2001).

Сбор материала проводили по ранее опубликованной методике (Вехов, 1974). В пределах Кандалакшкого государственного заповедника материал собран в наскальных водоемах следующих островов: о. Лодейный, оз. Надежда – 223 (здесь и далее номер пробы) (вода пресная, глубина ванны ≤2 м, присутствуют заросли макрофитов, берега слегка заболочены); о. Медвежий – 19 (вода слабосолоноватая), 24 (солоноватая), 28 (пресная), 29 (пресная), 31 (соленая), 36 (пресная, имеются мох и высшая водная растительность); о. Кемлудский – 133 (слабосолоноватая); о. Воротилиха – 101 (пресная, сильно загрязнена экскрементами птиц, "цветение" воды); о. Величаиха – 91 (слабосолоноватая, среди заболоченных приморских лугов), 237 (пресная); о. Молочница — 153 (солоноватая, загрязняемая экскрементами

птиц), 233 (солоноватая, загрязняемая экскрементами птиц); о. Большой Седловатый — 236 (пресная, сильно загрязненная экскрементами птиц); о. Микков — 195 (пресная), 242 (пресная); о. Кивреиха — 193 (пресная, с мхом); о. Наумиха — 203 (солоноватая), 204 (солоноватая). Вне заповедника расположены острова Плоская Двинская Луда — 131 (слабосолоноватая), 138 (слабосолоноватая), 139 (пресная ванна, среди тундры), 143 (пресная), 146 (пресная); безымянный остров к западу от о. Кастьян — 199 (слабосолоноватая), 231 (пресная); о. Кастьян — 148 (пресная), 237 (пресная).

Освобождение створок диатомей от органических веществ проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты водорослей исследовали в сканирующем электронном микроскопе JSM-25S.

При определении водорослей использовали современные систематические сводки и определители (Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991a, 1991b; Lange-Bertalot, Moser, 1994, Lange-Bertalot et al., 2011; Lange-Bertalot, Metzeltin, 1996; Krammer, 1997a, 1997b, 2000, 2002, 2003; Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Reichardt, 1999; Lange-Bertalot, 2001; Levkov, 2009; Levkov et al., 2013).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Был выявлен 131 таксон диатомовых водорослей: Achnanthes brevipes Agardh — 19 (номер пробы соответствует таковому в разделе "Материал и методы"); Amphipleura rutilans (Trentepohl) Cleve — 19, 29, 133, 146, *Brachysira brebissonii* Ross – 36, 131, 133, 139, 146, 153, 223; *B. neoexilis* Lange-Bertalot – 36; B. procera Lange-Bertalot et Moser – 19, 24, 28, 36, 91, 133, 138, 144, 146, 223; Cavinula cocconeiformis (Gregory ex Greville) D.G. Mann et Stickle – 28, 138; Cavinula species – 91; Chamaepinnularia begerii (Krasske) Lange-Bertalot – 36; C. krookiformis (Krammer) Lange-Bertalot et Krammer – 24, 91, 144; C. krookii (Grunow) Lange-Bertalot et Krammer – 31, 146; Cocconeis euglypta Ehrenberg - 153; C. neodiminuta Krammer -24; C. placentula Ehrenberg -24, 233; C. scutellum Ehrenberg – 28, 133, 144, 153, 203, 242; Ctenophora pulchella (Ralfs ex Kützing) D.M. Williams et Round -19, 36, 131, 139, 204, 242;Encyonema cesatii (Rabenhorst) Krammer – 138; E. lunatum (W. Smith) V. Heurck – 19; E. microcephala (Grunow) Krammer – 24; E. neogracile Krammer et Lange-Bertalot var. *neogracile* – 136; *E. neogracile* var. tenuipunctata Krammer - 133, 153; E. pergracile Krammer – 223; E. silesiacum (Bleisch) D.G. Mann – 36; Encyonema species – 195; E. supergracile Krammer et Lange-Bertalot – 28; E. vulgare Krammer – 101, 223; Encyonopsis species – 242; Epithemia adnata (Kützing) Brébisson – 133; Eunotia bilunaris (Ehrenberg) Schaarschmidt – 195, 242; E. cf. curtagrunowii Nörpel-Schempp et Lange-Bertalot – 138, 242; E. eu-

rycephala (Grunow) Nörpel-Schempp et Lange-Bertalot - 223; E. ewa Lange-Bertalot et Witkowski - 36, 138: E. flexuosa (Brébisson ex Kützing) Kützing – 133. 223; E. islandica Oestrup — 36; E. julma Lange-Bertalot – 133, 223; E. minor (Kützing) Grunow – 223; E. neoscandinavica Lange-Bertalot et Witkowsky – 36: E. palatina Lange-Bertalot et Krieger – 199: E. cf. pseudoflexuosa Hustedt – 223; E. scandiorussica Kulikovskiy, Lange-Bertalot, Genkal et Witkowsky -133; *E. tetraodon* Ehrenberg – 223; *Fragilaria austriaca* (Grunow) Lange-Bertalot – 146; *F. capucina* Desmazierès -36; F. exiguiformis Lange-Bertalot -24, 36, 131, 138, 223; F. famelica (Kützing) Lange-Bertalot – 91, 136, 139, 144; *F. rumpens* Kützing – 146; *F.* species – 19, 24, 28, 91, 101, 133, 138, 146, 153, 233; Frustulia crassinervia (Brébisson) Lange-Bertalot et Krammer – 19, 28, 36, 91, 131, 133, 143, 144, 148, 153, 203, 223, 242; F. saxonica Rabenhorst – 19; Gomphonema cf. vibrio Ehrenberg – 195; G. brebissonii Kützing – 36, 223; G. hebridense Gregory – 19, 36; G. cf. lateripunctatum Reichardt et Lange-Bertalot – 131; G. micropus Kützing - 36, 146; G. parvulum (Kützing) Kützing – 138, 195; *Grammatophora marina* (Lyngbye) Kützing – 24; *Halamphora granulata* (Gregory) Levkov -24; *H. cof*faeaformis (Agardh) Levkov – 19, 24, 139; Humidophila perpusilla (Grunow) Lowe, Kociolek, Johansen, Van de Vijver, Lange-Bertalot et Kopalova -36; Hygroperta balfouriana (Grunow ex Cleve) Krammer et Lange-Bertalot – 36; *Lacustriella lacustris* (Gregory) Lange-Bertalot et Kulikovskiy – 91; Luticola species – 133; Mastogloia cf. elliptica (Agardh) Cleve – 19, 133; Mastogloia species – 133; Melosira species – 223; Meridion circulare (Greville) C. Agardh – 223; Navicula exilis Kützing – 144; N. libonensis Schoemann – 91; N. margalithii Lange-Bertalot – 91; N. menisculus Schumann – 144; N. oblonga Kützing – 242; N. radiosa Kützing – 28, 195; N. cf. reichardtiana Lange-Bertalot -19: N. salinarum Grunow -19, 91: N. cf. vulpina Kützing -91, 223; N. species 1-24; N. species 2-19; Neidium ampliatum (Ehrenberg) Krammer – 133, 223; N. iridis (Ehrenberg) Cleve – 223; N. species – 133; *Nitzschia alpina* Hustedt – 19, 24, 28, 131, 133, 144, 146, 195, 223; N. gracilis Hantzsch – 223; N. homburgensis Lange-Bertalot – 19; N. inconspicua Grunow – 195; N. intermedia Hantzsch ex Cleve et Grunow -91; N. lanceolata W. Smith -24; N. nana Grunow -91; N. subtilis Grunow -91; N. species 1-144; N. species 2-19; Paralia sulcata (Ehrenberg) Cleve - 242; Parlibellus species - 24; Pinnuavis elegans (W. Smith) Okuno – 91; Pinnularia aestuarii Cleve – 223; P. birnirkiana Patrick et Freese – 28; P. brebissonii (Kützing) Rabenhorst – 153; P. crucifera Cleve-Euler – 223; P. eifelana (Krammer) Krammer – 223; P. ilkaschoenfelderae Krammer – 223; P. intermedia (Lagerstedt) Cleve – 28; P. cf. lokana Krammer – 223; P. macilenta Ehrenberg – 223; P. microstauron (Ehrenberg) Cleve -28, 36; *P. neomajor* Krammer -28,223; P. notabilis Krammer – 36, 144; P. oriunda Krammer – 133; P. rabenhorstii (Grunow) Krammer – 242;

P. septentrionalis Krammer -133, 223; P. species 1-131;P. species 2-242; P. spitsbergensis Cleve -36; P. stomatophora (Grunow) Cleve - 223; P. subrupestris Krammer – 36; *P. tirolensis* (Metzeltin et Krammer) Krammer – 19, 133; P. viridis (Nitzsch) Ehrenberg – 91, 223; Planothidium delicatulum (Kützing) Round et Bukhtiyarova – 24; P. frequentissimum (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot – 144; *Planothidium* species 1 – 19, 138, 203; *P.* species 2 – 203; *Pseudostaurosira ellip*tica (Schumann) Edlund, Morales et Spaulding – 91, 223, 237; Rhoicosphenia abbreviata (Agardh) Lange-Bertalot – 195; Rhopalodia gibba (Ehrenberg) O. Müller – 223; Rossithidium pusillum (Grunow) Round et Bukhtiyatova – 138, 223; Sellaphora parapupula Lange-Bertalot — 223; Stauroneis anceps Ehrenberg — 19, 91, 242; S. phoenicenteron (Nitzsch) Ehrenberg – 91, 223; Staurosira construens Ehrenberg – 223; Stenopterobia anceps (Lewis) Brébisson ex V. Heurck – 153; S. curvula (W.Smith) Krammer – 223; Tabellaria flocculosa (Roth) Kützing – 19, 36, 131, 133, 138, 139, 144, 146, 223; Tabularia fasciculata (Agardh) D.M. Williams et Round – 24, 144; Ulnaria acus (Kützing) Aboal — 131.

Ниже приводится краткий диагноз экологии и распространения с иллюстрациями новых видов для флоры России, а также форм, определенных только до рода.

Cavinula sp. (рис. 1a). Створка длиной 44.4 мкм, шириной 11 мкм, штрихов 16 в 10 мкм.

Encyonema sp. (рис. 1б). Створка длиной 34 мкм, шириной 7.8 мкм, штрихов 11 в 10 мкм.

Encyonopsis sp. (рис. 1в). Створка длиной 42.8 мкм, шириной 9.3 мкм, штрихов 11 в 10 мкм.

Fragilaria sp. (рис. 1г). Створка длиной 47 мкм, шириной 4.3 мкм, штрихов 9 в 10 мкм.

Halamphora granulata (Gregory) Levkov (рис. 1д). Створка длиной 42.8 мкм, шириной 10 мкм, штрихов 8 в 10 мкм.

Luticola sp. (рис. 1e). Створка длиной 40 мкм, шириной 13.3 мкм, штрихов 11 в 10 мкм.

Mastogloia sp. (рис. 1ж). Створка длиной 48.6 мкм, шириной 24.3 мкм, штрихов 13 в 10 мкм.

Melosira sp. (рис. 13). Створка диаметром 32.2 мкм, штрихов 28 в 10 мкм.

Navicula sp. 1 (рис. 1и). Створка длиной 11.4 мкм, шириной 5.4 мкм, штрихов 12 в 10 мкм.

N. sp. 2 (рис. 1к). Створка длиной 20 мкм, шириной 5.3 мкм, штрихов 14 в 10 мкм.

Nitzschia sp. 1 (рис. 2a). Створка длиной 38.6 мкм, шириной 4 мкм, фибул 14 в 10 мкм, штрихов 21 в 10 мкм.

N. sp. 2 (рис. 2б). Створка длиной 25.7 мкм, шириной 2.8 мкм, фибул 11 в 10 мкм, штрихов 20 в 10 мкм.

Parlibellus sp. (рис. 2в). Створка длиной 37.8 мкм, шириной 10 мкм, штрихов 11 в 10 мкм.

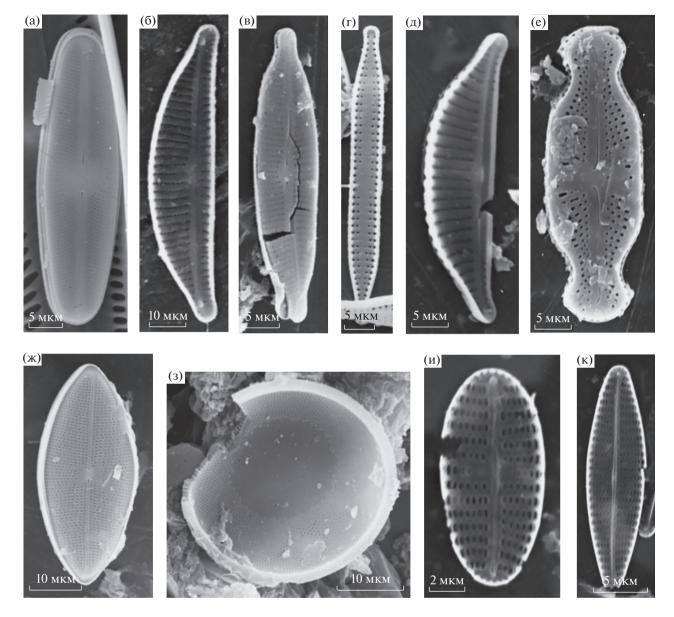


Рис. 1. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): a - Cavinula sp., b - Encyonema sp., b - Encyonema sp., c - Fragilaria sp., c - Halamphora granulata, c - Luticola sp., c - Mastogloia sp., c - Mastog

Pinnularia sp. 1 (рис. 2г). Створка длиной 44.3 мкм, шириной 3.6 мкм, штрихов 12 в 10 мкм.

 $\it P. \rm sp.~2$ (рис. 2д). Створка длиной 94 мкм, шириной 8.8 мкм, штрихов 6 в 10 мкм.

Planothidium sp. 1 (рис. 2e-23). Створка длиной 17-21.4 мкм, шириной 7-7.8 мкм, штрихов 11-13 в 10 мкм.

P. sp. 2 (рис. 2и). Створка длиной 15.4 мкм, шириной 7.3 мкм, штрихов 10 в 10 мкм.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В исследованных наскальных ваннах отмечен 131 таксон диатомовых водорослей 41 рода, из них

только *Melosira* species и *Paralia sulcata* относятся к классу Centrophyceae, остальные — к Pennatophyceae. Наиболее богатыми в таксономическом плане оказались роды *Pinnularia* (22), *Navicula* s.l. (20) и *Eunotia* (13). Преобладали пресноводные виды, выявлено лишь незначительное число морских форм (*Achnanthes brevipes, Cocconeis scutellum, Halamphora granulata, Paralia sulcata*). Преобладание пресноводных видов в ваннах с разной соленостью свидетельствует о том, что, вероятно, водоросли этой группы эврибионтны и наиболее приспособлены к условиям нестабильной солености, такой же точки зрения придерживается и А.А. Уланова (2001). В супралиторальных ваннах

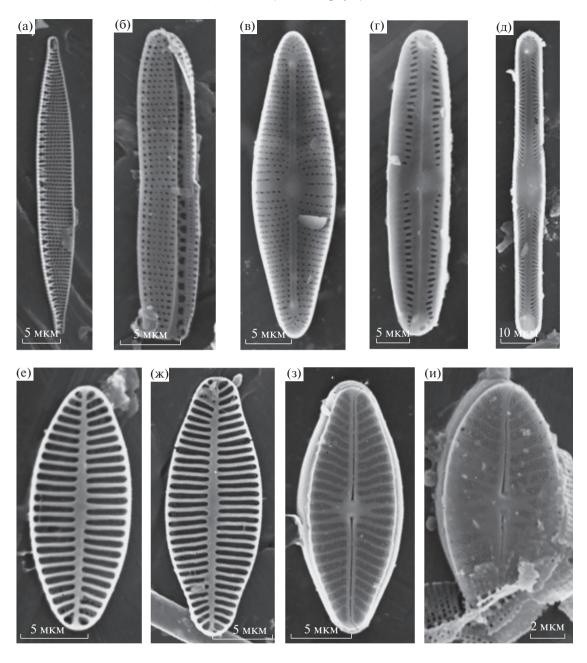


Рис. 2. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): a-Nitzschia sp. 1, b-N. sp. 2, b-Parlibellus sp., b-P remularia sp. 1, b-P sp. 2, b-P sp. 3, b-P sp. 4, b-P sp. 3, b-P sp. 4, b-P sp. 4,

с грунтом в виде заиленного песка на о. Большой Соловецкий выявлено 88 видов и разновидностей Васіllагіорһуtа из 40 родов и значительно больше (9) представителей центрических диатомовых водорослей (Уланова, 2001), чем в исследованных нами наскальных ваннах. Наибольшее число таксонов отмечено в тех же родах — Eunotia (9), Navicula (8) и Pinnularia (5), при этом треть из них относится к морским и солоновато-водно-морским видам (Уланова, 2001). В исследованных нами пробах встречались виды, которые обычны для

Белого моря, включая и Кандалакшский залив: Achnanthes brevipes, Cocconeis scutellum, Melosira sulcata, Ctenophora pulchella, Grammatophora marina, Mastogloia elliptica, Navicula menisculus, Stauroneis anceps, Tabellaria flocculosa, Tabularia fasciculata, Ulnaria acus (Мейер, 1938; Забелина, 1939; Петров, 1967; Сарухан-Бек и др., 1991; Сергеева, 1991; Уланова, 2001, Житина, Федоров, 2003; Георгиев, 2010). В перечисленных публикациях приводится Tabellaria fenestrata (Lyngbye) Кützing, однако, этот вид мы свели в синонимику к Tabellaria flocculosa

(Genkal, Chekryzheva, 2016). Максимальное таксономическое разнообразие Bacillariophyta выявлено в оз. Надежда (проба 223) — 38 видов, в некоторых пробах (19, 36, 91, 133) - 19-22, в большинстве случаев (29, 31, 101, 136, 139, 153, 193, 199, 203, 204, 233, 237) отмечено от одного до нескольких видов водорослей. В двух пробах (231 и 236) диатомовые отсутствовали. Наиболее частыми были Brachysira brebissonii, Frustulia crassinervia, Nitzschia alpina, Tabellaria flocculosa. В супралиторальных ваннах с грунтом в виде заиленного песка широко встречались другие виды: Achnanthes hauckiana, Cocconeis placentula, Fragilaria pinnata var. elliptica, Frustulia rhomboides, Mastogloia elliptica, Navicula peregrina, Staurosira constriens, Staurosiella pinnata (Уланова, 2001), хотя большинство из них обнаружены и в наскальных ваннах. Явной корреляции между соленостью воды и числом видов не выявлено: в ваннах с пресной водой зафиксировано от 0 до 38 таксонов, со слабосолоноватой от 8 до 19, с солоноватой — от 1 до 15.

Выводы. По результатам первого электронномикроскопического изучения диатомовых водорослей наскальных ванн островов и побережья Кандалакшского залива Белого моря зафиксирован 131 таксон Bacillariophyta из 41 рода и 16 форм, определенных только до рода. Наиболее богатыми в таксономическом плане были роды Pinnularia (22), Navicula s.l. (20) и Eunotia (13). Наибольшее число видов и разновидностей выявлено в оз. Надежда (38) на о. Лодейный, в большинстве наскальных ванн отмечено от одного до нескольких таксонов. Среди обнаруженных представителей Bacillariophyta преобладают пресноводные виды, четкой корреляции между соленостью воды и числом таксонов не найдено. Наиболее распространены в исследованных водоемах Brachysira brebissonii, Frustulia crassinervia, Nitzschia alpina и Tabellaria flocculosa.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственных заданий по теме "Систематика, разнообразие и филогения водных автотрофных организмов России и других регионов мира" (№ AAA-A18-118012690095-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балонов И.М. 1975. Подготовка водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. Москва: Наука.
- Вехов Н.В. 1974. Особенности зоопланктона наскальных ванн островов Белого моря // Биология Белого моря. Москва: Изд-во МГУ. Т. 4. С. 49.
- *Вехов Н.В.* 2001. Ракообразные наскальных ванн островов и побережья Кандалакшского залива Белого моря // Биология внутренних вод. № 3. С. 20.

- Георгиев А.А. 2010. Эпифитные диатомовые водоросли макрофитов пролива Великая Салма (Кандалакшский залив, Белое море): Автореф. дис. ... на соискание уч. ст. к.б.н. Москва.
- *Житина Л.С., Федоров В.Д.* 2003. Ледово-планктонные водоросли прибрежья Белого моря // Вест. Моск. ун-та. Сер. 16. № 1. С. 24.
- Забелина М.М. 1939. Диатомовые водоросли грунтов Белого моря в районе Малой Пирью-губы // Труды Гос. гидролог. ин-та. Вып. 8. С. 183.
- Мейер К.И. 1938. Материалы по флоре водорослей Белого моря. Работы по биологии и химии морских организмов. Т. VII. Москва: Издание Всерос. НИИ рыбн. хоз-ва и океанограф. С. 5.
- Петров Ю.Е. 1967. Синезеленые и диатомовые водоросли литорали Большого Соловецкого острова (Белое море) // Новости систематики низших раст. С. 15.
- Сарухан-Бек К.К., Радченко И.Г., Кольцова Т.И. 1991. Фитопланктон губы Чупа (Кандалакшский залив Белого моря) // Исследования фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. Москва: Гидрометеоиздат. С. 111.
- Сергеева О.М. 1991. Распределение фитопланктона в бассейне Белого моря в июле 1072 г. и в августе 1983 г. // Исследования фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. Москва: Гидрометеоиздат.
- Уланова А.А. 2001. Водоросли литоральных и суплиторальных ванн острова Большой Соловецкий (Белое море) // Бот. журн. Т. 86. № 5. С. 45.
- Уланова А.А. 2004. Водоросли, вызывающие "цветение" суплиторальных ванн на островах Кандалакшского залива Белого моря // Бот. журн. Т. 89. № 1. С. 42.
- Genkal S.I., Chekryzheva T.A. 2016. To morphology and taxonomy of Tabellaria flocculosa (Bacillariophyta) // Экология, морфология и систематика водных растений. Тр. Инст. биол. внутр. вод РАН. Вып. 76(79). С. 5.
- Krammer K. 1997a. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 1: Allgemeines und Encyonema part. // Bibl. Diatomologica. Bd 36. S.1.
- Krammer K. 1997b. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 2: Encyonema part., Encyonopsis und Cymbellopsis // Bibl. Diatomologica. Bd 37. S. 1.
- Krammer K. 2000. Diatoms of Europe. V. 1: Pinnularia.
- Krammer K. 2002. Diatoms of Europe. V. 3: Cymbella.
- Krammer K. 2003. Diatoms of Europe. Cymbopleura, Delicata, Navicymbula, Gomphocymbellopsis, Afrocymbella. V. 4.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1986. Teil 1: Naviculaceae // Die Süsswasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: Gustav Fischer. Bd 2/1. S. 1.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1988. Bacillariophyceae. Teil. 2: Epithemiaceae, Bacillariaceae, Surirellaceae // Die Süsswasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: Gustav Fischer. Bd 2/3.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991a. Bacillariophyceae. Teil. 3: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // Die

- Süsswasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: Gustav Fischer. Bd 2/3.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991b. Bacillariophyceae. Teil 4: Achnanthaceae, Kritische Erganzungen zu Navicula (Lineolatae) und Gomphonema // Die Süsswasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: Gustav Fischer. Bd 2/4.
- Lange-Bertalot H. 2001. Diatoms of Europe. Navicula sensu stricto, 10 genera separated from Navicula sensu lato // Frustulia. V. 2.
- Lange-Bertalot H., Genkal S.I. 1999. Diatoms from Siberia.I: Islands in the Arctic Ocean (Yugorsky-Shar Strait) // Iconographia Diatomologica. V. 6.
- Lange-Bertalot H., Moser G. 1994. Brachysira-Monographie der Gattung. Wichtige indicator-species für das

- gewässer-monitoring und *Naviculadicta* nov. gen. Ein lösungsvorschlag zu dem problem *Navicula* sensu lato onhe *Navicula* sensu stricto // Bibliotheca Diatomologica. Bd 29. S. 1.
- Lange-Bertalot H., Metzeltin D. 1996. Indicators of oligotrophy // Iconographia Diatomologica. Bd 2. P. 1.
- Lange-Bertalot H., Bak M., Witkowski A. 2011. Diatoms of Europe. Eunotia and some related genera. V. 6.
- Levkov Z. 2009. Diatoms of Europe. V. 5. P. 1.
- Levkov Z., Metzeltin D., Pavlov A. 2013. Diatoms of Europe. V. 7. P. 1.
- Reichardt E. 1999. Zur revision der gattung Gomphonema // Iconographia Diatomologica. V. 8. S. 1.

Diatom Algae (Bacillariophyta) in Rock Pools on Islands and Shore of the Kandalaksha Gulf, White Sea

S. I. Genkal^{1, *} and N. V. Vekhov²

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

²Likhachev Russian Research Institute of Cultural and Natural Heritage, Moscow, Russia

*e-mail: genkal@ibiw.ru

A total of 131 taxa of specific and intraspecific rank of diatom algae from 41 genera have been recorded during this scanning electron microscopy study of material from several rock pools on islands and shore of the Kandalaksha Gulf, White Sea. Among them 16 forms from 12 genera have been identified only to the genus level. The highest taxonomic variability has been recorded in Lake Nadezhda (38) on Lodeiny Island. The following species are the most widespread in the waterbodies under study: *Brachysira brebissonii*, *Frustulia crassinervia*, *Nitzschia alpina*, *Tabellaria flocculosa*.

Keywords: Kandalaksha Gulf, White Sea, rock pools, plankton, diatom algae, electron microscopy

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 595.132

ДВА НОВЫХ ДЛЯ НАУКИ ВИДА НЕМАТОД ИЗ РОДА *Daptonema* (Nematoda, Monhysterida) ИЗ ИСКУССТВЕННЫХ ВОДОЕМОВ ВО ВЬЕТНАМЕ

© 2021 г. В. Г. Гагарин*

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

*e-mail: gagarin@ibiw.ru

Поступила в редакцию 17.03.2020 г.
После доработки 26.03.2020 г.
Принята к публикации 24.06.2020 г.

Приведено иллюстрированное описание двух новых для науки видов нематод рода *Daptonema* Cobb, 1920: *D. lutosum* sp. n. и *D. stagnalis* sp. n., обнаруженных в искусственных водоемах для выращивания креветок во Вьетнаме. *D. lutosum* sp. n. по строению спикулярного аппарата и размерам тела близка к *D. borealis* Gagarin, 2020 и *D. dihystera* Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2005. От первого вида она отличается более длинными внешними губными щетинками, дальше от переднего конца тела расположенными фовеями амфидов, более короткими спикулами и наличием задней матки у самок, от второго вида — более коротким фаринксом, более длинными внешними губными щетинками, дальше от переднего конца тела расположенными фовеями амфидов и более длинными терминальными щетинками на кончике хвоста. *D. stagnalis* sp. n. по строению спикулярного аппарата и размерам тела более всего близка к *D. dihystera* и *D. lutosum* sp. n. От обоих видов отличается более толстым телом, менее стройным хвостом и отсутствием задней матки у самок. Дана таблица основных морфометрических признаков у самцов валидных видов, входящих в видовую группу "swalbardensis" рода *Daptonema*.

Ключевые слова: Вьетнам, искусственные водоемы, Daptonema lutosum sp. n., Daptonema stagnalis sp. n.

DOI: 10.31857/S0320965221030062

ВВЕДЕНИЕ

Изучение фауны свободноживущих нематод водоемов и водотоков Вьетнама началось ~15 лет назад в связи с составлением банка данных по гидрофауне водоемов и водотоков Вьетнама. В последние годы в стране ведутся широкомасштабные исследования по фауне этой группы червей в разных водоемах.

Цель работы — иллюстрированное описание нового рода и двух новых для науки видов свободноживущих нематод.

Сокращения: в.г.щ. — длина внешних губных щетинок, мкм; в.г.щ., % — отношение длины внешних губных щетинок к ширине области губ, выраженное в процентах; ш. губ. — ширина области губ, мкм; до амф. — расстояние фовей амфид до переднего конца тела, мкм; руль. — длина рулька, мкм; спик. — длина спикул, мкм; a — отношение длины тела к ее ширине; b — отношение длины тела к длине фаринкса; c — отношение длины тела к длине хвоста; c — отношение длины тела к иирине тела в области ануса или клоаки; L — длина тела; V, % — отношение расстояния от вульвы до переднего конца тела к длине тела, выраженное в процентах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для работы послужили 24 пробы нематод, отобранные в марте 2017 г. сотрудниками Института экологии и биологических ресурсов Вьетнамской Академии наук и технологий (г. Ханой, Вьетнам) в грунте искусственных водоемов для выращивания креветок. Водоемы расположены в провинции Куанг Нинь (Qung Ninh) на побережье Южно-Китайского моря, их площадь $1000-12000 \text{ м}^2$. Дно водоемов густо заросло травами Halophila beccarii Ascherso, 1871 и Ruppia maritime L., 1953. Пробы отбирали на глубине 0.3-0.7 м с помощью пластмассового цилиндра диаметром 3.5 см, длиной 10 см и промывали через сачок из газа с диаметром ячеи 0.08 мм. Далее их фиксировали горячим $(60-70^{\circ}\text{C})$ 4%-ным раствором формалина. После пробы помещали в емкость объемом 200 мл, добавляли раствор Ludox-TM 50 (1:1) и центрифугировали 5 раз по 40 мин. Нематод переводили в чистый глицерин по общепринятой методике (Зиновьева, 2006), затем

Таблица 1. Морфометрическая характеристика Daptonema lutosum sp. n.

| Признак | | | Паратипы | | | |
|--|--------------|------|-----------|------------|--|--|
| 11pnonux | Голотип б | 1.7 | 3 9 | 2 9 | | |
| | O | 1♂ | min-max | среднее | | |
| L, mkm | 830 | 760 | 661-732 | 699 | | |
| a | 19 | 17 | 14-16 | 15 | | |
| b | 6.7 | 6.3 | 5.3-5.9 | 5.6 | | |
| c | 7.0 | 6.6 | 6.1-6.8 | 6.6 | | |
| <i>c</i> ' | 3.8 | 3.7 | 3.2-4.7 | 3.8 | | |
| V, % | _ | _ | 61.4-64.4 | 62.7 | | |
| Ширина области губ, мкм | 14 | 13.5 | 13.0-15.5 | 14 | | |
| Ширина тела, мкм: | | | | | | |
| в его среднем отделе | 44 | 44 | 42-53 | 46 | | |
| в области ануса или клоаки | 31 | 31 | 29-34 | 31 | | |
| Длина, мкм: | | | | | | |
| внешних губных щетинок | 9.0 | 8.0 | 8.5-10.5 | 9.5 | | |
| фаринкса | 124 | 119 | 119-128 | 124 | | |
| хвоста | 119 | 114 | 119-128 | 122 | | |
| спикул (по дуге) | 46 | 45 | _ | _ | | |
| рулька | 20 | 19 | _ | _ | | |
| Расстояние, мкм: | | | | | | |
| от переднего конца тела до фовеи амфидов | 14 | 13 | 14 | 15 | | |
| от переднего конца фаринкса до вульвы | _ | _ | 292-349 | 313 | | |
| от переднего конца фаринкса до клоаки | 587 | 527 | _ | _ | | |
| от вульвы до ануса | _ | _ | 136-158 | 150 | | |

монтировали в капле глицерина на предметных стеклах и опечатывали кольцом из парафин-воска. Для измерения особей, определения червей, фотографирования и изготовления рисунков использовали световой микроскоп Nicon Eclipse 80i, оборудованный принадлежностями для наблюдения методом ДИК-контраста, цифровой камерой Nikon DS-Fil и ПК, оснащенной программой NIS-Elements D 3.2 для анализа и документирования.

В пробах обнаружены новые для науки виды нематод. Ниже приведены описание и иллюстрации двух новых для науки видов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Описание новых видов

Отряд Monhysterida Filipjev, 1929. Семейство Xyalidae Chitwood, 1951. Род *Daptonema* Cobb, 1920.

Daptonema lutosum Gagarin sp. n. (рис. 1 и 2).

 голотипа хранится во Вьетнамском национальном музее природы (г. Ханой, Вьетнам). Препараты паратипов хранятся в коллекции нематод отдела нематологии Института экологии и биологических ресурсов Вьетнамской академии наук и технологии (г. Ханой, Вьетнам).

Местонахождение. Северный Вьетнам, Quang Ninh Province, На Dong, пруды для выращивания креветок. Координаты: $21^{\circ}16'45''-21^{\circ}16'76''$ с.ш., $107^{\circ}23'65''-107^{\circ}23'91''$ в.д. Глубина 0.5 м. Грунт — ил с дерном, соленость воды 16.8-18.0%.

О п и с а н и е. Морфометрическая характеристика голотипа и паратипов приведена в табл. 1.

С а м е ц. Сравнительно толстые черви среднего размера. Передний конец тела слегка сужен. Кутикула кольчатая. Соматические щетинки короткие и редкие. Шесть внутренних губных сенсилл в форме мелких папилл. Шесть внешних губных папилл и четыре головные сенсиллы в форме тонких щетинок. Длина внешних губных щетинок равна 8—9 мкм (59—64% ширины области губ). Головные щетинки немного короче. Перед фовеей амфидов расположены шейные щетинки длиной 11—12 мкм. Хейлостома сравнительно маленькая. Фарингостома слабо выражена

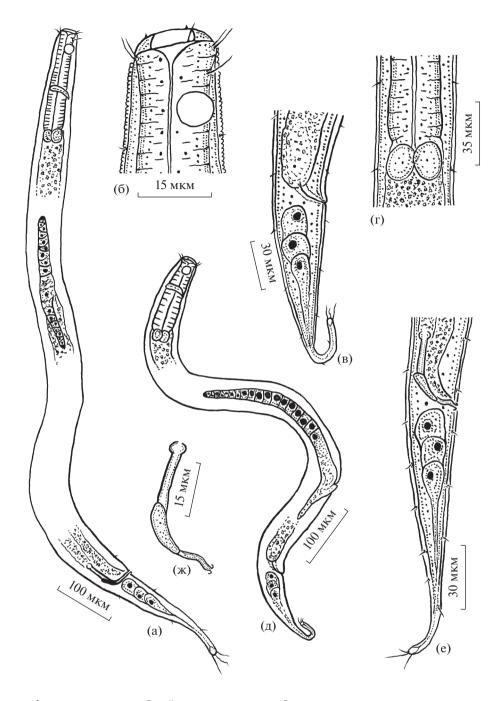


Рис. 1. *Daptonema lutosum* sp. п.: а, д — общий вид самца и самки; б — голова самца; в, е — хвост самки и самца соответственно; г — тело в области заднего конца фаринкса; ж — спикула и рулёк.

в форме мелкой воронки с тонкими, не кутикулизированными стенками. Фовеи амфидов в форме круга диаметром 7.5—8.0 мкм (38—40% ширины тела на данном уровне), расположены на расстоянии 13—14 мкм от переднего конца тела. Фаринкс мускулистый, слегка расширяется к своему основанию. Кардий маленький, вдается в просвет средней кишки. Вокруг кардия расположены три крупные овальные образования, имеющие зерни-

стую структуру. Ренетта и ее экскреторная пора не обнаружены.

Семенников два, противопоставленные. Передний семенник прямой, расположен слева от кишки, задний — загнут, более короткий и расположен справа от кишки. Спикулы тонкие, вентрально изогнуты, с головкой. Дистальный конец спикул дважды изогнут и вооружен двумя когтевидными отростками. Длина спикул в полтора

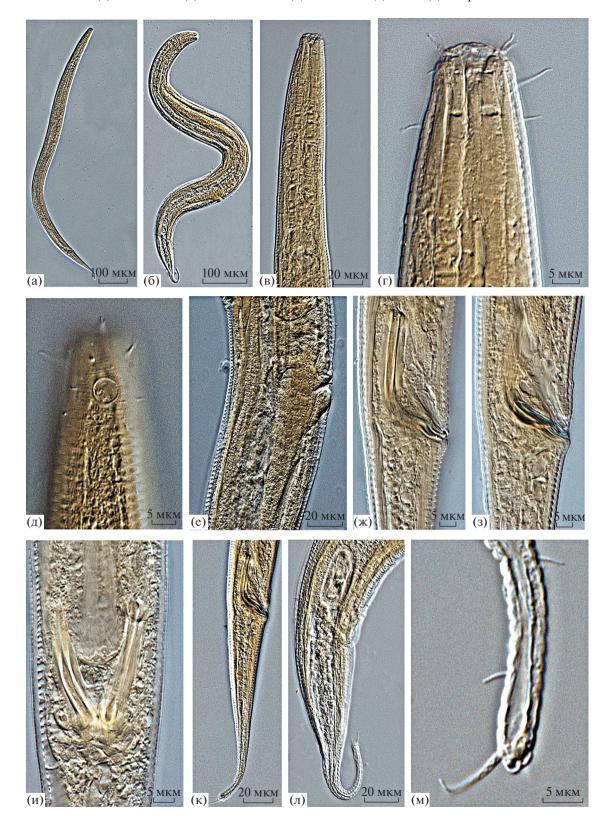


Рис. 2. Самец (а, в, г, д, ж, з, и, к, м) и самка (б, е, л) *Daptonema lutosum* sp. n.: а, б — общий вид; в — передний конец тела; г, д — голова; е — тело в области вульвы; ж, з, и — тело в области клоаки; к, л — хвост, м — терминус хвоста.

раза больше диаметра тела в области клоаки. Рулек длиной 19—20 мкм в форме овального "жёлоба", охватывающего тела спикул. Преклоакальные супплементарные органы не обнаружены. Хвост удлиненно-конический, постепенно сужается. Три каудальные железы и спиннерета хорошо развиты. Терминальные щетинки на хвосте длиной 9—10 мкм.

Самка. По общей морфологии подобны самцам. Передний конец сужен. Шесть внутренних губных сенсилл в форме папилл. Шесть внешних губных сенсилл и четыре головные сенсиллы в форме щетинок. Длина внешних губных щетинок 8.5—10.5 мкм. Головные щетинки немного короче. Фарингостома в форме мелкой воронки с тонкими стенками. Фовеи амфидов в форме круга диаметром 7.0-7.5 мкм, находятся на расстоянии 14—15 мкм от переднего конца тела. Фаринкс мускулистый. Вокруг кардия расположены три овальные железы. Длина ректума равна диаметру тела в области ануса. Яичник один, передний, прямой, сравнительно длинный, расположен слева от средней кишки. Вульва постэкваториальная, в форме поперечной щели. Губы вульвы не склеротизированы, но чуть выступают за контуры тела. Вагина сравнительно короткая, но с толстыми стенками. Имеется задняя матка длиной 52-80 мкм. Обе матки заполнены спермиями. Сформировавшихся яиц в матках не наблюдалось. Хвост удлиненно-конический, постепенно сужающийся. Каудальные железы хорошо развиты и открываются общим протоком. Три каудальные щетинки на кончике хвоста сравнительно длинные (8-11 мкм).

Дифференциальный диагноз. По форме и строению спикулярного аппарата и по размерам тела новый вид наиболее близок к $D.\ bo$ realis Gagarin, 2020 и D. dihystera Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2005. От первого вида отличается более длинными внешними губными щетинками (длина 8-9 мкм, 59-64% ширины области губ против 4.5-5.2 мкм длины, 28-30% ширины области губ у D. borealis), дальше от переднего конца тела расположенными фовеями амфидов (на расстоянии 13—14 мкм, против 7.0—7.6 мкм у *D. borealis*), более короткими спикулами (длиной 45–46 мкм против 50-52 мкм у *D. borealis*) и наличием у самок задней матки (у самок D. borealis задняя матка отсутствует) (Gagarin, 2020). От *D. dihystera* новый вид отличается относительно более коротким фаринксом у самцов (b = 6.3-6.7 против b = 4.5-5.3у *D. dihystera*), более длинными внешними губными щетинками (длиной 8-9 мкм, 59-64% ширины области губ против 6.5-7.0 мкм и 39-40% ширины области губ), дальше от переднего конца терасположенными фовеями амфидов (на расстоянии 13-15 мкм против 7-11 мкм у *D. dihys*tera), а также более длинными терминальными щетинками на кончике хвоста (длиной 8–11 мкм

против 2-3 мкм у *D. dihystera*) (Гагарин, Нгуен Ву Тхань, 2005).

Этимология. Видовое название означает "иловый", "из ила".

Daptonema stagnalis sp. n. (рис. 3 и 4).

Материал. Голотип д, инвентарный номер препарата НД 3.2.2; паратипы: 2дд, 1Q. Препарат голотипа хранится во Вьетнамском национальном музее природы (г. Ханой, Вьетнам). Препараты паратипов хранятся в коллекции нематод отдела нематологии Института экологии и биологических ресурсов Вьетнамской академии наук и технологии (г. Ханой, Вьетнам).

Местонахождение. Северный Вьетнам, Quang Ninh Province, На Dong, пруды для выращивания креветок. Координаты: $21^{\circ}16'45''-21^{\circ}16'76''$ с.ш., $107^{\circ}23'65''-107^{\circ}23'91''$ в.д. Глубина 0.5 м. Грунт — ил с дерном, соленость воды 16-18%.

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

С а м е ц. Сравнительно толстые черви среднего размера. Передний конец тела сужен. Кутикула кольчатая. Ее толщина в среднем отделе тела равна 1.5 мкм. Соматические щетинки короткие и редкие. Шесть внутренних губных сенсилл в форме мелких папилл. Шесть внешних губных сенсилл и четыре головные сенсиллы в форме щетинок. Длина внешних губных щетинок равна 9— 10 мкм (53–55% ширины области губ). Длина головных щетинок несколько меньше. Шейные щетинки длиной 10-12 мкм. Хейлостома сравнительно большая. Фарингостома в форме мелкой воронки с тонкими стенками. Фовеи амфидов в форме круга диаметром 6-7 мкм (40-35% диаметра тела на данном уровне) и расположены на расстоянии 9-10 мкм от переднего конца тела. Фаринкс мускулистый, слегка расширяется к своему основанию. Кардий маленький, вдается в просвет средней кишки. Вокруг кардия расположены три овальные железы. Ренетта и ее экскреторная пора не обнаружены.

Семенников два, противопоставленные. Передний семенник прямой, расположен слева от средней кишки. Задний семенник загнут, более короткий и расположен справа от кишки. Спикулы вентрально изогнуты, с головками, на дистальном конце имеют два небольших крючка. Длина спикул равна или слегка больше диаметра тела в области клоаки. Рулек в форме изогнутой пластинки (жёлоба) длиной 23 мкм. Преклоакальные супплементарные органы не обнаружены. Хвост удлиненно-конический, постепенно сужается. Три каудальные железы и спиннерета хорошо развиты. На кончике хвоста имеются три терминальные щетинки длиной 7—8 мкм.

С а м к а. По общей морфологии подобны самцам. Внутренние губные сенсиллы в форме папилл.

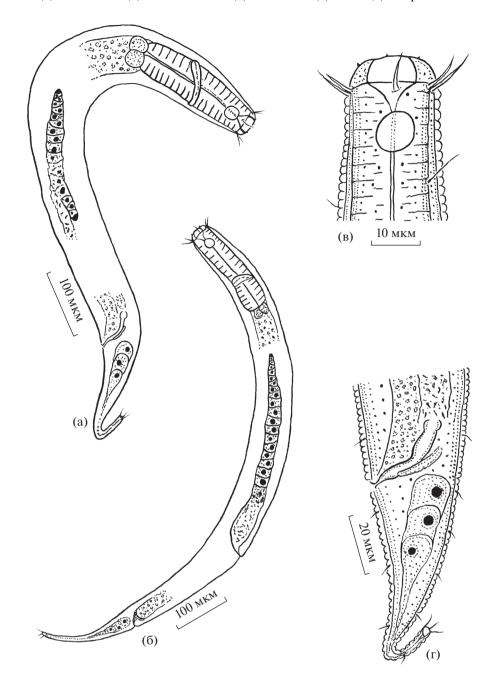


Рис. 3. *Daptonema stagnalis* sp. n.: a, б — общий вид самца и самки; в — голова самца; г — хвост самца.

Шесть внешних губных сенсилл в форме щетинок. Длина внешних губных щетинок 9–10 мкм; головные щетинки короче. Фовеи амфидов в форме круга диаметром 5–6 мкм, расположены на расстоянии 10–11 мкм от переднего конца тела. Фаринкс мускулистый. Вокруг кардия расположены три овальные железы. Длина ректума равна или чуть больше диаметра тела в области ануса.

Яичник один, передний, прямой, длинный, расположен слева от средней кишки. Вульва постэкваториальная, в форме поперечной щели. Ва-

гина сравнительно короткая. Задняя матка и поствульварная клетка не обнаружены. Передняя матка обширная, заполнена многочисленными сперматозоидами. Хвост в своей первой половине удлиненно-конической, постепенно сужается, потом тонкий, равноутолщен по всей длине. Имеются три длинные терминальные щетинки.

Дифференциальный диагноз. *D. stag-nalis* sp. n. по общей морфологии и размерам тела ближе всего к *D. dihystera* Gagarin, Nguyen Vu Nhanh, 2005 и *D. lutosum* sp. n. (табл. 3). От обоих

232 ГАГАРИН

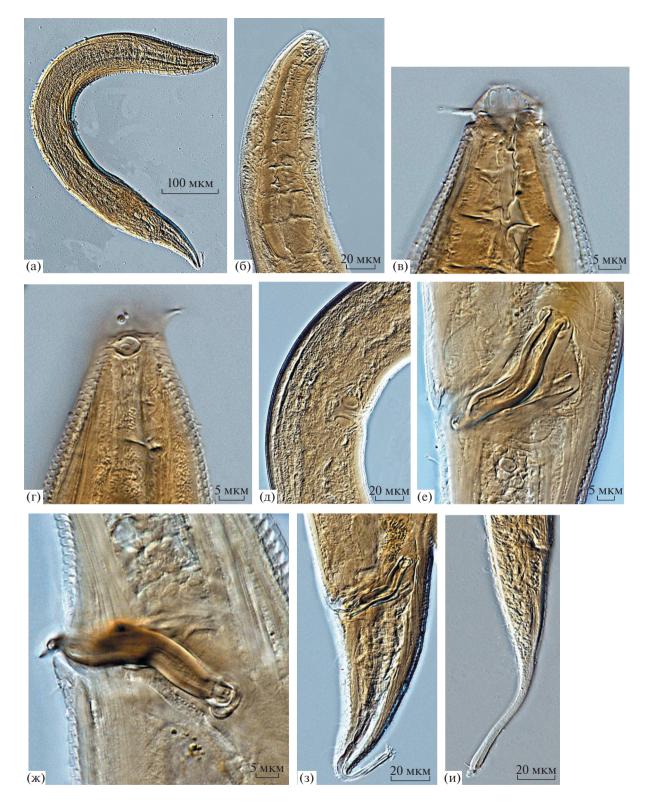


Рис. 4. Самец (а, б, в, г, е, ж, з) и самка (д, и) *Daptonema stagnalis* sp. n.: а — общий вид; б — передний конец тела; в, г — голова; д — тело в области вульвы; е, ж — тело в области клоаки; з, и — хвост.

видов отличается более толстым телом (a = 12-14 против a = 17-26 у D. dihystera и a = 17-19 у D. lutosum sp. n.), сравнительно толстым хвостом (c' = 12-14

= 2.4-2.8 против c' = 3.8-6.0 у D. dihystera и c' = 3.7-3.8 у D. lutosum sp. n.), а также отсутствием задней матки (у обоих сравниваемых видов она

Таблица 2. Морфометрическая характеристика Daptonema stagnalis sp. n.

| Печачач | Голотип | Паратипы | | | |
|--|---------|----------|-----|------|--|
| Признак | ð | 13 | 13 | 19 | |
| L, mkm | 907 | 866 | 878 | 986 | |
| a | 12 | 14 | 12 | 14 | |
| b | 5.1 | 5.3 | 5.4 | 5.8 | |
| c | 6.4 | 7.9 | 6.6 | 7.3 | |
| <i>c</i> ' | 2.4 | 2.5 | 2.8 | 3.5 | |
| V, % | _ | _ | _ | 63.0 | |
| Ширина области губ, мкм | 18 | 17 | 17 | 18 | |
| Ширина тела, мкм: | | | | | |
| в его среднем отделе | 75 | 65 | 71 | 70 | |
| в области ануса или клоаки | 58 | 45 | 48 | 39 | |
| Длина, мкм: | | | | | |
| внешних губных щетинок | 10 | 9 | 9 | 10 | |
| фаринкса | 179 | 162 | 162 | 170 | |
| хвоста | 141 | 110 | 133 | 136 | |
| спикул (по дуге) | 45 | 44 | 45 | _ | |
| рулька | 23 | 23 | 24 | _ | |
| Расстояние, мкм: | | | | | |
| от переднего конца тела до фовеи амфидов | 9 | 10 | 10 | 11 | |
| от переднего конца фаринкса до вульвы | _ | _ | _ | 452 | |
| от переднего конца фаринкса до клоаки | 587 | 595 | 583 | _ | |
| от вульвы до ануса | _ | _ | _ | 228 | |

Таблица 3. Основные морфологические признаки самцов видовой группы "swalbardensis" рода Daptonema

| Вид | L | а | b | с | c' | ш.губ.* | в.г.щ.* | в.г.щ., % | до амф.* | руль.* | спик.* |
|---------------------|-----------|-------|-----------|---------|---------|---------|---------|-----------|----------|--------|--------|
| D. swalbardensis | 984 | 27 | 4.4 | 6.1 | 5.8 | 15 | 8.5 | 57 | 15 | 15 | 33 |
| D. borealis | 796-887 | 18-24 | 6.2 - 7.1 | 6.3-7.3 | 3.6-4.5 | 16-19 | 4.5-5.2 | 28-30 | 7.0-7.6 | 18-21 | 50-52 |
| D. curticauda | 670-773 | 24-33 | 4.0-4.3 | 6.8-7.4 | 5.3-5.9 | 6.5-7.5 | 1.8-1.9 | 24-26 | 19-20 | 7-8 | 21-24 |
| D. dihystera | 871-1079 | 17-26 | 4.5-5.3 | 5.8-7.1 | 3.8-6.0 | 16-18 | 6.5-7.0 | 39-40 | 7-11 | 15-18 | 40-48 |
| D. fortis | 1290-1580 | 18-22 | 3.9-4.4 | 7.3-8.1 | 3.5-3.7 | 24-26 | 11-12 | 46-48 | 23-25 | 18-19 | 45-48 |
| D. lutosum sp. n. | 760-830 | 17-19 | 6.3 - 6.7 | 6.6-7.0 | 3.7-3.8 | 13-14 | 8-9 | 59-64 | 13-14 | 19-20 | 45-46 |
| D. stagnalis sp. n. | 866–907 | 12-14 | 5.1-5.4 | 6.4-7.9 | 2.4-2.8 | 17-18 | 9-10 | 53-55 | 9-10 | 23-24 | 44-45 |

^{*} Значения даны в мкм.

имеется (Гагарин, Нгуен Ву Тхань, 2005; настоящая статья)). Кроме того, от D. dihystera отличается более длинными внешними губными щетинками (их длина $9{-}10$ мкм, $53{-}56\%$ ширины области губ, против $6.5{-}7.0$ мкм и $39{-}40\%$ ширины области губ у D. dihystera) и более длинным рульком (длиной $23{-}24$ мкм против $15{-}18$ мкм у D. dihystera). От D. lutosum sp. n. отличается сравнительно длинным фаринксом ($b = 5.1{-}5.4$ против $b = 6.3{-}6.7$ у D. lutosum sp. n.) и ближе к переднему концу тела расположенными фовеями амфидов (на расстоянии $9{-}10$ мкм против $13{-}14$ мкм у D. lutosum sp. n.) (табл. 3).

Этимология. Видовое название означает "прудовой", "из пруда".

Морфологические замечания. В настоящее время в состав рода *Daptonema* Cobb, 1920 входят 135 валидных видов (Вегета, Decraemer et al., 2020). Такой богатый видовой состав объясняется многообразием форм и строения спикулярного аппарата самцов. Самцы двух описываемых новых видов имеют сравнительно тонкие спикулы, дистальный конец которых вооружен двумя крючковидными образованиями, и рулёк в форме изогнутой пластинки (жёлоба) и лишен дорсальных и каудальных отростков. Кроме них подобное строение спикулярного аппарата имеют пять валидных вида рода: *D. swalbardensis* (Gerlach, 1965), *D. curticauda* (Tchesunov, 1980), *D. fortis* Gagarin, 1993, *D. dihystera* Gagarin, Nguyen Vu

Тhanh, 2005 и *D. borealis* Gagarin, 2020. Эти семь видов объединены в видовую группу "swalbardensis" рода *Daptonema*. В первоописании *D. borealis* было указано, что два крючковидных образования относятся к рульку (Gagarin, 2020). Однако повторное изучение спикулярного аппарата данного вида показало, что эти два крючка относятся к спикулам. Это показано на фотографии в первоописании (Gagarin, 2020, рис. 4л).

Виды, входящие в видовую группу "swalbardensis" обитают как в пресноводных, так и в солоноводных водоемах. *Daptonema salbardensis* обнаружена и описана в прибрежном мелководье у побережья о. Шпицберген (Gerlach, 1965). *D. curticauda* описана из Каспийского моря (Чесунов, 1980). *D. fortis* обнаружена в оз. Таймырское, Сибирь, Россия (Гагарин, 1993). *D. dihystera* — в р. Нхуе и одном пресноводном озере во Вьетнаме (Гагарин, Нгуен Ву Тхань, 2005). *D. borealis* описана из устья р. Кэм во Вьетнаме (Gagarin, 2020). Два описанных в данной работе вида *D. lutosum* sp. п. и *D. stagnalis* sp. п. найдены в искусственных прудах Вьетнама с соленостью воды 16—18%.

Наиболее крупный из видов, входящих в видовую группу "swalbardensis", — D. fortis. Его длина достигает 1290-1580 мкм. Длина остальных видов колеблется от 610 мкм до 1000 мкм (табл. 3). Наиболее толстое тело имеет D. stagnalis sp. n. (a=12-14). Хвост у всех видов примерно одной формы. Наиболее короткие внешние губные щетинки у D. curticauda (их длина 1.8-1.9 мкм). Наиболее длинные внешние губные сенсиллы (11-12 мкм) у D. fortis (табл. 3). Наиболее крупные спикулы у самцов D. borealis — 50-52 мкм, наиболее короткие у D. curticauda — 21-24 мкм (табл. 3).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность В.А. Гусакову (Институт биологии внутренних вод РАН) за сделанные микрофотографии новых видов нематод.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственной темы РАН AAAA-A18-118012690105-0 и при частичной поддержке Вьетнамского Национального фонда по развитию науки и технологий, грант FWO.106—NN.2015.04.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гагарин В.Г. 1993. Свободноживущие нематоды пресных вод России и сопредельных стран. Санкт-Петербург: Гидрометеоиздат.

Гагарин В.Г., Нгуен Динь Ты. 2020. Свободноживущие нематоды искусственных водоемов Вьетнама // Биолог. внутр. вод. № 3. С. 232. https://doi.org/10.31857/S0320965220030043

Гагарин В.Г., Нгуен Ву Тхань. 2005. Свободноживущие нематоды некоторых пресных водоемов Северного Вьетнама // Биология внутренних вод. № 4. С. 18.

Зиновьева С.В. 2006. Общая характеристика и методы исследования фитонематод // Прикладная нематология. Москва: Наука. С. 7.

Чесунов А.В. 1980. Первые сведения о свободноживущих нематодах надсемейства Monhysteroidea Каспийского моря // Зоол. журн. Т. 59. Вып. 7. С. 9373.

Bezerra T.N., Decraemer W., Eisendle-Flöckner U. et al. 2020. World Database of Nematodes. Daptonema Cobb, 1920 // Accessed through: World register of Marine Species at: http://www.marinespecies.org/aphia.php?=taxdetalis&id=2455 on 2020-02-22.

Gerlach S.A. 1965. Freilebende Meeresnematoden aus der Gezeitenzone von Spitzbergen // Veroff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven. Bd 9. H. 2. S. 109.

Seinhorst J.V. 1959. A rapid method for the transfer of nematodes from fixative to anhydrous glycerin // Nematologica. V. 4. P. 67.

Two Species of Free-Living Nematodes of the Genus *Daptonema* Cobb, 1920 (Nematoda, Monhysterida) New for Science from Artificial Reservoirs of Vietnam

V. G. Gagarin*

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

An illustrated description of two new species of free-living nematodes of the genus *Daptonema*, *D. lutosum* sp. n. and *D. stagnalis* sp. n., found in artificial reservoirs for shrimp aquaculture in Vietnam is given. *D. lutosum* sp. n. is close to *D. borealis* Gagarin, 2020 and *D. dihystera* Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2005 in the structure of the spicular apparatus and body size. It differs from *D. borealis* Gagarin, 2020 by longer outer labial setae, posterior location of amphidial fovea from the anterior body end, shorter spicules and presence of posterior uterus in females; it differs from *D. dihystera* Gagarin, Nguyen Vu Thanh, 2005 by a shorter pharynx, longer outer labial setae, posterior location of amphidial fovea from the anterior body end and longer terminal setae at the tail tip. *D. stagnalis* sp. n. is the most similar to *D. dihystera* and *D. lutosum* sp. n. in the structure of the spicular apparatus and body size. It differs from both species in thicker body, more slender tail and absence of posterior uterus in females. The table of the main morphometric characters in males of the valid species from the "swalbardensis" species group of *Daptonema* is presented.

Keywords: Vietnam, artificial water bodies, Daptonema lutosum sp. n., Daptonema stagnalis sp. n.

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 575.822

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАРИОФОНДОВ *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae) ИЗ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В ПЕРИОД ЛОКАЛЬНОГО ПОТЕПЛЕНИЯ КЛИМАТА

© 2021 г. В. В. Большаков*

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

Поступила в редакцию 28.08.2020 г. После доработки 12.09.2020 г. Принята к публикации 05.11.2020 г.

Представлены результаты анализа кариотипов личинок *Chironomus plumosus* L., 1758 из Рыбинского водохранилища, собранных в период 2016—2019 гг. У 367 особей обнаружено 14 последовательностей дисков политенных хромосом. Кариофонд исследуемой популяции дополнен 23 новыми кариотипическими сочетаниями, и за весь период нашего наблюдения (2013—2019 гг.) для 1013 особей составил 136 комбинаций. Частота встречаемости "стандартного" кариотипа достигает 0.7%, также увеличилась частота встречаемости характерных для водохранилища последовательностей *pluA3* и *pluA4*. Значительно возросла частота встречаемости сочетания *pluE1.2*. Отмечается тенденция к сокращению внутрипопуляционных цитогенетических расстояний. Проведен анализ различий в частоте встречаемости отдельных последовательностей за весь период наблюдений.

Ключевые слова: Diptera, Chironomidae, хромосомы, адаптация, Chironomus plumosus, глобальное по-

тепление

DOI: 10.31857/S0320965221030025

ВВЕДЕНИЕ

Личинки Chironomus plumosus L., 1758 считаются удобной моделью для изучения микроэволюционных и видообразовательных процессов. Это обусловлено высокой изменчивостью вида на разных уровнях организации (Шобанов, 1994б; Gunderina et al., 1999a; Bolshakov, Andreeva, 2012; Большаков, 2013; Kiknadze et al., 2016; Ложкина и др., 2019), обеспечивающих высокую экологическую пластичность. Чтобы судить об адаптивной значимости отдельных инверсионных вариантов плеч хромосом и их сочетаний (кариотипов), достаточно собрать и изучить кариотипы личинок одной генерации в осенний период и весной перед вылетом имаго; чтобы оценить устойчивость цитогенетической структуры популяции необходимо сравнить весенние и осенние сборы, относящиеся к разным генерациям, в том числе, и разным сезонам (Gunderina et al., 1999b).

С момента публикации нашей статьи по влиянию гидроклиматических условий на структуру кариофонда *Сh. plumosus* (Большаков, 2017) появились работы, посвященные изменениям, происходящим в Рыбинском водохранилище в последние годы (Герасимов и др., 2018; Лазарева и др., 2018; Коrneva et al., 2019), и подтверждаю-

щие наши наблюдения. В результате климатических изменений на р. Волге отмечено увеличение стока в зимний период в течение последних 40 лет, а 2017 г. стал самым многоводным за весь период наблюдения; прогрев поверхности воды в 2015—2016 гг. превышал среднемноголетние значения на 1.5-6.0°C, еще выше температура поднималась в августе 2017 г. (Герасимов и др., 2018). В летние месяцы 2011—2015 гг. содержание кислорода в слое воды 1-2 м над дном стало <4 мг/л (<50% насыщения), почти ежегодно в июле и августе в озеровидной части водохранилища вдоль затопленных русел рек Волга, Молога и Шексна содержание кислорода в слое воды 1-7 м над дном снижалось до 1-4 мг/л, на отдельных участках это наблюдали в течение 3 мес (Korneva et al., 2019). Опасно низкое для животных содержание кислорода на границе вода-грунт отмечали и в августе 2016 г. (Герасимов и др., 2018). В целом, 2018 г. стал четвертым самым теплым годом за всю историю инструментальных наблюдений, а период 2015-2018 гг. - самым теплым четырехлетним периодом на территории суши и акваториях Мирового океана; самым теплым пока остается 2016 г. (Груза и др., 2019).

Вследствие потепления климата происходят изменения условий обитания гидробионтов, прежде всего кислородного режима и минерализации воды, что в свою очередь приводит к изменению таксономического состава организмов водных сообществ (Korneva et al., 2019), в том числе и хирономид. За время наших наблюдений (2013-2019 гг.) количество личинок *Ch. agilis* в пробах неуклонно возрастало, в 2019 г. достигало на некоторых участках водохранилища (например, ст. Брейтово и Коприно) 20-30% всех собранных там личинок (в 2013-2016 гг. было 1-5%). Общее количество всех собранных личинок сокращалось. Кроме этого, происходят незаметные на первый взгляд изменения, которые могут не отражаться на количестве особей и морфологических характеристиках, а затрагивают кариофонды целых популяций. Настоящая работа продолжает наши многолетние исследования (Шобанов, 1994б; Большаков, 2017; Большаков, Шобанов, 2017).

Цель работы — изучить изменчивость и оценить устойчивость цитогенетической структуры *Ch. plumosus* из Рыбинского водохранилища в период потепления климата (2013—2019 гг.).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для исследования послужили личинки *Сh. plumosus*, собранные нами из русловой части Рыбинского водохранилища во время стандартного рейса. Карта-схема расположения точек сбора дана ранее (Большаков, 2017; Большаков, Шобанов, 2017). Всего в период с 2013 по 2019 гг. изучены кариотипы 1013 личинок, из них 367 с октября 2016 г. по май 2019 г., и включены в анализ впервые.

Материал собирали дночерпателем Экмана—Берджа с площадью захвата 1/40, собранный грунт промывали через сито с размером ячеи 1 мм. Глубина в точках сбора изменялась с 12 до 16 м, грунт — серый ил. Разбор проб и фиксацию личинок в смеси этанола и ледяной уксусной кислоты (3:1) проводили на экспедиционном судне. Для окрашивания политенных хромосом использовали стандартную этилорсеиновую методику (Демин, 1989). Фотографирование хромосом проводили на микроскопе "Микромед-6С" с видеоокуляром "ToupCam5.1", объективами ×40 и ×100.

Для видовой идентификации по кариотипу использовали цитофотокарты из Атласа "Кариотипы и морфология личинок трибы Chironomini" (Кикнадзе и др., 1991) и "Кагуотурея of Palearctic and Holarctic species of the genus *Chironomus*" (Кікпадзе еt al., 2016). Картировали по модернизированной системе Максимовой (1976). Инверсионные варианты хромосомных плеч обозначали по Шобанову (1994а, 1994б). Для плеча А хромосомы I дополнительно приведены обозначения по систе-

ме Кейла (Keyl, 1962; Kiknadze et al., 2016), в ней последовательность *pluA2* соответствует *pluA1* в системе Максимовой (Максимова, 1976; Шобанов, 1994а), и наоборот, *pluA1* соответствует *pluA2*.

Для расчета величины цитогенетических расстояний применяли индекс Нэя (Nei, 1972), для определения соответствия распределению Харди—Вайнберга использовали пакет GenAlEx 6.5 (Peakall, Smouse, 2006, 2012), достоверность различий частот последовательностей определяли с помощью критерия Фишера.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате анализа кариотипов 367 личинок *Ch. plumosus* (табл. 1) обнаружено 14 последовательностей (инверсионных вариантов плеч хромосом) (табл. 2), формирующих 86 кариотипических сочетаний.

Хромосома I (АВ). В плече А обнаружено 4 последовательности: pluA1, pluA2, pluA3 и pluA4 (Максимова, 1976; Шобанов, 1994а); в плече В — 2 последовательности: pluB1 и pluB2.

Хромосома II (CD). В плече C обнаружено 2 последовательности: pluC1 и pluC2; в плече D — 2 последовательности: pluD1 и pluD2.

Хромосома III (EF). В плече Е обнаружено 2 последовательности: pluE1 и pluE2; в плече F — одна последовательность pluF1.

Хромосома IV (G). Плечо G. Мономорфно. Гомологи всегда не спарены. Стандартная последовательность pluG1.

Всего за время наших наблюдений для 1013 особей из Рыбинского водохранилища отмечено 136 кариотипов. За 2016-2019 гг. кариофонд популяции пополнился 23 новыми кариотипическими сочетаниями (Большаков, 2017). В этот период количество собранных личинок резко сократилось, в некоторых случаях, в частности в осенний период, нами не найдено ни одной личинки (табл. 1). Хотя осенью количество личинок сокращалась, в весенний период их численность несколько восстанавливалась, возможно, за счет увеличения размеров личинок, которые отфильтровывались при сборе материала. Также, в осенний период качественному (полноценному) сбору личинок мешало сильное волнение, препятствующее стабилизации судна над исследуемым участком.

За период 2013—2019 гг. основными последовательностями остались pluB2 (от 79 до 100%) и pluC2 (от 17 до 100%). Прежде всего, стоит отметить рост частоты встречаемости последовательности pluE2 с 35.1% (2013—2016 гг.) до 52.3% (2017—2019 гг.) (Большаков, 2017). Именно они чаще всего встречаются в преобладающих кариотипических сочетаниях. В виде сочетаний A1.1 B2.2 C1.2 D1.1 E1.2

Таблица 1. Характеристика Ch. plumosus на разных участках Рыбинского водохранилища

| Станция, координаты | Дата | n | ГК | ГТ3 | ГТЗ особей, % | ГТЗ на особь |
|--------------------------------|------------|----|----|-----|------------------|-----------------|
| Молога, 58°12′826″ с.ш., | 25.10.2016 | 5 | 5 | 8 | 40 | 1.6 |
| 38°27′510″ в.д. | 12.05.2017 | 25 | 22 | 49 | 80 | 2.0 |
| | 24.05.2017 | 12 | 11 | 26 | 92 | 2.2 |
| | 18.05.2018 | 10 | 8 | 18 | 100 | 1.8 |
| | 02.10.2018 | 22 | 20 | 37 | 77 | 1.7 |
| | 07.05.2019 | 19 | 17 | 41 | 100 | 2.2 |
| Коприно, 58°04′262″ с.ш., | 12.05.2017 | 25 | 18 | 47 | 88 | 1.9 |
| 38°18′080″ в.д. | 24.05.2017 | 12 | 9 | 24 | 100 | 2.0 |
| | 18.05.2018 | 13 | 9 | 16 | 85 | 1.2 |
| | 07.07.2018 | 3 | 3 | 7 | 100 | 2.3 |
| | 02.10.2018 | 29 | 20 | 47 | 86 | 1.6 |
| | 07.05.2019 | 15 | 9 | 26 | 100 | 1.7 |
| Средний двор, 58°30′444″ с.ш., | 12.05.2017 | 6 | 4 | 10 | 100 | 1.7 |
| 38°20′943″ в.д. | 07.05.2019 | 2 | 2 | 2 | 100 | 1.0 |
| Брейтово, 58°19′319″ с.ш., | 25.10.2016 | 4 | 4 | 7 | 100 | 1.8 |
| 37°56′944″ в.д. | 12.05.2017 | 31 | 23 | 59 | 97 | 1.9 |
| | 24.05.2017 | 15 | 15 | 22 | 80 | 1.5 |
| | 17.07.2018 | 20 | 19 | 43 | 90 | 2.2 |
| | 18.05.2018 | 38 | 28 | 77 | 87 | 2.0 |
| | 02.10.2018 | 35 | 28 | 79 | 97 | 2.3 |
| | 07.05.2019 | 26 | 25 | 51 | 88 | 2.0 |

Примечание. n — количество исследованных личинок, Γ K — количество геномных комбинаций (или кариотипических сочетаний), Γ T3 — количество гетерозигот у особей (n), Γ T3, % — частота встречаемости гетерозиготных особей, Γ T3 на особь — количество гетерозиготных инверсий на одну особь.

F1.1, A1.1 B2.2 C1.2 D1.1 E1.1 F1.1, A1.1 B1.2 C1.1 D1.1 E1.1 F1.1 и A1.1 B2.2 C1.1 D1.1 E1.1 F1.1. они отмечены нами у 26.2% особей. Стандартный кариотип A1.1 B1.1 C1.1 D1.1 E1.1 F1.1 за все время найден лишь у семи особей (0.7%). Встречаемость характерных для Рыбинского водохранилища последовательностей pluA3 и pluA4 также изменилась. Частота *pluA3* уменьшилась с 27 до 21.8%, а рвиА4 возросла с 4 до 8.7%. При этом на ст. Брейтово, где в кариотипе особей pluA4 обычно отсутствовала, либо была редкой, по данным 2016-2019 гг., частота ее встречаемости могла достигать 25%. Впервые для ст. Средний двор отмечена последовательность pluD2 в гомозиготе (табл. 2). Так же впервые с 1991 г. (Шобанов, 1994б) нами обнаружена pluE2 в гомозиготном состоянии. Отсутствовали особи с pluF2 и pluA2.2, периодически отмечавшиеся ранее. Частоты встречаемости остальных последовательностей и уровень гетерозиготности изменились незначительно (табл. 1).

Анализ цитогенетических расстояний (Nei, 1972) выявил общую тенденцию к уменьшению внутрипопуляционных различий (табл. 3): на ст. Молога с 0.014 (2013—2016 гг.) до 0.007 (2017—

2019 гг.), на ст. Брейтово с 0.016 до 0.006 (Большаков, 2017). На ст. Коприно наблюдался рост цитогенетических дистанций с 0.016 до 0.021, однако, если исключить сбор 17.07.2018 г., где найдено лишь три личинки, то получается значение 0.017, т.е. изменения незначительные. На ст. Средний двор проведение анализа было затруднено из-за низкой численности личинок в 2017 и 2019 гг. — две и шесть личинок соответственно. Вероятно, это свидетельствует о том, что условия в водохранилище стали способствовать отбору конкретных кариотипов.

Проверено соответствие наших данных распределению Харди—Вайнберга (табл. 4). В 2017 г. на ст. Коприно у личинок отмечен избыток гетерозигот pluE1.2 (+13.2%), недостаток гомозигот pluE1.1 (-6.6%) и pluE2.2 (-6.6%), на ст. Брейтово также наблюдался избыток гетерозигот pluE1.2 (+11.4%) и недостаток гомозигот pluE1.1 (-5.7%) и pluE2.2 (-5.7%). В 2018 г. на ст. Молога был недостаток гетерозигот pluE1.2 (-18%), избыток гомозигот pluE1.1 (+9%) и pluE2.2 (+9%), на ст. — избыток гетерозигот pluE1.2 (+15%), недостаток гомозигот pluE1.1 (-7.5%) и pluE2.2 (-7.5%). В

Таблица 2. Частоты встречаемости инверсионных вариантов хромосомных плеч у *Ch. plumosus* на разных участках Рыбинского водохранилища

| Kux i bioiiick | ого во, | цолриг | | ци | | | | | | | | | | | | | |
|----------------|--|--------|------|------|------|------|--------|--------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| | Сочетания инверсионных вариантов плеч хромосом | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Дата | | | A | | | | В | | | C | | | D | | | E | |
| | 1.1 | 1.2 | 2.3 | 1.3 | 1.4 | 1.1 | 1.2 | 2.2 | 1.1 | 1.2 | 2.2 | 1.1 | 1.2 | 2.2 | 1.1 | 1.2 | 2.2 |
| | | | | l | l | l | Ст. | Моло | га | | | I | l | | l | | |
| 25.10.2016 | 0.80 | _ | _ | _ | 0.20 | _ | 0.60 | 0.40 | 0.40 | 0.20 | 0.40 | 1.00 | _ | _ | 0.40 | 0.60 | _ |
| 12.05.2017 | 0.68 | 0.04 | _ | 0.20 | 0.08 | 0.08 | 0.52 | 0.40 | 0.36 | 0.36 | 0.28 | 0.72 | 0.24 | 0.04 | 0.48 | 0.52 | _ |
| 24.05.2017 | 0.58 | _ | _ | 0.33 | 0.08 | 0.08 | 0.42 | 0.50 | 0.42 | 0.42 | 0.17 | 0.67 | 0.33 | _ | 0.42 | 0.58 | _ |
| 18.05.2018 | 0.80 | _ | _ | 0.10 | 0.10 | 0.10 | 0.30 | 0.60 | 0.30 | 0.50 | 0.20 | 0.70 | 0.30 | _ | 0.50 | 0.50 | _ |
| 02.10.2018 | 0.59 | _ | _ | 0.18 | 0.23 | 0.09 | 0.32 | 0.59 | 0.45 | 0.32 | 0.23 | 0.68 | 0.18 | 0.14 | 0.36 | 0.45 | 0.18 |
| 07.05.2019 | 0.68 | _ | - | 0.16 | 0.16 | 0.21 | 0.53 | 0.26 | 0.26 | 0.53 | 0.21 | 0.74 | 0.21 | 0.05 | 0.42 | 0.58 | _ |
| | | | ! | | | | Ct. I | Копри | НО | | | | | • | | | |
| 12.05.2017 | 0.76 | 0.04 | _ | 0.20 | _ | 0.04 | 0.36 | 0.60 | 0.28 | 0.60 | 0.12 | 0.80 | 0.16 | 0.04 | 0.48 | 0.52 | _ |
| 24.05.2017 | 0.67 | _ | _ | 0.25 | 0.08 | _ | 0.25 | 0.75 | 0.08 | 0.67 | 0.25 | 0.75 | 0.25 | _ | 0.50 | 0.50 | _ |
| 18.05.2018 | 0.69 | _ | _ | 0.23 | 0.08 | _ | 0.46 | 0.54 | 0.62 | 0.31 | 0.08 | 1.00 | _ | _ | 0.85 | 0.15 | _ |
| 07.07.2018 | 0.33 | _ | _ | 0.67 | _ | _ | _ | 1.00 | 0.33 | 0.67 | _ | 0.33 | 0.67 | _ | 0.67 | 0.33 | _ |
| 02.10.2018 | 0.79 | _ | _ | 0.14 | 0.07 | 0.03 | 0.31 | 0.66 | 0.31 | 0.45 | 0.24 | 0.86 | 0.14 | _ | 0.48 | 0.52 | _ |
| 07.05.2019 | 0.80 | _ | _ | 0.20 | _ | _ | 0.20 | 0.80 | 0.47 | 0.47 | 0.07 | 0.87 | 0.07 | 0.07 | 0.20 | 0.80 | _ |
| | | | | • | • | C | Ст. Ср | едний | двор | •' | • | • | • | • | • | • | • |
| 12.05.2017 | 0.67 | _ | _ | 0.17 | 0.17 | 0.17 | 0.17 | 0.67 | 0.83 | 0.17 | _ | 0.83 | 0.17 | _ | 0.17 | 0.83 | _ |
| 07.05.2019 | 0.50 | 0.50 | _ | _ | _ | _ | _ | 1.00 | _ | 0.50 | 0.50 | 0.50 | _ | 0.50 | 1.00 | _ | _ |
| | | | | • | • | • | | Брейто | | • | - | • | • | • | • | • | • |
| 25.10.2016 | 0.75 | _ | _ | _ | 0.25 | _ | 0.50 | 0.50 | _ | 0.50 | 0.50 | 1.00 | _ | _ | 0.50 | 0.50 | _ |
| 12.05.2017 | 0.84 | _ | _ | 0.16 | _ | 0.13 | 0.52 | 0.35 | 0.39 | 0.39 | 0.23 | 0.68 | 0.32 | _ | 0.48 | 0.52 | _ |
| 24.05.2017 | 0.67 | _ | 0.07 | 0.20 | 0.07 | 0.13 | 0.40 | 0.47 | 0.33 | 0.40 | 0.27 | 0.93 | 0.07 | _ | 0.60 | 0.40 | _ |
| 17.07.2018 | 0.71 | _ | _ | 0.18 | 0.11 | 0.05 | 0.42 | 0.53 | 0.39 | 0.45 | 0.16 | 0.68 | 0.32 | _ | 0.45 | 0.55 | _ |
| 18.05.2018 | 0.55 | 0.05 | _ | 0.25 | 0.15 | 0.10 | 0.35 | 0.55 | 0.15 | 0.55 | 0.30 | 0.75 | 0.25 | _ | 0.45 | 0.55 | _ |
| 02.10.2018 | 0.51 | 0.03 | _ | 0.37 | 0.09 | 0.09 | 0.40 | 0.51 | 0.26 | 0.49 | 0.26 | 0.63 | 0.34 | 0.03 | 0.46 | 0.54 | _ |
| 07.05.2019 | 0.58 | _ | _ | 0.35 | 0.08 | 0.15 | 0.42 | 0.42 | 0.27 | 0.42 | 0.31 | 0.85 | 0.15 | _ | 0.46 | 0.54 | _ |

Таблица 3. Средние значения цитогенетических расстояний (Nei, 1972) внутри и между популяциями *Ch. plumo- sus* из Рыбинского водохранилища в 2013—2016 (над чертой) и 2017—2019 гг. (под чертой)

| sub no i zionimino e sogo pariminiza a zoro (mag repren) | | | | | | | | |
|--|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|--|--|--|--|
| Станция | Молога | Коприно | Средний двор | Брейтово | | | | |
| Молога | $\frac{0.014}{0.007}$ | _ | - | _ | | | | |
| Коприно | $\frac{0.021}{0.019}$ | $\frac{0.019}{0.016}$ | _ | _ | | | | |
| Средний двор | $\frac{0.032}{0.058}$ | $\frac{0.038}{0.058}$ | $\frac{0.057}{0.173}$ | _ | | | | |
| Брейтово | $\frac{0.013}{0.007}$ | $\frac{0.022}{0.018}$ | $\frac{0.034}{0.060}$ | $\frac{0.013}{0.006}$ | | | | |

2019 г. на ст. Коприно отмечен избыток гетерозигот pluE1.2 (+32%), недостаток pluE1.1 (-16%) и pluE2.2 (-16%). По всему водохранилищу в 2017 и 2018 гг. наблюдался избыток гетерозигот pluE1.2

(13.8% и 10% соответственно) и недостаток гомозигот pluE1.1 (-6.9% и -5%) и pluE2.2 (-6.9% и -5%) Весной 2019 г. в обобщенной популяции зарегистрирован недостаток гетерозигот pluD1.2 (-6.8%),

избыток гомозигот pluD1.1 и pluD2.2 (по +3.4%), избыток pluE1.2 (+18%), недостаток pluE1.1 и pluE2.2 (по -9%). Таким образом, с 2015 г. до 2019 г. можно проследить тенденцию увеличения частоты встречаемости pluE1.2.

Результаты анализа различий в частоте встречаемости отдельных последовательностей в популяциях по критерию Фишера за период 2013-2016 гг. представлены ранее (Большаков, 2017). Прежде всего, нас интересуют изменения, происходящие в популяциях в течение одного сезона как одной, так и нескольких генераций. На ст. Молога частоты встречаемости последовательностей в хромосомном плече А из выборки 02.10.2018 г. достоверно (p < 0.05) отличаются от таковых 21.05.2013. 03.09.2013, 17.09.2015 и 07.05.2019 от 03.09.2013 гг. В плече В имеются отличия выборки 07.05.2019 г. от выборок 06.05.2016 г. и 22.07.2016 г. Зарегистрированы достоверные различия (в >2 раза) при сезонном переходе "осень-весна" 02.10.2018 и 07.05.2019 гг. – количество перезимовавших личинок с pluB1. 1 возрастает с 9 до 21%, а с pluB2.2. снижается с 59 до 26%. В плече С отмечены различия между весенними сборами хирономид — 24.05.2017 г. отличается от 06.05.2016 и 20.05.2016 гг. В плече D, как и ранее, сбор 22.07.2016 г. отличается от 12.05.2017, 24.05.2017 и 02.10.2018 гг., кроме этого, он значительно (p < 0.07) отличается и от других сборов. В плече Е имеются достоверные различия большинства сборов 2013—2016 гг. от 02.10.2018 г., однако в период с 25.10.2016 по 07.05.2019 гг. различия не обнаружены. В плече F картина аналогична таковой в плече E из-за исчезновения pluF2. На ст. Коприно в плечах A, B и D в период 2017— 2019 гг. достоверных различий не выявлено. В плече С достоверно отличался сбор 24.05.2017 г. от 18.05.2018 и 07.05.2019 гг. В плечах Е и F также выявлены различия, обусловленные преобладанием pluE1.2 и исчезновением pluF2. На ст. Средний двор различий не обнаружено, вероятно, изза малой выборки. На ст. Брейтово значимые различия в плечах B, C, D, E и F отсутствовали. В плече Е сбор 16.09.2016 г. отличался от большинства предшествующих и всех сборов в 2018 и 2019 гг. При сравнении популяций по критерию Фишера за период 2013-2019 гг. выявлены отличия от ранее полученных данных 2013-2016 гг. Наибольшие отличия по четырем плечам хромосом В, С, Е и F, как и ранее, были между соседними станциями Молога и Коприно (табл. 5). Количество различий между ст. Молога и ст. Брейтово увеличилось до трех: В, С и F, ранее только А (Большаков, 2017). Однако между ст. Коприно и Брейтово, наоборот, сократилось с четырех до одного - c A, B,С, F до A соответственно. Также с трех (A, B, C) до одного (С) плеча сократилось различие между станциями Средний двор и Брейтово соответственно. Продолжалось накопление различий между ст. Молога и остальными станциями, меж-

Таблица 4. Отклонения от распределения Харди—Вайнберга частот инверсионных вариантов в хромосомных плечах С, D и E в 2017—2019 гг. у *Ch. plumosus* из Рыбинского водохранилища

| Станция | 2017 г. | 2018 г. | 2019 г. |
|------------|---------|---------|---------|
| Молога | _ | С | _ |
| Коприно | E | _ | E |
| Брейтово | E | E | _ |
| Все районы | E | E | DE |

Таблица 5. Оценка достоверности межпопуляционных различий частот встречаемости инверсионных вариантов хромосом по критерию Фишера у *Ch. plumosus* из Рыбинского водохранилища (2013—2019 гг.)

| Станция | Молога | Коприно | Средний двор |
|--------------|--------|---------|--------------|
| Коприно | BCEF | _ | _ |
| Средний двор | В | _ | _ |
| Брейтово | BCF | A | C |

Примечание. А, В, С, Е, F – плечи хромосом.

ду которыми, в свою очередь, количество различий сокращалось.

Полученные результаты позволили выявить последовательности дисков, частоты встречаемости которых значительно изменялись или оставались стабильными на протяжении всего периода исследования. Последовательности с наиболее стабильными значениями частот встречаемости находились в плечах A, B и D (кроме ст. Молога 07.05.2019 г.). Значительно большей изменчивостью обладают последовательности в плечах С, Е и F. Следует отметить, что частоты встречаемости последовательностей в плече С изменялись в течение короткого периода времени и в узком диапазоне, в то время как в плече Е изменения носили более долгосрочный характер, варьировали в широких пределах и были направлены в сторону увеличения частоты встречаемости гетерозигот. Если анализировать личинок *Ch. plumosus* Рыбинского водохранилища как единую популяцию, то обнаруживаются достоверные различия сборов 2013–2016 г. от 2017–2019 гг. по плечам С и Е, именно в этот период в водохранилище изменилась численность личинок и выросла частота встречаемости pluE1.2.

В результате инверсии может меняться активность некоторых генов, что является прямым следствием эффекта положения на хромосоме (Zhimulev, 1997). Известно, что у близкородственных видов, *Ch. tentans* Fabricius 1805, *Ch. pallidivittatus* Malloch 1915 и *Ch. riparius* Meigen 1804 в плечах Е и D находятся кластеры генов глобинов (Tichy, 1975, 1978, 1981; Schmidt, Keyl, 1988; Trewitt et al., 1988; Kao et al., 1995), иногда идентичные гло-

бины кодируются в нескольких кластерах (Antoine, Niessing, 1984; Antoine et al., 1987). Гемоглобин — основной дыхательный белок, растворенный непосредственно в гемолимфе личинок (English, 1969). Можно предположить, что и у исследуемого нами *Ch. plumosus* кластеры генов, ответственных за синтез глобинов, располагаются на тех же самых хромосомах, а изменения в частотах встречаемости *pluE1.2* могут способствовать увеличению синтеза отдельных гемоглобинов, дающих конкурентное преимущество своим носителям.

Выводы. Анализ кариотипов личинок *Chirono*mus plumosus из Рыбинского водохранилиша. coбранных в период 2013-2019 гг., позволил выявить в цитогенетической структуре популяции изменения, которые носят не временный, а принимают постоянный характер. Растет частота встречаемости последовательностей *pluA3* pluA4, обнаружена pluE2 в гомозиготном состоянии. Ни разу не встречена *pluA2* в гомозиготе. Отмечены значительные отклонения от распределения Харди-Вайнберга по нескольким последовательностям, особенно заметно преобладание гетерозигот pluE1.2. Наблюдается тенденция к сокращению внутрипопуляционных цитогенетических расстояний. Это может быть вызвано естественными причинами и быть результатом деятельности человека, или сочетанием этих факторов. Изменения в окружающей среде установить довольно сложно ввиду их комплексности, тем более, если они не носят катастрофического характера и не приводят к значительному сокращению численности популяции. Хирономиды обладают огромным запасом экологической пластичности, в их кариотипе заложен неисчерпаемый адаптационный потенциал, проявляющийся в изменении кариофонда, наблюдение за которым в долгосрочной перспективе позволят оценить изменения, происходящие в окружающей среде.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает признательность рецензентам за внимательное прочтение работы и ценные замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания AAAA-A19-119102890013-3 "Приспособительные реакции гидробионтов, биохимические и молекулярно-генетические механизмы их устойчивого развития в составе водных экосистем".

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Большаков В.В. 2013. Адаптивная роль хромосомных инверсий у личинок рода *Chironomus* (Diptera, Chironomidae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок.

- Большаков В.В. 2017. Влияние изменения гидроклиматических условий на структуру кариофонда *Chironomus plumosus* L., (Diptera, Chironomidae) из Рыбинского водохранилища // Евраз. энтомол. журн. Вып. 16(6). С. 527.
- Большаков В.В., Шобанов Н.А. 2017. Влияние микроусловий среды обитания на формирование цитогенетической структуры популяции *Chironomus plumosus* из Рыбинского водохранилища // Тр. Инстит. биол. внутр. вод РАН. Вып. 80(83). С. 20.
- Герасимов Ю.В., Малин М.И., Соломатин Ю.И. и др. 2018. Итоги комплексного исследования структуры и функционирования экосистем каскада волжских водохранилищ в 2017 г. // Экспедиционные исследования на научно-исследовательских судах ФАНО России и архипелаге Шпицберген в 2017 г. Тез. конф. 1. С. 178—187.
- Груза Г.В., Ранькова Э.Я., Корнева И.А. и др. 2019. Особенности температурного режима у поверхности Земного шара в 2018 году // Фунд. и прикл. климатол. Вып. 1. С. 97.
- Демин С.Ю. 1989. Изменчивость степени конденсированности политенных хромосом в клетках разных органов личинок *Chironomus plumosus* из природы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ленинград.
- Кикнадзе И.И., Шилова А.И., Керкис И.Е. и др. 1991. Кариотипы и морфология личинок трибы Chironomini. Атлас. Новосибирск: Наука.
- Лазарева В.И., Степанова И.Э., Цветков А.И. и др. 2018. Кислородный режим водохранилищ Волги и Камы в период потепления климата: последствия для зоопланктона и зообентоса // Тр. Инстит. биол. внутр. вод РАН. Вып. 81(84). С. 47.
- Ложкина Р.А., Шобанов Н.А., Антипов И.А., Большаков В.В. 2019. Особенности цитогенетической структуры популяции *Chironomus plumosus* (Linnaeus) (Diptera, Chironomidae) малого ручья (Удмуртская республика) // Биол. внутр. вод. № 4-2. С. 98. https://doi.org/10.1134/S0320965219060093
- *Максимова Ф.Л.* 1976. К вопросу о кариотипе *Chironomus plumosus* L. // Цитология. Вып. 18. № 10. С. 1164.
- Шобанов Н.А. 1994а. Кариофонд *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae). І. Стандартизация дисков политенных хромосом в системе Максимовой // Цитология. Вып. 36. № 1. С. 117.
- Шобанов Н.А. 1994б. Кариофонд *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae). II. Инверсионные варианты хромосомных плеч // Цитология. Вып. 36. № 1. С. 123.
- Antoine M., Niessing J. 1984. Intronless globin genes in the insect Chironomus thummi thummi // Nature. V. 310. P. 795.
- Antoine M., Erbil C., Muench E. et al. 1987. Genomic organization and primary structure of five homologous pairs of intronless genes encoding secretory globins from the insect *Chironomus thummi thummi //* Gene. V. 56. P. 41.
- Bolshakov V.V., Andreeva A.M. 2012. Peculiarities of structural organization of hemoglobin of *Chironomus plumosus* L. (Diptera: Chironomidae) // J. Evol. Biochem.

- Physiol. V. 48(3). P. 265. https://doi.org/10.1134/S0022093012030024
- *English D.S.* 1969. Ontogenetic changes in hemoglobin synthesis of two strains of *Chironomus tentans* // J. Embriol. Exp. Morph. V. 22. № 3. P. 465.
- Gunderina L.I., Kiknadze I.I., Golygina V.V. 1999a. Intraspecific differentiation of the cytogenetic structure in natural populations of *Chironomus plumosus* L., the central species in the group of sibling species (Chironomidae: Diptera) // Russ. J. Genetics. V. 35. № 2. P. 142.
- Gunderina L.I., Kiknadze I.I., Golygina V.V. 1999b. Intrapopulation differentiation of cytogenetic structure in species of the genus *Chironomus* (Chironomidae: Diptera) // Russ. J. Genetics. V. 35(3). P. 256.
- Kao W.-Ye., Hankeln T., Schmidt E., Bergtrom G. 1995. Sequence end evolution of the gene for the monomeric globin I and its linkage to genes coding for dimeric globins in the insect *Chironomus thummi* // J. Mol. Evol. V. 40, P. 354.
- Keyl H.G. 1962. Chromosomen evolution bei Chironomus.
 II. Chromosomenumbauten und phylogenetische Beziehungen der Arten // Chromosoma. V. 13. № 4. P. 464.
- Kiknadze I.I., Istomina A.G., Golygina V.V., Gunderina L.I. 2016. Karyotypes of Palearctic and Holarctic species of the genus *Chironomus*. Novosibirsk: Academic Publishing House "GEO".
- Korneva L.G., Lazareva V.I., Mineeva N.M. et al. 2019. The state and dynamics of biological communities in the

- Rybinsk Reservoir under climate changes // J. Sib. Fed. Univ. Biol. V. 12. № 2. P. 160.
- Nei M. 1972. Genetic distance between populations // Amer. Natur. V. 106. P. 283.
- Peakall R., Smouse P.E. 2006. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Molecular Ecology Notes. V. 6. P. 288.
- Peakall R., Smouse P.E. 2012. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update // Bioinformatics. V. 28. P. 2537.
- Schmidt E.R., Keyl H.-G. 1988. In situ localization of two haemoglobine gene clusters in the chromosomes of 13 species of *Chironomus* // Chromosoma (Berl). V. 96. P. 353.
- Tichy H. 1975. Nature genetic basis and evolution of the hemoglobin polymorphism in *Chironomus* // J. Mol. Evol. V. 6. P. 39.
- *Tichy H.* 1978. Are the different *Chironomus* hemoglobins of monofhyletic origin? // Acta Univ. Caroline. Biologica. V. 1–2. P. 253.
- *Tichy H.* 1981. Studies on the evolutionary relationships between hemoglobins in *Chironomus palliddivittatus* and *Ch. tentans* // J. Mol. Evol. V. 18. P. 9.
- Trewitt P.M., Saffarini D.A., Bergtrom G. 1988. Multiple clustered genes of the haemoglobin VIIB subfamily of Chironomus thummi thummi (Diptera) // Gene. V. 69. № 1. P. 91.
- Zhimulev I.F. 1997. Polytene chromosomes, heterochromatin, and position effect variegation // Adv. Genet. V. 37. P. 555.

Chironomus plumosus (Diptera, Chironomidae) Caryofunds Variability from the Rybinsk Reservoir during the Period of Climate Warming

V. V. Bolshakov*

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

*e-mail: victorb@ibiw.ru

The paper presents the results of analysis of karyotypes of larvae of *Chironomus plumosus* L., 1758 from the Rybinsk reservoir collected in 2016–2019. In 367 individuals 14 sequences were found. The karyofund of the studied population was enriched with 23 new genomic combinations, and for the whole period of our observation (2013–2019) for 1013 individuals is 136 combinations were found. The frequency of occurrence of the "standard" genomic combination is 0.7%, and the frequency of occurrence of *pluA3* and *pluA4* sequences characteristic of the reservoir has also increased. The frequency of occurrence of the *pluE1.2* combination has increased significantly. There is a tendency to reduce intra-population cytogenetic distances. The analysis of differences in the frequency of occurrence of individual sequences over the entire period of observations was carried out.

Keywords: Diptera, Chironomidae, chromosomes, adaptation, Chironomus plumosus, global warming

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.554.4(597)

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ КОЛЬЧУЖНЫХ COMOB (Siluriformes: Loricariidae) В ЮЖНОМ ВЬЕТНАМЕ¹⁾

© 2021 г. И. А. Столбунов^a, *, Чан Дык Зьен $^{b, c}$, Д. П. Карабанов^a

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

^bПриморское отделение Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра, 30 Нгуен Тхиен Туат, г. Нячанг, пров. Кханьхоа, Вьетнам

^сВысший научно-технический университет Вьетнамской академии наук и технологий, 18 Хоанг Куок Вьет, Каугиай, Ханой, Вьетнам

*e-mail: sia@ibiw.ru

Поступила в редакцию 28.11.2019 г. После доработки 10.06.2020 г. Принята к публикации 24.11.2020 г.

Проведены исследования распространения чужеродных американских кольчужных сомов (Loricariidae) в водоемах и водотоках Южного Вьетнама. На основании данных морфологического и молекулярно-генетического анализа определен таксономический состав кольчужных сомов. Выявлено, что в исследованных водоемах и водотоках встречаются кольчужные сомы двух видов: P pichthys pardalis и P disjunctivus, а также их межвидовой гибрид — P pardalis \times P disjunctivus. Установлено, что в настоящее время кольчужные сомы P proposition of P proposition P proposit

Ключевые слова: распространение, чужеродные виды, кольчужные сомы, Loricariidae, Вьетнам **DOI:** 10.31857/S032096522103013X

Taxonomic Composition and Distribution of Alien Armored Catfishes (Siluriformes: Loricariidae) in South Vietnam

I. A. Stolbunov^{1, *}, Tran Duc Dien^{2, 3}, and D. P. Karabanov¹

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

²Coastal Branch, Vietnam—Russia Tropical Centre, 30 Nguyen Thien Thuat, Nha Trang, Khanh Hoa, Vietnam

³Graduate University of Science and Technology, 18 Hoang Quoc Viet, Cau Giay, Hanoi City, Vietnam

*e-mail: sia@ibiw.ru

The distribution of alien species suckermouth-armored catfishes (Loricariidae) in water bodies and water streams of South Vietnam has been studied. Based on the data of morphological and molecular genetic analysis, the taxonomic composition of suckermouth-armored catfishes was determined. It was revealed that in the studied reservoirs and watercourses of the southern part of Vietnam, there are two species of suckermouth armored catfishes: *Pterygoplichthys pardalis*, *P. disjunctivus*, as well as their interspecific hybrid – *P. pardalis* × *P. disjunctivus*. It is established that currently the suckemouth armored catfishes *Pterygoplichthys* spp. inhabit the basins of all the major river systems of the southern part of the country.

Keywords: distribution, non-indigenous species, suckermouth armored catfishes, Loricariidae, Vietnam

¹⁾Полный текст статьи опубликован в английской версии журнала *Inland Water Biology*, 2021, Vol. 14, No. 3. (Дополнительная информация для этой статьи доступна по doi 0.31857/S032096522103013X для авторизованных пользователей).

ВОДНАЯ МИКРОБИОЛОГИЯ

УЛК 556.531.4+282.252.1

ИЗМЕНЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ И АКТИВНОСТИ МИКРОБОЦЕНОЗОВ В ЗОНЕ ВЛИЯНИЯ КРУПНОГО ОПОЛЗНЯ НА БУРЕЙСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

© 2021 г. Л. М. Кондратьева^а, З. Н. Литвиненко^а, Д. В. Андреева^{а, *}, А. С. Башкурова^b

 a Институт водных и экологических проблем Дальневосточного отделения Российской академии наук, Хабаровск, Россия

^bИнститут горного дела Дальневосточного отделения Российской академии наук, Хабаровск, Россия *e-mail: freckles2008@yandex.ru

Поступила в редакцию 02.07.2020 г. После доработки 28.10.2020 г. Принята к публикации 18.11.2020 г.

Представлены результаты натурных и экспериментальных микробиологических исследований проб воды, почвы и горных пород в зоне влияния крупного оползня, произошедшего в декабре 2018 г., который перекрыл Бурейское водохранилище от берега до берега. Для восстановления гидрологического режима в результате взрывных работ с использованием тротила (тринитротолуола) и гексогена в теле оползня был создан искусственный канал. Проведен сравнительный анализ численности культивируемых гетеротрофных бактерий вокруг тела оползня и в искусственном канале; определена активность микробных сообществ по отношению к легкодоступным (пептон, лактат, крахмал) и трудно минерализуемым гуминовым соединениям. Методами спектрометрии и газовой хроматографии показано, что увеличение разнообразия ароматических соединений в воде сопровождалось ростом численности гетеротрофных бактерий. Среди доминирующих компонентов в воде обнаружен ряд токсичных веществ, включая метанол и метилированные производные бензола, концентрация которых увеличивалась после дренажа воды сквозь тело оползня и после взрывных работ. Многие из летучих органических веществ могли быть продуктами микробного метаболизма при взаимодействии воды с горными породами. Обсуждается гипотеза о роли метанотрофных и метилотрофных бактерий в генезисе метанола и толуола.

Ключевые слова: микробные сообщества, Бурейское водохранилище, оползень, летучие соединения, тринитротолуол, гексоген

DOI: 10.31857/S0320965221030086

ВВЕДЕНИЕ

Оползни широко распространены в регионах с резкопересеченным рельефом, в горах, на крутых берегах рек, водохранилищ и морей (Andres, Badoux, 2018). В России оползни происходят на Северном Кавказе, Урале, в Поволжье, Восточной Сибири, Приморье, на берегах рек Дон и Кубань, о. Сахалин, полуостровах Кольский и Камчатский. На примере Красноярского водохранилища показано, что скорость смещения оползней зависит от интенсивности дезинтеграции горных пород в основании оползневых блоков и формирования глинистого материала, способного к пластическим деформациям (Козырева и др., 2015). Чаще всего процессы оползнеобразования

Сокращения: $K\Gamma B$ — культивируемые гетеротрофные бактерии; $KOE/m\pi$ — колониеобразующие единицы; MC — микробные сообщества; OB — органические вещества; ΓNa — гумат натрия.

рассматривают с геологической и физической точки зрения. В отдельных случаях разрушение пород на склонах рассматривают как результат химической эрозии при их замерзании-оттаивании (Zhang et al., 2017; Qu et al., 2018). Однако, в результате оползней происходит изменение динамики биогеохимических процессов в почвах и водной среде, которые могут сопровождаться структурными преобразованиями в биоценозах. Крайне редко учитывают экологические проблемы связанные с загрязнением воды и возможными последствиями для гидробионтов.

В декабре 2018 г. впервые на Дальнем Востоке произошел крупный оползень, который обрушился непосредственно в Бурейское водохранилище. Заполнение водохранилища Бурейской ГЭС началось в 2003 г. Особенности сооружения ГЭС на Дальнем Востоке связаны с суровыми климатическими условиями и распространением многолетнемерзлых пород. Приплотинная и цен-

тральная часть Бурейского водохранилища находятся в области островного распространения многолетнемерзлых пород. Острова мерзлоты приурочены к залегающим с поверхности суглинкам и перекрывающим их торфяникам. В рыхлых отложениях мерзлота располагается не глубже 12 м, под старицами и небольшими водотоками граница мерзлоты понижается до 6—7 м (Научные..., 2005).

Согласно проекту, колебания уровня воды в водохранилище составляют 20 м, в результате в зону затопления и осушения периодически попадают сравнительно широкие и пологие пространства. При наполнении водохранилища до проектных отметок путем циклических затоплений—осушений прогнозировали активизацию экзогенных геологических процессов: оползни, обвалы, осыпи, заболачивание, курумы, бугры пучения, термокарст и др. Предполагалось, что величина переработки береговых откосов может составить за первые 10 лет от 5 до 15 м, а далее может достигнуть 40—50 м (Научные..., 2005).

В первые годы заполнения Бурейского водохранилища главными негативными факторами, влияющими на изменение качества природных вод, были замедление водообмена, температурный режим, особенности лесосводки на берегах, накопление в донных отложениях растительных остатков, снижение самоочищающей способности и избыточное развитие сине-зеленых водорослей (Гидроэкологический..., 2007).

Неравномерность распределения растворенных и взвешенных ОВ, поступающих с поверхностным стоком из затопленных почв и растительных остатков в период формирования экосистемы водохранилища, нашла отражение в изменении численности микроорганизмов- деструкторов в воде на разных створах. Перед плотиной (первый створ) была проведена качественная лесосводка, на правом берегу расположена инфраструктура ГЭС и дорога. На расстоянии 8 км от плотины (второй створ) заполнение водохранилища происходило при неполной лесосводке (затопленные на корню деревья, невывезенная древесина). Одним из методов оценки качества воды в водохранилище была биоиндикация, основанная на определении численности КГБ и их активности по отношению к различным группам ОВ (Кондратьева, Чухлебова, 2005). Так, летом 2003 г. на первом створе у левого полого берега в поверхностном слое воды численность КГБ была $9.2 \cdot 10^2 \, \text{KOE/мл}$; у правого берега — в 10 раз выше $(110 \cdot 10^2 \, \text{KOE/мл})$. На втором створе численность КГБ у левого берега среди затопленной на корню древесины достигала 13 · 10² KOE/мл, у правого — $65 \cdot 10^2 \, \text{KOE/m}$ л. В октябре после интенсивных дождей численность КГБ увеличивалась на обоих створах. Перед плотиной она была сопоставимой у обоих берегов, $\sim 160 \cdot 10^2 \text{ KOE/мл}$, ниже плотины

увеличивалась до $360 \cdot 10^2$ KOE/мл у левого берега и $289 \cdot 10^2$ KOE/мл — у правого.

Несмотря на существовавшие прогнозы о возможности активизации экзогенных геологических процессов в зоне влияния Бурейского водохранилища, сход гигантского оползня в декабре стал большой неожиданностью. В результате оползня, перекрывшего водохранилище от берега до берега, возникла угроза режиму работы Бурейской ГЭС и затопление поселений, расположенных выше по течению (Махинов и др., 2019). Для восстановления проточности в водохранилище было решено создать в теле оползня искусственный канал путем проведения крупномасштабных взрывных работ. По данным Минобороны России, для создания этого канала использовано ~260 т тротила (тринитротолуола) и подорвано ~520 комплектов кумулятивных зарядов, содержащих гексоген.

В результате оползня и следующего за ним цунами в водную среду Бурейского водохранилища поступил большой объем размельченных метаморфизованных горных пород и раздробленной древесины (Махинов и др., 2019). После взрывных работ дополнительными источниками загрязнения окружающей среды (воды, почвы, породы) выступали взрывчатые вещества тринитротолуол и гексоген. Среди продуктов их детонации встречаются токсичные 2,4-динитротолуол и 4-аминодинитротолуол (Juhasz, Naidu, 2007; Won, Borden, 2016). Несомненно, что эти факторы (оползень и взрывные работы) оказали влияние на качество воды, структуру и активность МС водохранилища, обеспечивающих его самоочищающий потенциал.

Многие микроорганизмы способны к трансформации тринитротолуола в аэробных и анаэробных условиях, включая бактерии из родов Pseudomonas, Enterobacter, Rhodococcus, Mycobacterium, Clostridium, Desulfovibrio и грибы Phanerochate, Stropharia (Serrano-González et al., 2018).

Несмотря на то, что микроорганизмы способны разлагать ароматические соединения, доказано, что взрывчатые вещества и продукты их разложения могут вызывать токсикологические эффекты. Например, для некоторых анаэробных деструкторов ароматических соединений эффективные концентрации, приводящие к ингибированию их роста на 50%, зарегистрированы в диапазоне ~0.2 мМ для этилбензола и ксилола, ~0.5 мМ для толуола и 1.5 мМ для бензола (Duldhardt et al., 2007). В природных условиях на загрязненных акваториях эти концентрации бывают выше, т.е. микроорганизмы, деградирующие ароматические соединения *in situ*, могут испытывать существенное токсическое воздействие (Tischer et al., 2013).

Тротил и гексоген характеризуются канцерогенными свойствами. Экспериментально показа-

но, что в гидробионтах накапливаются в основном продукты трансформации взрывчатых веществ (Sims, Steevens, 2008; Strehse et al., 2017). Наиболее опасны водорастворимые продукты, оказывающие токсичное воздействие на рыб и моллюсков непосредственно через водную среду (Chatterjee et al., 2017). Независимо от сезона в тканях мидий накапливается 4-амино-2.6-динитротолуол (Appel et al., 2018). Стойкие метаболиты тринитротолуола обнаружены в мышечной ткани лососей (Mariussen et al., 2018). Наиболее опасны смеси взрывчатых веществ (Panz et al., 2013). Например, в смеси тринитротолуола с гексогеном время разложения продуктов детонации может составлять от 6 до 600 сут в зависимости от размера частиц и физико-химических условий окружающей среды (Lever et al., 2005).

Приведенные примеры свидетельствуют о длительных последствиях для водных организмов после использования взрывчатых веществ. Одновременное поступление размельченных горных пород и продуктов детонации взрывчатых веществ в Бурейское водохранилище повышает степень экологического риска для гидробионтов. Чувствительными индикаторами загрязнения могут выступать микроорганизмы, принимающие участие в самоочищении водных экосистем.

При оценке влияния экологических факторов на оползневые процессы особое место занимают ответные реакции микроорганизмов, развивающихся в микронишах порового пространства горных пород в прибрежной зоне. Различные виды микроорганизмов способны формировать биопленки, участвовать в разрушении или образовании минералов, а также в трансформации и деструкции ОВ. Появились доказательства о взаимосвязи между микробными сообществами и формированием оползней (Вłońska et al., 2018).

Цель работы — определить численность планктонных гетеротрофных бактерий вокруг тела крупного оползня и в искусственном канале после проведенных взрывных работ на Бурейском водохранилище; исследовать активность микробных сообществ почвы и размельченных горных пород по отношению к разным источникам углерода; дать сравнительный анализ изменения состава летучих органических веществ до и после проведения взрывных работ и обосновать их генезис.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В районе оползня на Бурейском водохранилище левый берег высотой ~ 400 м, крутой, с уклоном $30^{\circ}-35^{\circ}$. Правый склон долины — террасовидная поверхность эрозионного происхождения шириной >1 км и высотой ≤ 50 м над современным уровнем водохранилища. Ширина затоплен-



Puc. 1. Место локализации оползня на Бурейском водохранилище. Снимок из космоса "Sentinel-2A" (earth-chronicles.ru).

ного русла 500—550 м, глубина 60—80 м. Устьевые участки притоков образуют узкие и глубокие заливы протяженностью 1.5—3.0 км (рис. 1). Колебания уровня воды в водохранилище между максимальными отметками в начале осени и минимальными весной 20 м.

Объем сошедшего оползня достигает 24.5 млн м³, объем надводной части >4.5 млн м³, основная часть находится под водой. Глубина водохранилища на месте схода оползня - >70 м. Длина оползня 800 м, высота - 7.5-46 м (Махинов и др., 2019). Значительную роль в подготовке условий для смещения оползня сыграло заполнение водохранилища, в результате которого подземные воды проникли под основание склона, увеличив обводненность трещиноватых пород в нижней его части и снизив устойчивость горных пород (Кулаков и др., 2019).

В связи с труднодоступностью района схода оползня исследования в акватории Бурейского водохранилища проводили во время краткосрочных вылетов вертолетов МЧС России. Пробы воды отбирали вокруг оползня, затем (после проведения взрывных работ) из образованного в теле оползня канала (рис. 2).

Для оценки активности МС из разных местообитаний по отношению к легкодоступным и трудно минерализуемым ОВ использованы: пробы воды, отобранные в водохранилище выше и ниже тела оползня; наледи (январь 2019 г.), вода из искусственного канала (февраль и март, 2019 г.), пятисуточные водные вытяжки почвы и горных пород, размельченных взрывами. Вытяжки готовили из расчета 1 г субстрата на 100 мл стерильной дистиллированной воды.

Численность КГБ определяли на рыбо-пептонном агаре, разбавленном в 10 раз, и выражали в КОЕ/мл (Намсараев и др., 2006). Потенциальную активность МС по отношению к различным источникам углерода, включая лактат кальция, пептон, дрожжевой экстракт, крахмал и ГNа, определяли по результатам их культивирования

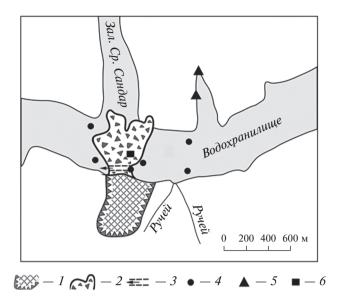


Рис. 2. Границы оползня и места отбора проб: 1 — стенка срыва оползня, 2 — оползневое тело, 3 — канал из верхней части водохранилища в нижнюю после взрывных работ, 4 — места отбора проб воды, 5 — то же наледей, 6 — то же почв и горных пород.

при температуре 20° С на среде M9 следующего состава, г/л дистиллированной воды: $KH_2PO_4 - 1.33$, $K_2HPO_4 - 2.67$, $NH_4Cl - 1$, $Na_2SO_4 - 2$, $KNO_3 - 2$, $FeSO_4 \cdot 7H_2O - 0.001$, $MgSO_4 \cdot 7H_2O - 0.1$. Источники углерода использовали в следующих концентрациях: лактат кальция, пептон, дрожжевой экстракт и крахмал -2 г/л, $\Gamma Na - 0.2$ г/л. Рост микроорганизмов на легкодоступных субстратах (накопление биомассы) определяли фотометрическим методом по изменению оптической плотности культуральной жидкости на $K\Phi K$ -3-01 при длине волны 600 нм.

Особенности микробной трансформации ГNа определяли по изменению значений абсорбции культуральной жидкости на 30 сут при разных длинах волн: изменение общего содержания ОВ при $\lambda = 254$ нм; присутствие ароматических групп при $\lambda = 275$ нм (Китаг, 2006); трансформацию хромофорных групп, ответственных за окраску водной среды при $\lambda = 436$, 465 нм (Ширшова и др., 2015), используя спектрофотометр SHI-MADZU UV-3600 (Япония).

Определение содержания летучих ОВ в пробах воды из водохранилища и пятисуточных водных вытяжках разных субстратов (почвы, размельченных горных пород после взрывов) проводили методом газовой хроматографии с использованием колонки HP-FFAP (50 м; 0.320 мм; 0.50 мкн) при интервале температур 45—200°С.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По данным гидроэкологического мониторинга, в период заполнения Бурейского водохранилища (2003—2007 гг.) качество воды по гидрохимическим, микробиологическим и гидробиологическим показателям существенно различалось на разных створах вследствие изменения скорости течения водных масс и аккумуляции растительного детрита в нижних слоях воды перед плотиной (Гидроэкологический..., 2007). Высокая цветность поверхностных вод среди затопленных на корню деревьев была обусловлена разложением лигноцеллюлозы. Этот показатель оказался сопоставимым с цветностью водных масс, отобранных в придонных слоях, где происходила трансформация и деструкция растительных остатков.

Принимая во внимание, что существенное влияние на качество воды оказывает состав и количество ОВ, используемых МС в качестве источников углерода и энергии, в зимне-весенний период 2019 г. проведены исследования состава ОВ в воде Бурейского водохранилища до и после взрывных работ. Спектральный и хроматографический методы определения ОВ показали их влияние на численность КГБ. Так, выше тела оползня общее содержание ОВ₂₅₄ незначительно отличалось у берегов, что нашло отражение в сопоставимой численности КГБ (табл. 1). Однако ниже тела оползня в результате инфильтрации воды происходило изменение количественного и качественного состава ОВ, повлиявшее на численность КГБ. Причем, у левого берега, где произошел оползень, численность КГБ была в 2.3 раза ниже, чем у правого берега, на котором в результате цунами уничтожен лес. Это могло быть связано с разным составом и количественным соотношением ОВ растительного происхождения, поступивших с поверхностным стоком. После проведения взрывных работ в пробах воды, отобранных из искусственного канала в феврале 2019 г., наблюдали ярко выраженное увеличение общего содержания OB_{254} , ароматических соединений ОВ₂₇₅ и изменение качественного состава летучих ОВ. Важным фактором качества воды выступала присутствующая в канале взвесь. В пробах воды с тонкодисперсной взвесью зарегистрирована максимальная численность КГБ. Можно предположить, что увеличение КГБ происходило за счет почвенных микроорганизмов и бактерий, развивающихся в поровом пространстве горных пород, которые поступили в воду при их размельчении. Это подтверждается существенным изменением качества воды в марте 2019 г. В результате промывного режима рыхлых склонов канала произошло уменьшение общего содержания ОВ и численности КГБ до величин, сопоставимых с их содержанием в водохранилище выше оползня.

Активность микробных сообществ *in vitro* на легкодоступных субстратах. В результате экспериментальных исследований установлено, что планктонные бактерии, присутствующие в воде

| Таблица 1. Содержание органических веществ и численность культивируемых гетеротрофных бактерий в воде |
|---|
| Бурейского водохранилища в районе оползня |

| Место | OB_{254} | OB ₂₇₅ | Летучие ОВ | Численность КГБ, |
|--------------------|------------|-------------------|--|------------------|
| и дата отбора проб | у.е. абс | орбции | летучие ов | КОЕ/мл |
| | | | | |
| Выше оползня: | | | | |
| левый берег | 0.324 | 0.282 | Ацетальдегид, ацетон, метанол, бензол, толуол | 111.0 ± 9.6 |
| правый берег | 0.303 | 0.196 | Ацетальдегид, ацетон, метанол, толуол, m -ксилол, изопропилбензол | 101.3 ± 3.5 |
| Ниже оползня: | | ı | ' | ! |
| левый берег | 0.524 | 0.312 | Ацетон, метанол, бензол, толуол, бутилацетат, этилбензол, <i>o-</i> , <i>m-</i> , <i>p-</i> ксилолы, изопропилбензол | 63.0 ± 2.2 |
| правый берег | 0.587 | 0.324 | Гексан, ацетон, метанол, бензол, толуол, бутилацетат, <i>о-</i> , <i>m</i> -ксилолы, бутанол, изопропил-бензол | 144.7 ± 10.4 |
| | I | ' I | Тосле взрывных работ (канал) | I |
| 14.02.2019* г. | 0.682 | 0.494 | Ацетальдегид, ацетон, метанол, толуол, o -ксилол, изопропил-бензол | 315.3 ± 3.5 |
| | 0.521 | 0.321 | Ацетальдегид, ацетон, толуол, о-, т-ксилолы | 173.0 ± 8.3 |
| | 0.753 | 0.545 | Гексан, ацетальдегид, ацетон, этилацетат, метанол, толуол, o -, m -ксилолы, изопропилбензол | 484.7 ± 12.0 |
| | 0.724 | 0.514 | Гексан, ацетальдегид, ацетон, метанол, толуол, <i>т</i> -ксилол, изопропилбензол | 414.7 ± 3.7 |
| 01.03.2019 г. | 0.385 | 0.211 | Гексан, ацетальдегид, ацетон, этилацетат, метанол, толуол, <i>о</i> -ксилол, изопропилбензол | 133.0 ± 12.8 |

^{*} Пробы воды отобраны с правого пологого берега с интервалом 5 мин.

вокруг тела оползня, при росте на лактате (продукте трансформации растительных остатков) мало отличались по своей активности (рис. 3). Однако в пробах воды, отобранных из проточного канала, активность микроорганизмов изменялась во времени — от минимальных значений сразу после проведения взрывных работ до последующего увеличения более чем в 2 раза в марте 2019 г. На азотсодержащем субстрате (пептоне) максимальная активность отмечена у МС из проб воды, отобранных в канале, при высоких скоростях течения, несмотря на их низкую численность. Полученные результаты свидетельствуют о том, что между численностью и активностью МС не обнаружено прямой зависимости.

По-видимому, сразу после проведения взрывных работ в воде канала доминировали физиологические группы с низкой активностью по отношению к лактату, либо на них оказывали токсичное воздействие некоторые летучие OB.

По своей активности роста на легкодоступных ОВ (пептоне и лактате) МС, присутствующие в пробах воды, отобранных выше и ниже тела оползня, отличались незначительно. Менее активным было сообщество микроорганизмов из искусственного канала сразу после завершения взрывных работ (14.02.2019 г.), вероятно за счет ингибирования микробного сообщества продук-

тами детонации, присутствующими в воде. Активность утилизации пептона и лактата существенно возрастала у МС, которые присутствовали в воде, отобранной из канала в марте. Это

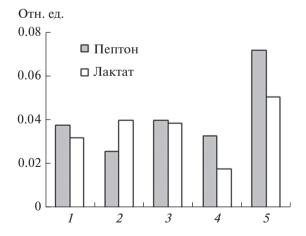


Рис. 3. Активность планктонных гетеротрофных бактерий на легкодоступных субстратах до (1–3) и после взрывных работ (4, 5). 1 — выше оползня у левого берега, 2, 3 — ниже оползня у правого и левого берегов соответственно, 4 — канал, 14.02.2019 г., 5 — канал, 01.03.2019 г.

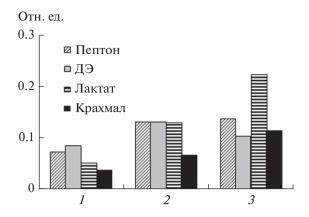


Рис. 4. Активность МС воды (I), водной вытяжки горных пород с гарью (2), водной вытяжки почвы с тела оползня (3) на различных субстратах.

может быть связанно с диффузией ОВ из порового пространства тела оползня после размельчения горных пород в результате взрывных работ.

В период весеннего снеготаяния на активность МС воды в Бурейском водохранилище оказывали влияние не только органические и минеральные вещества, поступившие после оползня, свой вклад могли вносить ОВ, поступающие с поверхностным стоком с территории водосбора. Проведены экспериментальные исследования активности МС, присутствующих в воде, водных вытяжках горных пород с гарью и в вытяжках почв, отобранных на теле оползня. На рис. 4 представлена их активность на легкодоступных источниках углерода (пептоне, дрожжевом экстракте, лактате и крахмале). Бактериопланктон отличался минимальной активностью на всех использованных субстратах. Микроорганизмы, присутствующие в водной вытяжке почвы, проявляли максимальную активность по отношению к лактату и крахмалу. Сообщество, сформированное в водной вытяжке разрушенных взрывами горных пород, занимало по своей активности промежуточное положение. В большей степени это может быть связано с адаптацией почвенных микроорганизмов к продуктам трансформации растительных остатков. Активность роста экспериментальных МС на лактате существенно отличалась и могла зависеть от сочетания разных ко-субстратов. Не исключено, что низкая активность МС из проб воды обусловлена присутствием широкого набора ингибиторов роста, включая продукты разложения древесины и детонации взрывчатых веществ.

Известно, что при разложении лигноцеллюлозы, кроме лактата (Guo et al., 2010), могут присутствовать токсичные ко-субстраты. Так, возможные ингибирующие эффекты при поступлении растительных остатков в водную среду связывают с продуктами трансформации лигноцеллюлозы (фурфуролом, кумаровой, муравьиной, уксусной кислотами). Экспериментально показано, что в

зависимости от методов гидролиза лигноцеллюлозы, образующийся фурфурол является ключевым ингибитором ферментативной активности микроорганизмов, в том числе продуцирующих производные лактата (Van der Pol et al., 2014).

Трансформация гуминовых веществ in vitro. В районе оползня были зарегистрированы наледи с различной окраской. Химический состав наледей формируется под влиянием криохимических и биохимических процессов. Это позволяет судить о составе поровых вод в почвах/породах и грунтовых водах. В составе наледей обнаружены предельные и непредельные углеводороды, метан, оксиды углерода, аммиак и сероводород (Иванов, 1998). Максимальная численность КГБ (275 КОЕ/мл) зарегистрирована в наледи с бурой окраской, в прозрачной наледи их численность составляла 150 КОЕ/мл. Сделано предположение, что в наледях МС участвуют в трансформации гуминоподобных ОВ, присутствующих в почвах и поровом пространстве горных пород.

Гуминовые вещества рассматриваются как неотъемлемый компонент органического вещества природных экосистем, который выполняет множество жизненно важных функций. Они составляют до 70% органического вещества почвы, 50-80% растворенного ОВ в поверхностных водах, и 25% растворенного органического вещества в подземных водах. Состав гуминовых веществ формируется в результате взаимодействия почв с поверхностными и подземными водами и во многом зависит от климатических условий (Lipczynska-Kochany, 2018). Гуминовые вещества рассматривают как супрамолекулярные структуры или ассоциации гетерогенных макромолекул, генезис которых связан с деградацией и разложением биологического материала (в основном растительных остатков) (Piccolo, 2001). Реакционная способность гуминовых веществ в окружающей среде зависит от набора функциональных групп (Bell et al., 2014; Lee et al., 2015), размера и формы макромолекулярных структур, а также происхождения органических остатков (Rupiasih, Vidyanagar, 2005). Гуминовые вещества играют важную роль в биохимических процессах. Сложная макромолекулярная структура гуминовых веществ отражается в их физико-химических особенностях, приводит к уникальным и разнообразным взаимодействиям с разными соединениями и элементами (Perminova et al., 2019).

Цветность раствора гуминовых веществ обусловлена присутствием хромофорных функциональных групп: азотсодержащих (-N=N-), азометиновых (>C=N-), карбоиминовых (>C=NH), нитро- (-NO $_2$) и нитрозогрупп (-NO). Усиление интенсивности окрашивания водной среды происходит за счет кетонных и ауксохромных групп в составе ароматических колец (Chen et al., 2002).

Для определения активности МС при трансформации гуминсодержащего субстрата, проведены расчеты различных коэффициентов на основе

изменения соотношения спектральных характеристик культуральной жидкости после 30 сут культивирования (табл. 2). В качестве инокулята (1:10 мл среды М9) использовали пробы воды, отобранные вокруг оползня, из искусственного канала и пятисуточные водные вытяжки почвы и размельченных горных пород, отобранных на теле оползня рядом с каналом. Контролем служил раствор препарата без внесения инокулята.

Согласно полученным результатам, планктонные МС в воде вокруг тела оползня были менее активными по отношению к гуминсодержащему субстрату. По сравнению с контролем, количество хромофорных групп и ароматических соединений в культуральной жидкости изменялось незначительно. Однако, после проведения взрывных работ трансформация ГNа происходила более активно при участии МС воды, отобранной из канала и МС волных вытяжек природных субстратов. Так, в ходе эксперимента существенно увеличивался коэффициент, отражающий количество хромофорных групп (A_{254}/A_{436}) и уменьшалось отношение A_{465}/A_{665} между содержанием ароматических и алифатических групп. Самыми активными по отношению к ароматической составляющей гуминсодержащего субстрата оказались МС из водной вытяжки размельченных горных пород. Это может быть связано с присутствием в поровом пространстве горных пород деструкторов ароматических соединений и их активизацией в течение 5 сут в водной вытяжке.

Проведенные экспериментальные исследования свилетельствуют, что после взрывных работ и увеличения степени диспергирования горных пород увеличивается активность микроорганизмов. способных к деструкции ароматических соединений. Фактически при взаимодействии воды с горными породами увеличивается концентрация летучих ОВ, что подтверждается их присутствием в газовой фазе над породами и в самой водной вытяжке (ацетон, бутанол, бутилацетат, гексан, метанол, этилацетат, толуол, m- и o-ксилолы). Обнаруженные в воде вокруг оползня, в водных вытяжках горных пород и обугленной древесины метилированные производные бензола (толуол и ксилолы) представляют опасность для гидробионтов и могут вызывать пролонгированные риски в пространстве и во времени (Кондратьева и др., 2020). При воздействии микроорганизмов-деструкторов многие метилированные производные бензола могут подвергаться трансформации и деструкции, существенно изменяя качество воды (Gopinath, Dhanasekar, 2012).

Генезис летучих органических веществ. Обнаруженный в проведенных исследованиях спектр ОВ в пробах воды и водных вытяжках позволил высказать гипотезу, что многие из этих соединений имеют природное происхождение и тесно связаны с микробным разложением растительных остатков и циклом метана (рис. 5).

Таблица 2. Активность МС по отношению к гуминсодержащему субстрату до и после проведения взрывных работ на Бурейском водохранилище

| Место отбора проб | A_{254}/A_{436} | A_{465}/A_{665} |
|--------------------------------------|-------------------|-------------------|
| До взрывных раб | ОТ | |
| Контроль (без инокулята) | 3.42 | 3.79 |
| Выше оползня у левого берега | 3.75 | 3.60 |
| Ниже оползня | | |
| у правого берега | 3.70 | 3.42 |
| у левого берега | 3.51 | 3.58 |
| После взрывных ра | бот | I |
| Контроль (без инокулята) | 3.27 | 3.69 |
| Проба воды из канала (март, 2019 г.) | 4.66 | 4.18 |
| Вытяжка породы с гарью | 4.57 | 3.97 |
| Вытяжка почвы с поверхности | | |
| оползня | 4.47 | 4.02 |

Примечание. A_{254}/A_{436} — коэффициент абсорбции, отражающий количество хромофоров в молекуле Γ Na; A_{465}/A_{665} — отношение ароматических к алифатическим группам в Γ Na.

Во-первых, важными предшественниками летучих ОВ, обнаруженных в пробах воды Бурейского водохранилища, могут быть продукты разложения растительных остатков в виде затопленной древесины: растворимые в воде соединения (сахара, органические кислоты, спирты), слаборастворимые вещества (гемицеллюлоза), нерастворимые вещества (крахмал, пектин, целлюлоза, воска, жиры, смолы, углеводороды) и трудно разлагаемый лигнин. В аэробных условиях они окисляются в процессе дыхания микроорганизмов до углекислого газа и воды, в анаэробных – сбраживаются с образованием органических кислот (уксусной, янтарной, масляной, молочной, муравьиной), спиртов (этанола, бутанола, пропанола), ацетона и газов (углекислого газа, водорода). В аэробных процессах участвуют грибы родов Trichoderma, Fusarium, Myrothecium, Penicillium, миксобактерии родов Archangium и Polyangium, цитофаги родов Cytophaga и Sporocytophaga, а также бактерии родов Vibrio, Achromobacter, Pseudomonas и Bacillus, актиномиценты, из которых наиболее активны представители родов Streptomyces, Micromonospora и Streptosporangium. В анаэробном разложении растительных остатков активное участие принимают бактерии рода Clostridium.

Во-вторых, многие алканы (метан, этан, пропан, гексан) присутствуют в осадочных породах, нефтяных месторождениях, угольных пластах, болотных водах (Godwin et al., 2013; Meslé et al., 2013) и отложениях водохранилищ (Дзюбан, 2016). В результате их ферментативного окисления/гидролиза образуются разнообразные метаболиты, включая ацетон, бутанол и др. Генезис присутствующего во многих пробах метанола может быть связан с трансформацией природного метана представителями

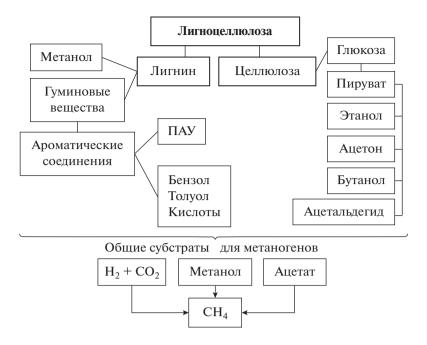


Рис. 5. Схема трансформации лигноцеллюлозы и образования метана.

семейств Methylococcaceae и Methylophilaceae (Yu et al., 2017).

В свою очередь, биогенный метан является продуктом аэробного и анаэробного метаногенеза. В качестве основных субстратов для синтеза метана микроорганизмы используют смесь $H_2 + CO_2$, ацетат, метанол, метиламины, метилтиолы и сложные ароматические соединения (Liu, Whitman, 2008). Метаногены филогенетически разнообразны. Они различаются по биохимии катаболических путей и осуществляют различные виды метаногенеза: гидрогенотрофный, ацетокластический, классический метилотрофный и метил-редуцирующий метаногенез (Meslé et al., 2013; Каллистова и др., 2017).

Принимая во внимание вышеизложенное, можно предположить, что присутствие газообразных компонентов (СН₄, СО₂, Н₂) в поровом пространстве горных пород могло стать предпосылкой к их взрывоподобному выбросу при резком изменении температуры и сходу оползня с левого берега Бурейского водохранилища. В дальнейшем они включались в биогеохимические процессы, которые сопровождались образованием целого ряда летучих ОВ, обнаруженных в воде вокруг тела оползня. После проведения взрывных работ доминирующее положении занимали гексан, ацетальдегид, ацетон, метанол, толуол, ксилолы и изопропилбензол, часть из этих компонентов могли принадлежать продуктам детонации или разложения тринитротолуола и гексогена.

На данном этапе исследований трудно определить в каком случае некоторые из летучих ОВ являются продуктами трансформации растительных остатков или метаболитами, образующимися в ре-

зультате функционирования метанотрофов/метилотрофов и деструкторов взрывчатых веществ (тринитротолуола и гексогена). Все эти продукты — компоненты сложных процессов трансформации и биогенеза органических веществ.

Выводы. В результате микробиологических исследований на Бурейском водохранилище после гигантского оползня в период ледостава установлено существенное изменение качества воды ниже тела оползня за счет ее дренажа сквозь разрушенные породы. Наиболее яркие изменения численности и активности МС отмечены под влиянием продуктов детонации тринитротолуола и гексогена и их микробных метаболитов после проведения взрывных работ.

В искусственном канале увеличение общего содержания ОВ и ароматических соединений, сопровождалось ростом численности культивируемых гетеротрофных бактерий. Потенциальной активностью по отношению к легкодоступным органическим субстратам и гуминовым соединениям отличались МС, сформированные в водных вытяжках почвы и размельченных взрывами горных пород. Многие из идентифицированных летучих ОВ образуются в результате жизнедеятельности метаногенных и метанотрофных бактерий, включая метанол и метилированные производные бензола.

После обрушения оползня и восстановительных работ в воде водохранилища зарегистрирован широкий спектр ароматических соединений природного и антропогенного происхождения, которые способны влиять на численность бактерий-деструкторов, снижать самоочищающий потенциал и ухудшать качество воды. Остатки дре-

весины на берегах водохранилища после оползня и цунами в течение длительного времени будут подвергаться микробной трансформации и повышать цветность воды за счет ее гумификации и увеличения концентрации высокомолекулярных ОВ, в том числе токсичных полициклических ароматических углеводородов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Комитету по гражданской защите Правительства Хабаровского края и ГУ МЧС Хабаровского края, коллегам из лаборатории гидрологии и гидрогеологии Института водных и экологических проблем Дальневосточного отделения РАН А.Н. Махинову, В.И. Киму и Д.В. Матвенко за содействие в отборе проб; Г.М. Филипповой (аналитический центр Института водных и экологических проблем ДВО РАН) за определение летучих органических веществ методом газовой хроматографии.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена по личной инициативе авторов в рамках темы института "Природные опасности и антропогенные преобразования экосистем муссонных областей Северо-восточной Азии" (№ 0229-2019-0006).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гидроэкологический мониторинг зоны влияния Бурейского гидроузла. 2007. Хабаровск: Ин-т водн. и экол. проблем ДВО РАН.
- Дзюбан А.Н. 2016. Цикл метана в грунтах водохранилищ Волжско-Камского каскада и его роль в деструкции органического вещества // Тр. Ин-та биол. внутр. вод РАН. Вып. 74. С. 21.
- *Иванов А.В.* 1998. Криогенная метаморфизация химического состава природных льдов, замерзающих и талых вод. Владивосток: Дальнаука.
- Каллистова А.Ю., Меркель А.Ю., Тарновецкий И.Ю., Пименов Н.В. 2017. Образование и окисление метана прокариотами // Микробиология. Т. 86. № 6. С. 661.
- Козырева Е.А., Рыбченко А.А., Хабидов А.Ш., Федорова Е.А. 2015. Экзогенные геологические процессы в береговой зоне Красноярского водохранилища // География и природные ресурсы. № 2. С. 83.
- Кондратьева Л.М., Чухлебова Л.М. 2005. Микробиологическая оценка сезонного формирования качества воды в Бурейском водохранилище // Научные основы экологического мониторинга водохранилищ: Матер. Всерос. науч.-практич. конф. Хабаровск, 28 февраля—3 марта 2005 г. Хабаровск: Ин-тводн. и экол. проблем ДВО РАН. С. 78.
- Кондратьева Л.М., Литвиненко З.Н., Филиппова Г.М. 2020. Экологический риск образования летучих органических веществ после крупного оползня // Геоэкология. Инженерная геология. Гидрогеология. Геокриология. № 3. С. 74.
- Кулаков В.В., Махинов А.Н., Ким В.И., Остроухов А.В. 2019. Катастрофический оползень и цунами в водохранилище Бурейской ГЭС (бассейн Амура) //

- Геоэкология. Инженерная геология. Гидрогеология. Геокриология. № 3. С. 13.
- Махинов А.Н., Ким В.И., Остроухов А.В., Матвеенко Д.В. 2019. Крупный оползень в долине реки Бурея и цунами в водохранилище Бурейской ГЭС // Вестн. ДВО РАН. № 2. С. 35.
- Намсараев Б.Б., Бархутова Д.Д., Хасинов В.В. 2006. Полевой практикум по водной микробиологии и гидрохимии. Методическое пособие. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского гос. ун-та.
- Научные основы экологического мониторинга водохранилищ (Дружининские чтения). 2005. Матер. Всерос. науч.-практ. конф. Хабаровск, 28 февраля—3 марта 2005 г. Хабаровск: Ин-т водн. и экол. проблем ДВО РАН.
- Шириова Л.Т., Гиличинский Д.А., Остроумова Н.В., Ермолаев А.М. 2015. Применение спектрофотометрии для определения содержания гуминовых веществ в многолетнемерзлых отложениях // Криосфера Земли. Т. 19. № 4. С. 107.
- Andres N., Badoux A. 2018. The Swiss flood and landslide damage database: normalisation and trends // J. Flood Risk Management. e12510. https://doi.org/10.1111/jfr3.12510
- Appel D., Strehse J.S., Martin H.J., Maser E. 2018. Bioaccumulation of 2,4,6-trinitrotoluene (TNT) and its metabolites leaking from corroded munition in transplanted blue mussels (*M. edulis*) // Mar. Pollut. Bull. V. 135. P. 1072.
- Bell N.G.A., Murray L., Graham M.C., Uhrin D. 2014. NMR methodology for complex mixture 'separation' // Chem. Commun. V. 50. № 14. P. 1694.
- Błońska E., Lasota J., Piaszczyk W. et al. 2018. The effect of landslide on soil organic carbon stock and biochemical properties of soil // J. Soils Sediments. V. 18. P. 2727.
- Chatterjee S., Deb U., Datta S. et al. 2017. Common explosives (TNT, RDX, HMX) and their fate in the environment: Emphasizing bioremediation // Chemosphere. V. 184. P. 438.
- Chen J., Gu B., LeBoeuf E.J. et al. 2002. Spectroscopic characterization of the structural and functional properties of natural organic matter fractions // Chemosphere. V. 48. № 1. P. 59.
- Duldhardt I., Nijenhuis I., Schauer F., Heipieper H.J. 2007. Anaerobically grown Thauera aromatica, Desulfococcus multivorans, Geobacter sulfurreducens are more sensitive towards organic solvents than aerobic bacteria // Appl. Microbiol. Biotechnol. V. 77. № 3. P. 705.
- Godwin C.M., McNamara P.J., Markfort C.D. 2013. Evening methane emission pulses from a boreal wetland correspond to convective mixing in hollows // J. Geophys. Res.: Biogeosciences. V. 118. № 3. P. 994.
- Gopinath M., Dhanasekar R. 2012. Microbial degradation of toluene // Afr. J. Biotechnol. V. 11. № 96. P. 16210.
- Guo W., Jia W., Li Y., Chen S. 2010. Performances of Lactobacillus brevis for producing lactic acid from hydrolysate of lignocellulosics // Appl. Biochem. Biotechnol. V. 161. P. 124.
- Juhasz A.L., Naidu R. 2007. Explosives: fate, dynamics, and ecological impact in terrestrial and marine environments // Rev. Environ. Contam. Toxicol. V. 191. P. 163.
- Kumar S. 2006. Organic chemistry. Spectroscopy of Organic Compounds // Guru Nanak Dev University.
- Lee B.M., Seo Y.S., Hur J. 2015. Investigation of adsorptive fractionation of humic acid on graphene oxide using

- fluorescence EEM-PARAFAC // Water Res. V. 73. P. 242.
- Lever J.H., Taylor S., Perovich L. et al. 2005. Dissolution of Composition B Detonation Residuals // Environ. Sci. Technol. V. 39(22). P. 8803.
- *Lipczynska-Kochany E.* 2018. Effect of climate change on humic substances and associated impacts on the quality of surface water and groundwater: A review // Sci. Total Environ. V. 640–641. P. 1548.
- Liu Y., Whitman W.B. 2008. Metabolic, phylogenetic, and ecological diversity of the methanogenic Archaea // Ann. N.Y. Acad. Sci. V. 1125. P. 171.
- Mariussen E., Stornes S.M., Bøifot K.O. et al. 2018. Uptake and effects of 2,4,6-trinitrotoluene (TNT) in juvenile Atlantic salmon (Salmo salar) // Aquat. Toxicol. V. 194. P. 176.
- *Meslé M., Dromart G., Oger P.* 2013. Microbial methanogenesis in subsurface oil and coal // Res. Microbiol. V. 164. № 9. P. 959.
- Panz K., Miksch K., Sójka T. 2013. Synergetic Toxic Effect of an Explosive Material Mixture in Soil // Bull. Environ. Contam. Toxicol. V. 91. № 5. P. 555.
- Perminova I.V. 2019. From green chemistry and nature-like technologies towards ecoadaptive chemistry and technology // Pure Appl. Chem. V. 91. № 5. P. 851.
- *Piccolo A.* 2001. The supramolecular structure of humic substances // Soil Science. V. 166. № 11. P. 810.
- Rupiasih N.N., Vidyanagar P.B. 2005. A Review: Compositions, Structures, Properties and Applications of Humic Substances // International J. Advanced Science and Technology. V. 8. № I–II. P. 16.
- Qu D., Dengke L., Li X. et al. 2018. Damage evolution mechanism and constitutive model of freeze-thaw yellow sandstone in acidic environment // Cold Reg. Sci. Technol. V. 155. P. 174.

- Serrano-González M.Y., Chandra R., Castillo-Zacarias C. et al. 2018. Biotransformation and degradation of 2,4,6-trinitrotoluene by microbial metabolism and their interaction // Def. Technol. V. 14. P. 151.
- Sims J.G., Steevens J.A. 2008. The role of metabolism in the toxicity of 2,4,6-trinitrotoluene and its degradation products to the aquatic amphipod *Hyalella azteca* // Ecotoxicol. Environ. Saf. V. 70. P. 38.
- Strehse J.S., Appel D., Geist C. et al. 2017. Biomonitoring of 2,4,6-trinitrotoluene and degradation products in the marine environment with transplanted blue mussels (M. edulis) // Toxicology. V. 390. P. 117.
- Tischer K., Kleinsteuber S., Schleinitz K.M. et al. 2013. Microbial communities along biogeochemical gradients in a hydrocarbon-contaminated aquifer // Environ. Microbiol. V. 15. № 9. P. 2603.
- Van der Pol E.C., Bakker R.R., Baets P., Eggink G. 2014. Byproducts resulting from lignocellulose pretreatment and their inhibitory effect on fermentations for (bio)chemicals and fuels // Appl. Microbiol. Biotechnol. V. 98. P. 9579.
- Won J., Borden R.C. 2016. Impact of glycerin and lignosulfonate on biodegradation of high explosives in soil // J. Contam. Hydrol. V. 194. P. 1.
- Yu Z., Beck D.A., Chistoserdova L. 2017. Natural Selection in Synthetic Communities Highlights the Roles of Methylococcaceae and Methylophilaceae and Suggests Differential Roles for Alternative Methanol Dehydrogenases in Methane Consumption // Front. Microbiol. V. 5. № 8. e2392.
- Zhang D., Liu E., Liu X., Song B. 2017. A new strength criterion for frozen soils considering the influence of temperature and coarse-grained contents // Cold Reg. Sci. Technol. V. 143. P. 1.

Change in Abundance and Activity of Microbocenoses in the Area of Influence of a Large Landslide at the Bureva Reservoir

L. M. Kondratyeva¹, Z. N. Litvinenko¹, D. V. Andreeva¹, *, and A. S. Bashkurova²

¹Institute of Water and Ecology Problems, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Khabarovsk, Russia

²Institute of Mining, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Khabarovsk, Russia

*e-mail: freckles2008@vandex.ru

The results of field and experimental microbiological studies of water, soil and rock samples in the influence zone of large landslide are presented. Landslide occurred in December 2018 and blocked the Bureya Reservoir from coast to coast. Artificial channel was created to restore the hydrological regime with use of TNT (trinitrotoluene) and RDX (hexogen). Comparative analysis of the abundance of cultivated heterotrophic bacteria around the landslide body and in an artificial channel was carried out. Activity of microbial communities in relation to easy available (peptone, lactate, and starch) and difficult to mineralize humic compounds was also determined. With use of spectrometry and gas chromatography it was shown that an increase in the diversity of aromatic compounds in water was accompanied by an increase in the abundance of heterotrophic bacteria. A number of toxic substances were found among the dominant components in the water: including methanol and methylated benzene derivatives. Its concentrations increased after the water draining through the landslide body and after blasting. Many of the volatile organic compounds may have been products of microbial metabolism when water interacts with rocks. A hypothesis on the role of methanotrophic and methylotrophic bacteria in the genesis of methanol and toluene is discussed.

Keywords: microbial communities, Bureya Reservoir, landslide, volatile compounds, trinitrotoluene, hexogen

300ПЛАНКТОН, 300БЕНТОС, 300ПЕРИФИТОН

УДК 5893.4:591.524.12(571.1)

КОЛОНИАЛЬНЫЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ В ЗООПЕРИФИТОНЕ ВОДОЕМА-ОХЛАДИТЕЛЯ ТЭЦ (ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ)

© 2021 г. А. А. Герасимова^a, *, А. Г. Герасимов^b, Т. А. Шарапова^a

^аФедеральный исследовательский центр Тюменский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук, Тюмень, Россия

^b Тюменский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Тюмень, Россия

*e-mail: nstya_vid@mail.ru
Поступила в редакцию 25.03.2020 г.
После доработки 06.08.2020 г.
Принята к публикации 20.08.2020 г.

Приведены данные о таксономическом составе пресноводных губок и мшанок в водоеме-охладителе ТЭЦ-1 (г. Тюмень, Западная Сибирь), их распространению по акватории на пяти станциях в 2005, 2016 и 2017 гг. Рассмотрено сезонное развитие колониальных беспозвоночных и влияние высоких температур на встречаемость и биомассу губок. Наиболее благоприятные условия обитания зарегистрированы в лотических биотопах. Приведены размеры геммул и спикул губки *Eunapius fragilis* (Leidy.), флотобластов мшанок *Plumatella emarginata* (Allman.) и *Hyalinella punctata* (Hancock).

Ключевые слова: зооперифитон, губки, мшанки, водоем-охладитель, Западная Сибирь

DOI: 10.31857/S0320965221020042

ВВЕДЕНИЕ

Водоем-охладитель является трансформированной гидроэкосистемой, которая в результате антропогенной деятельности испытывает влияние высоких температур воды (Буторин, 1969; Протасов и др., 1991, 2012). Нарушение температурного режима при воздействии сбросных подогретых вод ведет к изменению гидробиологического режима в целом. Укрепление берега и дна бетонными плитами или каменной наброской создают благоприятные условия для развития зооперифитона. Колониальные беспозвоночные губки и мшанки - важный компонент в водоемахохладителях (Протасов и др., 1991; Sharapova, 2008). В ряде случаев в водоемах этого типа отмечены находки новых для территории видов (Силаева и др., 2009; Нехаев, Палатов, 2016; Гонтарь, 2018).

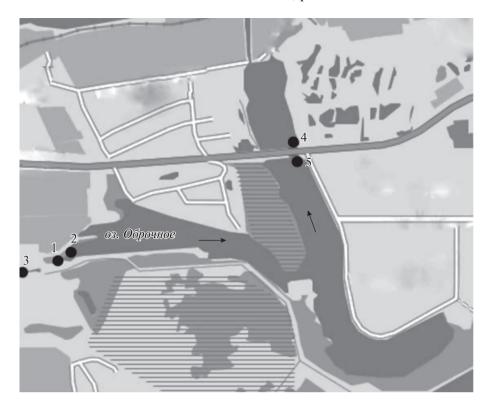
Пресноводные губки широко распространены в гидроэкосистемах от Арктики до тропиков (Annandale, 1915; Резвой, 1936; Мапсопі, Pronzato, 2008). В настоящее время на территории Западной Сибири зарегистрировано четыре вида губок: Spongilla lacustris (L.), Eunapius fragilis (Leidy.), Ephydatia fluviatilis (L.) и Е. muelleri (Lied.). Наиболее часто встречаемые виды — Spongilla lacustris и Ephydatia muelleri, наиболее редкая — Einapius fragilis, найдена лишь в одном водоеме (Шарапова и др., 2014).

Мшанки, как и губки, — колониальные сидячие фильтрующие организмы, находящиеся, как правило, в прикрепленном состоянии, считаются типичными представителями сообществ (Протасов, 1994). Несмотря на широкое распространение в природе, пресноводные мшанки являются одной из недостаточно изученных групп животных (Ricciardi, Reiswig, 1994; Wood, 2009). Первые сведения о распространении мшанок на севере Западной Сибири относятся к исследованиям на Гыданском п-ве (Бурмакин, 1941). Всего на территории Западной Сибири зарегистрировано десять видов мшанок (Шарапова, 2007).

Цель работы — определить таксономический состав губок и мшанок в водоеме-охладителе ТЭЦ-1 (г. Тюмень), выявить особенности их развития в зооперифитоне на различных биотопах водоема-охладителя Тюменской ТЭЦ-1 в летнеосенний период, рассмотреть влияние течения и повышенной температуры на качественное и количественное развитие беспозвоночных, а также пространственное распределение исследуемых организмов на различно ориентированных субстратах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Водоем-охладитель Тюменской ТЭЦ-1 создан на основе старицы р. Тура (оз. Оброчное), кото-



рое после трансформации сохранило свою линейную конфигурацию (рис. 1). Вода для системы охлаждения поступает из р. Туры, после сброса в водоем-охладитель нагретая вода проходит через большую часть озера и по каналу уходит обратно в реку. Химический состав воды соответствует

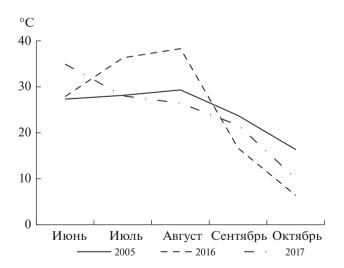


Рис. 2. Изменение температуры с июня по октябрь в зоне максимальной термической нагрузки (сбросной канал - ст. 3) в 2005, 2016 и 2017 гг.

чистым водам согласно комплексной экологической классификации (Оксиюк и др., 1993) и требованиям, предъявляемым к рыбохозяйственным водным объектам (ГОСТ 17.1.2.04-77. Охрана природы. Гидросфера. Показатели состояния и правила таксации рыбохозяйственных водных объектов от 01.07.1978. Ограничение срока действия снято по приказу Минприроды России от $16.04.92 \, \mathbb{N} \, 60$ (ИУС $\mathbb{N} \, 9-94$)).

Колониальных беспозвоночных изучали в 2005, 2016 и 2017 гг. Пробы собирали ежемесячно с июня по октябрь на пяти станциях, различающихся скоростью течения и температурой воды. В зоне повышенного подогрева воды $(28.0-39.4^{\circ}\text{C})$ наблюдения проводили на трех станциях: на течении (ст. 1-0.13 м/с, ст. 3 (сбросной канал) -0.72 м/с) и без течения (ст. 2). В зоне умеренного подогрева (температура ниже на $4-5^{\circ}\text{C}$) работа велась на двух станциях: на течении (ст. 5-0.54 м/с) и без течения (ст. 4) (рис. 1).

Температура воды значительно изменялась (от $2.5 \text{ до } 39.4^{\circ}\text{C}$) в зависимости от года, месяца и станции исследования. Термический режим водоема был обусловлен температурой и объемом сбросных вод (рис. 2). Температура в зоне умеренного подогрева была ниже на $2-7^{\circ}\text{C}$.

В 2005 г. в зоне максимальной термической нагрузки (сбросной канал — ст. 3) максимальная

температура воды наблюдалась в августе (24°С), в последующие месяцы она плавно снижалась и в октябре была 16.4°С. В 2016 г. температура воды уже в июле поднялась до 28°С, максимальных значений достигла в августе (39.4°С), после чего резко снизилась (в сентябре -16.7°С, в октябре -6.4°С). В 2017 г. температурный режим характеризовался максимальными показателями в июне (37°С), в последующие месяцы температура воды снижалась, а в октябре достигла 10.1°С (рис. 2).

Пробы отбирали с камней отсыпки и с затопленной древесины прямым сбором, в сбросном канале на бетонных плитах применяли перифитический скребок. Всего для анализа использовали данные 220 проб. Найденных губок и мшанок фиксировали 4%-ным формалином. Для определения влияния ориентации поверхности на развитие зооперифитона в водном потоке в 2016 г. на течении (ст. 1 и ст. 5) установили в качестве экспериментальных субстратов керамические блоки-кирпичи. Через три месяца пробы отбирали с горизонтальных и вертикальных поверхностей. Проведены измерения диаметра геммул и спикул (длина и ширина) губки, а также длины и ширины флотобластов мшанок. Встречаемость рассчитывали как отношение количества проб, в которых обнаружен таксон, к общему количеству проб (Баканов, 1987).

Математическая обработка данных проводилась с помощью статистических программ Statistica и Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

За период исследований на изученных биотопах в зооперифитоне найдены колониальные беспозвоночные, представленные пресноводными губками (два вида) и мшанками (три вида).

Губки. В 2005 г. в водоеме-охладителе в зоне сбросного канала и на прилегающем к нему участке водоема (ст. 1 и 3) редко (встречаемость 4%) находили маленькие колонии губок. И их масса колебалась от 1 до 36 мг $(0.20-7.20 \text{ г/m}^2)$ без геммул. Они были определены как *Spongilla* sp. (Sharapova, 2008).

В 2016 и 2017 гг. в водоеме-охладителе в большом количестве найден Eunapius fragilis. Данный вид встречался неравномерно и отсутствовал на участках без течения (ст. 2 и 4). Большинство экземпляров губок отмечено на биотопах с повышенным подогревом воды и течением — ст. 1 (встречаемость 40%), ст. 3 (20%), а также в зоне умеренного подогрева — на ст. 5 (60%). Самые крупные колонии E. fragilis были зарегистрированы в 2017 г. на ст. 3 и 5 — 102.25 и 93.2 г/м² соответственно. На станциях без течения губки либо не были обнаружены (ст. 2), либо встречались редко — единичный экземпляр был зарегистрирован на ст. 4

в октябре. Встречаемость губки в водоеме-охладителе за период исследования (доля проб с губками к общему количеству проб) в 2016 г. была 24%, в 2017 г. -16%.

Изучение развития E. fragilis в летне-осенний период показало, что биомасса колоний в 2016 г. варьировала в пределах 0.25-25.50 г/м², в 2017 г. — 1.00-102.25 г/м². Максимальная биомасса вида была отмечена при высокой температуре воды в июне 2017 г. на ст. 3 (сбросной канал) и достигала 102.25 г/м². Единичные экземпляры встречались и в октябре. В среднем за вегетационный период 2016-2017 гг. наибольшее развитие губки было в июне, когда температура воды достигала $30-37^{\circ}$ С. При понижении температуры до $20-25^{\circ}$ С было зафиксировано снижение биомассы E. fragilis до 0.25-1.0 г/м², при температуре воды $4.5-10^{\circ}$ С E. fragilis полностью исчезал.

Диаметр геммул E. fragilis в водоеме-охладителе в среднем был 430 ± 62 мкм. Самые крупные геммулы (504 ± 26 мкм) были отмечены в июне 2016 г., самые мелкие (316 \pm 47 мкм) — в октябре 2017 г. Размеры макро- и микросклер в 2016 и 2017 гг. также изменялись в широком диапазоне. Наиболее крупные паренхимальные спикулы (длина 254 ± 10 мкм, ширина 13 ± 2 мкм) были зарегистрированы в июле 2017 г. на ст. 3 (сбросной канал), самые мелкие (длина 217 ± 20 мкм, ширина 21 ± 10 мкм) — в октябре 2017 г. на ст. 5 (лотический участок). Крупные геммульные спикулы (длина $115 \pm$ \pm 34 мкм, ширина 10 ± 3 мкм) отмечены в июле 2016 г. на ст. 5, мелкие (длина 74 ± 8 мкм, ширина 5 ± 3 мкм) в сентябре-октябре 2017 г. на ст. 4 (лентический участок). Средние размеры геммул и спикул губок приведены в табл. 1.

Мшанки. За все годы исследования в водоемеохладителе обнаружено три вида мшанок: из надкласса Gymnolaemata — *Paludicella articulata* (Ehrenberg), из надкласса Phylactolaemata — *Plumatella emarginata* (Allman.) и *Hyalinella punctata* (Hancock). Встречаемость мшанок в водоеме-охладителе в 2005 г. была 100%, в 2016 г. — 68%, в 2017 г. — 64%.

Наиболее распространенной на всех пяти станциях была *Plumatella emarginata*. В 2005 г. при максимальной температуре воды, не превышающей 30° С, колонии этого вида найдены в большинстве проб, частота встречаемости достигала 81%. В 2016 г. при максимальной температуре воды в августе (\sim 40°С) встречаемость была 72%, наибольшая встречаемость отмечена на течении (ст. 1 и 5) — 100%, наименьшая — на лентическом биотопе (ст. 4) — 20%. В 2017 г., когда температура воды повышалась почти до 40° С в июне (рис. 2), встречаемость снижалась до 60%, наиболее высокая встречаемость вида наблюдалась на течении (ст. 1 и 5) — 80%.

| Местонахождение | Диаметр геммул, | Паренхимальные макросклеры, мкм | | Геммульные микросклеры, мкм | | Источник | |
|---|--------------------|---------------------------------|--------|-----------------------------|--------|---|--|
| | MKM | длина | ширина | длина | ширина | | |
| Водоем-охладитель ТЭЦ-1 (г. Тюмень) | 300-500 | 200-250 | 10-15 | 75–150 | 7.5–15 | Данные авторов, сбор 2016 и 2017 гг. | |
| р. Нерда (Тюменская обл., Ярковский р-н) | 220-400 | 120-160 | 3-5.5 | 60-80 | | Неопубликованные данные авторов, сбор 2004 г. | |
| Прибайкалье (Восточная | | | | | | | |
| Сибирь) | 247—437 | 172-190 | 5-7 | 60-165 | 8-12 | (Резвой, 1936) | |
| р. Южный Буг (Украина) | 320-450 | 205-240 | 11-14 | 80-120 | 4–6 | То же | |
| Европа | _ | 180-270 | 5-12 | 75-140 | 2-7 | (Penney, Racek, 1968) | |
| | 350-450 | 180-270 | 4-15 | 75-140 | 4-15 | (Pronzato, Manconi, 2001) | |
| Африка | 323-440 | 319-426 | 6-13 | 84-132 | 3-6 | (Manconi, Pronzato, 2009) | |

Таблица 1. Средние параметры геммул и спикул губки Eunapius fragilis в различных точках ареала

Примечание. "-" - данные отсутствуют.

Биомасса колоний P. emarginata в 2005 г. колебалась от 0.05 до 147.84 г/м², наиболее крупные колонии найдены в зоне максимального нагрева на лотических биотопах. Максимальная биомасса колоний в этой зоне отмечена в августе и октябре (26.07-147.84~г/м²), на ст. 1. В зоне умеренного подогрева воды максимальное развитие колоний также наблюдается в августе (6.11-42.26~г/м²).

В 2016 г. биомасса колоний P. emarginata была гораздо меньше $-0.02-39.20 \text{ г/м}^2$. В зоне максимального подогрева из-за экстремально высоких температур воды в августе наибольшие размеры колоний наблюдали в июле $(0.75-29.6 \text{ г/м}^2)$ и осенью при снижении температур $(1.25-39.2 \text{ г/m}^2)$. В августе в этой зоне на лентических биотопах P emarginata не наблюдалась, на лотических биотопах ее биомасса по станциям изменялась в пределах $0.15-0.23 \text{ г/m}^2$. В зоне умеренного подогрева воды на лентическом биотопе (ст. 4) небольшие колонии были найдены только в июле, а на течении (ст. 5) ее колонии присутствовали весь период исследования, наибольшие их размеры отмечены в сентябре (3.00 г/m^2) .

В 2017 г. происходило дальнейшее снижение биомассы P. emarginata, она изменялась в пределах $0.03-25.80 \text{ г/м}^2$. В июне, в период интенсивного развития колоний, отмечена максимальная температура воды ($\sim 40^{\circ}\text{C}$). В зоне максимального подогрева воды наибольшая биомасса вида зарегистрирована в августе на ст. $1 (25.8 \text{ г/m}^2)$ при температуре воды 26.5°C . В сбросном канале (ст. 3) максимальная биомасса была выявлена в июне, в июле она снизалась в 100 раз, а в последующие месяцы мшанка исчезла. На лентическом биотопе (ст. 2) небольшие колонии $(0.1-0.17 \text{ г/m}^2)$ присутствовали с июня по август, в дальнейшем они исчезли. В зоне умеренного температурного на-

грева колонии имели очень маленькие размеры $(0.03-0.15 \text{ г/m}^2)$.

Размеры флотобластов *P. emarginata* в среднем по водоему-охладителю были в длину 463 мкм, в ширину 217 мкм. Самые крупные и мелкие флотобласты отмечены в июле 2016 г.: крупные (длина 510 мкм, ширина 269 мкм) — на лотическом участке с максимальным подогревом воды 36.8°С (ст. 1); мелкие (длина 420 мкм, ширина 227 мкм) — при температуре 29°С на лентической ст. 4. Осенью (сентябрь—октябрь), когда температура воды снижалась до 8–16°С на станциях с течением длина флотобластов была 429–499 мкм, ширина — 230—257 мкм.

При изучении ориентации *P. emarginata* на экспериментальных субстратах в зоне умеренного подогрева на ст. 5 в сентябре (период экспозиции 3 мес.) выявлено, что минимальная биомасса колоний в среднем отмечена на верхних горизонтальных поверхностях — 2.95 г/м^2 . На вертикальных поверхностях она была выше в 10 раз, на нижней горизонтальной — в 2 раза.

У второго представителя надкласса Phylacto-laemata *Hyalinella punctata* встречаемость по акватории в 2005 г. была 20%, максимальная встречаемость (70%) отмечена на лотическом участке в зоне максимального подогрева воды (ст. 1). Биомасса колонии колебалась от 0.20 до 213.97 г/м². Колонии *H. punctata* появились в июле в зоне максимального нагрева, наибольшие размеры колонии достигали в августе 213.97 г/м², когда температура воды была 29.4°C.

В 2016 г. встречаемость *Н. рипстата* не превышала 10%, вид зафиксирован в зоне умеренного подогрева на ст. 4 и ст. 5, с колебаниями температуры воды за сезон исследования от 4.4 до 34.0°С. Биомасса колонии изменялась в пределах 0.28—

 18.40 г/м^2 . На других станциях *H. punctata* отсутствовала.

В 2017 г. общая встречаемость была лишь 2%. В этот год зарегистрирована максимальная температура воды в июне—июле (35—37°С), вследствие чего H. рипстата отсутствовала на всех станциях исследования и только при снижении температуры воды до 26.5°С в августе отмечены небольшие колонии (6.00 г/м²) на ст. 1.

Размеры флотобластов H. punctata варьировали в пределах 529-566 мкм в длину и 367-400 мкм в ширину. Мелкие флотобласты зарегистрированы в сентябре на ст. 1 при температуре воды 16.7° С, самые крупные — на вертикальной поверхности экспериментального субстрата в зоне умеренного подогрева и повышенной скорости течения воды (ст. 5).

При изучении ориентации H. punctata на экспериментальных субстратах на ст. 5 в сентябре минимальная биомасса была отмечена на верхних горизонтальных поверхностях — 2.09 г/м^2 , на вертикальной поверхности она была больше в 13 раз, на нижней горизонтальной — в 29 раз.

Единственный представитель надкласса Gymnolaemata в водоеме-охладителе *Paludicella articulata* — достаточно распространенный вид на территории Западной Сибири (Шарапова, 2007). В 2005 г. встречаемость *P. articulata* по станциям была 29%, вид постоянно присутствовал на течении в зоне максимального нагрева (ст. 1), редко — в сбросном канале (ст. 3), на лентических биотопах и в зоне умеренного подогрева. В 2016 г. встречаемость снизилась до 12%, мшанка не найдена на биотопах без течения, единично отмечена на лотических биотопах. В 2017 г. встречаемость вида не превышала 1%, колонии найдены лишь на ст. 2 в октябре.

В 2005 г. биомасса колоний *P. articulata* в течение всего сезона по станциям варьировала в пределах $0.02-7.44 \text{ г/м}^2$. Максимальные размеры колоний зарегистрированы в июле на ст. 1. В 2016 г. биомасса колоний существенно снизилась $(0.01-0.75 \text{ г/m}^2)$, в 2017 г. колонии найдены только один раз (биомасса 0.05 г/m^2).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Колониальные беспозвоночные мшанки и губки имеют в водоемах-охладителях большое значение и часто входят в доминирующий комплекс зооперифитона (Протасов и др., 1991; Sharapova, 2008; Протасов, Силаева, 2012; Скальская, 2013). В водоемах-охладителях России и Украины наиболее массовые виды губок и мшанок — Spongilla lacustris и Plumatella emarginata, P. fungosa, P. repens (Скальская, 2002; Протасов и др., 2013). В зооперифитоне водоема-охладителя Тюменской ТЭЦ-1 найдено два вида губок и

три вида мшанок, в доминирующий комплекс входят губка Eunapius fragilis, мшанки Plumatella emarginata и Hyalinella punctata.

В перифитоне водоемов-охладителей Украины и европейской части России Plumatella emarginata встречается наиболее часто (Протасов и др... 1991; Скальская, 2002, 2006; Гонтарь, 2017; Орлова и др., 2018). Многолетние исследования зооперифитона в пяти водоемах-охладителях Украины выявили, что Hyalinella punctata найдена только в одном из них (Протасов, Силаева, 2012). При изучении зооперифитона водоемов бассейна Верхней Волги на протяжении >20 лет (Скальская, 1987, 2002) колонии *H. punctata* обнаружены в трех из четырех изученных водохранилищ, значительное развитие этой мшанки отмечено только в Горьковском водохранилище. Также она встречена в 12 реках, впалающих в волохранилища бассейна Верхней Волги, но не обнаружена в озерах (Скальская, 2002). В водоемах-охладителях России и Украины Paludicella articulata не относится к массовым видам, ее небольшие колонии найдены в трех из пяти водоемов-охладителей Украины, очень редко — в бассейне р. Ока (Скальская, 2002; Протасов, Силаева, 2012).

При изучении гидробионтов в водоемах-охладителях один из важнейших аспектов — воздействие высоких температур на развитие колоний мшанок (Хмелева, Мухин, 1986; Гонтарь, 2018). Выявлено, что температура воды до 30—33°С стимулирует развитие теплолюбивой мшанки *Plumatella emarginata* (Гонтарь, 2017). По данным Хмелевой, Мухина (1986), в водоемах-охладителях Беларуси наиболее благоприятный температурный интервал для развития колоний мшанки *Plumatella fungosa* 20—35°С, но верхняя летальная температура зооидов этого вида 44°С.

Биомасса колоний губки Eunapius fragilis оставалась высокой в период экстремальных температур воды (\sim 40°C), несмотря на незначительное снижение встречаемости в 2017 г. по сравнению с 2016 г.

Мшанка Plumatella emarginata — наиболее массовый вид из колониальных беспозвоночных водоема-охладителя Тюменской ТЭЦ-1. В 2005 г. при максимальной температуре воды ~30°C зарегистрированы высокие значения частоты встречаемости по акватории и биомассы вида. В 2016 и 2017 гг. вследствие экстремально высоких температур (до 40°C) отмечено резкое снижение встречаемости и биомассы колоний. В водоеме-охладителе в 2005 г. при наибольших температурах воды до 30°C колонии мшанок Hyalinella punctata отмечены и в зоне максимального нагрева воды, встречаемость вида по акватории невысокая (20%). Температура воды >30°С вызывала угнетение колоний. Так, в 2016 и 2017 гг., когда в отдельные летние месяцы температура была ~40°C,

встречаемость вида снизилась до 10 и 2% соответственно, отмечено и резкое снижение биомассы колоний. Следовательно, температурный диапазон развития *H. punctata* относительно невелик (10—30°С). Небольшие колонии *Paludicella articulata* наиболее часто (29%) встречались в 2005 г. преимущественно на лотических биотопах, в 2016 и 2017 гг. при значительном повышении температур воды встречаемость снизилась до 12 и 1% соответственно.

У всех колониальных беспозвоночных в водоеме-охладителе Тюменской ТЭЦ-1 максимальная встречаемость и биомасса колоний зарегистрирована на лотических биотопах. Известно, что губка Eunapius fragilis предпочитает водотоки (Протасов и др., 2013). Мшанка Plumatella emarginata наиболее часто встречается в ручьях и озерах (Ricciardi, Reiswig, 1994). Крупные колонии отмечены в мелководных ручьях. В спокойных лентических средах обитания P. emarginata растет на нижней поверхности погруженных субстратах, даже в затененных областях. И наоборот, колонии обычно занимают верхние открытые поверхности в проточной воде (Ricciardi, Reiswig, 1994). В Польше из 19 озер Мазурского поозерья мшанка *Hyalinella punctata* найдена в 17 (Kaminski, 1984). В Канаде этот вид повсеместно обитает в озерах, а также в реках южного Квебека (Riccardi, Reiswig, 1994). Вуд (Wood, 1991) описал *H. punctata* как вид, предпочитающий тихие и спокойные водоемы, однако крупные колонии были встречены и водотоках с сильным течением. Известно, что мшанка Paludicella articulata встречается и на лотических, и на лентических участках водных систем, наибольшая вероятность ее нахождения это реки и прибойная зона озер (Riccardi, Reiswig, 1994; Гонтарь, 2010).

Два вида мшанок (Plumatella emarginata и Hyalinella punctata) обильно развивались на блочных экспериментальных субстратах с трехмесячной экспозицией на ст. 5. Установлено, что наименьшие биомассы у обеих мшанок были на верхних горизонтальных субстратах, максимальная биомасса колоний Plumatella emarginata зарегистрирована на вертикальных поверхностях. Hvalinella *punctata* — на нижних горизонтальных. Пространственная неоднородность распределения гидробионтов отмечена многими исследователями (Дуплаков, 1928; Мессинева, Успенская, 1961; Афанасьев и др., 1988; Rader, Ward, 1990; Раилкин, 1991; Скальская, 2002; Шарапова, 2005), выявлено слабое развитие мшанок на верхних поверхностях субстратов, причем и пресноводных, и морских (Riccardi, Reiswig, 1994; Раилкин, 1998, 2008).

Анализ собственных и литературных данных по размерным характеристикам геммул, макро- и микросклер *Eunapius fragilis* показал, что у найденных в водоеме-охладителе ТЭЦ-1 образцов,

эти параметры соответствуют таковым в определителях Резвого (1936), Penney, Racek (1968), атласах Pronzato, Manconi (2001), Manconi, Pronzato (2009). Наиболее мелкие экземпляры геммул и спикул вида отмечены нами в колонии из устья малой р. Нерда в Западной Сибири (табл. 1). В водоемах Канады длина флотобластов Plumatella *emarginata* варьирует от 382 до 460 мкм, ширина от 200 до 258 мкм (Riccardi, Reiswig, 1994). По нашим данным, максимальные размеры флотобластов этого вида из водоема-охладителя ТЭЦ немного превышают приведенные в литературе. В водоемах Европы и Канады длина флотобластов Hyalinella punctata изменяется от 309 до 617 мкм, ширина — от 259 до 411 мкм (Kaminski, 1984; Riccardi. Reiswig, 1994; Marković et al., 2009). Размерные характеристики флотобластов из водоемаохладителя ТЭЦ не превышают этот диапазон.

Выводы. Все колониальные беспозвоночные в водоеме-охладителе Тюменской ТЭЦ-1 предпочитали лотические биотопы. У губок температура воды ~37—39°С не вызывала снижение биомасс колоний. У мшанок экстремально высокие температуры воды >35°С приводили к значительному снижению встречаемости и биомассы колоний. Размеры геммул и спикул губки Eunapius fragilis, а также флотобластов мшанок Plumatella emarginata и Hyalinella punctata соответствуют литературным данным, у губки Eunapius fragilis и мшанки Plumatella emarginata эти показатели немного превышают приведенные в литературе.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа проведена на личные средства авторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Афанасьев С.А., Протасов А.А., Синицына О.О., Янакаев А.Ю. 1988. Сообщества зооперифитона порожистых и плесовых участков реки Южный Буг // Вопросы гидробиологии водоемов Украины. Киев: Наук. думка. С. 68.

Баканов А.И. 1987. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. Деп. В ВИНИТИ, №8593-И87.

Бурмакин Е.В. 1941. Кормовые ресурсы Гыданского залива и близлежащих водоемов // Рыбы и рыболовство в бассейне Гыданского залива: Тр. НИИ полярного земледелия, животноводства и промыслового хоз-ва. Сер. "Промысл. хоз.". Вып. 15. С. 159.

Буторин Н.В. 1969. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах Волжского каскада. Ленинград: Наука.

Гонтарь В.И. 2010. Мшанки (Bryozoa, Polyzoa, Ectoprocta) пресных водоемов России // Алтайский зоол. журн. Вып. 4. С. 52–62.

Гонтарь В.И. 2017. Первая находка пресноводной мшанки Plumatella emarginata Allman, 1844 (Phylac-

- tolaemata) в фауне беспозвоночных в Курчатовском водохранилище // Вестник НВГУ. № 4. С. 47.
- Гонтарь В.И. 2018. Описание первой находки пресноводной мшанки *Plumatella similirepens* Wood, 2001 (Вгуоzоа, Phylactolaemata) в озере Удомля, Тверская область // Региональная экология. № 1. С. 60. https://doi.org/10.30694/1026-5600-2018-1-60-66
- Дуплаков С.Н. 1928. Некоторые наблюдения над вертикальным распределением обрастания в Глубоком // Тр. Гидробиол. станции на Глубоком озере. Т. 6. Вып. 4. С. 20.
- Мессинева М.А., Успенская В.И. 1961. Развитие биоценозов обрастаний в зависимости от качества и формы искусственной поверхности // Биоценозы обрастаний в качестве биопоглотителя (новый способ предварительной очистки воды для целей водоснабжения). Москва: МГУ. С. 181.
- Нехаев И.О., Палатов Д.М. 2016. От моря Черного к морю Белому: первая находка инвазийного моллюска *Physella acuta* на крайнем севере Европы // Российский журнал биологических инвазий. № 3. С. 62.
- Оксиюк О.П., Жукинский В.И., Брагинский Л.П. и др. 1993. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиол. журн. Т. 29. № 4. С. 62—91.
- Орлова М.И., Строгова Е.В., Личи Т., Лурье М. 2018. К стратегиям защиты систем циркуляционного и технического водоснабжения (СТВ) от обрастания колониальными беспозвоночными с покоящейся стадией в жизненном цикле: Plumatella emarginata (Tentaculata) и ультрафиолетовое излучение uv контроль vs. Уничтожение // Региональная экология. № 1(51). С. 31. https://doi.org/10.30694/1026-5600-2018-1-31-43
 - nttps://doi.org/10.30094/1020-3000-2016-1-31-43
- *Протасов А.А.* 1994. Пресноводный перифитон. Киев: Наук. думка.
- Протасов А.А., Сергеева О.А., Кошелева С.И. и др. 1991. Гидробиология водоемов-охладителей тепловых и атомных электростанций Украины. Киев: Наук. думка.
- Протасов А.А., Силаева А.А. 2012. Контурные группировки гидробионтов в техно—экосистемах ТЭС и АЭС. Киев: Институт гидробиологии НАН Украины.
- Протасов А.А., Трылис В.В., Силаева А.А. 2013. Новые виды в спонгиофауне водных объектов, связанных с системой водоснабжения Хмельницкой АЭС // Вестник зоологии. № 3. С. 258.
- Раилкин А.И. 1991. Распределение диатомовых водорослей на продольно обтекаемых плоских поверхностях // Ботан. журн. Т. 76. № 11. С. 1522.
- Раилкин А.И. 1998. Процессы колонизации и защита от биообрастания. Санкт-Петербург: Изд-во Санкт-Петербургского гос. ун-та.
- Раилкин А.И. 2008. Колонизация твердых тел бентосными организмами. Санкт-Петербург: Изд-во Санкт-Петербургского гос. ун-та.
- *Резвой П.Д.* 1936. Губки // Фауна СССР. Москва: Изд-во АН СССР. Т. 2. Вып. 2.
- Силаева А.А., Протасов А.А., Ярмошенко Л.П., Бабарига С.П. 2009. Инвазийные виды водорослей и беспозвоночных в водоеме-охладителе Хмельницкой АЭС // Гидробиол. журн. № 6. С. 13.
- Скальская И.А. 1987. Мшанки волжских водохранилищ // Фауна и биология пресноводных организмов. Ленинград: Наука. С. 191.

- Скальская И.А. 2002. Зооперифитон водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск: Рыбинский Дом печати.
- Скальская И.А. 2006. Сравнение трофической структуры сообществ зооперифитона и зообентоса верхневолжских водохранилищ // Биология внутренних вод. № 1. С. 85.
- Скальская И.А. 2013. Таксономическая и трофическая структура доминантов в зооперифитоне водоемов и водотоков бассейна Верхней Волги // Биология внутренних вод. № 2. С. 60.
- *Хмелева Н.Н., Мухин Ю.Ф.* 1986. Массовое развитие мшанок в водоеме-охладителе // Докл. АН БССР. Т. 30. № 2. С. 184.
- Шарапова Т.А. 2005. Пространственное распределение зооперифитона в эвтрофном озере // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. № 6. С. 146.
- Шарапова Т.А. 2007. Зооперифитон внутренних водоемов Западной Сибири. Новосибирск: Наука.
- Шарапова Т.А., Трылис В.В., Иванов С.Н., Илюшина В.В. 2014. Состав и распределение губок (Porifera) континентальных водоемов Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. Т. 21. № 5. С. 719.
- Annandale N. 1915. Description of a Freshwater Sponge from the Nort-West of Siberia. Mem. Ac. Imp. Sc. Petrograd. Ser. 8. V. 28. № 9. P. 1.
- Kaminski M. 1984. Contributions to the freshwater Bryozoa of the Masurian Lake District // Fragmenta faunistica. T. 28. № 4. P. 73.
- *Manconi R., Pronzoto R.* 2008. Global diversity of sponges (Porifera: Spongillina) in freshwater // Hydrobiologia. P. 27. https://doi.org/10.1007/s10750-007-9000-x
- Manconi R., Pronzato R. 2009. Atlas of African freshwater sponges. Studies in Afrotopical Zoology. V. 295. Tervuren: Royal Museum for Central Africa.
- Marković G., Karan-Žnidaršič T., Simonović P. 2009. Bryozoan species Hyalinella punctata Hancock in the gut content of chub Leuciscus cephalus L. // Pol. J. Ecol. V. 57(1). P. 201.
- Penney J. T., Racek A.A. 1968. Comprehensive revision of a worldwide collection of freshwater sponges (Porifera, Spongillidae) // US National Museum Bulletin. P. 184. https://doi.org/10.5479/si.03629236.272.1
- Pronzato R., Manconi R. 2001. Atlas of European freshwater sponges // Ann. Mus. civ. St. Nat. Ferrara. V. 4. P. 3.
- Rader R.B., Ward J.V. 1990. Diel migration and microhabitat distribution of a benthic stream assemlage // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 47. № 4. P. 71.
- Ricciardi A., Reiswig H.M. 1994. Taxonomy, distribution, and ecology of the freshwater bryozoans (Ectoprocta) of eastern Canada // Can. J. Zool. V. 72. P. 339. https://doi.org/10.1139/z94-048
- Sharapova T.A. 2008. On the Study of Zooperiphyton of the Cooling Pond of the Tyumen Thermal Power Station-1 // Hydrobiol. J. V. 44. P. 42. https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v44.i6.50
- Wood T.S. 1991. Bryozoans. In Ecology and classification of North // American freshwater invertebrates. New York: Acad. Press. P. 95.
- Wood T. 2009. Bryozoans // Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates. Ch. 13, 8, 11. P. 437.

Colonial Invertebrates in the Zooperiphyton of the Cooling Pond of Combined Heat and Power Plant (Western Siberia)

A. A. Gerasimova^{1, *}, A. G. Gerasimov², and T. A. Sharapova¹

¹Tyumen Scientific Centre Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Institute of the Problems of Northern Development, Tyumen, Russia ²Tyumen Branch of the Federal State Budget Scientific Institution "Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography", Tyumen, Russia *e-mail: nstva_vid@mail.ru

Data are presented on the taxonomic composition of freshwater sponges and bryozoans in the cooling pond of CHPP-1 (Tyumen, Western Siberia), their distribution over the water area at five stations in 2005, 2016, 2017. The seasonal development of colonial invertebrates, as well as the influence of high temperatures on the occurrence and biomass of sponges, are considered. It is shown that the most favorable living conditions are formed in biotopes with an increased flow rate. The sizes of gemmules and spicules of the sponge *Eunapius fragilis* (Leidy.), flotoblasts of bryozoans *Plumatella emarginata* (Allman.) and *Hyalinella punctata* (Hancock) are given.

Keywords: zooperiphyton, sponges, bryozoans, cooling pond, Western Siberia

——— ихтиология —

УДК 597:574.5(268.46)

ВИДОВОЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ИХТИОФАУНЫ БАССЕЙНА р. ПЕЧОРЫ

© 2021 г. А. П. Новосёлов*

^аФедеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. Н.П. Лавёрова Уральского отделения Российской академии наук, Архангельск, Россия

> *e-mail: alexander.novoselov@rambler.ru Поступила в редакцию 20.10.2020 г. После доработки 27.11.2020 г. Принята к публикации 23.12.2020 г.

Дана общая характеристика ихтиофауны бассейна р. Печоры. На основании результатов ихтиологических съемок 1994—2018 гг., а также литературных и архивных данных, представлен современный состав рыбного населения бассейна с учетом рыб-вселенцев. Рассмотрено видовое разнообразие и таксономический статус рыб, их принадлежность к различным фаунистическим комплексам. В экологическом аспекте определена принадлежность рыб к разным экологическим группам, различающимся по особенностям питания и естественного воспроизводства (характеру нерестового субстрата, способам откладки икры и периодам нереста). Рассмотрено хозяйственное значение ихтиофауны, выявлены редкие и малочисленные виды рыб — объекты региональных Красных книг.

Ключевые слова: бассейн реки Печора, видовое разнообразие ихтиофауны, таксономический статус, аборигенные (нативные) виды, рыбы-вселенцы, экологические группировки, редкие и малочисленные виды, хозяйственный статус

DOI: 10.31857/S0320965221030116

ВВЕДЕНИЕ

В условиях нестабильной экологической обстановки и ухудшения среды обитания проблема инвентаризации рыбного населения становится все более актуальной. Знание особенностей региональных ихтиофаун, и влияющих на них факторов (качество среды обитания, спортивно-любительское и промышленное рыболовство), имеет значение прежде всего в сырьевом аспекте (Бознак и др., 2019). Основу промысла, как правило, составляют ценные виды рыб, имеющие высокую коммерческую значимость (осетровые, лососевые, сиговые). В то же время, второстепенные, но массовые промысловые виды (карповые, окуневые, щуковые, налимовые) также играют значительную роль в обеспечении населения рыбной продукцией. Редкие и малочисленные виды рыб (объекты Красных книг) создают уникальность ихтиофауны в региональном аспекте.

Бассейн р. Печора — крупнейшая водная система Европейского севера России. Река берет начало на западном склоне Северного Урала, протекает по Печорской низменности и впадает в Печорскую губу Баренцева моря. Свое название она получила от горы Печер-я-толья-ура, расположенной в истоке реки (Жилинский, 1919). Ее протяженность составляет 1809 км, площадь водо-

сбора — 322000 км^2 (рис. 1) (Гидрологическая..., 1972). Речная сеть бассейна сильно развита и насчитывает 34.5 тыс. водотоков. Кроме того, в бассейне р. Печора находится ~ 60 тыс. озер (Рихтер, Чикишев, 1966).

Первые отрывочные сведения о рыбах р. Печора присутствуют в исследованиях еще XVIII (Pallas, 1776) и XIX (Лепехин, 1805) веков. В рамках изучения рыбных и звериных помыслов Северного края рыбное богатство Печорского бассейна упоминается в работах ряда исследователей (Танфильев, 1896; Борисов, 1923 и др.). В более поздний период внимание ихтиологов прежде всего было обращено на ценные промысловые виды, добываемые в бассейне р. Печора. Это лососевые, сиговые и крупночастиковые рыбы, у которых рассматривали биологию, распределение, численность и состояние запасов (Зверева и др., 1953; Соловкина, Сидоров, 1971; Антонова, 1976; Новоселов. 2000: Безумова. 2005: Булатова. 2005 и др.). К сожалению, фаунистическим исследованиям печорской ихтиофауны уделялось значительно меньшее внимание. Имеются сведения о составе ихтиофауны Верхней и Нижней Печоры и бассейна р. Уса (Никольский, 1947; Соловкина, 1962; Кучина, 1959, 1962; Корнилова, 1967, 1970; Пономарев и др., 1998; Новоселов, 2000; Понома-



Рис. 1. Схема бассейна р. Печоры.

рев, Сидоров, 2002 и др.). Из более поздних данных следует отметить сведения о появлении в составе ихтиофауны новых видов рыб (Захаров и др., 2007; Бознак, Рафиков, 2009; Захаров, Бознак, 2011), а также о редких видах печорских рыб на территории Ненецкого автономного округа (Красная книга Ненецкого..., 2020).

Цель работы — рассмотреть видовой состав, таксономический статус, экологическое разнообразие и хозяйственное значение ихтиофауны бассейна р. Печоры.

Результаты исследования могут быть использованы в качестве фоновых данных. Учитывая изменения видового состава рыб региона в результате появления чужеродных видов, сведения о современном составе ихтиофауны бассейна р. Печоры в меняющихся условиях актуальны и представляют определенный научный интерес.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собирали с 1994 по 2018 гг. в границах бассейна р. Печоры на участках предустьевого взморья, дельты реки, в ее русловой части, а также в основных притоках и озерах на площади водосбора. Вылов рыбы осуществляли различными контрольными орудиями лова — закидными неводами и ставными сетями с разным размером ячеи. Кроме результатов собственных исследований использованы литературные источники, а также архивные материалы. При рассмотрении ихтиофауны учитывали все виды рыб – постоянно обитающих в водоемах бассейна и временно мигрирующих в систему р. Печоры для воспроизводства (анадромные и катадромные виды). При таксономическом анализе видовой состав рыбообразных и рыб уточняли по справочному пособию (Атлас..., 2003), список рыб приведен в соответствии с (Рыбы..., 2010), отнесение рыб к пресноводным и морским фаунистическим комплексам проводили по (Никольский, 1980). Ареалы рыб, характер их питания и размножения, способы и периоды откладки икры рассмотрены в соответствии с (Атлас, 2003; Сидоров, Решетников, 2014).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав ихтиофауны. Результаты проведенных исследований показали, что в бассейне р. Печоры встречается в общей сложности 39 видов рыбообразных и рыб. Из них 35 входят в состав аборигенной ихтиофауны, 4 вида — новые для речного бассейна (табл. 1). К сожалению, в перечне ныне обитающих в Печорском бассейне видов уже не отмечен таймень, ранее обычный в р. Илыч (Захаров, Пономарев, 2019), не обнаружены упоминаемые в литературных источниках кумжа (Зверева и др., 1953), пескарь и елец (Никольский, 1947).

В то же время, за весь период исследований в составе рыбного населения р. Печора отмечено появление четырех видов рыб, не входивших в состав нативной ихтиофауны (горбуша, сибирский осетр, стерлядь и уклейка). Первые три вида появились в составе печорской ихтиофауны в результате акклиматизационных работ. Уклейка, по-видимому, была случайно вселена в водоемы бассейна в процессе работы рыбоводного хозяйства на базе водоема-охладителя Печорской ГРЭС (Бознак, Рафиков, 2009).

Обыкновенная верховка помимо водоемаохладителя, обнаружена в ряде озер среднего течения р. Печора, что позволяет предполагать ее длительное обитание в Печорском бассейне (Захаров, Бознак, 2011).

Экологические группы. Среди печорской ихтиофауны три вида (ледовитоморская рогатка, навага и речная камбала) относятся к морским эвригалинным видам, обитающим на участках приустьевого взморья и в дельте р. Печоры. Пять видов (европейская ряпушка, озерный гольян, золотой и серебряный караси, а также уклейка) являются лимнофильными озерными рыбами. Проходные рыбы (тихоокеанская минога, атлантический лосось, горбуша, арктический омуль, азиатская корюшка и речной угорь), полупроходная нельма, сибирский осетр и стерлядь, а также сибирская минога, обыкновенный гольян и усатый голец) образуют группы типичных реофилов. Остальные виды рыб – озерно-речные, в равной степени адаптированные к жизни в речных и озерных биотопах.

Характерная черта ихтиофауны Печорского бассейна — значительное количество рыб холодноводного комплекса. Это представители семейств миноговых, лососевых, сиговых, хариусовых, корюшковых, колюшковых, налимовых, тресковых и рогатковых, на долю которых приходится более половины (57.5%) печорского ихтиоценоза. В водоемах левых притоков р. Уса обитает ряд ледниковых реликтов, среди которых сибирский хариус, арктический голец, пелядь некоторых горных озер и мелкая форма европейской ряпушки Лемвинских озер (Кучина, 1956, 1959, 1962; Соловкина, 1960).

Систематика. Ихтиофауна бассейна р. Печоры представлена 16 семействами, из них два (камбаловые и тресковые) — морские, представленные соответственно речной камбалой и навагой. По одному виду эвригалинных (ледовитоморская рогатка) и пресноводных (обыкновенный подкаменщик) видов в семействе рогатковых. Остальные 13 семейств печорских рыб относятся к проходным, полупроходным и пресноводным видам. При этом наибольшее количество видов (9 или 23.1% всей ихтиофауны) включает семейство карповых (лещ, язь, плотва, речной и озерный гольяны, уклейка, верховка, золотой и серебряный караси). Семь видов (17.9%) — печорская и европейская ряпушки, арктический омуль, сиг, чир, пелядь и нельма — из семейства сиговых. Четыре вида (10.3%) входят в состав семейства лососевых рыб – атлантический лосось, акклиматизированная горбуща, арктический голец и голец-палия. По два вида (по 5.1%) — в семействах миноговых (тихоокеанская и сибирская миноги), хариусовых (европейский и сибирский хариусы), корюшковых (европейская и азиатская корюшки), осетровых (сибирский осетр и стерлядь) и окуневых (окунь, ерш). Семейства шуковых, речных угрей, балиториевых, налимовых, колюшковых, камба-

Таблица 1. Состав ихтиофауны Печорского бассейна, включая дельту, русловую часть с притоками и озера на площади водосбора

| Семейство, вид | Дельта, русловая часть и притоки | Озера | | | |
|--|---|-------|--|--|--|
| Petromyzontidae — миноговые | | | | | |
| Тихоокеанская минога <i>Lethenteron camchaticum</i> (Tilesius, 1811) | + | _ | | | |
| Сибирская минога <i>L. kessleri</i> (Anikin, 1905) | + | _ | | | |
| | | | | | |
| Сибирский осетр Acipenser baerii (Brandt, 1869) | + (A) | _ | | | |
| Стерлядь A. ruthenus (Linnaeus, 1758) | | _ | | | |
| | . (11) | | | | |
| | | | | | |
| | | _ | | | |
| | ` ' | _ | | | |
| | | + | | | |
| Голец-палия <i>S. lepechini</i> (Gmelin) ³ | + | + | | | |
| Coregonidae — сиговые | | | | | |
| Европейская ряпушка Coregonus albula (Linnaeus, 1758) | _ | + | | | |
| Печорская ряпушка <i>C. sardinella maris-albi</i> Berg | + | + | | | |
| Арктический омуль <i>C. autumnalis</i> (Pallas, 1776) | + | _ | | | |
| Сиг <i>C. lavaretus</i> (Linnaeus, 1758) | | + | | | |
| Hup C. nasus (Pallas, 1776) | | + | | | |
| | | + | | | |
| | | + | | | |
| | + | _ | | | |
| | | | | | |
| Европейский хариус <i>Thymallus thymallus</i> (Linnaeus, 1758) | | + | | | |
| Сибирский хариус <i>T. arcticus</i> (Pallas, 1776) | + | + | | | |
| Osmeridae — корюшковые | | | | | |
| Европейская корюшка <i>Osmerus eperlanus</i> (Linnaeus, 1758) | + | + | | | |
| Азиатская корюшка <i>O. mordax</i> (Mitchill, 1815) | + | _ | | | |
| | | | | | |
| Шука Esox lucius (Linnaeus, 1758) | + | + | | | |
| | ' | | | | |
| | 1.(E) | | | | |
| | +(E) | _ | | | |
| | | | | | |
| Пещ Abramis brama (Linnaeus, 1758) | | + | | | |
| Язь <i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758) | + | + | | | |
| Озерный гольян <i>Phoxinus percnurus</i> (Pallas, 1814) | _ | + | | | |
| Гольян обыкновенный <i>Ph. phoxinus</i> (Linnaeus, 1758) | + | _ | | | |
| Плотва Rutilus rutilus (Linnaeus, 1758) | + | + | | | |
| Серебрянный карась Carassius auratus (Linnaeus, 1758) | _ | + | | | |
| Волотой карась <i>C. carassius</i> (Linnaeus, 1758) | _ | + | | | |
| | _ | +(A) | | | |
| | +(2) | +(?) | | | |
| | (:) | '(:) | | | |
| | | | | | |
| | | _ | | | |
| | | | | | |
| Налим <i>Lota lota</i> (Linnaeus, 1758) | + | + | | | |
| Gasterosteidae — колюшковые | | | | | |
| Цевятииглая колюшка <i>Pungitius pungitius</i> (Linnaeus, 1758) | + | + | | | |
| Percidae — окуневые | | | | | |
| Ерш Gymnocephalus cernuus (Linnaeus, 1758) | + | + | | | |
| Окунь <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758 | | + | | | |
| | · 1 | · | | | |
| | | + | | | |
| | ня минога Lethenteron camchaticum (Tilesius, 1811) ниога L. kessleri (Anikin, 1905) Асіреnseridae — осетровые сетр Асіреnser baeri (Brandt, 1869) ий лосоь (семта) Salmo salar (Linnaeus, 1758) заlmonidae — лососевые ий лосоь (семта) Salmo salar (Linnaeus, 1758) логни Salvelinus alpinus (Linnaeus, 1758) уни Согедопідав — сиговые ряпушка Согедопіда — сиговые ряпушка Согедопіда Манасив, 1758) Согедопідае — сиговые ряпушка С. sardinella maris-albi Berg омуль С. autunmalis (Pallas, 1776) уни С. autunmalis (Pallas, 1776) уни (Силаеиз, 1758) Не да (Gmelin, 1789) диз (Linnaeus, 1758) диз (Сугоровые Хариусовые хариус Тhymalidae — корюшковые корюшка Оsmerus eperianus (Linnaeus, 1758) — не корюшка Оsmerus (Linnaeus, 1758) — не корюшка Оsmerus eperianus (Linnaeus, 1758) — не корюшка Оsmerus (Linnaeus, 1758) — не корошка Оsmerus (Linnaeus, 17 | | | | |
| | ⁺ | _ | | | |
| | | | | | |
| Речная камбала Platichthys flesus (Linnaeus, 1758) | + | _ | | | |
| | | | | | |
| Навага <i>Eleginus navaga</i> (Koelreuter, 1770) | + | _ | | | |
| Всего видов: | 35 | 24 | | | |
| аборигенные | 32 | 23 | | | |
| вселенцы | 3 | 1 | | | |

Примечание. "(+)" — вид присутствует, E — встречается единично, "(-)" — не отмечен, A — акклиматизант, "(?)" — происхождение не ясно.

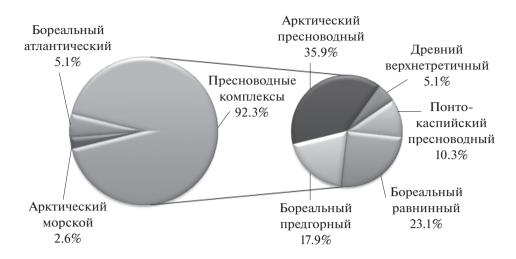


Рис. 2. Доли фаунистических комплексов рыб (%) в бассейне р. Печоры.

ловых и тресковых включают по одному виду (по 2.6%), представленных соответственно щукой, речным угрем, усатым гольцом, налимом, девятииглой колюшкой, речной камбалой и навагой.

В таксономическом аспекте особый интерес представляет печорская ряпушка, занимающая по ряду признаков промежуточное положение между европейской и сибирской. Эта форма была изначально описана как печорская ряпушка Coregonus sardinella maris-albi Вегд и выделена в особый подвид сибирской. В низовье р. Печоры ее полупроходная форма известна как "зельдь", в бассейне р. Уса существуют обособленные стада, не уходящие в море. В районе пос. Мутный Материк в среднем течении р. Печоры, в оз. Голодная губа в дельте р. Печоры, а также в Урдюжской системе озер в Малоземельской тундре Ненецкого автономного округа обитает жилая ряпушка, называемая у ненцев "саурей".

Анализ печорской ряпушки методом белкового электрофореза (Сендек, 2000) подтвердил высказанные ранее предположения (Соловкина, 1974) о ее гибридной природе. Результаты сравнения 14 ферментных локусов показали, что обособленные стада печорской ряпушки могли иметь разное происхождение, т.е. одно из них ("зельдь") характеризуется большим сходством с сибирской ряпушкой, другое ("саурей") сходно с европейской. Это позволило сделать заключение о полифилетическом происхождении печорской ряпушки, возникшей в результате гибридизации европейского и сибирского видов (Сендек, 2000).

Результаты проведенных исследований по генетической дифференциации корюшковых рыб рода *Osmerus* на Европейском севере России (Сендек и др., 2005) показали, что в дельте р. Печоры в период образования предзимовальных скоплений симпатрически обитают проходные формы европейской и азиатской корюшек. Кро-

ме того, поимка в дельтовой части р. Печоры европейской корюшки значительно более крупных размеров (длина туловища AD 16—21 см), чем сообщалось ранее (Кирпичников, 1935), свидетельствует о том, что на восточной границе своего ареала вид *O. eperlanus* может быть представлен не только карликовой формой (так называемый "нагышем"). Проходная азиатская корюшка редко мигрирует за пределы нижнего течения р. Печоры (Остроумов, 1948; Соловкина, 1962).

Дифференциация ихтиофауны. Всех рыб, обитающих в бассейне р. Печоры, по классификации Г.В. Никольского (1980), можно отнести к семи фаунистическим комплексам. Среди них два морских (арктический морской и бореальный атлантический) и пять пресноводных (арктический пресноводный, бореальный предгорный, бореальный равнинный, понтический пресноводный и древний верхнетретичный) (рис. 2). Арктический морской комплекс представлен одним видом, а именно ледовитоморской рогаткой. В бореальный атлантический комплекс входят два вида морских рыб – навага и речная камбала. Наибольшее число пресноводных видов (14) относится к арктическому пресноводному комплексу – тихоокеанская и сибирская миноги, гольцы (арктический голец и голец-палия), сиг, чир, арктический омуль, пелядь, нельма, европейская и печорская ряпушки, азиатская и европейская корюшки и налим (рис. 2).

Почти четверть видов (9) включает бореальный равнинный комплекс (рис. 2), куда входят сибирский осетр, щука, язь, плотва, золотой и серебряный караси, озерный гольян, окунь и ерш. Несколько меньшим количеством видов (7) представлен бореальный предгорный комплекс, включающий атлантического лосося, акклиматизированную горбушу, европейского и сибирского хариусов, речного гольяна, усатого гольца и



Рис. 3. Соотношение (%) видов рыб в бассейне р. Печоры по характеру питания.

обыкновенного подкаменщика. Четырьмя видами характеризуется понтокаспийский пресноводный фаунистический комплекс — лещом, уклейкой, верховкой, и девятииглой колюшкой. Древний верхнетретичный комплекс представлен лишь двумя видами — стерлядью и речным угрем.

По преимущественному характеру питания все виды, обитающие в бассейне р. Печоры, отнесены нами к шести группам: узкоспециализированное питание воздушными насекомыми и водной растительностью, потребление зоопланктона и зообентоса, хищничество (включая хищно-паразитическое питание миног) и эврифагия (включая смешанное питание двумя основными видами корма) (рис. 3). Среди печорских рыб отсутствуют фитопланктофаги из-за невозможности питания фитопланктоном круглый год, и нет детритофагов, за исключением личинок миног и случайного захвата детрита взрослыми особями сига на участках нижнего течения реки.

Воздушными насекомыми как основным видом корма питается только верховка. Преимущественно растительную пишу потребляют два вида — золотой и серебряный караси. В группу зоопланктофагов входят пять видов, представленных как проходными (арктический омуль), так и пресноводными речными (печорская ряпушка, пелядь) и озерными (европейская ряпушка и уклейка) рыбами (рис. 3).

Преимущественно бентосное питание характерно для шести видов рыб. Это морской солоновато-водный вид — ледовитоморская рогатка, а также часть пресноводных рыб — сибирский осетр, стерлядь, сиг, чир и лещ. Более четверти всех видов (11) приходится на эврифагов, куда отнесены и рыбы со смешанным характером питания. Как правило, они имеют широкий пищевой спектр с преимущественным потреблением того или иного вида корма. Из морских рыб сюда вхо-

дит только речная камбала. Пресноводные рыбы— эврифаги представлены в основном карповыми (язь, плотва, обыкновенный и озерный гольяны), а также европейским и сибирским хариусами, девятииглой колюшкой, усатым гольцом, ершом и обыкновенным подкаменщиком.

Самую большую группу (14 видов) формируют рыбы с хищным питанием. В основном это анадромные проходные хищники — атлантический лосось, арктический голец, азиатская и европейская корюшки, голец-палия, речной угорь и аккиматизированная горбуша. К ним же относятся проходная и жилая миноги (хищно-паразитический тип питания), полупроходная нельма, часть туводных хищных рыб (щука, налим и окунь) и навага (рис. 3).

Деление ихтиофауны на вышеуказанные группы достаточно условно и характеризует лишь общие пищевые предпочтения. Фактически пищевые спектры почти всех видов рыб выходят за рамки доминирующих групп кормовых объектов. Кроме того, мелкие формы зоопланктона потребляет молодь почти всех видов рыб на ранних этапах онтогенеза.

По режиму естественного воспроизводства рыбы, обитающие в водоемах Печорского бассейна различаются характером предпочитаемых нерестилищ, способом откладки икры и временем нереста.

Подавляющее большинство рыб, относится к видам, использующим для откладки икры определенный субстрат - лито-, псаммо-, фито- и пелагофилы. Наибольшим количеством видов (21) представлены лито- и псаммофилы, нерестящиеся на каменистых и песчаных участках дна. Из проходных рыб сюда входят два вида миног, азиатская и сибирская корюшки, арктический голец. Среди сиговых это проходной арктический омуль, полупроходные нельма, сиг, чир и пелядь. К туводным рыбам, нерестящимся на каменистогалечном и песчаном субстрате, следует отнести европейскую и печорскую ряпушек, сибирского осетра, стерлядь, гольца-палию, европейского и сибирского хариусов, обыкновенного гольяна, ерша, налима и обыкновенного подкаменщика. Откладывают донную икру, независимо от типа субстрата, три вида солоновато-водных морских рыб – навага, ледовитоморская рогатка и речная камбала (илисто-песчаные грунты в опресненной части дельты и предустьевого взморья) (рис. 4).

Группа фитофильных рыб, т.е. откладывающих икру на растительный субстрат (залитую водную растительность, корневища или отмершие растения), включает 11 видов, в основном карповых весенне-нерестующие рыб — леща, уклейку, верховку, язя, плотву, озерного гольяна, золотого и серебряного карася, а также усатого гольца. По одному виду включают семейства шуковых (шука) и окуневых (окунь) (рис. 4).

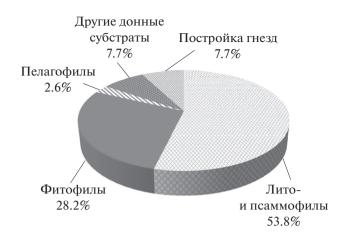


Рис. 4. Распределение видов рыб в бассейне р. Печоры по характеру предпочитаемых нерестилищ и способу откладки икры.

Пелагофилы в бассейне р. Печоры представлены лишь одним видом — катадромным речным угрем, мечущим пелагическую икру на глубинах в Саргассовом море (Атлас..., 2003).

Три вида — атлантический лосось, горбуша и девятииглая колюшка — устраивают для откладки икры гнезда разной степени сложности, проявляя заботу о потомстве (рис. 4).

Морские солоновато-водные рыбы (навага, ледовитоморская рогатка) и пресноводный налим нерестятся зимой (рис. 5). Весной наступает период воспроизводства восьми видов рыб — сибирского осетра, стерляди, европейского и сибирского хариусов, язя, плотвы из карповых, щуки и окуня из хишных. Почти треть печорских рыб (12 видов) нерестится поздней весной и в начале лета. В основном это карповые (леш, верховка, обыкновенный и озерный гольяны), азиатская и европейская корюшки, речной угорь, усатый голец, ерш, девятииглая колюшки, а также обыкновенный подкаменщик. Морские рыбы в этой группе представлены лишь речной камбалой. Летом наступает период воспроизводства пяти видов рыб – тихоокеанской и сибирской миног, из карповых — уклейки, золотого и серебряного карасей. Более четверти видов (11) входят в группу осенне-нерестующих рыб. В основном, это виды лососево-сигового комплекса (атлантический лосось, арктический голец, голец-палия, горбуша, европейская и печорская ряпушки, омуль, пелядь, сиг, чир и нельма).

Хозяйственное значение ихтиофауны бассейна. *Ценные промысловые виды* — это рыбы с высокой пищевой ценностью и гастрономическими качествами, имеющие повышенный потребительский спрос. На них приходится 1/2 (17 видов или 43.6%) состава печорской ихтиофауны. Прежде всего, это рыбы лососево-сигового комплекса.

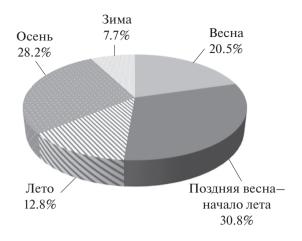


Рис. 5. Распределение видов рыб в бассейне р. Печоры по периоду нереста.

Лососевые представлены проходным видами атлантическим лососем (семгой), арктическим гольцом, гольцом-палией и акклиматизированной дальневосточной горбушей, миноговые проходной тихоокеанской миногой, сиговые проходным арктическим омулем, а также полупроходными и озерно-речными формами сига, европейской и печорской ряпушек, пеляди и чира. В качестве прилова на всех видах лова отмечается полупроходная нельма. В приустьевых участках рек на побережье и в дельте р. Печоры активно используют смешанные нерестовые стада проходных европейской и азиатской корюшек. Входят в состав ихтиофауны, но не отмечаются в промысловой статистике тихоокеанская минога, речной угорь, а также интродуцированные в бассейн р. Печоры сибирский осетр и стерлядь.

Второстепенные промысловые рыбы представлены 11 видами (28.2%) обитающих в печорском бассейне рыб. К ним отнесены весенне-нерестующие частиковые виды, составляющие основу весеннего промысла. Наиболее массовые виды — щука, лещ, язь, плотва и окунь. В оз. Голодная губа дельты р. Печоры высокую численность имеет жилая форма европейской корюшки — "нагыш", в озерах на площади водосбора — золотой и серебряный караси. В мелкоячейных орудиях лова повсеместно отмечается ёрш, используемый для сушения. В осенне-зимний период некоторое промысловое значение в низовье имеют речная камбала и навага, в русловой части реки — налим.

Объекты спортивно-любительского рыболовства составляют незначительную долю (лишь 2 вида или 5.1%) в составе пресноводной ихтиофауны бассейна, в то же время они играют значительную роль в стимулировании и развитии рекреационных аспектов рыболовства. Излюбленные объекты спортивно-любительского рыболовства на крючковую снасть — европейский и сибирский

хариусы. Первый из них широко распространен по всему Печорскому бассейну, второй — симпатрически с европейским хариусом обитает в уральских притоках р. Печоры (Зиновьев, Богданов, 2012).

К непромысловым рыбам относится достаточно большая группа видов (9 или 23.1%), не представляющая интереса для промысла из-за малочисленности объектов (сибирская минога), или в силу низкой гастрономической ценности видов. Последние представлены двумя видами гольянов (озерным и речным), девятииглой колюшкой, уклейкой, верховкой, усатым гольцом, обыкновенным подкаменщиком и ледовитоморской рогаткой.

Большинство промысловых рыб Печорского бассейна подлежат государственному мониторингу на Федеральном уровне. В то же время, в составе ихтиофауны есть категории видов рыб (редкие виды), нуждающихся в особом режиме охраны и занесенных в Красные книги Ненецкого автономного округа (Красная книга Ненецкого..., 2020) и Республики Коми (Красная книга Республики..., 2019).

Таймень. В нижнем течении р. Печоры не обитает, на территории Республики Коми последний его экземпляр пойман в 70-е годы прошлого столетия, соответственно в Красной книге Республики Коми (2019) он отнесен к категории 0 (Ех) как вероятно исчезнувший вид.

Сибирский осетр. Сибирский вид, интродуцированный в р. Печоре в 50-х годах прошлого столетия и отмечавшийся в уловах лишь эпизодически. Начиная с 2007 г. и по настоящее время случаи поимки осетров в нижнем течении р. Печоры стали регулярными. Присутствие в уловах как взрослых производителей в возрасте >20 лет и неполовозрелой молоди (включая сеголетков) позволяет предполагать наличие естественного воспроизводства, что свидетельствует о завершившемся процессе натурализации вида в новых условиях обитания (Захаров и др., 2007). Это дает основание для включения сибирского осетра в состав печорской ихтиофауны, но уже в категории 3(R) — как редкого вида с естественно низкой численностью.

Арктический голец. Редкий вид категории 3 (R), обитающий в печорских притоках разного порядка — Малая Уса, Косью, Кожим, Вангыр, Войвож-Сыня и Озерная (бассейн р. Уса) и ряде озер на водосборе этих рек (Красная книга Республики..., 2019).

Нельма исторически является хищным немногочисленным видом, образующим локальные скопления лишь в период нерестовой миграции. К сожалению, относительно печорской нельмы среди специалистов-ихтиологов нет единого мнения об

ее численности и состоянии запаса. Это нашло отражение и в ее статусе в региональных Красных книгах, который полярно интерпретируется от категории 1 (Е) — как вид, находящийся под угрозой исчезновения (Красная книга Республики..., 2019) до категории 7 — как вид, которому в Печорском бассейне исчезновение не угрожает (Красная книга Ненецкого..., 2020). Тем не менее, она остается объектом обоих региональных Красных книг, поскольку согласно существующей нормативно-методической базе, все виды растений и животных, включенные в Красную книгу Российской Федерации и встречающиеся на территории субъектов РФ, также должны быть включены в Красную книгу соответствующего субъекта Федерации.

С и б и р с к и й х а р и у с. Редкий вид категории 3 (R), встречающийся в Уральских притоках р. Печора (р. Кожим системы р. Косью в бассейне притока I порядка р. Уса), и населяющий печорские притоки разного порядка: Юньяга, Лемва, озера Падежаты, Форельное (бассейн р. Кожим), Ном-Ты и Паток (бассейн р. Большой Паток) (Красная книга Республики..., 2019). Отмечается симпатрическое обитание с европейским хариусом в реках Косью и Кожим (Зиновьев, Богданов, 2012).

Речной угорь. Проходной катадромный, неопределенный по статусу вид с категорией 4 (I), единично отмечающийся в р. Печоре. Данные по его биологии, распределению и численности в настоящее время отсутствуют.

Обыкновенный подкаменщик. Пока не выведен из Красной книги Ненецкого автономного округа и находится в ней с категорией 7 как вид, которому исчезновение на территории региона не угрожает. Учитывая, что подкаменщик в северных реках распространен повсеместно, имеет высокую численность и плотность распределения на семужье-нерестовых притоках, и является трофическим конкурентом молоди лосося на нерестово-выростных угодьях, он может (и должен быть) выведен из региональной Красной книги (Новоселов, 2015).

Выводы. Результаты проведенного исследования показали, что видовое разнообразие ихтиофауны Печорского бассейна находится на достаточно высоком уровне — общий список рыбообразных и рыб включает 39 видов морских, солоновато-водных и пресноводных (речных, озерных и озерно-речных) рыб. В результате рыболовного прессинга из перечня ныне обитающих в бассейне видов выпал таймень, ранее обычный в р. Илыч. По-прежнему не появилось новых данных о фактических поимках упоминаемых в литературных источниках кумжи и ельца. За последние десятилетия аборигенная ихтиофауна пополнилась четырьмя видами рыб, из них три вида появились в результате акклима-

тизации (сибирский осетр, стерлядь, дальневосточная горбуша) и один (уклейка) — в результате случайного вселения в водоемы бассейна в процессе работы садкового хозяйства на базе водоема-охладителя Печорской ГРЭС. Вопрос с появлением обыкновенной верховки остается дискуссионным, поскольку ее обнаружение в ряде озер среднего течения р. Печоры, помимо водоема-охладителя, позволяет предполагать длительное обитание вида в Печорском бассейне.

Печорская ихтиофауна включает представителей различных экологических групп - морские, эвригалинные, проходные (анадромные и катадромные виды), полупроходные и туводные (озерные, речные и озерно-речные). Обитающие здесь рыбы относятся к двум морским и пяти пресноводным фаунистическим комплексам и существенно различаются по характеру питания – от узко специализированного питания воздушными насекомыми (верховка) и водной растительностью (золотой и серебряный караси) до эврифагии. Велика дифференциация ихтиофауны и по режиму естественного воспроизводства (времени нереста, характеру предпочитаемых нерестилищ и способу откладки икры). Две трети всех печорских рыб служат объектами промысла и спортивно-любительского рыболовства, семь видов входят в списки редких и малочисленных в региональных Красных книгах Ненецкого автономного округа и Республики Коми с различными категориями статуса редкости.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена за счет средств целевой субсидии на выполнение государственного задания "Исследование закономерностей формирования пресноводной ихтиофауны Европейского северо-востока России в условиях меняющегося климата и воздействия антропогенных факторов" (№ 0332-2019-0001), № гос. регистрации — AAAA-A19-119011690119-9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонова В.П. 1976. Биологическая оценка нерестовой семги р. Печоры // Экология и систематика лососевидных рыб: Матер. 1-го совещ. по изучению лососевидных рыб. Ленинград: Изд-во Зоол. ин-та. С. 5.
- Атлас пресноводных рыб России. 2003. Москва: Наука. Т. 1-2.
- Безумова А.Л. 2005. Современное состояние промысла печорской ряпушки и пути его регулирования // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Сб. матер. IV междунар. конф. Ч. 1. 5—10 декабря 2005 г. Вологда: Изд-во Вологодск. гос. пед. ин-та. С. 47.
- Бознак Э.И., Рафиков Р.Р. 2009. О находках уклейки (Alburnus alburnus) и верховки (Leucaspius delineatus) в водоемах бассейна р. Печоры // Проблемы изу-

- чения и охраны животного мира на Севере: Матер. докл. Всерос. науч. конф. с международ. участием (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 16—20 ноября 2009 г.). Сыктывкар. С. 34.
- Бознак Э.И., Захаров А.Б., Терещенко В.Г. 2019. Влияние усиления интенсивности любительского лова на рыбное население водотока зоны хозяйственного освоения // Биол. внутр. вод. № 1. С. 56. https://doi.org/10.1134/S0320965219010054
- Борисов П.Г. 1923. Рыболовство в нижнем течении р. Печоры // Рыбное хозяйство. Москва: Изд-во НаучРыбБюро Центр. упр. рыболовства. № 4. С. 83.
- Булатова И.В. 2005. Современное состояние частикового промысла в низовьях р. Печоры // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Сб. матер. IV междунар. конф. Ч. 1. 5—10 декабря 2005 г. Вологда: Изд-во Вологодск. гос. пед. ин-та. С. 87.
- Гидрологическая изученность. Ресурсы поверхностных вод СССР. Северный край. 1972. Ленинград: Гидрометеоиздат. Т. 3.
- Жилинский А.А. 1919. Крайний Север Европейской России. Петроград.
- Захаров А.Б., Бознак Э.И. 2011. Современные изменения рыбного населения крупных рек Европейского северо-востока России // Росс. журн. биол. инвазий. № 1. С. 23.
- Захаров А.Б., Пономарев В.И. 2019. Таймень *Hucho taimen* (Hallas, 1773) в бассейне реки Печоры // Рыбоводство и рыб. хоз-во. № 5. С. 13.
- Захаров А.Б., Туманов М.Д., Шалаев С.Н. 2007. Сибирский осетр *Acipenser baerii* в реке Печора // Вопр. ихтиол. Т. 47. № 2. С. 196.
- Зверева О.С., Кучина Е.С., Остроумов Н.А. 1953. Рыбы и рыбный промысел среднего и нижнего течения Печоры. Москва: Изд-во АН СССР.
- Зиновьев Е.А., Богданов В.Д. 2012. О распространении европейского и сибирского хариусов на Урале // Аграр. вестн. Урала. № 4(96). С. 42.
- Кирпичников В.С. 1935. Биолого-систематический очерк корюшки Белого моря, Чешской губы и р. Печоры // Тр. Всесоюз. научно-исследов. ин-та рыб. хоз-ва и океанограф. Т. 21. С. 103.
- Корнилова В.П. 1967. Ихтиофауна озера Голодная губа дельты Печоры // Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна. Мурманск. Вып. 9. С. 15.
- Корнилова В.П. 1970. Ихтиофауна низовьев Печоры и Печорского залива Баренцева моря // Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна. Мурманск. Вып. 13. С. 5.
- Красная книга Ненецкого автономного округа второе издание. 2020. Нарьян-Мар: Изд-во ООО "Константа".
- Красная книга Республики Коми. 2019. Сыктывкар: ООО "Коми респуб. типография".
- Кучина Е.С. 1956. Особенности ихтиофауны р. Печоры в пределах Усть-Усинского района // Тр. Коми филиала АН СССР. № 4. С. 142.

- Кучина Е.С. 1959. Новые данные по ихтиофауне бассейна р. Печоры // Известия Коми филиала Географ. общ-ва СССР. Сыктывкар. С. 184.
- Кучина Е.С. 1962. Ихтиофауна притоков р. Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. Москва: Изд-во АН СССР. С. 176.
- *Лепехин И.И.* 1805. Дневные записки путешествия академика Ивана Лепехина в 1772 г. Ч. IV. Санкт-Петербург: Изд-во: Типогр. Императ. акад. наук.
- *Никольский Г.В.* 1980. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. Москва: Пищ. пром-сть.
- Никольский Г.В., Громчевская Н.А., Морозова Г.Н., Пикулова В.А. 1947. Рыбы бассейна Верхней Печоры. Москва: Изд-во Москов. общества испыт. природы. Вып. 6. С. 5.
- Новоселов А.П. 2000. Современное состояние рыбной части сообществ в водоемах Европейского Северо-Востока России: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Москва.
- Новоселов А.П. 2015. Редкие виды рыб в региональных Красных книгах европейского северо-востока России // Журнал Евразийский союз ученых. № 10(19). Ч. 1. Биол. науки. С. 45.
- *Остроумов Н.А.* 1948. Рыбы среднего и нижнего течения Печоры // Доклады АН СССР. Т. 59. Вып. 8. С. 1497.
- Пономарев В.И., Сидоров Г.П. 2002. Обзор ихтиологических и рыбохозяйственных исследований в бассейне реки Печора // Труды Коми научного центра уральского отделения РАН. № 170. Водные организмы в естественных и трансформированных экосистемах европейского Северо-Востока. Сыктывкар. С. 5.
- Пономарев В.И., Захаров А.Б., Шалаев С.Н. 1998. О нахождении речной камбалы *Platichthys flesus* L. в реке Печоре // Вопр. ихтиол. Т. 38. № 2. С. 278.

- Рихтер Г.Д., Чикишев А.Г. 1966. Север европейской части СССР. Москва: Мысль.
- Рыбы в заповедниках России. 2010. Т. 1: Пресноводные рыбы. Москва: Тов-во науч. изд. КМК.
- Сендек Д.С. 2000. Филогенетический анализ сиговых рыб сем. *Coregonidae* методом белкового электрофореза: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург.
- Сендек Д.С., Студёнов И.И., Шерстков В.С. и др. 2005. Генетическая дифференциация корюшковых рыб рода Osmerus (Osmeridae, Salmoniformes) на Европейском Севере России // Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН. С. 148.
- Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. 2014. Лососеобразные рыбы водоемов европейского Северо-Востока. Москва: Тов-во науч. изд. КМК.
- Соловкина Л.Н. 1960. Особенности ихтиофауны бассейна р. Усы в связи с его четвертичной историей // Тр. Коми филиала АН СССР. № 9. С. 37.
- Соловкина Л.Н. 1962. Рыбы среднего и нижнего течения р. Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. Москва: Изд-во АН СССР. С. 88.
- *Соловкина Л.Н.* 1974. Ряпушка *Coregonus albula sardinella* (Val.) бассейна Печоры // Вопр. ихтиол. Т. 4. Вып. 5. С. 769.
- Соловкина Л.Н., Сидоров Г.П. 1971. Биологическая характеристика промысловых рыб Средней Печоры // Труды Коми филиала АН СССР. № 22. С. 118.
- Танфильев Г.И. 1896. О рыбных и звериных промыслах в водах Мезенского и Печорского края // Вест. рыбопром-ти. № 2–3. С. 12.
- Pallas P.S. 1776. Reise durch verschidene Provinzen des Russischen Reiches. St. Petersburg. Teil 3. 2 Buch. S. 608.

Species and Ecological Diversity of River Pechora Basin Ichthyofauna

A. P. Novoselov*

Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, Russia
*e-mail: alexander.novoselov@rambler.ru

The research presents general characteristics of the ichthyofauna of the Pechora river basin. Based on the results of ichthyological surveys in 1994–2018, as well as literature and archival data, the current composition of the fish population, taking into account the invasive fish, is presented. The species diversity and taxonomic status of fish, their belonging to various faunistic complexes are also considered in the study. In the ecological aspect, the belonging of fish to different ecological groups, differing in the characteristics of nutrition and natural reproduction (the nature of the spawning substrate, methods of laying eggs and spawning periods), was determined. The research touches the economic significance of the ichthyofauna and identifies rare and few species of fish — objects of the regional Red Data Books.

Keywords: Pechora River basin, species diversity of ichthyofauna, taxonomic status, aboriginal (native) species, invading fish, ecological groupings, rare and few species, economic status

ПАРАЗИТОЛОГИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УЛК 576.895.122:591

ПРЕСНОВОДНЫЕ ТРЕМАТОДЫ РОДА Sanguinicola (Digenea: Aporocotylidae) В ЕВРОПЕ: РАСПРОСТРАНЕНИЕ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПО ХОЗЯЕВАМ, ХАРАКТЕРИСТИКИ ЗАРАЖЕННОСТИ РЫБ И МОЛЛЮСКОВ (ОБЗОР)

© 2021 г. А. Е. Жохов^{а, b, *}, М. Н. Пугачева^а, Л. Г. Поддубная^а

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

^bТюменский государственный университет Лаборатория Aqua Bio Safe, Тюмень, Россия

*e-mail: zhokhov@ibiw.ru
Поступила в редакцию 31.08.2020 г.
После доработки 30.09.2020 г.
Принята к публикации 14.10.2020 г.

Приведены данные о жизненных циклах, распределении по хозяевам, распространении, а также о зараженности рыб и моллюсков трематодами. Европейские пресноводные трематоды рода Sanguinicola (Aporocotylidae) — одна из самых слабо изученных групп трематод. У пресноводных рыб Европы описаны пять видов апорокотилид (Sanguinicola armata, S. inermis, S. intermedia, S. volgensis, S. rutili), которых находили также в водоемах Средней Азии и Западной Сибири (Обь-Иртышский бассейн). Жизненный цикл, позволяющий соотнести принадлежность церкарии и взрослой стадии к конкретному виду, известен только для S. armata, S. inermis и S. rutili. Трематоды рода Sanguinicola найдены у 26 видов рыб, относящихся к 7 семействам и 4 отрядам и у 24 видов брюхоногих моллюсков, относящихся к 7 семействам. В естественных водоемах зараженность рыб и моллюсков сангвиниколами, за редким исключением, низкая.

Ключевые слова: трематоды, Sanguinicola, пресноводные рыбы, моллюски

DOI: 10.31857/S0320965221020170

Кровяные трематоды "blood flukes" (Digenea: Schistosomatoidea), паразитирующие в крови позвоночных животных, разделены на три семейства, каждое из которых соответствует определенной группе окончательных хозяев. Шистосо-(Schistosomatidae) МЫ заражают птип млекопитающих и считаются наиболее изученной группой трематод (Brant et al., 2006), спирорхиды (Spirorchiidae) — паразиты морских и пресноводных черепах. У морских и пресноводных рыб паразитируют трематоды сем. Aporocotylidae Odhner, 1900. Кровяные трематоды рыб развиваются с участием одного промежуточного хозяина, которым могут быть брюхоногие и двустворчатые моллюски, а также полихеты (Peoples, 2013). Они паразитируют у хрящевых и костистых морских, эстуарных и пресноводных рыб по всему миру, локализуясь в крови, полости тела и редко в других органах (Alama-Bermejo et al., 2011). В настоящее время апорокотилиды объединяют 165 видов,

Сокращения: ИИ – интенсивность инвазии, ЭИ – экстенсивность инвазии.

относящихся к 39 родам (Orélis-Ribeiro et al., 2014; Warren, Bullard, 2019). Скорость открытия новых родов и видов этого семейства относительно высока по сравнению с другими семействами рыбных трематод и разнообразие в нем явно недооценено (Cribb, Bray, 2011). Тем не менее, это семейство остается одним из самых слабо изученных среди трематод. Кровяные трематоды пресноводных рыб недостаточно изучены по сравнению с трематодами морских рыб: только шесть из 39 родов апорокотилид являются паразитами крови пресноводных рыб. Род Acipensericola Bullard, Snyder, Jensen et Overstreet, 2008 паразитируют у пресноводных осетровых в Северной Америке (Warren et al., 2017). Представители родов Plehniella Szidat, 1951. Cladocaecum Orelis-Ribeiro & Bullard, 2016. Kritsky Orelis-Ribeiro & Bullard, 2016 и Nomasanguinicola Truong & Bullard, 2013 заражают сомовых рыб (Siluriformes) в Южной Америке, Западной и Юго-Восточной Азии (Truong, Bullard, 2013; Orélis-Ribeiro, Bullard, 2015). Самый большой род Sanguinicola Plehn, 1907 включает пресноводные, морские и эстуарные виды. Пресноводные виды зарегистрированы у рыб на всех континентах, кроме Австралии. У пресноводных рыб Европы описаны пять видов апорокотилид: Sanguinicola armata Plehn, 1905, S. inermis Plehn, 1905, S. intermedia Ejsmont, 1926, S. volgensis (Rasin, 1929) McIntosh, 1934, S. rutili Simon-Martin, Rojo-Vazquez & Simon-Vicente, 1987. Кроме Европы, некоторые из этих трематод найдены у рыб и моллюсков в водоемах Средней Азии и Западной Сибири (Обь-Иртышский бассейн). Молекулярногенетический анализ ни для одного из этих видов не проводили.

В настоящей работе представлены данные о распространении, распределении по хозяевам и зараженности рыб пресноводными апорокотилидами, а также о разнообразии и зараженности моллюсков церкариями.

Дефицит информации о трематодах рода Sanguinicola объясняется тем, что сангвиниколы – мелкие прозрачные черви длиной 1-2 мм, локализуются в сердце, сосудах жабр и почек рыб. Эти органы сложно аккуратно извлечь. При разрыве сосудов трематоды выходят из них и теряются, поэтому их довольно трудно обнаружить, особенно при низкой интенсивности инвазии. Часто исследователи не могут обнаружить самих трематод, но указывают на наличие яиц в сосудах жаберных лепестков рыб. Возможно, находки сангвиникол редки, потому что кровеносные сосуды и сердце редко изучают при рутинных паразитологических исследованиях рыб. Не исключено, что большая часть находок сангвиникол сделана случайно. Сказанное выше подтверждается тем, что в некоторых водоемах сангвиникол находили у моллюсков и мальков рыб, но не обнаруживали у взрослых рыб. Так, в оз. Селигер сангвиниколами были заражены мальки плотвы, язя и судака (Кулемина, 1969), но у взрослых рыб сангвиниколы не зарегистрированы (Шульман, Кулемина, 1969). Р.П. Стенько (1979) сообщает об очень высокой зараженности моллюсков Lymnaea auricularia L., 1758 церкариями сангвиникол в различных водоемах Крыма, но у рыб на полуострове эти трематоды не найдены (Мирошниченко, 2008). Примеры можно продолжить.

Распространение

Литературные данные по зараженности рыб и моллюсков показывают, что европейские *Sanguinicola* широко распространены на территории Европы, а также стран Средней Азии (Казахстан, Узбекистан, Киргизия). Встречаются они, кроме того, в южной части Западной Сибири (бассейн р. Обь) и на Кавказе (рис. 1). Северная граница их распространения немного не доходит до полярного круга (реки Мезень, Печора) (Екимова, 1962, 1976; Доровских, 1997). Сообщается о находке *S. inermis* у сазана в р. Зея, бассейн р. Амур

(Стрелков, 1971). Самое ограниченное распространение имеет недавно описанная *Sanguinicola rutili*, известная пока только из Испании (Simon-Martin et al., 1987). В Англии у рыб встречаются три вида сангвиникол (*S. armata, S. inermis* и *S. volgensis*), из них *S. inermis* —интродуцент (Kirk, Lewis, 1994).

Сравнение регистрации находок трематод у рыб и моллюсков (рис. 1) показывает значительное несоответствие в распространении у тех и других. Так, моллюски пяти видов, зараженные личинками сангвиникол, обнаружены в различных водоемах на всей территории Казахстана (Бутенко, 1967; Смирнова, Ирбашева, 1967; Белякова, 1975, 1981; Белякова, Мазина, 1990). Взрослые трематоды S. inermis на территории Казахстана найдены только в рыбхозе вблизи г. Алма-Аты у карпа (Агапова, 1966) и у сазана и язя в Бухтарминском водохранилище (Брагина, 1972). На Крымском п-ове зараженные церкариями моллюски найлены в пяти различных волоемах с высокой зараженностью до 71.4% (Стенько, 1979). Однако у рыб в Крыму сангвиниколы не обнаружены (Мирошниченко, 2008). Сангвиниколы у рыб и моллюсков встречаются в разнотипных водоемах и водотоках: лиманах (Догель, Петрушевский, 1933; Мехралиев, Микаилов, 1982), озерах, равнинных и горных реках (Белякова, 1975; Оленев, 1979; Ермоленко и др., 1998).

Жизненные циклы

Жизненные циклы европейских Sanguinicola, изученность которых позволяет соотнести принадлежность церкарии и взрослой стадии к конкретному виду, известны для ограниченного числа видов. Описаны церкария и спороцисты S. armata из моллюска Lymnaea stagnalis (L., 1758) (Сендерский и др., 2002; Сендерский, Добровольский, 2004). Авторы обнаружили зараженных моллюсков L. stagnalis в пруду, где из рыб обитал только карась Carassius carassius (L., 1758). Найденные у карася трематоды определены как S. armata. Изучен жизненный цикл и морфология церкарий и марит Sanguinicola inermis у экспериментально зараженных Cyprinus carpio (L.) и Lymnaea peregra (O.F. Müller, 1774) (Kirk, Lewis, 1993). Жизненный ЦИКЛ изучен ДЛЯ Sanguinicola rutili (Simon-Martin et al., 1987). В работе приводится описание церкарии, спороцисты и мариты из моллюска Ancylus fluviatilis (O.F. Müller, 1774) и рыбы Achondrostoma arcasii Steindachner, 1866.

Распределение по хозяевам

Традиционно считалось, что европейские *Sanguinicola* паразитируют в основном у карповых рыб. Анализ литературных данных показал (табл. 1), что это справедливо лишь отчасти. Широкий круг хо-

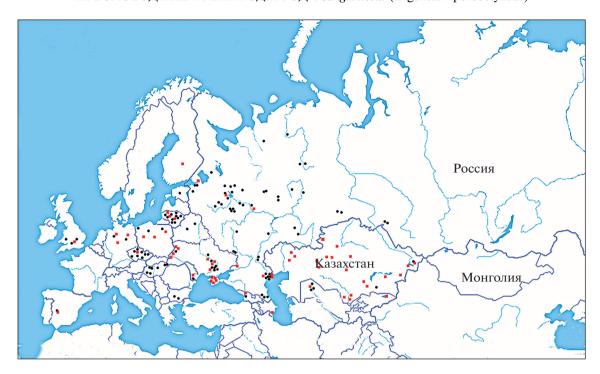


Рис. 1. Карта-схема мест находок трематод (●), церкарий трематод (■) рода *Sanguinicola* у пресноводных рыб на территории Европы и некоторых стран Азии.

зяев имеет S. volgensis (12 видов), чаще этот вид регистрируют у щуки. Кроме щуки, S. volgensis найдена у окуневых (ерша, окуня, судака) и у восьми видов карповых. Широкий круг хозяев (13 видов) имеет S. inermis, за редким исключением это карповые рыбы (чаще всего сазан). Типично "карповым" видом можно назвать S. armata, паразитирующего у 10 видов рыб, в основном у линя. Такой же "карповый" вид — S. intermedia, встречающаяся наиболее часто у карасей и найденная только у четырех видов рыб. Эндемичный вид S. rutili пока обнаружен лишь у испанской плотвы Achondrostoma arcasii (Steindachner, 1866) в Испании. В табл. 1 приведен список рыб, у которых найденные трематоды указаны как Sanguinicola sp. Среди этих хозяев упоминаются сом Silurus glanis L., 1758 (обнаружены фрагменты трематоды), усатый голец Barbatula barbatula L., 1758 и пелядь Coregonus peled Gmelin, 1789. Анализ находок европейских Sanguinicola показывает, что они паразитируют у рыб семи семейств: Cyprinidae (18 видов), Esocidae (щука), Balitoridae (усатый голец), Cobitidae (вьюн), Percidae (окунь, ерш, судак), Siluridae (сом), Coregonidae (пелядь) — всего у 26 видов рыб.

Сообщается о находке Sanguinicola sp. у пеляди в р. Печора (Екимова, 1976), однако по данным ихтиологов пелядь в р. Печора не встречается (Решетников, 2003). Если рыба была определена ошибочно, то это мог быть чир Coregonus nasus Pallas, 1776, который обитает в р. Печора. Находку Sanguinicola sp. у сиговой рыбы в р. Печора, веро-

ятно, можно признать случайной, поскольку у других европейских и североазиатских лососевидных рыб эти трематоды не встречаются. Однако лососевидные (таймень и ленок) отмечены как хозяева сангвиникол в бассейне р. Амур (Стрелков, 1971; Ермоленко и др., 1998). В Северной Америке известно пять видов Sanguinicola, паразитирующих у лососевидных (Warren et al., 2017).

Усатый голец Barbatula barbatula L., 1758 служит, по-видимому, неслучайным хозяином Sanguinicola sp., хотя это единственная находка в Европе (Шевченко, 1956). Сангвиниколы найдены у сибирского гольца B. toni Dybowski, 1869 в Приморье (Sanguinicola sp.) (Ермоленко, 2004) и Японии (S. hasegawai Shimazu, 2013) (Shimazu, 2013), у тибетского гольца Triplophysa stoliczkai Steindachner, 1866 в Узбекистане (S. inermis) (Быховская, Кулакова, 1987). Единственная находка Sanguinicola sp. у сома в дельте р. Волга (Курочкин, 1968) также не кажется случайной, поскольку у сомовых рыб апорокотилиды встречаются в Африке, Западной и Юго-Восточной Азии (Truong, Bullard, 2013).

Более конкретную информацию о специфичности сангвиникол дают экспериментальные данные по жизненным циклам. При культивировании *S. inermis* в лабораторных условиях установлено, что специфичным хозяином этого вида является карп (сазан). У линя трематоды приживались только при заражении высокой дозой церкарий. Обыкновенный карась оказался невос-

Таблица 1. Распространение и зараженность рыб пресноводными трематодами рода *Sanguinicola*

| Рыба-хозяин | N | ЭИ, % | ИИ (ИО) | Водоем/регион | Литературный источник |
|-------------|-----|-------|-----------|--|-----------------------------|
| | | | | Sanguinicola volgensis | |
| Щука | 50 | 13 | 1-2 | Рыбинское вдхр. (р. Волга) | Изюмова, 1960 |
| | 12 | 7.6 | 1 | То же | Бабушкин, Тихомирова, 1964 |
| | 57 | 1.75 | 1 | Верхняя Волга | Соколов, 2000 |
| | | | | р. Вятка (бассейн р. Волги) | Гревцева, 1976 |
| | _ | 6.6 | _ | Невская Губа (Балтийское море) | Догель, Петрушевский, 1933 |
| | _ | _ | 1-2 | р. Дунай, р. Тиса, оз. Балатон (Венгрия) | Molnar, 1969 |
| | _ | _ | _ | Водоемы Англии | Kirk, Lewis, 1994 |
| | _ | _ | 1 | оз. Якты-Куль. Башкирия | Дьяченко и др., 2006 |
| | 58 | 1.7 | 2 | р. Сухона | Кудрявцева, 1959 |
| Плотва | 595 | 0.5 | 0.02 | оз. Кубенское | Радченко, 2002 |
| | _ | _ | _ | Верхняя Волга | Соколов, 2000 |
| | _ | _ | _ | Иваньковское вдхр. (р. Волга) | Стрижак, 1972 |
| | _ | _ | _ | Водоемы Англии | Kirk, Lewis, 1994 |
| Уклейка | _ | _ | 1-2 | р. Дунай, р. Тиса, оз. Балатон (Венгрия) | Molnar, 1969 |
| Язь | 110 | 0.91 | 1 | оз. Даби, Польша | Sobecka et al., 2004 |
| | 15 | 1.3 | 8-12 | р. Кама (бассейн р. Волга) | Кашковский, 1971 |
| | 7 | 14.8 | 5 | Рыбинское вдхр. (р. Волга) | Изюмова, Шигин, 1958 |
| Елец | _ | _ | _ | Водоемы Англии | Kirk, Lewis, 1994 |
| Голавль | _ | _ | _ | Тоже | То же |
| Сазан | 33 | 6.1 | 2-6 | Дельта р. Волга | Иванов, 2002 |
| Густера | 34 | 3.2 | 0.03 | оз. Кубенское | Радченко, 2002 |
| Чехонь | 17 | 11.8 | 1-4 | Рыбинское вдхр. (р. Волга) | Изюмова, Шигин, 1958 |
| 10.10112 | 27 | 3.7 | 1 | Горьковское вдхр. (р. Волга) | То же |
| | _ | 20 | 1-3 | р. Волга у г. Саратова | Rašín, 1929 |
| Ерш | 19 | 5.2 | 1 | Рыбинское вдхр. (р. Волга) | Жохов, 2000 |
| 25 | 66 | 1.5 | 0.01 | оз. Белое (бассейн р. Волги) | Радченко, 1999 |
| Судак | 521 | _ | Ед. | оз. Кубенское | То же |
| Окунь | _ | _ | _ | Водоемы Англии | Kirk, Lewis, 1994 |
| _ | _ | _ | _ | р. Дон | Красильникова, 1966 |
| | ļ | l | ! | S. armata | |
| Линь | 223 | 14.8 | 1-11(3.4) | р. Белая (бассейн р. Волги) | Казадаев, 1957 |
| | _ | _ | _ | Озера Литвы | Рауцкис, 1988 |
| | 1/1 | _ | 2 | Каховское вдхр. (р. Днепр) | Малевицкая, Лопухина, 1955 |
| | _ | _ | _ | оз. Дружно (Польша) | Kozicka, 1959 |
| | 15 | 93.3 | Яйца | оз. Жувинтас (Литва) | Кротас, 1968 |
| | _ | _ | _ | Водоемы Литвы | Хуссейн, 1983 |
| | _ | _ | _ | р. Москва | Васильков и др., 1965 |
| | 11 | 29.2 | 4 | То же | Каменский, Пономарева, 1964 |
| | _ | _ | _ | Водоемы Германии | Plehn, 1905 |
| | _ | _ | 1-3 | р. Дунай, р. Тиса, оз. Балатон (Венгрия) | Molnar, 1969 |
| | _ | _ | _ | Водоемы Англии | Kirk, Lewis, 1994 |
| Плотва | _ | _ | 1-3 | р. Дунай, р. Тиса, оз. Балатон (Венгрия) | Molnar, 1969 |
| Тот же | _ | 3.13 | 2 | оз. Глубокое, Москва | Никитина, 1991 |
| | _ | _ | _ | р. Мезень | Доровских, 1997 |
| Голавль | _ | _ | 1-3 | р. Дунай, р. Тиса, оз. Балатон (Венгрия) | Molnar, 1969 |
| Язь | _ | _ | 1-3 | Тоже | То же |
| Сазан | 317 | 0.63 | 1 | оз. Ахгель (Дагестан) | Астахова и др., 1972 |
| | _ | _ | _ | Водоемы Дагестана | Алигаджиев, 1969 |
| Подуст | _ | _ | _ | р. Дия (Чехия) | Moravec, 2001 |
| | | | | | |

Таблица 1. Продолжение

| Рыба-хозяин | N | ЭИ, % | ИИ (ИО) | Водоем/регион | Литературный источник |
|----------------------|-----|-------|----------------|---|--------------------------------|
| Обыкновен- | | | | р. Обь | Скрипченко и др., 1971; Соусь, |
| ный карась | | | | | 1975 |
| Вьюн | 10 | 20 | 1 | р. Дунай | Кулаковкая, Коваль, 1973 |
| Вьюн | _ | _ | _ | р. Дия (Чехия) | Moravec, 2001 |
| Щука | _ | _ | _ | Водоемы Англии | Kirk, Lewis, 1994 |
| o | 20 | 1 22 | | S. intermedia | LE 10/0 |
| Серебряный карась | 29 | 33 | 1-3 | Волгоградкое вдхр. (р. Волга) | Богданова, 1962 |
| Обыкновен- | 10 | _ | _ | р. Печора | Екимова, 1962 |
| ный карась | _ | | _ | р. Вычегда (бассейн р. Северная Двина) | Доровских, 1986 |
| пын карасы | | | _ | Озера Литвы | Рауцкис, 1988 |
| | 41 | 2.4 | 2 | р. Северский Донец (бассейн р. Дон) | Шевченко, 1956 |
| | 15 | 20 | 2 Яйца | оз. Жувинтас (Литва) | Кротас, 1968 |
| | 13 | 7.1 | л ица 5 | р. Москва (бассейн р. Волги) | Каменский, Пономарева, 1964 |
| | | 7.1 | | | |
| | | _ | _ | То же | Васильков и др., 1965 |
| Caraca | _ | _ | _ | Водоемы Литвы, Белоруссии | Хуссейн, 1983 |
| Сазан | _ | _ | _ | Тоже | То же |
| Вьюн | _ | - | _ | р. Дия (Чехия) | Moravec, 2001 |
| | | 1 50 | | S. inermis | LE 1061 |
| Сазан | _ | 5.9 | 7 | Волгоградское вдхр. (р. Волга) | Богданова, 1961 |
| | 50 | 6 | 3-5 | Дельта р. Волга | Курочкин, 1968 |
| | _ | 1.6 | _ | р. Заравшан (бассейн Аральского моря, Узбекистан) | Османов, 1971 |
| | 15 | 35.7 | 1-8 | оз. Дауткуль (бассейн Аральского моря, Узбекистан) | Юсупов, 1980 |
| | 9 | 100 | 2 | Каховское вдхр. (Украина) | Исков, Коваль, 1965 |
| | 9 | 100 | _ | оз. Шильян (Грузия) | Курашвили и др., 1980 |
| | _ | _ | _ | Водоемы Германии | Plehn, 1905 |
| | 157 | 4.3 | 1-3 | р. Кашкадарья (бассейн Аральского моря, | Караев, Коваль, 1978 |
| | 137 | 4.3 | 1-3 | Узбекистан) | Карасв, Коваль, 1976 |
| | 9 | 44.4 | 1-3 | оз. Маха (Чехия) | Moravec, 1978 |
| | 124 | 15 | 1-4 | То же | Moravec, 1983 |
| | _ | _ | _ | Рыбхоз (Казахстан) | Агапова, 1966 |
| | 4 | 26.7 | Яйца | Батак вдхр. (Болгария) | Маргаритов, 1964 |
| | _ | 50.7 | _ | Кременчугское вдхр. (Украина) | Титар, 1989 |
| | _ | 10 | _ | Каховское вдхр. (Украина) | Тоже |
| | 2/2 | _ | 4-24 | То же | Малевицкая, Лопухина, 1955 |
| | _ | _ | _ | Водоемы Англии | Kirk, Lewis, 1994 |
| | _ | _ | 1-17 | р. Тисса (Венгрия) | Molnar, 1969 |
| | _ | _ | _ | Бухтарминское вдхр. (р. Черный Иртыш) | Брагина, 1972 |
| | _ | _ | _ | Реки Дия, Тиса, Эльба, Одер (Чехия) | Moravec, 2001 |
| Обыкновен- | _ | _ | _ | Водоемы Англии | Kirk, Lewis, 1994 |
| ный карась | _ | _ | 1-17 | р. Тисса (Венгрия) | Molnar, 1969 |
| | _ | _ | _ | Водоемы Дагестана | Алигаджиев, 1969 |
| | | 20 | 1-2 | оз. Горюново (Западная Сибирь) | Размашкин и др., 1984 |
| | 22 | 4.5 | 2 | Дельта р. Волги | Иванов, 2002 |
| | 214 | 4.7 | 1-3 | То же | Калмыков и др., 2013 |
| | _ | - | _ | р. Обь | Размашкин, Ширшов, 1981 |
| | | 6.6 | 1-2 | оз. Чихово (Западная Сибирь) | Размашкин и др., 1984 |
| σ | | _ | _ | Бухтарминское вдхр. (р. Черный Иртыш) | Брагина, 1972 |
| Язь | | | | | |

Таблица 1. Окончание

| Рыба-хозяин | N | ЭИ, % | ИИ (ИО) | Водоем/регион | Литературный источник |
|---------------------|-----|----------|---------|-------------------------------------|----------------------------|
| | 12 | 8.3 | 2 | оз. Сямозеро (Карелия) | Шульман, 1961 |
| Линь | _ | _ | _ | Водоемы Англии | Kirk, Lewis, 1994 |
| Лещ | 15 | 6.6 | 1 | оз. Галстас (Литва) | Рауцкис, 1977 |
| , | _ | _ | _ | Озера Литвы | Рауцкис, 1988 |
| Красноперка | 15 | 33.3 | Яйца | оз. Жувинтас (Литва) | Кротас, 1968 |
| 1 1 | _ | _ | _ | Реки Дия, Тиса, Эльба, Одер (Чехия) | Moravec, 2001 |
| | _ | _ | _ | Озера Литвы | Рауцкис, 1988 |
| Густера | _ | _ | _ | То же | То же |
| Жерех | _ | _ | _ | р. Вятка (бассейн р. Волги) | Гревцева, 1976 |
| Уклейка | 15 | _ | _ | оз. Нобель (Украина) | Ивасик, Кулаковская, 1958 |
| Вьюн | _ | _ | _ | Реки Дия, Тиса, Эльба, Одер (Чехия) | Moravec, 2001 |
| Щука | 12 | 6.6 | 1 | Горьковское вдхр. (р. Волга) | Изюмова и др., 1982 |
| Плотва | 15 | 6.6 | 1 | оз. Врево (г. СПетербург) | Гуркина, 1983 |
| | | I | _ | Sanguinicola rutili | |
| Испанская плотва | _ | - | _ | Испания (river Cilloruelo) | Simon-Martin et al., 1987 |
| плотва | | l | | Sanguinicola sp. | |
| Жерех | _ | I – | _ | Дельта р. Волги | Курочкин, 1968 |
| Красноперка | _ | _ | _ | То же | То же |
| Сом | _ | _ | _ | » » | » » |
| Красноперка | _ | _ | _ | » » | Заблоцкая, 1967 |
| Пелядь | 21 | _ | _ | р. Печора | Екимова, 1962 |
| Лещ | 60 | 1.7 | _ | оз. Кортовское (Польша) | Dzika et al., 2008 |
| Усач | _ | _ | _ | р. Жихлава (Jihlava, Чехия) | Moravec, 2001 |
| Линь | _ | 7.7 | _ | Алольские озера (г. Псков) | Ха-Ки, 1964 |
| | 2/2 | _ | 1 | Каневское вдхр. (Украина) | Серегина, 1978 |
| Уклейка | 1/1 | _ | 1 | Каховское вдхр. (Украина) | Малевицкая, Лопухина, 1955 |
| Усатый голец | 17 | 11.8 | 1-1 | р. Северский Донец (Украина) | Шевченко, 1956 |
| Сазан | 111 | 0.9 | 1 | Болгария | Какачева-Аврамова, 1965 |
| Плотва | 40 | 17.5 | 1-10 | оз. Верхнее Врево (г. СПетербург) | Лопухина, Стрелков, 1972а |
| Азь | 16 | 6.3 | 1 | То же | То же |
| Линь | 10 | 10 | 1 | » » | » » |
| Окунь | 27 | 3.7 | Яйца | » » | » » |
| Уклейка | _ | 4 | 1 | » » | Лопухина, Стрелков, 1972б; |
| (мальки) | | | | | Юнчис, 1972 |
| Язь (мальки) | _ | 6.3-26.6 | 1-2 | » » | То же |
| Плотва | _ | 6.3-20 | 1-2 | » » | ** |
| (мальки) | | | | оз. Селигер (р. Волга) | Кулемина, 1969 |
| Язь (мальки) | | | | То же | То же |
| Судак | | | | » » | » » |
| (мальки) | | | | | |
| Синец | 12 | 16.7 | 1 | Рыбинское вдхр. (р. Волга) | Данные авторов |
| Густера | 54 | 1.9 | 1 | Тоже | То же |
| Азь | 36 | 16.7 | 1-2 | » » | » » |
| | _ | _ | _ | р. Дон | Красильникова, 1966 |
| | | <u> </u> | | l | |

Примечание. N — количество исследованных рыб; ИИ — интенсивность инвазии, ИО — индекс обилия; "—" — данные отсутствуют.

приимчив к инвазии церкариями *S. inermis* (Kirk, Lewis, 1992).

Характеристики зараженности рыб

Оценить количественные показатели зараженности сложно, поскольку на них влияет размер выборки, который часто бывает низок. Анализ данных показывает, что ЭИ рыб сангвиниколами, как правило, низкая (табл. 1). Редкие примеры, когда ЭИ превышает 30%, связаны с малой выборкой или авторы оценивали ЭИ рыб по обнаружению яиц трематод в жабрах. При этом высокая ЭИ почти всегда отмечалась в озерах и водохранилищах у лимнофильных рыб (карася, линя, сазана). ИИ также низкая, как правило, не превышающая нескольких единиц, редко >10 червей на рыбу (табл. 1). Очень высокая ИИ (>100 экз. на рыбу) отмечена только v карпов и, вероятно, крупных размеров (Стрелков, 1971; Kirk, Lewis, 1994). Принято считать, что сангвиниколы чаще встречаются у рыб в южных районах. Для S. volgensis такое мнение не подтверждается данными табл. 1. Отчасти это справедливо для зараженности сазана S. inermis, но сам сазан – рыба теплолюбивая и чаще встречается в южных регионах.

В литературе почти нет данных о связи зараженности рыб с возрастом. При изучении большого объема данных по зараженности сазана S. inermis зависимость от возраста не установлена (Kirk, Lewis, 1994). Высокая зараженность наблюдалась и у молодых, и у старых (10+) рыб. Эти же авторы обнаружили, что у рыб могут одновременно паразитировать два вида сангвиникол (S. volgensis и S. inermis). По другим данным (Scheuring, 1922), S. inermis в больших количествах встречается у молодых карпов, чем у старых. Сангвиниколы заражают рыб в очень раннем возрасте. Молодые трематоды Sanguinicola sp. найдены в жаберной артерии у личинок плотвы в возрасте 59 сут, у личинок язя в возрасте 34-45 сут (Лопухина, Стрелков, 1972б; Юнчис, 1972). По другим данным, личинки плотвы заражаются сангвиниколами в возрасте 10 сут при длине тела 8-11 мм, личинки язя — 25 сут при длине 18—22 мм, личинки судака -15-20 сут при длине 7-12.5 мм (Кулемина, 1969). Личинки карпа в прудовых хозяйствах заражаются S. inermis на 29-30 сут (Чечина, 1959).

Моллюски как хозяева

Первыми промежуточными хозяевами европейских сангвиникол зарегистрированы брюхоногие легочные и переднежаберные моллюски семейств Lymnaeidae, Planorbidae, Valvatidae, Neritidae, Lithoglyphidae, Bithyniidae и Melanopsidae — всего

~24 вида (с учетом изменений в систематике моллюсков количество видов может быть меньше) (табл. 2). Среди моллюсков перечисленных семейств спороцисты и церкарии сангвиникол чаще всего встречались у лимнеид (Lymnaea stagnalis, L. pereger, L. palustris, L. corvus Gmelin, 1791, Radix ovata, R. auricularia, R. auricularia m. lagotis) и меланопсид (Melanopsis premorsa L., 1758, Fagotia acicularis Férussac, 1823, F. esperi Férussac, 1823, Microcolpia ucrainica Starobogatov, Alexenko & Levina, 1992, M. canaliculata Bourguignat, 1884, M. potamoctebia Bourguignat, 1870). Среди вальватид и битиниид в качестве хозяев сангвиниколид отмечены три (Valvata piscinalis O.F. Müller, 1774, V. macrostoma Mörch, 1864, V. pulchella Studer, 1789) и два вида (Bithynia tentaculata L., 1758, B. leachii Sheppard, 1823), соответственно, и по одному виду среди литоглифид (Lithoglyphus naticoides C. Pfeiffer, 1828), неритид (Theodoxus fluviatilus L., 1758) и планорбид (Ancylus fluviatilis).

Найденные у моллюсков церкарии определены авторами как S. inermis, S. armata и S. intermedia, остальным даны временные или условные названия (табл. 2). Морфология церкарий изучена очень слабо, большинство найденных личинок не идентифицированы до вида. Так, М.Н. Черногоренко (1976) выделяет в р. Днепр 5 видов церкарий у 7 видов моллюсков, различающихся по морфологии и размерам тела. Статьи, в которых приводятся рисунки и размеры церкарий (Ejsmont, 1926; Khan, 1961; Бутенко, 1967; Оленев, 1979; Simon-Martin et al., 1987; Белякова, Мазина, 1990; Kirk, Lewis, 1993; Сендерский, Добровольский, 2004; Faltynkova et al., 2007), относятся к моллюскам лишь небольшого числа видов из исследованных (Lymnaea stagnalis, L. peregra, Radix ovata, R. auricularia, Valvata macrostoma, V. piscinalis, Melanopsis premorsa, Ancylus fluviatilis, Bithynia leachi). Mopфология сангвиниколидных церкарий из остальных видов моллюсков не изучена. Поэтому истинное разнообразие церкарий Sanguinicola, паразитирующих у моллюсков, остается неизвестным.

Количественная зараженность моллюсков личиночными стадиями сангвиникол в целом невысокая (табл. 2). Зараженность мелких видов семейств Valvatidae, Neritidae, Lithoglyphidae, Bithyniidae и Melanopsidae не превышает 10%, несмотря на большие размеры исследованных выборок. Крупные виды лимнеид заражены еще слабее. Стенько (1979) сообщает об очень высокой зараженности (71.4%) Lymnaea auricularia в водоемах Крыма, но в статье не приводит данные о количестве исследованных моллюсков.

Очень трудно что-либо определенное сказать о специфичности спороцист и церкарий к моллюскам на основе фаунистических данных. Так, цер-

Таблица 2. Распространение и зараженность моллюсков церкариями пресноводных трематод рода Sanguinicola

| Название вида из первоисточника | Вид/название церкарии | ЭИ, % | Водоем/регион | Литературный источник |
|------------------------------------|--------------------------|------------|---|------------------------------|
| Lymnaea stagnalis | Sanguinicola sp. | - | Дельта р. Волга | Курочкин, 1968 |
| | S. inermis | _ | Литва | Киселене, 1984 |
| | То же | 0.5 | Озера Султан-Кельды и оз. Ессей (Казахстан) | Белякова, 1981 |
| | » » | 2 | Польша | Żbikowska, 2007 |
| | » » | _ | Германия | Lühe, 1909 |
| | » » | _ | Западный Казахстан | Белякова, 1975 |
| | » » | _ | Польша | Wisniewski, 1958 |
| | » » | _ | Германия | Scheuring, 1922 |
| | » » | _ | То же | Odening, 1965 |
| | » » | _ | Чехия | Gelnar, 1980 |
| | » » | _ | Польша, Германия, Украина, Дания | |
| | S. armata | _ | г. СПетербург | Сендерский и др., 2002 |
| | Cercaria cristata | 0.71 | оз. Жалтырколь (Зап. Казахстан) | Смирнова, Ирбашева, 1967 |
| | <i>S</i> . sp. | _ | Украина | Стадниченко, 1976 |
| | То же | 0.09-0.23 | | Черногоренко, 1983 |
| L. auricularia | S. inermis | _ | Южный, Юго-Восточный, Восточный, Западный Казахстан | Белякова, 1975 |
| | То же | 2.8 | оз. Иссык-Куль (Киргизия) | Токобаев, Чибиченко, 1978 |
| | S. sp. | 71.4 | п-ов Крым | Стенько, 1979 |
| | S. sp. I | 0.04 | оз. Дауткуль, дельта р. Аму-Дарья | Арыстанов, 1968 |
| | • | | (Узбекистан) | |
| | S. sp. II | 0.08 | р. Куня-Дарья, дельта р. Аму-Дарья (Узбекистан) | То же |
| Radix auricularia | S. inermis | 3.0-11.6 | р. Днепр (Украина) | Черногоренко, 1989 |
| | То же | 6.8 | оз. Бийликоль, р. Чу (Казахстан) | Бутенко, 1967 |
| | » » | _ | Польша, Германия, Украина, Дания | Cichy et al., 2011 |
| | Cercaria cristata | 2.56 | оз. Жалтырколь (Зап. Казахстан) | Смирнова, Ирбашева, 1967 |
| R. auricularia m. lagotis | Sanguinicola sp. | _ | Дивичинский лиман (Каспийское море) (Азербайджан) | Мехралиев, Микаилов, 1982 |
| Lymnaea pereger | S. inermis | _ | Западный и Центральный Казах- стан | Белякова, 1975 |
| L. palustris | То же | _ | Центральный Казахстан | » » |
| L. pereger | » » | _ | Северный Казахстан | » » |
| | » » | 0.4 | оз. Султан-Кельды, оз. Ессей (Казахстан) | Белякова, 1981 |
| | S. sp. | _ | Южный Казахстан | Белякова, 1975 |
| | То же | _ | р. Тургай (Казахстан) | Белякова, Мазина, 1990 |
| | Cercaria cristata | _ | Германия | Bursian-Hartung, 1965 |
| | Cercaria kentensis | _ | Англия | Khan, 1961 |
| | Cercaria cristata | 4 | оз. Жалтырколь (Зап. Казахстан) | Смирнова, Ирбашева, 1967 |
| Galba palustris | Sanguinicola sp. | 0.11 - 1.0 | р. Днепр (Украина) | Черногоренко, 1989 |
| | То же | _ | Дельта р. Волги | Курочкин, 1968 |
| Stagnicola palustris | S. inermis | _ | Польша, Германия, Украина, Дания | Cichy et al., 2011 |
| Lymnaea corvus | <i>S.</i> sp. | _ | Украина | Стадниченко, 1976 |
| Radix ovate | S. inermis | 1.1 | оз. Бийликоль, р. Чу (Казахстан) | Бутенко, 1967 |
| | <i>S</i> . sp. | 0.1 | оз. Бийликоль (Казахстан) | Бутенко, 1967 |
| | » » | _ | Горьковское вдхр. (р. Волга) | Куприянова-Шахматова, 1964 |

Таблица 2. Окончание

| Название вида из первоисточника | Вид/название церкарии | ЭИ, % | Водоем/регион | Литературный источни | |
|---------------------------------|--------------------------|-----------|---------------------------------|---------------------------|--|
| R. ovate | » » | _ | Дельта р. Волги | Курочкин, 1968 | |
| Valvata piscinalis | » » | _ | Северный и Западный Казахстан | Белякова, 1975 | |
| _ | » » | _ | Литва | Спирин и др., 1986 | |
| | » » | 1.8-10.1 | р. Днепр и его вдхр. (Украина) | Черногоренко, 1989 | |
| | » » | 0.46 | Рыбинское вдхр. (р. Волга) | Гинецинская, 1959 | |
| | Cercaria cristata | 3.67 | оз. Жалтырколь (Зап. Казахстан) | Смирнова, Ирбашева, 196 | |
| | То же | | р. Оредеж | Суханова, 1958 | |
| V. macrostoma | Sanguinicola sp. | 3.2 | Финляндия | Faltynkova et al., 2007 | |
| V. pulchella | То же | 1.07 | Рыбинское вдхр. (р. Волга) | Гинецинская, 1959 | |
| Bithynia tentaculata | » » | 0.71-5.20 | : | Черногоренко, 1989 | |
| • | » » | _ | Литва | Спирин и др., 1986 | |
| | S. inermis | _ | То же | Киселене, 1984 | |
| Bithynia leachi | S. intermedia | 0.20-0.37 | р. Днепр (Украина) | Черногоренко, 1989 | |
| · | Cercaria cristata | _ | р. Северский Донец (Украина) | Вергун, 1957 | |
| | Sanguinicola | _ | Польша | Ejsmont, 1926 | |
| | armata | | | | |
| Lithoglyphus nati- | S. sp. | 3.9-6.0 | р. Днепр (Украина) | Черногоренко, 1989 | |
| coides | То же | 5.8 | То же | Черногоренко, 1965 | |
| | » » | 2.81 | Литва | Stanevičiūtė et al., 2008 | |
| | » » | _ | р. Днестр (Украина) | Стадниченко, 1976 | |
| | » » | 1.10 | Рыбинское вдхр. | Перова и др., 2018 | |
| Theodoxus fluviati- | » » | 1.25 | р. Днепр (Украина) | Черногоренко, 1965 | |
| lus | » » | 0.76-10.0 | То же | Черногоренко, 1989 | |
| Fagotia acicularis | » » | 2.2-3.8 | » | То же | |
| | » » | 0.83 | Дельта р. Дунай (Украина) | Черногоренко, 1969 | |
| F. esperi | » » | 2.5-7.0 | р. Днепр (Украина) | То же | |
| F. berlani | Cercaria criststa | 3.4-3.8 | Украина | Градовский, 1999 | |
| F. dneprensis | То же | 4.7-5.6 | То же | То же | |
| F. danubialis | » » | 4.5-5.2 | » » | » » | |
| Microcolpia ucrainica | » » | 7.3-9.1 | » » | » » | |
| M. canaliculata | » » | 6.3-6.9 | » » | » » | |
| M. potamoctebia | » » | 2.6 | » » | » » | |
| Ancylus fluviatilis | Sanguinicola rutili | _ | Испания | Simon-Martin et al., 1987 | |
| Melanopsis pre- | Cercaria | | | · | |
| morsa | sanguinicola sp. | 0.2 - 1.0 | Грузия | Оленев, 1979 | |

Примечание. Даны средние или min-max значения ЭИ (экстенсивность инвазии) при исследовании нескольких выборок.

карии с названием "Sanguinicola inermis" найдены у нескольких видов лимнеид и у Bithynia tentaculata, церкарии с названием "S. armata" найдены у Lymnaea stagnalis и Bithynia leachi (табл. 2). Ограниченные данные по жизненным циклам свидетельствуют, что Sanguinicola inermis может развиваться только у Lymnaea peregra и L. auricularia, тогда как L. stagnalis к инвазии Sanguinicola inermis не восприимчива (Kirk, Lewis, 1992). Принимая во внимание специфичность S. inermis к сазану и данные табл. 2, становится понятно, почему мол-

люски Lymnaea peregra и у L. auricularia, зараженные Sanguinicola (вероятно, S. inermis), встречаются только в южных регионах, где сазан обитает в естественных условиях.

Молекулярно-генетические данные по личиночным стадиям сангвиникол из моллюсков единичны. Начаты исследования по генотипированию сангвиникол, инвазирующих различные виды пресноводных моллюсков (Хрисанфова и др., 2013, 2019).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Европейские пресноводные трематоды рода Sanguinicola – одна из самых мало изученных групп трематод. Исследование этих трематод как будто застыло на месте. Считается устоявшимся мнение, что v европейских рыб паразитируют только пять видов сангвиникол. Исследования последних 20 лет только подтверждают факты регистрации известных видов у того или иного вида рыб или моллюсков в различных водоемах. В нашем обзоре мы старались собрать как можно больше данных о распространении и биологии этих трематод. Самая большая проблема, связанная с изучением пресноводных сангвиниколид, состоит в том, что мы не знаем истинного разнообразия этой группы. Судя по опубликованным данным, количество видов церкарий сангвиникол, найденных у моллюсков, больше, чем количество описанных взрослых видов трематод. При этом морфологическое описание почти всех известных церкарий нельзя признать удовлетворительным. Учитывая то, что партеногенетическое поколение трематод, за редким исключением, узко специфично по отношению к хозяину, можно предположить, что у 24 видов моллюсков, отмеченных как хозяева сангвиникол, паразитирует большее число видов сангвиникол, чем известно на данный момент. В качестве хозяев европейских сангвиникол выявлено 26 видов рыб, принадлежащих к семи семействам и четырем отрядам. У такого разнообразия хозяев можно ожидать большего, чем пять известных видов, разнообразия кровяных трематод. Все имеющиеся в литературе сведения о распределении сангвиникол по хозяевам, основанные на фаунистических данных, показывают, что каждый из них, за исключением Sanguinicola rutili, паразитирует у нескольких или многих видов рыб. Однако описанный выше пример по культивированию S. inermis доказывает, что этот вид узко специфичен и паразитирует у одного-двух видов рыб. Вероятно, это справедливо и по отношению к остальным известным и еще неописанным видам сангвиникол.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках научного проекта № 20-04-00086.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- *Агапова А.И.* 1966. Паразиты рыб водоемов Казахстана. Алма-Ата: Изд-во "Наука" КазССР.
- Алигаджиев А.Д. 1969. Паразиты и паразитарные болезни рыб внутренних водоемов Дагестана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ленинград: гос. НИИ озер. и рыб. хоз-ва.

- Арыстанов Е. 1968. Фуркоцеркарии из пресноводных моллюсков дельты Аму-Дарьи. II // Вестник Ленинградского государственного университете. № 21. С. 7.
- Астахова Т.В., Алигаджиев А.А., Степанова Г.А. 1972. Изучение болезней и паразитов рыб Каспийского моря // Паразиты и болезни рыб и водных беспозвоночных. Москва: Наука. С. 143.
- Бабушкин Г.М., Тихомирова В.А. 1964. О паразитофауне рыб Рыбинского водохранилища // Учебные записки Калининского государственного педагогического института. Т. 31. С. 322.
- Белякова Ю.В. 1975. Зараженность пресноводных моллюсков Казахстана личинками трематод, паразитирующих у рыб // Экология паразитов водных животных. Алма-Ата: Изд-во "Наука" КазССР. С. 173.
- Белякова Ю.В. 1981. Церкарии Кургальджинских озер // Паразиты компоненты водных и наземных биоценозов Казахстана. Алма-Ата: Изд-во "Наука" КазССР. С. 28.
- Белякова Ю.В., Мазина В.В. 1990. Морфология и биология церкарий Sanguinicola sp. из моллюсков водоемов Иргиз-Тургая // Экология и морфология гельминтов животных Казахстана. Алма-Ата: Изд-во "Наука" Казахской ССР. С. 53.
- Богданова Е.А. 1961. Паразитофауна некоторых промысловых видов рыб Волги до образования Сталинградского водохранилища // Тр. совещ. Ихтиол. комиссии АН СССР. Вып. 10. С. 169.
- Богданова Е.А. 1962. Паразитофауна волжских рыб в зоне Волгоградского водохранилища и ее общая характеристика // Тр. Саратов. отд. гос. НИИ озер. рыб. хоз-ва. Т. 7. С. 260.
- Брагина Е.В. 1972. Паразиты молоди некоторых промысловых рыб Бухтарминского водохранилища и нерестово-вырастного хозяйства: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата.
- Бутенко Ю.В. 1967. Зараженность моллюсков Южного Казахстана личинками трематод // Гельминты и гельминтозы животных Казахстана. Тр. ин-та зоологии АН КазССР. Т. 27. С. 22.
- Быховская И.Е., Кулакова А.П. 1987. Класс Трематоды. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3. Ч. 2. Ленинград: Наука. С. 77.
- Васильков Г.В., Каменский И.В., Бирюкова Л.П., Пономарева Э.В. 1965. Гельминтофауна рыб подмосковных водохранилищ // Матер. к науч. конф. ВОГ. Ч. 1. Москва. С. 35.
- Вергун Г.И. 1957. О фауне личинок трематод в моллюсках р. Сев. Донца и его пойменных водоемах в районе среднего течения // Тр. ин-та биологии и биофака Харьковского гос. ун-та. Т. 30. С. 147.
- Гинецинская Т.А. 1959. К фауне церкарий моллюсков Рыбинского водохранилища // Экологическая паразитология. Ленинград: Изд-во Ленинград. гос. ун-та. С. 96.
- Градовский В.М. 1999. Трематоды моллюсков семейства Melanopsidae (Gastropoda, Pectinibranchia, Cerithii-formes) из Западного Полесья с описанием ранее не-

- известной церкарии // Вестник зоологии. Т. 33 (1—2). С. 83.
- *Гревцева М.А.* 1976. Систематический обзор гельминтов рыб бассейна реки Вятки // Тр. Кировского с.-х. ин-та. Т. 12. Пермь. С. 64.
- *Гуркина Р.А.* 1983. Сезонные изменения паразитофауны плотвы озера Врево // Проблемы экологии паразитов рыб. С. 85.
- Догель В.А., Петрушевский Г.К. 1933. Паразитофауна рыб Невской губы // Тр. Ленинградского общества естествоиспытателей. Т. 62(3). С. 366.
- Доровских Г.Н. 1986. Морфологическое и эколого-фаунистическое изучение моногеней и кровепаразитов рыб Средней Вычегды // Фауна и экология животных подзоны средней тайги Коми АССР. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского гос. ун-та. С. 19.
- Доровских Г.Н. 1997. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейнов рек северо-востока Европейской России. Трематоды (Trematoda) // Паразитология. Т. 31. Вып. 6. С. 551.
- Дьяченко И.П., Биккинин Р.Ф., Биккинин А.Р. 2006. Эпизоотическое состояние озера Якты-Куль // Вестник Башкирского университета. № 3. С. 59.
- *Екимова И.В.* 1962. Материалы по паразитофауне рыб р. Печоры // Вопр. ихтиол. Т. 2. Вып. 3/24. С. 542.
- Екимова И.В. 1976. Эколого-географический анализ паразитов рыб р. Печоры // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Свердловск: Средне-Уральское кн. издво. С. 50.
- *Ермоленко А.В.* 2004. Фауна паразитов выоновых рыб (сем. Cobitidae) водоемов Приморского края // Паразитология. Т. 38. № 1. С. 53.
- Ермоленко А.В., Беспрозванных В.В., Шедько С.В. 1998. Паразиты лососевых рыб (Salmonidae, Salmoniformes) Приморского края. Владивосток: Дальнаука.
- Жохов А.Е. 2000. Список паразитов рыб водоемов бассейна Верхней Волги // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та. С. 278.
- Заблоцкая Л.И. 1967. Гельминтофауна красноперки низовьев дельты Волги // Матер. 3-й зоол. конф. пед. ин-тов РСФСР. Волгоград: Изд-во Волгоградского гос. пед. ин-та. С. 172.
- Иванов В.М. 2002. Мониторинг, структурные изменения и экологические особенности трематодофауны позвоночных животных дельты Волги и Северного Каспия (фауна, систематика, биология, экология, патогенное значение) // Дис. докт. биол. наук. Астрахань.
- Ивасик В.М., Кулаковская О.П. 1958. Паразитофауна рыб озер Нобель, Островское, Дубновское, Иванье, Крымно, Перекальская группа, Черное Большое // Труды НИИ рыбного хозяйства УАСХН. № 11. С. 175.
- Изюмова Н.А. 1960. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища (щука, синец,

- густера) // Тр. Инст. биол. водохранилищ. Москва: Изд-во АН СССР. Вып. 3(6). С. 284.
- Изюмова Н.А., Шигин А.А. 1958. Паразитофауна рыб Волги в районах Горьковского и Куйбышевского водохранилищ // Тр. биол. станции "Борок". Вып. 3. Москва: Изд-во АН СССР. С. 364.
- Изюмова Н.А., Маштаков А.В., Степанова М.А. 1982. Гельминты щуки, леща и судака в зоне сброса теплых вод Костромской ГРЭС Горьковского водохранилища // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. Вып. 46(49). Ленинград: Наука. С. 101.
- Исков М.П., Коваль В.Р. 1965. Паразитофауна рыб Каховского водохранилища через 8 лет после его наполнения // Паразиты и паразитозы человека и животных. Киев: Наук. думка. С. 192.
- Казадаев В.И. 1957. К вопросу о паразитофауне линя водоемов Башкирии // Записки Башкирск. филиала Геогр. о-ва СССР. Вып. 1. С. 163.
- Какачева-Аврамова Д. 1965. Хельминтологично проучване на риби от някои водоеми на Тракия // Изв. на Зоол. ин-т с музей при БАН. Т. 16. С. 83.
- Калмыков А.П., Литвинов К.В., Иванов В.М. 2013. Видовой состав трематод серебряного карася *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) в дельте Волги // Астраханский Вестник Экологического Образования. № 4(26). С. 113.
- Каменский И.В., Пономарева Э.В. 1964. К изучению гельминтофауны рыб Истринского водохранилища // Тр. Всесоюзного научно-исследовательского института гельминтологии им. К.И. Скрябина. Т. 11. С. 71.
- Караев Р.М., Коваль В.П. 1978. Трематоды рыб бассейна реки Кашкадарьи (бассейн Аральского моря) // Проблемы гидропаразитологии. Киев: Наук. думка. С. 74.
- Кашковский В.В. 1971. Материалы по паразитофауне рыб Верхней Камы // Тр. Уральск. отд. Сиб. НИИ рыб. хоз-ва. Свердловск: Средне-Уральское книжное изд-во. Т. 8. С. 205.
- Киселене В. 1984. Паразитологическая ситуация в охладителе Литовской ГРЭС // Функционирование популяций и сообществ водных животных в охладителе Литовской ГРЭС (Теплоэнергетика и окружающая среда). Т. 4. Вильнюс: Мокслас. С. 45.
- Красильникова Н.И. 1966. Паразиты рыб Верхнего Дона: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ленинград: Гос. НИИ озер. рыбн. хоз-ва.
- Кротас Р. 1968. Паразитофауна рыб озера Жувинтас // Заповедник "Жувинтас". Вильнюс: Изд-во "Минтис". С. 179.
- Кудрявцева Е.С. 1959. Фаунистический обзор паразитов рыб р. Сухоны и Кубенского озера. Сообщ. 1 // Учебные записки Вологодского педагогического института. Т. 24. С. 175.
- *Кулаковская О.П., Коваль В.П.* 1973. Паразитофауна рыб бассейна Дуная. Киев: Наук. думка.
- *Кулемина И.В.* 1969. Возрастные изменения паразитофауны некоторых рыб озера Селигер // Эколого-

- паразитологические исследования на озере Селигер. Ленинград: Изд-во Ленинградского гос. ун-та. С. 87.
- Курашвили Б.Е., Микаилов Т.К., Гогебашвили И.В. 1980. Паразитофауна рыб бассейна реки Куры в пределах СССР. Тбилиси: Мецниереба.
- Курочкин Ю.В. 1968. О новых паразитологических находках на Каспии и в районе дельты Волги // Тр. Астраханского заповедника. Вып. 11. С. 187.
- Лопухина А.М., Стрелков Ю.А. 1972а. Экологический анализ паразитофауны взрослых промысловых рыб озера Верхнее Врево // Паразиты и болезни рыб в озерах Северо-Запада РСФСР. Ленинград: Изв. Гос. НИИ озер. рыб. хоз-ва. Т. 80. С. 5.
- Лопухина А.М., Стрелков Ю.А. 19726. Формирование паразитофауны плотвы, уклеи и язя озера Верхнее Врево в первый год жизни // Паразиты и болезни рыб в озерах Северо-запада РСФСР. Ленинград: Изв. Гос. НИИ озер. рыб. хоз-ва. Т. 80. С. 26.
- Малевицкая М.А., Лопухина А.М. 1955. Материалы к изучению паразитов рыб Нижнего Днепра // Тр. научно-исследовательского института прудового рыбного хозяйства. № 10. С. 40.
- *Маргаритов Н.М.* 1964. Ихтиопаразитофауна на язовир "Батак" // Годишник на Софийския Университет. Т. 56. Кн. 1. 1961/1962. С. 105.
- Мехралиев А.А., Микаилов Т.К. 1982. О зараженности моллюсков трематодами в Дивичинском лимане Каспийского моря // Паразитология. Т. 16. № 4. С. 280.
- Мирошниченко А.И. 2008. Списки паразитов рыб Крыма по хозяевам (с указанием водоемов и фаунистических комплексов) // Ученые записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского. География. Геология. № 3. С. 210.
- Никитина Е.Н. 1991. Паразиты рыб оз. Глубокого // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. Биологии. Т. 96. Вып. 2. С. 90.
- Оленев А.В. 1979. Фауна церкарий пресноводного моллюска *Melanopsis premorsa* (L.) из Западной Грузии. II. Экологическая и экспериментальная паразитология. Вып. 2. Ленинград: Изд-во Ленинградского гос. ун-та. С. 30.
- Османов С.О. 1971. Паразиты рыб Узбекистана. Ташкент: Изд-во "Фан" Узбекской ССР.
- Перова С.Н., Пряничникова Е. Г., Тютин А. В. 2018. О расширении ареала обитания причерноморского моллюска Lithoglyphus naticoides (С. Pfieffer, 1828) и ассоциированных с ним видов трематод в бассейне Верхней Волги // Биол. внутр. вод. № 2. С. 91—93. https://doi.org/10.7868/S0320965218020122
- Радченко Н.М. 1999. Паразиты рыб Белого озера. Вологда: Изд-во Вологодского ин-та развития образования.
- Радчеко Н.М. 2002. Эколого-паразитологические исследования рыб Кубенского озера. Вологда: Вологодский институт развития образования.

- Размашкин Д.А., Ширшов В.Я. 1981. Паразитофауна и болезни рыб в озерных хозяйствах юга Тюменской области // Эколого-фаунистические исследования Сибири. Томск: Изд-во Томского ун-та. С. 156.
- Размашкин Д.А., Ширшов В.Я., Осипов А.С. 1984. Паразитофауна карася серебряного и карася золотого озер Тюменской области // Сб. научн. тр. Гос. НИИ озер. рыб. хоз-ва. Т. 226. С. 36.
- Рауцкис Э. 1977. Сравнительная характеристика паразитофауны основных промысловых рыб // Гидробиологические исследования озер Дуся, Гастас, Шлавантас, Обялия. Вильнюс: Изд-во "Москлас". С. 247.
- Рауцкис Э. 1988. Паразиты рыб водоемов Литвы. Вильнюс: Москлас.
- Решетников Ю.С. 2003. Coregonus nasus (Pallas, 1776) чир. Coregonus peled (Gmelin, 1789) пелядь // Атлас пресноводных рыб России. Т. 1. Москва: Наука. С. 147.
- Сендерский И.В., Курбатов И.В., Добровольский А.А. 2002. Партеногенетические поколения Sanguinicola armata (Trematoda: Sanguinicolidae) // Паразитология. Т. 36. № 6. С. 469.
- Сендерский И.В., Добровольский А.А. 2004. Морфология и хетотаксия церкарии Sanguinicola armata (Trematoda: Sanguinicolidae) // Паразитология. Т. 38. № 4. С. 310.
- Серегина Л.Я. 1978. Материалы по гельминтофауне рыб р. Днепра в зоне Каневского водохранилища // Проблемы гидропаразитологии. Киев: Наук. думка. С. 131.
- Скрипченко Э.Г., Соусь С.М., Никулина В.Н. 1971. Малоизвестные виды паразитов рыб водоемов лесостепной и степной зон Западной Сибири // Новые и малоизвестные виды фауны Сибири. Новосибирск: Изд-во "Наука". Т. 5. С. 121.
- Смирнова В.А., Ирбашева С.И. 1967. Личинки трематод из пресноводных моллюсков Западного Казахстана // Тр. Ин-та зоологии АН КазССР. Т. 27. С. 53.
- Соколов С.Г. 2000. Паразиты рыб бассейна Верхней Волги (таксономическое и экологическое разнообразие, зоогеография) // Дис. ... канд. биол. наук. Москва: Ин-т паразитологии РАН.
- Соусь С.М. 1975. Фауна паразитов озер и прудов юга Западной Сибири // Паразиты в природных комплексах Северной Кулунды. Новосибирск: Изд-во "Наука". Т. 17. С. 183.
- Спирин С.Л., Затравкин М.Н., Константинов О.К. 1986. Влияние распределения моллюсков на их зараженность партенитами трематод // Бюллетень Всесоюз. Ин-та гельминтологии им. К.И. Скрябина. Вып. 43. С. 87.
- Стадниченко А.П. 1976. Множественные инвазии пресноводных моллюсков партенитами и личин-ками трематод // Вестник зоологии. № 5. С. 47.
- Стенько Р.П. 1979. Особенности фауны личинок трематод паразитов пресноводных моллюсков Крыма // Вестник зоологии. № 3. С. 19.

- Стрелков Ю.А. 1971. Дигенетические сосальщики рыб бассейна Амура // Паразитологический сборник. Т. 25. С. 120.
- Стрижак О.И. 1972. Влияние подогретых вод ГРЭС на паразитов рыб Иваньковского водохранилища // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Ленинград: Гос. НИИ озер. рыб. хоз-ва. № 8. С. 42.
- Суханова К.М. 1958. Материалы к фауне личинок и партенит дигенетических сосальщиков реки Онеж и Вырицкого водохранилища // Уч. записки Ленингр. гос. пед. ин-та. Каф. зоологии. Т. 143. С. 167.
- *Титар В.М.* 1989. Паразиты рыб // Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. Киев: Наук. думка. С. 210.
- Токобаев М.М., Чибиченко Н.Т. 1978. К фауне личинок трематод в пресноводных моллюсках Киргизии // Известия АН Киргизской ССР. № 5. С. 58.
- Хрисанфова Г.Г., Арнацкая А.А., Акимова Л.Н. и др. 2013. Молекулярно-генетическая дифференциация церкарий Sanguinicola sp. (Trematoda, Sanguinicolidae), паразитирующих на различных видах моллюсков // Паразитология в изменяющемся мире: Матер. V Съезда Паразитол. об-ва. Новосибирск: Гарамонд. С. 209.
- Хрисанфова Г.Г., Акимова Л.Н., Жохов А.Е., Семенова С.К. 2019. Генетическое разнообразие трематод сем. Sanguinicolidae, паразитирующих на моллюсках Valvata spp. // Современные аспекты патогенеза, клиники, диагностики, лечения и профилактики паразитарных заболеваний: Тр. Х Республиканской научно-практической конференции с международным участием. Витебск: Витебский гос. мед. ун-т. С. 185.
- Хуссейн Д.Х. 1983. Трематоды и цестоды карповых рыб малых и средних озер Литвы и Белоруссии (фауна, экология): Автореф. канд. ... биол. наук. Москва.
- Черногоренко М.И. 1965. К фауне и экологии церкарий моллюсков Верхнего Днепра // Паразиты и паразитозы человека и животных. Киев: Наук. думка. С. 236.
- Черногоренко М.И. 1969. Эколого-паразитологическая характеристика моллюсков водоемов Килийской дельты Дуная // Вестник зоологии. № 1. С. 71.
- Черногоренко М.И. 1976. Особенности развития церкарий сем. Sanguinicolidae в водохранилищах Днепровского каскада // II Всес. симпоз. по болезням и паразитам водных беспозвоночных: Тез. докл. Ленинград: Изд-во "Наука". С. 72.
- Черногоренко М.И. 1983. Личинки трематод в моллюсках Днепра и его водохранилищ (фауна, биология, закономерности формирования). Киев: Наук. думка.
- Черногоренко М.И. 1989. Паразиты моллюсков // Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. Киев: Наук. думка. С. 174.
- *Чечина А.С.* 1959. Сангвиниколез и меры борьбы с ним в прудовых хозяйствах Белорусской ССР // Тр. сове-

- щаний Ихтиологической комиссии АН СССР. Вып. 9. Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР. С. 57.
- Шевченко Н.Н. 1956. Паразиты рыб реки Северского Донца в среднем течении // Тр. НИИ биологии и биол. ф-та Харьковского гос. ун-та. Т. 23. С. 269.
- Шульман С.С. 1961. Паразитофауна рыб Сямозерской группы озер // Тр. Сямозерской комплексной экспедиции. Т. 2. С. 173.
- Шульман Р.Е., Кулемина И.В. 1969. Обзор паразитов рыб озера Селигер // Эколого-паразитологические исследования на озера Селигер. Ленинград: Изд-во Ленинград. гос. ун-та. С. 13.
- *Юнчис О.Н.* 1972. Формирование паразитофауны плотвы, уклеи и язя озера Врево в первый год жизни // Изв. НИИ озер. рыб. хоз-ва. Т. 80. С. 26.
- Юсупов О. 1980. Паразиты рыб озера-водохранилища Дауткуль // Паразиты рыб и водных беспозвоночных низовьев Амударьи. Ташкент: Изд-во "ФАН" Узбекской ССР. С. 62.
- Ха-Ки. 1964. Паразиты некоторых рыб Алольской группы озер // Паразитол. сборник. Москва: Изд-во "Наука". С. 196.
- Alama-Bermejo G., Montero F.E., Raga J.A., Holzer A.S. 2011. Skoulekia meningialis n. gen., n. sp. (Digenea: Aporocotylidae Odhner, 1912) a parasite surrounding the brain of the Mediterranean common two-banded seabream Diplodus vulgaris (Geoffroy Saint-Hilaire, 1817) (Teleostei: Sparidae): description, molecular phylogeny, habitat and pathology // Parasitol. Int. V. 60. P. 34.
 - https://doi.org/10.1016/j.parint.2010.10.001
- Brant S.V., Morgan J.A., Mkoji G.M. et al. 2006. An approach to revealing blood fluke life cycles, taxonomy, and diversity: provision of key reference data including DNA sequence from single life cycle stages // J. Parasitol. V. 92. P. 77. https://doi.org/10.1645/GE-3515.1
- Bursian-Hartung G. 1965. Untersuchungen über die Cercarienfauna des Diskauer Teichgebietes bei Halle // Hercynia. V. 2. P. 63.
- Cichy A., Faltynkova A., Zbikowska E. 2011. Cercariae (Trematoda, Digenea) in European freshwater snails—a checklist of records from over one hundred years // Folia Malacologica. V. 19(3). P. 165. https://doi.org/10.2478/v10125-011-0023-6
- Cribb T.H., Bray R.A. 2011. Trematode families and genera: have we found them all? // Trends in Parasitology. V. 27(4). P. 149. https://doi.org/10.1016/j.pt.2010.12.008
- Dzika E., Kusztala M., Kozlowski J. 2008. Metazoan parasite fauna of fish species from Lake Kortowskie // Arch. Pol. Fish. V. 16. Fasc. 1. P. 75.
- *Ejsmont L.* 1926. Morphologische, systematische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Arten des Genus *Sanguinicola* Plehn // Bull. Int. L'Acad. Polan. Sci. et Let. Cl. Sci. Math. Nat., Ser. B. V. 9–10. P. 877.
- Faltynkova A., Niewiadomska K., Santos M.J., Valtonen E.T. 2007. Furcocercous cercariae (Trematoda) from freshwater snails in Central Finland // Acta Parasitologica.

- V. 52(4). P. 310. https://doi.org/10.2478/s11686-007-0050-z
- Gelnar M. 1980. Taxonomy and morphology of developmental stages of trematodes. Msc Thesis, Faculty of Sciences, University of J.E. Purkyne in Brno. (in Czech).
- *Kirk R.S., Lewis J.W.* 1992. The laboratory maintenance of *Sanguinicola inermis* Plehn, 1905 (Digenea: Sanguinicolidae) // Parasitology. V. 104. P. 121.
- Kirk R.S., Lewis J.W. 1993. The life-cycle and morphology of Sanguinicola inermis Plehn, 1905 (Digenea: Sanguinicolidae) // Syst. Parasitol. V. 25. P. 125.
- *Kirk R.S., Lewis J.W.* 1994. The distribution and host range of species of the blood fluke *Sanguinicola* in British freshwater fish // J. Helminthol. V. 68. P. 315. https://doi.org/10.1017/s0022149x00001553
- Khan D. 1961. Studies on larval trematodes infecting freshwater snails in London (U.K.) and some adjoining areas. Part III. "Lophocercous" cercariae // J. Helminthol. V. 35(1–2). P. 133.
- Kozicka J. 1959. Parasites of fishes of Druzno Lake // Acta Parasitol. Polon. № 7, fasc. 1. P. 1.
- Lühe M. 1909. Parasitische Plattwurmer. 1: Trematodes // Die Süsswasserfauna Deutschlands. H. 17. Jena: Gustav Fisher.
- *Molnar K.* 1969. Beiträge zur kenntnis der fischparasitenfauna ungarns. IV. Trematoden // Parasit. Hung. 2. P. 119.
- Moravec F. 1978. Přehled endoparazitických červů zjištených v rybách rybničniho systému Máchova jezera // Scipta Fac. Sci. Ntur. Ujep Brunensis, Biologia 2. 8: 77.
- Moravec F. 1983. Occurrence of endoparasitic helminthes in carp (*Cyprinus carpio*) from the Macha Lake fishpond system // Věst. čs. Společ. zool. V. 48. P. 261.
- Moravec F. 2001. Checklist of the Metazoan parasites of fishes of the Czech Republic and the Slovak Republic. Praha: Academia.
- Moravec F., Konečny R., Baska F. et al. 1997. Endohelminth fauna of barbell, Barbus barbus (L.), under ecological conditions of the Danube basin in Central Europe. Praha: Academia.
- Odening K. 1965. Die Altrices-Wirte einiger einheimischer Hausund Nutztiertrematoden. Bemerkungen zum tatsächlichen gegenwärtigen Stand der Kenntnisse // Angew. Parasitol. V. 6(2). P. 84.
- Orélis-Ribeiro R., Bullard S.A. 2015. Blood flukes (Digenea: Aporocotylidae) infecting body cavity of South American catfishes (Siluriformes: Pimelodidae): two new species from rivers in Bolivia, Guyana and Peru with a re-assessment of *Plehniella* Szidat, 1951 // Folia Parasitologica. V. 62. P. 050. https://doi.org/10.14411/fp.2015.050

- Orélis-Ribeiro R., Arias C.R., Halanych K.M. et al. 2014. Diversity and ancestry of flatworms infecting blood of nontetrapod craniates "Fishes" // Adv. Parasitol. V. 85. P. 1.
 - https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800182-0.00001-5
- *Peoples R.C.* 2013. A review of the helminth parasites using polychaetes as hosts // Parasitol. Res. V. 112. P. 3409. https://doi.org/10.1007/s00436-013-3519-8
- Plehn M. 1905. Sanguinicola armata und inermis (n. gen. n. sp.) n. fam. Rhynchostomida. Ein entoparasitisches Turbellar im Blute von Cypriniden // Zool. Anz. V. 29. P. 244.
- Rašín K. 1929. Janickia volgensis n. gen. n. sp., krevní motolice z ryby Pelecus cultratus (L.) // Biologicke Spisy Academiae Veterinariae. V. 8. Fasc. 16. S. 111.
- Scheuring L. 1922. Der Lebenszyklus von Sanguinicola inermis Plehn // Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie, V. 44. P. 265.
- Shimazu T. 2013. Digeneans parasitic in freshwater fishes (Osteichthyes) of Japan. I. Aporocotylidae, Bivesiculidae and Haploporidae // Bull. Natl. Mus. Nat. Sci., Ser. A. V. 39(4). P. 167.
- Simon-Martin F, Rojo-Vazquez F.A., Simon-Vicente F. 1987. Sanguinicola rutili n. sp. (Digenea: Sanguinicolidae) parasito del sistema curculatorio de Rutilus arcasi (Cyprinidae) en la provincia de Salamanca // Revista Ibérica de Parasitología. V. 47(3). P. 253.
- Sobecka E., Jurkeiwicz E., Piasecki W. 2004. Parasite fauna of ide, Leuciskus idus (L.) in Lake Dabie, Poland // Acta Ichthyologica et Piscatoria. V. 34(1). P. 33.
- Stanevičiūtė G., Petkevičiūtė R., Kiselienė V. 2008. Digenean parasites in prosobranch snail Lithoglyphus naticoides population with the morphological description of Echinochasmus sp. cercaria // Ekologija. V. 54(4). P. 251. https://doi.org/10.2478/v10055-008-0037-6
- Truong T.N, Bullard S.A. 2013. Blood flukes (Digenea: Aporocotylidae) of walking catfishes (Siluriformes: Clariidae): new genus and species from the Mekong River (Vietnam) with comments on related catfish aporocotylids // Folia Parasitologica. V. 60(3). P. 237. https://doi.org/10.14411/fp.2013.027
- Warren M.B., Bullard S.A. 2019. First elucidation of a blood fluke (*Electrovermis zappum* n. gen., n. sp.) life cycle including a chondrichthyan or bivalve // IJP: Parasites and Wildlife. V. 10. P. 170. https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2019.06.008
- Warren M.B., Roberts J.R., Arias C.R. et al. 2017. Acipensericola glacialis n. sp. (Digenea: Aporocotylidae) from heart of lake sturgeon Acipenser fulvescens Rafinesque (Acipenseriformes: Acipenseridae) in the Great Lakes Basin, Lake Winnebago System, USA // Syst. Parasitol. V. 94. P. 875. https://doi.org/10.1007/s11230-017-9751-3
- Wisniewski L.W. 1958. Characterization of the parasitofauna of a eutrophic lake // Acta Parasitol. Polon. V. 6. P. 1.
- *Żbikowska E.* 2007. Digenea species in chosen populations of freshwater snails in northern and central part of Poland // Wiad. Parazytol. V. 53. P. 301.

European Freshwater Blood Fluke *Sanguinicola* (Digenea: Aporocotylidae): Distribution, Host Range, Characteristics of Infections in Fish and Snails (Review)

A. E. Zhokhov^{1, 2, *}, M. N. Pugacheva¹, and L. G. Poddubnaya¹

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

²AquaBioSafe Laboratory, Tyumen State University, Tyumen, Russia

*e-mail: zhokhov@ibiw.ru

European freshwater blood flukes of the genus *Sanguinicola* (Aporocotylidae) are one of the most poorly studied groups of trematodes. Five species of *Sanguinicola* have been described from European freshwater fishes (*Sanguinicola armata*, *S. inermis*, *S. intermedia*, *S. volgensis*, *S. rutili*), which were also found in water bodies of Central Asia and Western Siberia (Ob-Irtysh basin). The review provides the data on life cycles, host range, distribution and characteristics of infections in fish and snails. The life cycle that makes it possible to attribute the cercaria and the adults to a particular species, is known only for *S. armata*, *S. inermis*, and *S. rutili*. Blood flukes of the genus *Sanguinicola* were found in 26 species of fish belonging to 7 families and 4 orders and in 24 species of gastropods belonging to 7 families. In most cases, the infection of fish and snails with sanguinicolids is low in natural water bodies.

Keywords: trematodes, Sanguinicola, freshwater fishes, snails

ПАРАЗИТОЛОГИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УЛК 595.132:597.6

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ПАРАЗИТА АМФИБИЙ НЕМАТОДЫ

Cosmocerca ornata (Nematoda: Cosmocercidae)

© 2021 г. Н. Ю. Кириллова^а, А. А. Кириллов^{а, *}

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

*e-mail: parasitolog@yandex.ru Поступила в редакцию 23.06.2020 г. После доработки 29.07.2020 г. Принята к публикации 21.10.2020 г.

Впервые изучен жизненный цикл паразита амфибий нематоды *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845). Проведено экспериментальное заражение сеголетков озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* инвазионными личинками *Cosmocerca ornata*. Изучены стадии развития паразитов в организме хозяина. Установлено, что заражение амфибий инвазионными личинками (III возраст) нематод происходит в приповерхностном слое воды путем проникновения паразитов через глаза на коньюктиву под нижнее веко, где личинки претерпевают третью и четвертую линьки. Затем паразиты мигрируют в ротоглоточную полость и по пищеварительному тракту к месту постоянной локализации — задней трети кишечника. Приведены описания и оригинальные рисунки личинок III и IV возрастов, личинок в стадиях линек и половозрелых особей *C. ornata*. Стадии развития нематод диагностировали по размерам тела, расположению полового зачатка, формирующимся наружным половым органам. Пол нематод можно определить на стадии третьей линьки. Половозрелые особи отличаются от личинок наличием вульвы у самок и спикул у самцов. Выявлены сроки отдельных стадий развития *C. ornata* и общая продолжительность жизни паразита в хозяине. Установлено влияние температуры окружающей среды на период развития нематод в амфибиях.

Ключевые слова: Cosmocerca ornata, цикл развития, личинки, половозрелые нематоды, сеголетки озерной лягушки, Pelophylax ridibundus, экспериментальное заражение

DOI: 10.31857/S0320965221020078

ВВЕДЕНИЕ

Нематода *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845) паразитирует у широкого круга бесхвостых и хвостатых амфибий, пресмыкающихся и распространена в Палеарктике повсеместно. Основными хозяевами служат бесхвостые земноводные (Anderson, 2000; Yildirimhan et al., 2009; Dusen et al., 2010). Цикл развития *C. ornata* до настоящего времени не был изучен. Развитие паразита, как и других представителей сем. Соsmocercidae, осуществляется прямым путем без участия промежуточных хозяев (Anderson, 2000).

Популяция *С. ornata* состоит из ларвальной гемипопуляции (личинки I—III возрастов), находящейся во внешней (водной) среде, и гемипопуляции паразитов в амфибиях, которая делится на ларвальную (личинки III и IV возраста) и адультную (половозрелые самцы и самки) группировки (Кириллов, Кириллова, 2016).

Ранее нами экспериментально изучен личиночный этап развития свободноживущих личинок *С. ornata* (Кириллова, Кириллов, 2015). Уста-

новлено, что у этого вида развитие личинок происходит по открытому типу, при котором из яйца выходит личинка I возраста (Шульц, Гвоздев, 1970). Развитие личинок *С. ornata* до инвазионной стадии (III возраст) протекает в водной среде. Заражение амфибий паразитом происходит в воде, где инвазионные личинки *С. ornata* сохраняют жизнеспособность до месяца и более, не претерпевая последующих линек (Кириллова, Кириллов, 2015).

Цель работы — изучить стадии цикла развития нематоды *C. ornata* в организме хозяина — озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Anura: Ranidae).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

С 13 июля по 14 сентября 2014 г. на базе стационара "Кольцовский" Института экологии Волжского бассейна РАН (пос. Мордово) проведено экспериментальное заражение 318 сеголетков озерных лягушек инвазионными личинками *C. ornata*. В эксперименте использовали инвази-

Таблица 1. Экстенсивность инвазии (ЭИ) и индекс обилия (ИО) *Cosmocerca ornata* в сеголетках озерной лягушки

| | | · / | | ` ' | | | | |
|---|----|--------------------------|---------------|-----------------|---------------|--------------------|---------------|--|
| Время | N | Личинки III–IV возрастов | | Половозрелы | е нематоды | Общая зараженность | | |
| эксперимента, сут | | ЭИ, % | ИО | ЭИ, % | ИО | ЭИ, % | ИО | |
| 1 | 12 | 100 | 6.8 ± 1.3 | 0 | 0 | 100 | 6.8 ± 1.3 | |
| 2 | 12 | 100 | 6.8 ± 0.8 | 0 | 0 | 100 | 6.8 ± 0.8 | |
| 3 | 12 | 100 | 6.7 ± 0.5 | 0 | 0 | 100 | 6.7 ± 0.5 | |
| 4 | 12 | 100 | 5.8 ± 0.6 | 0 | 0 | 100 | 5.8 ± 0.6 | |
| 5 | 15 | 100 | 4.3 ± 0.4 | 13.3 ± 9.1 | 0.2 ± 0.1 | 100 | 4.5 ± 0.4 | |
| 7 | 15 | 86.7 ± 9.1 | 3.3 ± 0.5 | 40.0 ± 13.1 | 1.2 ± 0.3 | 100 | 4.5 ± 0.4 | |
| 9 | 12 | 66.7 ± 14.2 | 1.8 ± 0.6 | 83.3 ± 11.2 | 2.6 ± 0.5 | 100 | 4.3 ± 0.4 | |
| 11 | 12 | 33.3 ± 14.2 | 0.4 ± 0.2 | 100 | 3.8 ± 0.3 | 100 | 4.2 ± 0.4 | |
| 14 | 15 | 0 | 0 | 100 | 3.6 ± 0.3 | 100 | 3.6 ± 0.3 | |
| 17 | 15 | 0 | 0 | 100 | 3.2 ± 0.3 | 100 | 3.2 ± 0.3 | |
| 20 | 15 | 0 | 0 | 100 | 2.8 ± 0.3 | 100 | 2.8 ± 0.3 | |
| 23 | 12 | 0 | 0 | 100 | 2.9 ± 0.3 | 100 | 2.9 ± 0.3 | |
| 26 | 12 | 0 | 0 | 100 | 3.0 ± 0.3 | 100 | 3.0 ± 0.3 | |
| 29 | 12 | 0 | 0 | 100 | 2.6 ± 0.3 | 100 | 2.6 ± 0.3 | |
| 33 | 15 | 0 | 0 | 100 | 2.3 ± 0.2 | 100 | 2.3 ± 0.2 | |
| 36 | 15 | 0 | 0 | 100 | 2.2 ± 0.2 | 100 | 2.2 ± 0.2 | |
| 38 | 12 | 0 | 0 | 83.3 ± 11.2 | 2.1 ± 0.3 | 83.3 ± 11.2 | 2.1 ± 0.3 | |
| 40 | 15 | 0 | 0 | 60.0 ± 13.1 | 1.1 ± 0.3 | 60.0 ± 13.1 | 1.1 ± 0.3 | |
| 42 | 15 | 0 | 0 | 33.3 ± 12.6 | 0.5 ± 0.2 | 33.3 ± 12.6 | 0.5 ± 0.2 | |
| 45 | 15 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| The way was 2 feet up to 57 2 5 N and the way was a second production and the way | | | | | | | | |

Примечание. Здесь и в табл. 3, 5: N – количество исследованных сеголетков амфибий.

онных личинок *C. ornata* III возраста, полученных в лабораторных условиях (Кириллова, Кириллов, 2015).

Для заражения брали стерильных (свободных от *C. ornata*) сеголетков, выращенных в лаборатории из головастиков, отловленных в протоке Студенка Мордовинской поймы Саратовского водохранилища (53°10′ с.ш., 49°26′ в.д.). Ранее нами установлено, что головастики неспособны заражаться *C. ornata* (Кириллова, Кириллов, 2015).

Сеголетков амфибий заражали личинками паразитов (по 5-7 экз. на каждого) с помощью стеклянной пастеровской пипетки перорально, перназально и перанально. Проведено шесть серий эксперимента (по две серии на каждый путь заражения) на 48 сеголетках (по восемь особей на серию). Вскрытие сеголетков проводили непосредственно после заражения спустя 1 и 2 ч. Проверена возможность естественного проникновения личинок нематод в хозяев. Для этого сеголетков лягушек помещали в отдельные емкости (по три особи) с личинками С. ornata III возраста (по 20 экз.). Экспериментальное заражение проводили в стеклянных емкостях объемом 0.1 л. Кроме того, проведены наблюдения за возможным перкутанным проникновением личинок нематод при контакте с кожей сеголетков в воде. Для этого личинок нематод наносили в капле воды на кожу амфибий и наблюдали с помощью бинокуляра MБС-10.

При экспериментальном заражении изучено влияние температуры окружающей среды на поступление инвазионных личинок в хозяев и на сроки развития отдельных возрастных групп нематод. В лаборатории стационара среднесуточная температура воздуха в период наблюдений изменялась от 15 до 29°С. Температуру фиксировали 4 раза в сутки лабораторным термометром ЛТ-2. Первые вскрытия сеголетков проводили спустя 1 ч с момента посадки в емкости с личинками нематод, последующие — в течение 45 сут (табл. 1). Выполнено 10 серий эксперимента на 270 сеголетках (одна серия — в девяти емкостях по три сеголетка).

Разновозрастных личинок и половозрелых особей *C. огнаta* изучали в живом состоянии на временных препаратах путем варьирования количества воды между предметным и покровным стеклами. Измерение паразитов проводили после их предварительного обездвиживания нагреванием в воде, при котором нематоды выпрямлялись.

Всего измерено 176 личинок и 150 половозрелых паразитов.

Прослежено развитие 455 личинок *С. ornata*: 148 личинок III возраста с момента заражения до линьки, 92 личинки III возраста на стадии линьки в IV (76 самок и 16 самцов), 92 личинки IV возраста (77 самок и 15 самцов) и 123 личинки IV возраста на стадии линьки в половозрелую особь (103 самки и 20 самцов). Развитие половозрелых нематод изучено на 404 самках *С. ornata*: 139 — I возрастной группы, 131 — II, 85 — III, 49 — IV, и на 54 самцах: 28 — I возрастной группы и 26 — II. Возрастные группы половозрелых паразитов устанавливали по степени развития их половой системы (Кириллов, Кириллова, 2016а).

Наблюдения за развитием паразитов проводили с помощью микроскопов МБС-10, МБИ-9 и цифровой камеры-окуляра DCM-300. Рисунки нематод выполнены с временных препаратов с использованием рисовального аппарата PA-7.

Для характеристики зараженности озерных лягушек нематодами использовали следующие параметры: экстенсивность инвазии, встречаемость (ЭИ, %), интенсивность инвазии (ИИ, экз.), индекс обилия гельминтов (ИО), ошибка среднего (m_x). Обработку данных проводили с использованием статистических программ. Для сравнения темпов поступления личинок нематод в хозяев и сроков развития отдельных возрастных групп нематод при разной среднесуточной температуре лаборатории использовали критерий Краскела—Уоллиса (H) и ранговый коэффициент корреляции Спирмена (r_s). Различия считали достоверными при p < 0.05.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Пути инвазии хозяев C. ornata

Результаты эксперимента по заражению сеголетков перорально, перназально и перанально показали, что личинки нематод III возраста, поступившие в хозяина одним из перечисленных путей, не приживаются в сеголетках амфибий. Личинок *C. ornata* обнаруживали в ротовой полости, желудке и прямой кишке непосредственно после введения. В течение 1—2 ч от момента заражения сеголетки оказались свободными от нематод. Наблюдения за возможным перкутанным проникновением личинок *C. ornata* в сеголетков также показали отрицательный результат — личинки нематод при контакте с кожей амфибий в капле воды не пытались проникать через кожу.

При посадке сеголетков в емкости с водой, содержащей личинок III возраста, спустя 1 ч под нижним веком и мигательной перепонкой сеголетков обнаружены живые личинки нематод. Спустя 3 ч с момента посадки личинки *C. ornata* отсутствовали в воде. При вскрытии сеголетков личинки найдены в глазах амфибий на конъюктиве под нижним веком.

Описание личинок C. ornata

Личинка III возраста (рис. 1). Губы неразличимы. Стома вытянутая, узкая, без четкой границы с глоткой. Глотка тонкая, удлиненная; заканчивается колбовидным бульбусом. Нервное кольцо окружает глотку примерно на уровне ее середины. Вокруг глотки в области нервного кольца и несколько кпереди от него хорошо заметны шестьвосемь образований — аркадные клетки. Хвост длинный, острый. Примерно на уровне середины тела просматривается компактный овальный половой зачаток. Пол личинок на данной стадии по морфологическим признакам не идентифицируется.

Личинка на стадии линьки III—IV (рис. 2). Губы слабо выражены. Стома укороченная, без четкой границы с глоткой. Число аркадных клеток сокращено до трех—четырех. Половой зачаток ≤1/8 длины тела. На этой стадии развития личинки самок морфологически отличаются от самцов — они значительно крупнее самцов, половой зачаток расположен примерно на уровне середины длины тела (рис. 2а). У самцов половой зачаток расположен постэкваториально, ближе к хвостовому концу, внутри клоаки отмечено формирование рулька, спикулы не просматриваются (рис. 2б).

Личинка IV возраста (рис. 3). Рот с тремя губами. Глотка разделена на стому и бульбус. Аркадные клетки отсутствуют. Половой зачаток удлиненный, занимает >1/8 тела. У самок в средней части полового зачатка имеется уплотнение — зачаток вульвы (рис. 3а). У самцов в клоаке просматривается слабо склеротизированный рулек. Спикулы слабо различимы. Задняя часть полового зачатка не соединена с клоакой. Впереди клоаки хорошо видны формирующиеся кутикулярные бляшки, на хвостовом конце становятся заметными сосочки (рис. 3б).

Личинка на стадии линьки IV—adult (рис. 4). Строение переднего конца и глотки соответствует таковому личинок предыдущей стадии. У самок половой зачаток разделен на переднюю, среднюю и заднюю части. Удлинение полового зачатка происходит за счет передней и задней частей (рис. 4а). У самцов хорошо видны пять пар кутикулярных бляшек впереди клоаки и половые сосочки на хвостовом конце. В клоаке хорошо просматриваются склеротизированный рулек. Спикулы плохо видны. Имеется изгиб полового зачатка по направлению к заднему концу тела. Задняя часть полового зачатка соединена с клоакой (рис. 4б). Морфометрические характеристики личинок С. ornata приведены в табл. 2.

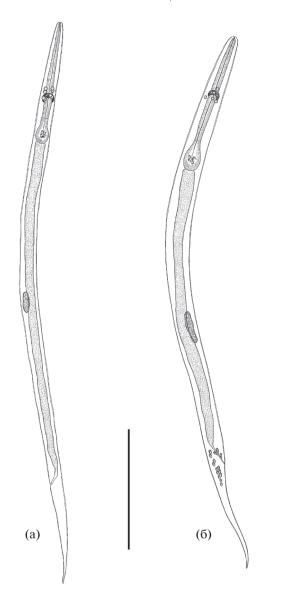


Рис. 1. Личинки *Cosmocerca ornata* III возраста: a-1-2 ч с момента заражения, 6-1 сут с момента заражения. Масштаб: 0.2 мм.

Развитие личинок *C. ornata* в организме хозяина

При исследовании сеголетков в первые сутки с момента посадки в емкости с инвазионными личинками зарегистрировано их 100%-ное заражение живыми личинками *С. ornata* (табл. 1). Морфологически эти личинки не отличались от свободноживущих личинок III возраста¹. К концу первых суток увеличивается ширина личинок,

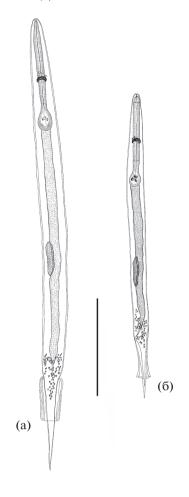


Рис. 2. Личинки *Cosmocerca ornata* на стадии линьки III—IV, 26 ч с момента заражения: a- самка, 6- самец. Масштаб: 0.2 мм.

стома укорачивается, глотка удлиняется. Губы личинок слабо различимы. Половой зачаток увеличивается в три раза (рис. 1б). Число и размеры аркадных клеток вокруг глотки (в области нервного кольца) уменьшаются по сравнению с только что поступившими в амфибий (рис. 1а, 1б). Следует отметить, что одни личинки заметно короче других и у них сравнительно короткий хвостовой конец (будущие самцы); другие — значительно длиннее и у них более вытянут хвостовой конец (будущие самки).

Начиная со вторых суток от начала заражения (через 26 ч), в глазах лягушек зафиксирована третья линька личинок (рис. 2а, 2б). К концу вторых суток единично появляются личинки IV возраста (самцы и самки) (табл. 3, рис. 3а, 3б).

На третьи сутки заражения встречаемость личинок на стадии третьей линьки достигает в сеголетках 100%, личинки III возраста присутствуют единично в глазах амфибий (табл. 3). Спустя 60 ч

¹ Описание свободноживущих личинок приведено в работе Кирилловой, Кириллова (2015). Первые две линьки личинок *С. ornata* проходят в водной среде (Кириллова, Кириллов, 2015).

Таблица 2. Морфометрическая характеристика (размеры, мм) личинок Сояпосетса отпата III—IV возрастов

| Пологоли | III возраст | Линька | Линька III в IV | IV возраст | ураст | Линька I | Линька IV в adult |
|----------------------------|--|---|---|---|---|---|---|
| HONdSalCib | (25 экз.) | самки (35) | самцы (16) | самки (25) | самцы (15) | самки (40) | самцы (20) |
| Длина тела | $0.60-1.01* \\ \hline 0.811 \pm 0.021**$ | $0.94 + 1.03 \\ \hline 0.977 \pm 0.004$ | $0.61-0.78 \\ \hline 0.692 \pm 0.011$ | $\frac{0.97 - 1.05}{1.012 \pm 0.005}$ | $0.69-0.82 \\ \hline 0.750 \pm 0.008$ | $0.99-1.88 \\ \hline 1.090 \pm 0.022$ | $0.75-0.83 \\ \hline 0.796 \pm 0.005$ |
| Ширина тела | $0.026 - 0.033 \over 0.0294 \pm 0.0003$ | $0.038-0.046$ 0.0410 ± 0.0004 | $0.028-0.036$ 0.0313 ± 0.0004 | $0.041-0.049$ 0.0430 ± 0.0004 | $\frac{0.028 - 0.037}{0.0315 \pm 0.0005}$ | $0.043 - 0.062 \\ \hline 0.0512 \pm 0.0010$ | $0.035-0.043 \\ \hline 0.0394 \pm 0.0005$ |
| Длина стомы | $0.010-0.110 \\ \hline 0.0132 \pm 0.0020$ | $0.012 - 0.015 \over 0.0132 \pm 0.0002$ | $0.011-0.013 \\ 0.0115 \pm 0.0001$ | $\frac{0.013 - 0.015}{0.0138 \pm 0.0002}$ | $\frac{0.011-0.013}{0.0122 \pm 0.0002}$ | $0.014-0.018 \\ \hline 0.0159 \pm 0.0002$ | $0.012 - 0.014$ 0.0131 ± 0.0002 |
| Длина глотки | $0.162 - 0.236 \\ \hline 0.203 \pm 0.003$ | $0.213 - 0.258 \over 0.2314 \pm 0.0021$ | $0.168 - 0.209$ 0.1869 ± 0.0023 | $\frac{0.238 - 0.273}{0.2580 \pm 0.0022}$ | $\frac{0.175 - 0.226}{0.2016 \pm 0.0031}$ | $0.248 - 0.294$ 0.2738 ± 0.0024 | $0.200-0.244$ 0.2194 ± 0.0027 |
| Ширина глотки | $0.010 - 0.014 \over 0.0117 \pm 0.0002$ | $0.013 - 0.016$ 0.0141 ± 0.0002 | $0.011-0.013 \\ \hline 0.0116 \pm 0.0001$ | $0.013 - 0.013 \over 0.0150 \pm 0.0003$ | $0.011-0.013 \\ \hline 0.0121 \pm 0.0001$ | $0.014 - 0.018 \\ \hline 0.0160 \pm 0.0002$ | $0.012 - 0.014$ 0.0129 ± 0.0001 |
| Длина бульбуса | $0.038-0.056 \\ \hline 0.0444 \pm 0.0008$ | $0.041 - 0.074 \over 0.0600 \pm 0.0013$ | $0.041-0.055 \\ \hline 0.0480 \pm 0.0009$ | $0.065 - 0.083 \over 0.0747 \pm 0.0011$ | $0.048 - 0.066 \over 0.0543 \pm 0.0011$ | $0.074 - 0.094 \over 0.0844 \pm 0.0010$ | $\frac{0.058 - 0.083}{0.0692 \pm 0.0017}$ |
| Ширина бульбуса | $\frac{0.019 - 0.028}{0.0267 \pm 0.0038}$ | $0.027-0.033 \over 0.0289 \pm 0.0003$ | $0.021 - 0.029$ 0.0240 ± 0.0006 | $0.027 - 0.036$ 0.0310 ± 0.0006 | $0.025 - 0.032 \over 0.0288 \pm 0.0004$ | $0.030 - 0.038 \\ \hline 0.0338 \pm 0.0004$ | $0.028-0.034$ 0.0303 ± 0.0003 |
| Длина полового зачатка | $0.026 - 0.079$ 0.0478 ± 0.0021 | $0.067 - 0.116$ 0.0902 ± 0.0028 | $\frac{0.051 - 0.094}{0.0724 \pm 0.0028}$ | $0.185 - 0.252 \\ \hline 0.2228 \pm 0.0043$ | $\frac{0.113 - 0.150}{0.1322 \pm 0.0020}$ | $0.262-0.319$ 0.2939 ± 0.0023 | $\frac{0.208 - 0.251}{0.2326 \pm 0.0023}$ |
| Ширина полового зачатка | $\frac{0.010\text{-}0.014}{0.0115\pm0.0002}$ | $0.013 - 0.016 \over 0.0143 \pm 0.0002$ | $0.012 - 0.014$ 0.0127 ± 0.0002 | $0.017-0.021 \\ \hline 0.0186 \pm 0.0002$ | $\frac{0.014-0.017}{0.0156\pm0.0002}$ | $0.018 - 0.022 \\ \hline 0.0200 \pm 0.0002$ | $0.018 - 0.020 \\ \hline 0.0191 \pm 0.0002$ |
| Длина рулька | I | I | $\frac{0.020 - 0.030}{0.026 \pm 0.001}$ | I | $\frac{0.043-0.052}{0.048\pm0.001}$ | ı | $\frac{0.062 - 0.069}{0.064 \pm 0.001}$ |
| Длина спикул | I | I | I | I | $\frac{0.031-0.039}{0.035\pm0.001}$ | I | $\frac{0.044 - 0.052}{0.049 \pm 0.001}$ |
| Длина хвоста | $0.110-0.196$ 0.1504 ± 0.0043 | $0.17 - 0.209$ 0.1928 ± 0.0016 | $0.115 - 0.134$ 0.1270 ± 0.0010 | $0.190-0.222 \\ \hline 0.2057 \pm 0.0021$ | $0.120-0.141 \\ \hline 0.1327 \pm 0.0011$ | $0.200 - 0.231 \over 0.2160 \pm 0.0016$ | $0.122 - 0.143$ 0.134 ± 0.0014 |

Примечание. Здесь и в табл. 4: над чертой — min—max, под чертой — среднее и его ошибка, в скобках — число исследованных личинок нематод.

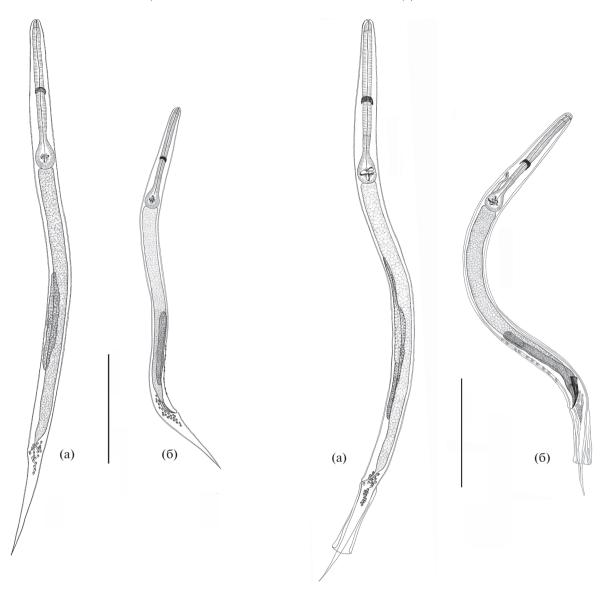


Рис. 3. Личинка *Cosmocerca ornata* IV возраста, в конце 2-х сут: a-самка, б-самец. Масштаб: 0.2 мм.

с момента заражения начинают встречаться личинки на стадии четвертой линьки (табл. 3). Эти личинки отличаются от личинок предыдущего возраста по форме и размерам полового зачатка (рис. 4а, 4б).

На 4—5-е сутки личинки стадии четвертой линьки обнаружены не только в глазах, но и в ротоглоточной полости и пищеводе лягушек. С этого времени постепенно снижается общий индекс обилия нематод в амфибиях, а в воде, в которой содержались сеголетки, единично отмечаются личинки этой стадии развития (табл. 1, 3). В глазах сеголетков еще присутствуют личинки *C. ornata* на стадии третьей линьки (табл. 3).

Начиная с 7-х суток, личинки III возраста (линяющие и не линяющие) в глазах сеголетков не об-

Рис. 4. Личинки *Cosmocerca ornata* на стадии линьки IV—adult, 60 ч с момента заражения: a — самка, 6 — самец. Масштаб: 0.2 мм.

наружены. В это время в амфибиях встречаемость личинок на стадии четвертой линьки достигает 100% (табл. 3). На 9-е сутки большая часть личинок этой стадии отмечена в ротоглоточной полости и пищеводе амфибий, единично — в глазах лягушек (табл. 3).

На 11-е сутки с момента заражения в глазах сеголетков личинки C. ornata не отмечаются, а в начале пищеварительного тракта лягушек регистрируются единично. На 14-е сут с момента заражения личинки C. ornata в сеголетках не регистрируются (табл. 1).

Таблица 3. Экспериментальные данные распределения личинок *Cosmocerca ornata* III—IV возраста в сеголетках озерных лягушек

| Время от начала | , , , , , , , , , , , , , , , , , , , | ачала У. Т. | Линька | Линька III в IV | IV возраст | зраст | Линька IV в adult | V B adult |
|---------------------|---------------------------------------|--|--|---|---|---|--|---|
| заражения, сут | ≿ | III BO3pacT | самки | самцы | самки | самцы | самки | Самцы |
| П | 12 | $\frac{100.0(12)}{6.8 \pm 1.5(1-17)}$ | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2 | 12 | $\frac{75.0 \pm 13.1(9)}{4.6 \pm 1.0(2-10)}$ | $\frac{83.3 \pm 11.3(10)}{1.6 \pm 0.3(1-3)}$ | $\frac{33.3 \pm 14.2(4)}{0.3 \pm 0.1(1)}$ | $\frac{16.7 \pm 11.3(2)}{0.2 \pm 0.1(2)}$ | $\frac{8.3 \pm 8.3(1)}{0.1 \pm 0.1(1)}$ | 0 | 0 |
| ю | 12 | $\frac{33.3 \pm 14.2(4)}{0.7 \pm 0.3(1-3)}$ | $\frac{100.0\ (12)}{3.4\pm0.4(2-6)}$ | $\frac{58.3 \pm 14.9(7)}{0.6 \pm 0.2(1)}$ | $\frac{58.3 \pm 14.9(7)}{1.4 \pm 0.4(2-3)}$ | $\frac{16.7 \pm 11.3(2)}{0.2 \pm 0.1(1)}$ | $\frac{25.0 \pm 13.1(3)}{0.3 \pm 0.2(1-2)}$ | $\frac{8.3 \pm 8.3(1)}{0.1 \pm 0.1(1)}$ |
| 4 | 12 | $\frac{16.7 \pm 11.3(2)}{0.3 \pm 0.2(1-2)}$ | $\frac{33.3 \pm 14.2(4)}{1.1 \pm 0.5(2-6)}$ | $\frac{33.3 \pm 14.2(4)}{0.3 \pm 0.1(1)}$ | $\frac{91.7 \pm 8.3(11)}{2.6 \pm 0.4(1-4)}$ | $\frac{50.0 \pm 15.1(6)}{0.5 \pm 0.2(1)}$ | $\frac{41.7 \pm 14.9(5)}{0.8 \pm 0.3(1-3)}$ | $\frac{16.7 \pm 11.3(2)}{0.2 \pm 0.1(1)}$ |
| S | 15 | 0 | $\frac{13.3 \pm 9.1(2)}{0.2 \pm 0.1(1-2)}$ | $\frac{6.7 \pm 6.7(1)}{0.1 \pm 0.1(1)}$ | $\frac{60.0 \pm 13.1(9)}{1.4 \pm 0.3(1-3)}$ | $\frac{33.3 \pm 12.6(5)}{0.3 \pm 0.1(1)}$ | $\frac{80.0 \pm 10.7(12)}{1.9 \pm 0.4(1-4)}$ | $\frac{33.3 \pm 12.6(5)}{0.3 \pm 0.1(1)}$ |
| 7 | 15 | 0 | 0 | 0 | $33.3 \pm 12.6(5)$ $0.4 \pm 0.2(1-2)$ | $\frac{6.7 \pm 6.7(1)}{0.1 \pm 0.1(1)}$ | $\frac{100 (15)}{2.3 \pm 0.4 (1-5)}$ | $\frac{46.7 \pm 13.3(7)}{0.5 \pm 0.1(1)}$ |
| 6 | 12 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | $\frac{66.7 \pm 14.2(8)}{1.5 \pm 0.4(1-5)}$ | $\frac{25.0 \pm 13.1(3)}{0.3 \pm 0.1(1)}$ |
| = | 12 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | $\frac{25.0 \pm 13.1(3)}{0.3 \pm 0.2(1-2)}$ | $\frac{8.3 \pm 8.3(1)}{0.1 \pm 0.1(1)}$ |
| Примечание. Здесь и | и в табл. 5: над че | Примечание. Здесь и в табл. 5: над чертой — количество зараженных паразитами сеголетков, %: в скобках — число сеголетков (экз.), в которых встречены нематоды; под | зараженных парази | к паразитами сеголетков, 9 | %: в скобках — числ | о сеголетков (экз.) | , в которых встрече | ны нематоды; под |

Примечание. Здесь и в табл. 5: над чертой — количество зараженных паразитами сеголя чертой — индекс обилия гельминтов, в скобках — интенсивность инвазии сеголетков.

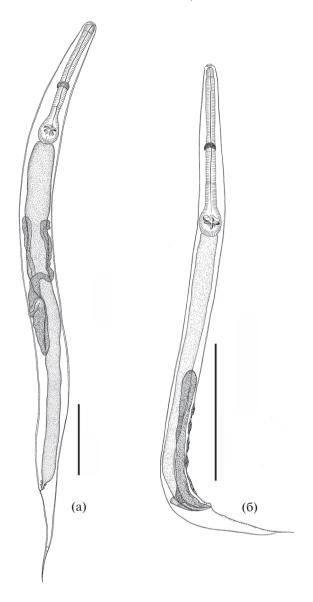


Рис. 5. Половозрелые *Cosmocerca ornata*, 5-е сут с момента заражения: a-самка, 6-самец. Масштаб: 0.2 мм.

Описание половозрелых особей *C. ornata*²

Общая морфология (табл. 4). Вдоль всего тела кутикула с несколькими продольными рядами сосочков. Латеральные крылья начинаются несколько позади переднего конца, простираются вдоль всего тела и заканчиваются позади клоаки, не достигая кончика хвоста. Ротовое отверстие треугольное, рот с тремя губами. Глотка состоит из стомы и бульбуса. Позади бульбуса начинается кишечник. Экскреторное отверстие открывается на уровне или несколько впереди бульбуса. Нерв-

ное кольцо располагается примерно в средней части глотки.

Самец. Хвост всегда загнут вентрально, с игловидным отростком на конце. На вентральной и латеральной сторонах хвоста имеются сосочки. Впереди отверстия клоаки расположены в два продольных параллельных ряда 10 (по пять в каждом ряду) кутикулярных образований – бляшек, несколько смещенных по отношению друг к другу. От центра каждой бляшки кзади направлены шесть-восемь коротких выростов. Половая система самца представлена семенником, семяпроводом, семенным пузырьком, семяизвергательным каналом, рульком и спикулами. Рулек треугольной формы сильно склеротизирован; с расширенной проксимальной частью и конической дистальной. Спикулы рудиментарные, плохо просматриваются (рис. 5б).

Самка. Размеры тела больше, чем у самцов. Половая система продельфная: включает парные яичник, яйцевод, семяприемник, матку и вагину с вульвой. Яичники располагаются в передней части тела, образуют несколько петель и извивов и не доходят до основания пищевода. Яйцеводы с округлыми семяприемниками, один из которых лежит в средней части тела, выше уровня вульвы; другой — в задней части. Передняя матка располагается на уровне вульвы и несколько выше нее; задняя матка простирается в заднюю часть тела позади уровня вульвы. В дистальной части обе матки сужаются и сливаются позади отверстия вульвы в короткий общий канал, который переходит в мышечную вагину. Вульва открывается примерно на уровне середины тела. Хвост шиловидно заостренный. На дистальной части хвоста имеются две пары рудиментарных шипиков (рис. 5а, рис. 6).

Развитие половозрелых особей C. ornata

К концу 5-х сут с момента заражения в последней трети кишечника (место постоянной локализации *С. ornata*) единично регистрировали половозрелых нематод I возрастной группы (самки и самцы) (табл. 5, рис. 5). Морфологически они отличаются от личинок последнего возраста наличием сформированных наружных половых органов (у самцов — спикул, у самок — вульвы) и развитой половой системой. Следует отметить, что самцы *С. ornata*, если они встречались в сеголетках, то только по одному в хозяине. Как и на III— IV личиночных стадиях — одновременно два и более самца нематод в одном сеголетке не были отмечены.

На 7—9-е сутки встречаемость половозрелых самок и самцов I возрастной группы в кишечнике лягушек возрастала (табл. 5, рис. 6а, 7а). На 11-е сут с момента заражения в кишечнике амфибий были отмечены половозрелые самки нематод

² Описание отдельных возрастных групп половозрелых нематод приведено в работе Кириллова, Кирилловой (2016b).

Таблица 4. Морфометрическая характеристика половозрелых самок и самцов *C. ornata*

| Поморожения ми | 1 | | т самки | ,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,, | | т самца |
|-----------------|-------------------|-------------------|------------------------------|---|------------------------------|------------------------------|
| Показатель, мм | I | II | Ш | IV | I | П |
| Плимо толо | 1.405–3.064 | 3.000-4.571 | 3.800-4.990 | 4.000–5.414 | 0.814-1.443 | 1.170-2.210 |
| Длина тела | 2.157 ± 0.108 | 3.901 ± 0.085 | $\overline{4.385 \pm 0.080}$ | 4.644 ± 0.102 | $\overline{1.077 \pm 0.051}$ | $\overline{1.729 \pm 0.071}$ |
| Ширина тела | 0.083-0.180 | 0.176-0.269 | 0.213-0.276 | 0.206-0.279 | 0.040-0.099 | 0.100-0.186 |
| ширина тела | 0.127 ± 0.006 | 0.229 ± 0.005 | $\overline{0.247 \pm 0.005}$ | 0.239 ± 0.005 | 0.072 ± 0.005 | 0.141 ± 0.005 |
| Длина стомы | 0.021-0.046 | 0.017-0.027 | 0.021-0.028 | 0.023-0.032 | 0.012-0.014 | 0.012-0.014 |
| длина стомы | 0.032 ± 0.002 | 0.022 ± 0.001 | 0.031 ± 0.001 | 0.027 ± 0.001 | 0.0130 ± 0.0002 | 0.0130 ± 0.0002 |
| Длина глотки | 0.204-0.444 | 0.333-0.508 | 0.384-0.504 | 0.377-0.510 | 0.221-0.256 | 0.244-0.331 |
| дзина плотки | 0.313 ± 0.016 | 0.429 ± 0.009 | 0.443 ± 0.008 | 0.438 ± 0.010 | 0.240 ± 0.003 | 0.289 ± 0.006 |
| Ширина глотки | 0.022-0.049 | 0.031-0.047 | 0.039-0.051 | 0.041-0.056 | 0.013-0.016 | 0.016-0.021 |
| ширина плотки | 0.034 ± 0.002 | 0.040 ± 0.001 | 0.046 ± 0.001 | 0.049 ± 0.001 | 0.0150 ± 0.0003 | 0.0180 ± 0.0004 |
| Длина бульбуса | 0.070-0.153 | 0.104-0.148 | 0.135-0.177 | 0.132-0.179 | 0.077-0.100 | 0.089-0.115 |
| Amma oysiboyea | 0.108 ± 0.005 | 0.134 ± 0.003 | 0.155 ± 0.003 | 0.154 ± 0.003 | 0.087 ± 0.002 | 0.092 ± 0.006 |
| Ширина | 0.047-0.102 | 0.074-0.112 | 0.079-0.104 | 0.092-0.124 | 0.031-0.048 | 0.050-0.063 |
| бульбуса | 0.072 ± 0.004 | 0.096 ± 0.002 | 0.108 ± 0.002 | 0.104 ± 0.002 | 0.039 ± 0.001 | 0.057 ± 0.001 |
| Длина вагины | 0.040-0.054 | 0.083-0.127 | 0.144-0.189 | 0.178-0.241 | _ | _ |
| Діппа вагнів | 0.044 ± 0.001 | 0.108 ± 0.002 | 0.166 ± 0.003 | 0.206 ± 0.005 | | |
| Длина матки | 0.142-0.388 | 0.600-0.914 | 1.218–1.599 | 1.316–1.781 | _ | _ |
| Amma markir | 0.267 ± 0.015 | 0.775 ± 0.018 | 1.406 ± 0.026 | 1.528 ± 0.033 | | |
| Длина яичников | 0.400-1.091 | 1.818-2.770 | 2.715–3.564 | 2.740-3.708 | _ | _ |
| A | 0.752 ± 0.042 | 2.364 ± 0.051 | 3.132 ± 0.057 | 3.182 ± 0.070 | | |
| Длина яйцеводов | 0.088-0.266 | 0.652-0.994 | 0.826-1.085 | 0.952–1.289 | _ | _ |
| 7 | 0.182 ± 0.010 | 0.848 ± 0.019 | 0.954 ± 0.018 | 1.106 ± 0.024 | | |
| Длина | 0.038-0.089 | 0.204-0.311 | 0.258-0.339 | 0.238-0.322 | _ | _ |
| семяприемников | 0.062 ± 0.003 | 0.264 ± 0.006 | 0.298 ± 0.006 | 0.279 ± 0.006 | | |
| Ширина | 0.017-0.040 | 0.091-0.138 | 0.110-0.144 | 0.080-0.107 | _ | _ |
| семяприемников | 0.027 ± 0.001 | 0.117 ± 0.003 | 0.127 ± 0.002 | 0.093 ± 0.002 | | |
| Расстояние от | 0.468-1.021 | 0.923-1.406 | 1.545-2.028 | 1.695–2.294 | _ | _ |
| вульвы до ануса | 0.719 ± 0.036 | 1.201 ± 0.026 | 1.786 ± 0.033 | 1.968 ± 0.043 | | |
| Длина яиц | _ | _ | 0.098-0.130 | _ | _ | _ |
| <u></u> | | | 0.114 ± 0.002 | | | |
| Ширина яиц | _ | _ | 0.063-0.084 | _ | _ | _ |
| | | | 0.074 ± 0.001 | | | |
| Длина рулька | _ | _ | _ | _ | 0.063-0.079 | 0.075-0.086 |
| | | | | | 0.069 ± 0.001 | 0.081 ± 0.001 |
| Длина спикул | _ | _ | _ | _ | 0.051-0.062 | 0.055-0.069 |
| · · | | | | | 0.057 ± 0.001 | 0.061 ± 0.001 |
| Длина хвоста | 0.227-0.494 | 0.352-0.537 | 0.302-0.396 | 0.339-0.459 | 0.129-0.148 | 0.151-0.202 |
| | 0.350 ± 0.018 | 0.454 ± 0.011 | 0.337 ± 0.014 | 0.394 ± 0.009 | 0.138 ± 0.002 | 0.182 ± 0.003 |

Примечание. Число исследованных особей нематод каждой возрастной группы — 25 экз.

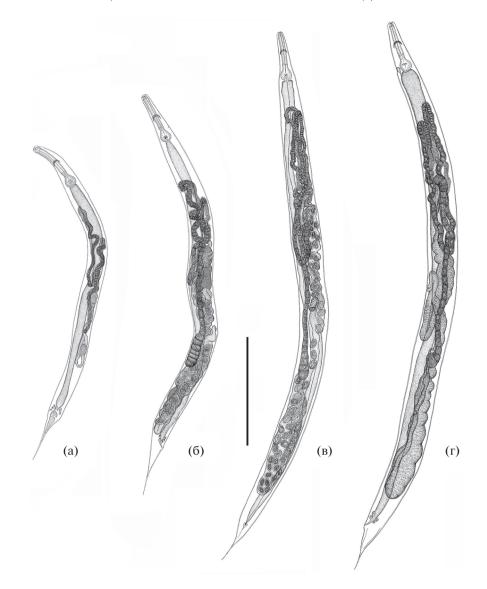


Рис. 6. Самки *Cosmocerca ornata* разного возраста (по: Кириллов, Кириллова, 2016): a-I возрастная группа, b-II возрастная группа, b-II возрастная группа, b-II возрастная группа. Масштаб: 1.0 мм.

только I возрастной группы. Их встречаемость достигла 100%, среди самцов *C. ornata* появились особи II возрастной группы (табл. 5, рис. 76).

На 14-е сут встречаемость самок I возрастной группы в лягушках оставалась максимальной. С этого времени появились самки нематод, в матке которых формировались яйца (II возрастная группа); количество самцов II возрастной группы увеличилось (табл. 5, рис. 6б, рис. 7б).

С 17-х по 20-е сут эксперимента все обнаруженные в сеголетках самцы *С. ornata* относились к II возрастной группе; самки нематод представлены I и II возрастными группами.

С 17-х сут общая численность самцов в амфибиях снижалась, было отмечено их появление в воде (табл. 5).

На 23-и сут в кишечнике лягушек впервые была обнаружена самка *С. ornata* III возрастной группы, в яйцах матки отмечено формирование личинок (рис. 6в). Встречаемость самок II группы достигала 100%, самки I возрастной группы и самцы отсутствовали (табл. 5).

С этого времени и до 33-х сут в сеголетках возрастала встречаемость самок III возрастной группы с одновременным понижением доли самок II группы. На 33-и сут в кишечнике амфибий впервые зафиксированы самки с пустой растянутой маткой (IV возрастная группа) (табл. 5, рис. 6г), в воде, содержавшей сеголетков, отмечены личинки *C. ornata*.

На 36-е сут в сеголетках отсутствовали самки II возрастной группы; встречаемость самок III

Таблица 5. Распределение самок и самцов *Cosmocerca ornata* отдельных возрастных групп в сеголетках озерных лягушек

| лягушек | | | | | | | |
|----------------|------------|--|--|--|--|---|---|
| Время | N | | Возрас | т самки | | Возрас | ст самца |
| заражения, сут | 1 V | I | II | III | IV | I | II |
| 5 | 15 | $\frac{13.3 \pm 9.1(2)}{0.1 \pm 0.1(1)}$ | 0 | 0 | 0 | $\frac{6.7 \pm 6.7(1)}{0.1 \pm 0.1(1)}$ | 0 |
| 7 | 15 | $\frac{53.3 \pm 13.3(8)}{0.9 \pm 0.2(1-2)}$ | 0 | 0 | 0 | $\frac{33.3 \pm 12.6(5)}{0.3 \pm 0.1(1)}$ | 0 |
| 9 | 12 | $\frac{83.3 \pm 11.3(10)}{1.8 \pm 0.4(1-5)}$ | 0 | 0 | 0 | $\frac{75.0 \pm 13.1(9)}{0.8 \pm 0.2(1)}$ | 0 |
| 11 | 12 | $\frac{100.0(12)}{2.8 \pm 0.3(1-4)}$ | 0 | 0 | 0 | $\frac{66.7 \pm 14.2(8)}{0.7 \pm 0.2(1)}$ | $\frac{25.0 \pm 13.1(3)}{0.3 \pm 0.1(1)}$ |
| 14 | 15 | $\frac{100.0(15)}{2.5 \pm 0.3(1-5)}$ | $\frac{20.0 \pm 10.7(3)}{0.3 \pm 0.2(1-2)}$ | 0 | 0 | $\frac{33.3 \pm 12.6(5)}{0.3 \pm 0.1(1)}$ | $\frac{53.3 \pm 13.3 \ (8)}{0.5 \pm 0.2 \ (1)}$ |
| 17 | 15 | $\frac{66.7 \pm 12.6 (10)}{1.5 \pm 0.3 (1-4)}$ | $\frac{4.6.7 \pm 13.3(7)}{1.1 \pm 0.4(1-4)}$ | 0 | 0 | 0 | $\frac{66.7 \pm 12.6 (10)}{0.7 \pm 0.2 (1)}$ |
| 20 | 15 | $\frac{33.3 \pm 12.6(5)}{0.6 \pm 0.3(1-3)}$ | $\frac{73.3 \pm 11.8(11)}{1.9 \pm 0.5(1-6)}$ | 0 | 0 | 0 | $\frac{33.3 \pm 12.6(5)}{0.3 \pm 0.1(1)}$ |
| 23 | 12 | 0 | $\frac{100.0(12)}{2.8 \pm 0.4(1-5)}$ | $\frac{8.3 \pm 8.3(1)}{0.1 \pm 0.1(1)}$ | 0 | 0 | 0 |
| 26 | 12 | 0 | $\frac{91.7 \pm 8.3(11)}{2.6 \pm 0.4(1-5)}$ | $\frac{25.0 \pm 13.1(3)}{0.4 \pm 0.2(1-2)}$ | 0 | 0 | 0 |
| 29 | 12 | 0 | $\frac{58.3 \pm 14.9(7)}{1.2 \pm 0.4(1-3)}$ | $\frac{83.3 \pm 11.3(10)}{1.4 \pm 0.3(1-3)}$ | 0 | 0 | 0 |
| 33 | 15 | 0 | $\frac{26.7 \pm 11.8(3)}{0.3 \pm 0.2(1-2)}$ | $\frac{100.0(15)}{1.9 \pm 0.2(1-3)}$ | $\frac{13.3 \pm 9.1(2)}{0.1 \pm 0.1(1)}$ | 0 | 0 |
| 36 | 15 | 0 | 0 | $\frac{100.0(15)}{1.5 \pm 0.1(1-2)}$ | $\frac{40.0 \pm 13.1(6)}{0.7 \pm 0.2(1-2)}$ | 0 | 0 |
| 38 | 12 | 0 | 0 | $\frac{50.0 \pm 15.1(6)}{0.7 \pm 0.2(1-2)}$ | $\frac{83.3 \pm 11.3(10)}{1.4 \pm 0.3(1-4)}$ | 0 | 0 |
| 40 | 15 | 0 | 0 | $\frac{20.0 \pm 10.7(3)}{0.2 \pm 0.1(1)}$ | $\frac{60.9 \pm 13.1(7)}{0.9 \pm 0.2(1-2)}$ | 0 | 0 |
| 42 | 15 | 0 | 0 | 0 | $\frac{33.3 \pm 12.6(5)}{0.5 \pm 0.2(1-2)}$ | 0 | 0 |
| 45 | 15 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

группы по-прежнему была 100%, доля самок IV возрастной группы увеличивалась (табл. 5).

На 38-е сут встречаемость в амфибиях самок *C. ornata* IV возрастной группы достигала максимума, доля самок III группы снизилась (табл. 5), появились сеголетки, свободные от паразитов.

На 40-е сут самки III возрастной группы в кишечнике лягушек встречались единично, а с 42-х сут уже не обнаруживались (табл. 5). В этот период встречаемость самок IV возрастной группы снизилась, число сеголетков, освободившихся от гельминтов, возросло.

На 45-е сут эксперимента нематоды *C. ornata* в лягушках отсутствовали (табл. 1, 5).

Влияние температуры окружающей среды на развитие нематод в амфибиях

При среднесуточной температуре воздуха лаборатории 27-29°C третья линька личинок нематод была на 2-е-3-и сут, четвертая линька — на 3-и—5-е сут (рис. 8a, 8б); период развития *C. orna*ta в хозяине до половозрелого состояния и начала отрождения личинок самками нематод достигал 33-36 сут (рис. 8в-8е). При 24-26°С третью линьку личинок наблюдали на 3- и-5-е сут, четвертую — на 5—9-е (рис. 8а, 8б); период развития нематод в хозяине занимал 38-40 сут (рис. 8в-8е). При среднесуточной температуре 23°C на 4—5-е сут в глазах сеголетков еще встречались личинки III возраста, а третья линька отмечена только на 6-7-е сут. При этой температуре личинки четвертого возраста встречались в глазах лягушек на 9–10-е сут, четвертая линька наблюдалась на 12-13-е сут. Развитие нематод в сеголетках при 23°C продолжалось ~2 мес. Подобная тенденция была отмечена и для взрослых нематод в кишечнике сеголетков (рис. 8в-8е). Дальнейшее понижение температуры приводило к замедлению процессов развития личинок в глазах сеголетков и половозрелых паразитов в кишечнике лягушек.

При температуре ≤15°C развитие личинок в глазах и взрослых нематод в кишечнике амфибий не происходило, как и проникновение инвазионных личинок в глаза амфибий из воды. Заражение сеголетков инвазионными личинками нематод начиналось при среднесуточной температуре лаборатории 16–18°C зарегистрированы единичные личинки в глазах амфибий (рис. 9). С повышением температуры поступление личинок в глаза лягушек увеличивалось. Для выявления роли температуры на процесс заражения амфибий инвазионными личинками *C. ornata* проведен статистический анализ инвазии лягушек личинками нематод при среднесуточной температуре от 15 до 29°C по критерию Краскела-Уоллиса, который показал рост поступления личинок в глаза сеголетков при повышении температуры (H = 268.1, p < 0.001).

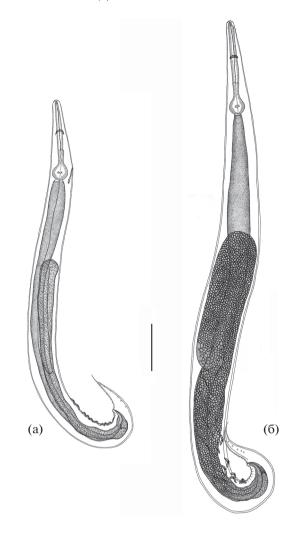


Рис. 7. Самцы *Cosmocerca ornata* разного возраста (по: Кириллов, Кириллова, 2016а): a-I возрастная группа, 6-II возрастная группа. Масштаб: 0.2 мм.

Сравнение развития нематод и их личинок в сеголетках при разных среднесуточных температурах в лаборатории по критерию Краскела-Уоллиса также выявило зависимость сроков развития паразитов отдельных возрастных групп от температуры. Период развития личинок и половозрелых нематод в организме хозяина отрицательно коррелировал со среднесуточной температурой опыта лаборатории (рис. 8). Так, с повышением температуры воздуха в лаборатории отмечалось сокращение сроков наступления третьей ($H = 140.3, r_s = -0.862$) и четвертой ($H = 180.3, r_s = -0.809$) линек личинок *C. ornata* в глазах амфибий (рис. 8a, 8б). Чем выше была температура, тем раньше в кишечнике сеголетков появлялись половозрелые нематоды I $(H = 219.8, r_s = -0.755)$ и II $(H = 101.0, r_s = -0.768)$ возрастных групп (рис. 8в, 8г). Также с повышением температуры самки C. ornata в кишечнике

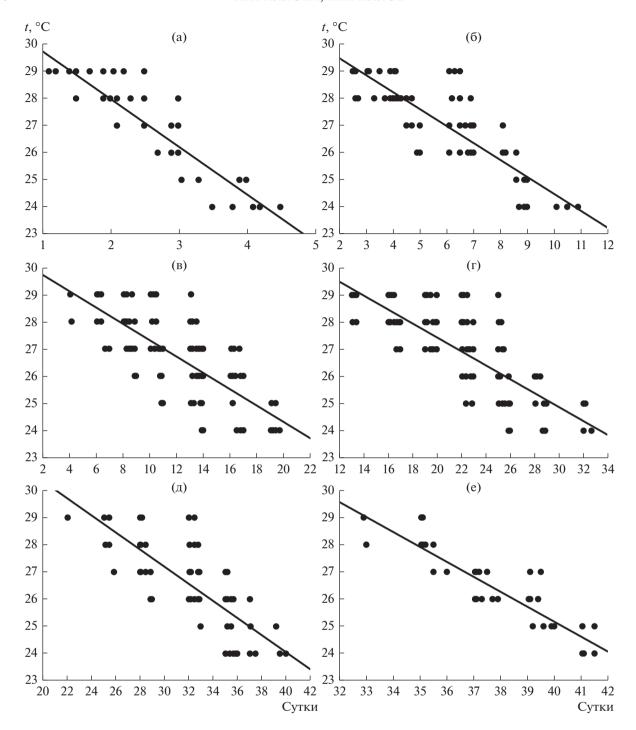


Рис. 8. Влияние среднесуточной температуры воздуха лаборатории на сроки развития отдельных стадий *Cosmocerca ornata* в амфибиях: а — Третья линька личинок нематод, б — Четвертая линька личинок нематод, в — I возрастная группа самок нематод, r — II возрастная группа самок нематод, е — IV возрастная группа самок нематод.

амфибий быстрее достигали III и IV возрастов — H = 90.7, $r_{\rm s} = -0.790$ и H = 72.8, $r_{\rm s} = -0.911$ соответственно (рис. 8д, 8е). Различия в сроках развития нематод отдельных возрастных групп в сеголетках при разной температуре достоверны (p < 0.001).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты экспериментального заражения сеголетков озерных лягушек показали, что заражение амфибий *C. ornata* происходит в воде путем проникновения инвазионных личинок III воз-

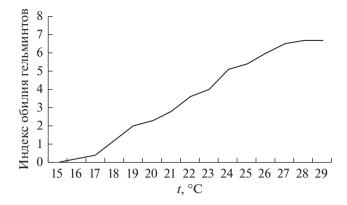


Рис. 9. Влияние среднесуточной температуры воздуха лаборатории на поступление инвазионных личинок *Cosmocerca ornata* в амфибий (за 1 ч).

раста через глаза на коньюктиву под нижнее веко, где личинки в секрете Гардеровой железы претерпевают третью и четвертую линьки. По-видимому, секрет служит своеобразным триггером, вызывающим начало линьки личинок. Подтверждением этого могут служить отрицательные результаты по приживаемости инвазионных личинок *C. ornata*, полученные при пероральном, перназальном и перанальном их введении в сеголетков. Личинки не претерпевали дальнейшего развития, а элиминировали из организма амфибий.

Проникновение личинок нематод через кожу амфибий не может происходить, что связано со строением ротового аппарата личинок $C.\ ornata$, который не приспособлен для перкутанного проникновения.

На стадии четвертой линьки паразиты мигрируют в ротоглоточную полость, вероятно, через носослезный канал и хоаны. Миграции личинок способствует способность глазных яблок амфибий вдвигаться внутрь ротовой полости при глотании пищи (Жданова, 2004). Линяющие личинки обнаруживаются в ротоглоточной полости и пищеводе амфибий и далее следуют к месту постоянной локализации (последней трети кишечника) по желудочно-кишечному тракту.

Войткова с соавт. (Vojtkova et al., 1972; Vojtkova, Moravec, 1973) при гельминтологическом исследовании амфибий Чехословакии обнаружили в соединительной ткани вокруг глаз личинок нематод, которых отнесли к виду *С. ornata*. Кроме того, авторы отнесли к данному виду личинок нематод, обнаруженных ими в легких, а также в цистах на поверхности пищеварительного тракта и почек у нескольких видов земноводных. В наших исследованиях (в экспериментальных и естественных условиях) личинки *С. ornata* кроме коньюктивы глаз (личинки III—IV возраста), ротоглоточной полости и пищевода (личинки в стадии линьки IV—adult) нигде не были зарегистрированы.

В.С. Магуза (1973) и И.В. Чихляев (2004) обнаружили у амфибий в тканях вокруг глаз личинок *С. ornata*, которых ошибочно определили как *С. benyulensis* Chabaud et Campana-Rouget, 1955 и *Desmidocercella numidica* Seurat, 1920 соответственно.

Проведенное исследование позволило выявить сроки развития отдельных стадий и общую продолжительность жизни C. ornata в хозяине, оценить влияние температуры на эти процессы. Оптимальная температура для поступления паразита и его развития в хозяине – 24–29°C. Ранее было установлено, что поступление новых генераций C. ornata в амфибий весной в естественных условиях начинается, когда водоем прогревается до 16-17°C (как и отрождение личинок самками нематод). Показано достоверное влияние температуры воды на эти процессы. Максимальные показатели инвазии озерной лягушки нематодой C. ornata отмечены в летние месяцы, когда температура воды наиболее высока (Кириллов, Кириллова, 2016).

При оптимальной температуре $(24-29^{\circ}C)$ нематодам для достижения половой зрелости необходимо ~ 1 нед; для достижения состояния II возрастной группы самкам C. ornata $-\sim 2$ нед, самцам -< 2 нед, для развития личинок в яйцах в матке самки и началу их отрождения $-\sim 5$ нед. Таким образом, продолжительность жизни самок C. ornata в организме хозяина достигает 45 сут, самцов нематод -14-23 сут, что подтверждает полученные данные в естественных условиях. Так, анализ ежемесячной динамики возрастной структуры гемипопуляции самок C. ornata в водоеме показал, что продолжительность их жизни в озерных лягушках -> 1 мес (Кириллов, Кириллова, 2016а, 2016б).

Ранее установлено, что свободноживущие личинки достигают инвазионности (III возраст) за пять—шесть суток при температуре 24—28°С (Кириллова, Кириллов, 2015). Следовательно, весь цикл развития *С. огпата*, включающий развитие личинок I—III возрастов в воде, и паразитов в организме хозяина (личинок III, IV возрастов и адультных нематод), проходит за ~50 сут. Проведенные лабораторные исследования показали, что продолжительность жизненного цикла зависит от температуры окружающей среды: при понижении температуры время нахождения нематод в хозяине увеличивается, при повышении — уменьшается.

Анализ численности личинок, поступивших в амфибий и достигших половозрелости нематод, выявил, что не все паразиты приживаются в лягушках (достигают места постоянной локализации). Часть мигрирующих личинок на стадии четвертой линьки элиминировали из организма хозяина (табл. 1). По-видимому, это связано со случайным вымыванием личинок нематод в воде (в процессе питания) при их миграции через ротоглоточную полость в пищевод. На 1–2-е сут эксперимента

индекс обилия составлял 6.8 (табл. 1). Начиная с 4-х сут, когда начиналась миграция личинок через ротоглоточную полость, индекс обилия снижался до 5.8. На 14-е сут (индекс обилия 3.6) все нематоды достигли задней трети кишечника — места постоянной локализации в хозяине (табл. 1). Таким образом, места постоянной локализации достигли ~50% нематод.

Снижение индекса обилия с 14-х сут было обусловлено началом элиминации самцов *С. огпата*, которая продолжалась до 23-х сут, когда самцы нематод уже не обнаруживались в сеголетках. Снижение индекса обилия с 29—33-х сут было связано с элиминацией самок IV возраста, которая продолжалась до 45-х сут (нематоды уже не регистрировались в амфибиях) (табл. 1, 5).

Полученные экспериментальные данные подтверждают сделанное ранее предположение, что для *С. оrnata* характерна только одна копуляция, после которой самец и самка больше не встречаются (Кириллов, Кириллова, 2016). В лабораторном эксперименте самцы *С. ornata* встречаются в сеголетках озерных лягушек во время присутствия самок I и II возрастов. После оплодотворения самок самцы элиминируют. Причем, самцы нематод, если и присутствуют в хозяине, то только по одному, как и в озерных лягушках из естественных условий (Кириллов, Кириллова, 2016а, 2016б).

Выводы. Результаты ранее проведенного и настоящего экспериментальных исследований по заражению озерной лягушки Pelophylax ridibundus инвазионными личинками нематод позволили изучить все стадии и общую продолжительность жизненного цикла *C. ornata*. Развитие личинок паразита I–III возрастов и заражение амфибий инвазионными личинками (III возраст) происходит в водной среде. Личинки C. ornata в приповерхностном слое воды проникают в глаза амфибий (на конъюктиву нижнего века), где претерпевают третью и четвертую линьки. На стадии четвертой линьки нематоды мигрируют в ротоглоточную полость и далее по пищеварительному тракту к месту постоянной локализации в последней трети кишечника. Места постоянной локализации достигает только ~50% нематод, поступивших в хозяев. Выявлена зависимость поступления личинок в амфибий, продолжительности развития нематод во внешней среде и в организме хозяина от температуры окружающей среды.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность А.А. Добровольскому (Санкт-Петербургский государственный университет), курировавшему весь цикл исследований по *Cosmocerca ornata*. Без его поддержки и ценных советов эта работа не состоялась бы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование проведено в рамках государственного задания по тематике Института экологии Волжского бассейна РАН "Экологические закономерности устойчивого функционирования экосистем и ресурсный потенциал Волжского бассейна" AAAA-A17-117112040039-7.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Экспериментальное исследование проведено с соблюдением современных рекомендуемых стандартах Директивы Европейского парламента и Совета Европейского Союза от 22 сентября 2010 г. "О защите животных, используемых в научных целях" (EU Directive 2010/63/EU).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- *Жданова Т.Д.* 2004. Особенности строения и поведения земноводных. Москва: Мир.
- Кириллова Н.Ю., Кириллов А.А. 2015. Роль головастиков озерных лягушек в реализации жизненного цикла *Cosmocerca ornata* (Nematoda: Cosmocercidae) // Паразитология. Т. 49. Вып. 1. С. 49.
- Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю. 2016а. Влияние зимовки озерной лягушки на репродуктивную структуру гемипопуляции *Cosmocerca ornata* (Nematoda, Cosmocercidae) // Паразитология. Т. 50. Вып. 1. С. 21.
- Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю. 2016б. Анализ репродуктивной структуры гемипопуляции Cosmocerca ornata (Dujardin, 1845) (Nematoda: Cosmocercidae) в озерных лягушках разного возраста // Биол. внутр. вод. №. 3 С. 93. https://doi.org/10.1134/S199508291603007X
- Магуза В.С. 1973. Гельминты амфибий Полесья Украины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев.
- Чихляев И.В. 2004. Гельминты земноводных (Amphibia) Среднего Поволжья (фауна, экология): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва.
- Шульц Р.С., Гвоздев Е.В. 1970. Основы общей гельминтологии. Т. 1. Москва: Наука.
- Anderson R.C. 2000. Nematode Parasites of Vertebrates: Their Development and Transmission. Wallingford: CABI Publishing.
- Dusen S., Ugurtas I.H., Aydogdu A. 2010. Nematode parasites of the two limbless lizards: Turkish worm lizards, Blanus strauchi (Bedriaga, 1884) (Squamata: Amphisbaenidae), and slow worm, Anguis fragilis Linnaeus, 1758 (Squamata: Anguidae), from Turkey // Helminthologia. V. 47. P. 158.
- Vojtkova L., Moravec F., Krivanec K. 1972. Prispevek k poznani larvalnich stadii hlistic (Nematoda) z obojzivelniku v CSSR // Folia Fac. Sci. Nat. UJEP Brunensis. Biol. 36. Op. 7. Helminthol. sb. № 1. P. 79.
- Vojtkova L., Moravec F. 1973. Die nematodenlarven (Nematoda) aus den amphibian in der Tschechoslowakei // Scripta Fac. Sci. Nat. UJEP Brunensis. Biol. 2(3). P. 81.

Yildirimhan H.S., Bursey C.R., Goldberg S.R. 2009. Helminth parasites of the Caucasian parsley frog, *Pelodytes caucasi*-

cus, from Turkey // Comp. Parasitol. V. 76(2). P. 247. https://doi.org/10.1654/4376.1

The Life Cycle of *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845) (Nematoda: Cosmocercidae) — a Parasite of Amphibians

N. Yu. Kirillova¹ and A. A. Kirillov^{1,*}

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

*e-mail: parasitolog@yandex.ru

The life cycle of the nematode *Cosmocerca ornata* — a parasite of amphibians has been studied for the first time. Experimental infection of yearlings of the marsh frog *Pelophylax ridibundus* with infecting larvae of *C. ornata* has been conducted. The development stages of parasites in the host have been studied. It has been established that infection of amphibians with III stage juveniles occurs in the water surface layer by the penetration of parasites through the eyes onto the conjunctiva under the lower eyelid, where the larvae undergo the third and the fourth moltings. Then the parasites migrate into the oropharyngeal cavity and along the digestive tract to the place of constant localization — the posterior part of the intestine. Morphological descriptions and original drawings of III and IV stage juveniles, molting juveniles and adults of *C. ornata* are presented. The stages of development of the juveniles are diagnosed by the body size, location of the genital primordium, and forming copulative structure. The sex of the nematodes can be identified at the third molt stage. Mature nematodes differ from juveniles by the presence of copulative organs — vulva in an adult female and spicules in an adult male. The time of the development stages of *C. ornata* and the total life span of the parasite in the host was determined. The influence of ambient temperature on the period of development of nematodes in amphibians was established.

Keywords: Cosmocerca ornata, life cycle, larval stages, adult nematodes, yearlings of marsh frogs, Pelophylax ridibundus, experimental infestation

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УЛК 597.554.3:574.64+597:538+577.15:597-13

ОТДАЛЕННЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ДЕЙСТВИЯ МЕДИ И ЭЛЕКТРОМАГНИТНОГО ПОЛЯ НА РАЗМЕРНО-МАССОВЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ И АКТИВНОСТЬ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ГЛИКОЗИЛАЗ У СЕГОЛЕТКОВ ПЛОТВЫ Rutilus rutilus

© 2021 г. И. Л. Голованова^a, *, А. А. Филиппов a , Ю. В. Чеботарева a , В. В. Крылов a

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

*e-mail: golovanova@ibiw.ru Поступила в редакцию 24.06.2020 г. После доработки 21.07.2020 г. Принята к публикации 30.09.2020 г.

При изучении отдаленных последствий раздельного и совместного с низкочастотным электромагнитным полем (50 Γ ц, 10 мк Γ л) действия ионов Cu^{2+} (0.001, 0.01 и 0.1 мг/л) в период раннего эмбриогенеза выявлены изменения размерно-массовых показателей, активности гликозидаз (сахаразы, мальтазы, амилолитической активности) и кинетических характеристик гидролиза мальтозы в кишечнике сеголетков плотвы *Rutilus rutilus* (L.). Масса тела, длина тела и кишечника были больше у рыб, подвергнутых воздействию как электромагнитного поля отдельно, так и в сочетании с ионами Cu^{2+} . В целом, по сравнению с контролем, активность сахаразы и мальтазы была выше, а амилолитическая активность ниже у рыб, подвергавшихся различным вариантам воздействия указанных факторов. Электромагнитное поле нивелировало тормозящий эффект Cu^{2+} на амилолитическую активность и активность мальтазы. Значения константы Михаэлиса (K_m) гидролиза мальтозы превышали таковые в контроле, отражая снижение сродства ферментов к субстрату при раздельном и совместном действии C0 и электромагнитного поля во время раннего развития плотвы. Полученные результаты важны при оценке экологических рисков в промышленных зонах.

Ключевые слова: плотва, эмбриогенез, электромагнитное поле, Cu, пищеварение, гликозидазы, сахараза, мальтаза, амилолитическая активность

DOI: 10.31857/S0320965221020054

ВВЕДЕНИЕ

Антропогенное химическое загрязнение водной среды — важный фактор, влияющий на жизнедеятельность гидробионтов. Тяжелые металлы не подвергаются биодеградации и могут аккумулироваться в тканях рыб в значительном количестве даже при низком содержании в воде и седиментах (Моисеенко, 2019; Zhang et al., 2019; Outa et al., 2020). Использование сернокислой меди для контроля развития водорослей и патогенных организмов в прудовом рыбоводстве, а также в качестве фунгицида в сельском хозяйстве, наряду с промышленным загрязнением, увеличивает количество этого металла в водных экосистемах. Концентрации Си от 0.05 до 0.56 мг/л обнаружены в воде большинства водоемов мира, подверженных антропогенной нагрузке (Firat, Kargin, 2010; Jiang et al., 2016; Zhang et al., 2019), что зна-

Сокращения: AA -амилолитическая активность; $ЭМ\Pi -$ электромагнитные поля.

чительно превышает допустимые концентрации $(Cu^{2+} < 0.001 \text{ мг/л})$ для воды рыбохозяйственных водоемов России (Перечень..., 1999). Медь (Си) является микроэлементом, необходимым для жизни, так как принимает участие в обмене веществ, регулирует многие реакции клеточного дыхания и активность ряда ферментов (Watanabe et al., 1997). Недостаток Cu приводит к задержке роста и низкой эффективности питания у ряда видов рыб (Tan et al., 2011; Остроумова, 2012; Tang et al., 2013). Однако медь в больших дозах — это тяжелый металл с выраженным токсическим эффектом. Избыток Си во время раннего развития рыб снижает выживаемость эмбрионов (Mahrosh et al., 2014), замедляет скорость развития и рост (Jezierska et al., 2009; Jiang et al., 2016; Yuan et al., 2016), вызывает структурно-функциональные нарушения в различных органах и тканях (Witeska et al., 2014; Sfakianakis et al., 2015). Основной механизм негативного действия Си на организм рыб связан с нарушением осморегуляции и изменением синтеза и активности ряда ферментов (Grossel et al., 2004).

В естественных условиях, как правило, на рыб действует несколько отличающихся по своей природе агентов. Это может приводить к усилению эффектов токсических веществ (Кузьмина, 2008; Golovanova et al., 2013; Zebral et al., 2019). Одним из факторов, сопутствующих загрязнению вод тяжелыми металлами, являются ЭМП. Они встречаются в естественных водоемах при электролове рыбы, работе электрорыбозаградителей, под высоковольтными линиями электропередач, при работе источников или преобразователей электрической энергии (Ohman et al., 2007; Kavet et al., 2016; Krylov et al., 2016). Вблизи крупных населенных пунктов и промышленных центров значительную часть электромагнитного загрязнения составляют различные по интенсивности ЭМП промышленной частоты (50 Гц в России). Эти поля присутствуют также в рыбоводческих хозяйствах, сопровождая работу оборудования, подключенного к электросети.

В последние годы накоплено много данных о действии низкочастотных ЭМП на темпы раннего развития, а также морфологические и биохимические показатели рыб (Golovanova et al., 2013; Krylov et al., 2016; Samiee, Samiee, 2017; Khoshroo et al., 2018; Fey et al., 2020). Рост, развитие и жизнеспособность рыб в значительной мере зависят от эффективности питания, которая определяется количеством и качеством корма, а также способностью переваривать и усваивать основные компоненты пищи. Углеводы, несмотря на относительно низкое содержание в естественном рационе большинства видов рыб, играют важную роль в энергетическом и пластическом обмене организма. Об эффективности начальных этапов переваривания углеводов можно судить по активности гликозидаз — ферментов, гидролизующих ди- и полисахариды в различных отделах пищеварительного тракта. Пищеварительные ферменты рыб хорошо адаптированы к условиям существования, и их свойства могут меняться при действии ряда природных и антропогенных факторов (Kuz'mina, 2017). Так, чувствительность пищеварительных гликозидаз плотвы Rutilus rutilus (L.) к Cu изменяется после воздействия на эмбрионы ЭМП низкой частоты (72.5 Гц, 150 мкТл) (Golovanova et al., 2013), имитации магнитной бури (Filippov et al., 2015), а также при смещении суточной геомагнитной вариации (Golovanova et al., 2019). Комплексное влияние Си в концентрациях. встречающихся в водной среде, и ЭМП промышленной частоты на пищеварительную функцию рыб ранее почти не исследовали (Golovanova et al., 2013). Отдаленные последствия действия различных факторов на зародыши представляют особый интерес, поскольку рыбы на ранних стадиях развития особенно чувствительны к действию химических

и физических факторов (Jezierska et al., 2009; Witeska et al., 2014; Chidiebere, 2019). Также следует отметить, что эмбрионы и ранние личинки рыб полностью лишены возможности покинуть экологически неблагополучные районы.

Цель работы — оценить отдаленные последствия действия ионов Cu^{2+} в концентрациях, встречающихся в компонентах водной среды, и ЭМП промышленной частоты на активность гликозидаз в период эмбриогенеза и кинетические характеристики гидролиза углеводов в кишечнике сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* (L.).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В качестве объектов исследования были использованы развивающиеся эмбрионы плотвы R. rutilus (L.). Половые продукты получены оттрех самок и четырех самцов, выращенных и содержавшихся на прудовой базе "Сунога" Института биологии внутренних вод РАН. Осемененную сухим способом икру (~3 тыс. шт. в каждом варианте опыта) помещали в кристаллизаторы с речной водой. После приклеивания икринок ко дну (через 5-10 мин после оплодотворения) воду сливали и заполняли кристаллизаторы равными объемами растворов CuSO₄ · 5H₂O в концентрации 0.001, 0.01 и 0.1 мг/л, рассчитанной по содержанию ионов Cu^{2+} в соли, или речной водой (варианты "контроль" и "ЭМП"). Самая низкая концентрация была равна допустимой концентрации ионов Cu²⁺ для воды рыбохозяйственных водоемов, а концентрация анионов SO_4^{2-} в исследуемых растворах была нетоксичной (Перечень..., 1999). Водные растворы Си готовили каждый раз при смене воды путем последовательных разведений. Воду и растворы Си в кристаллизаторах меняли дважды в сутки — утром и вечером.

Четыре кристаллизатора с развивающимися эмбрионами плотвы размещали в ЭМП с частотой 50 Гц и величиной индукции 10 мкТл. Поле создавали в системах колец Гельмгольца диаметром 0.5 м, центральная ось которых располагалась перпендикулярно плоскости Земли (по два кристаллизатора с развивающимися эмбрионами были размещены в центре двух систем колец Гельмгольца). Сигнал на обмотку колец поступал от двух генераторов ГЗ-102 (Москва, СССР). Частоту и индукцию генерируемого ЭМП в кольцах Гельмгольца контролировали при помощи магнитометра НВ0599Б (НПО "ЭНТ", г. Санкт-Петербург, Россия).

Опыты проводили в восьми вариантах экспериментальных условий: контроль, растворы $CuSO_4 \cdot 5H_2O$ с концентрацией ионов Cu^{2+} 0.001, 0.01 и 0.1 мг/л; действие ЭМП; действие ЭМП в присутствии ионов Cu^{2+} в концентрации 0.001, 0.01 и 0.1 мг/л. Экспозицию эмбрионов во всех

вариантах опыта проводили с 14 по 17 мая 2018 г. в период от оплодотворения до шестого личиночного этапа (Ланге и др., 1975), который характеризуется началом движения эмбрионов и при температуре инкубации 16-19°C составил 72 ч. После рассасывания желточного мешка и перехода на внешнее питание по 400 экз. личинок из каждого варианта опыта выпустили в однотипные выростные пруды с естественной кормовой базой. Здесь плотва находилась до конца сентября. Смертность плотвы в прудах была минимальна и не зависела от примененного воздействия. Комплексную оценку отдаленных последствий воздействия Си и ЭМП проводили на основе анализа размерно-массовых показателей, активности пищеварительных гликозидаз и кинетических характеристик гидролиза мальтозы у четырехмесячной молоди.

Для определения активности гликозидаз рыб обездвиживали, затем вскрывали брюшную полость, извлекали кишечники, помещали их на стекло ледяной бани и освобождали от химуса. С помощью стеклянного гомогенизатора готовили индивидуальные гомогенаты из медиального отдела кишечников 20 экз. рыб каждой экспериментальной группы (n = 20), используя раствор Рингера для холоднокровных животных (110 мM NaCl, 1.9 мМ KCl, 1.3 мМ CaCl₂, pH 7.4). Растворы субстратов (растворимый картофельный крахмал в концентрации 18 г/л, сахароза и мальтоза в концентрации 50 ммоль/л) готовили на таком же растворе Рингера. Гомогенаты использовали сразу после приготовления либо после хранения в герметичных контейнерах при температуре -18°C. При хранении гомогенатов в этих условиях активность панкреатических ферментов сохраняется в течение четырех месяцев, мембранных ферментов — до двух лет (Solovyev, Gisbert, 2016). Инкубацию гомогената и субстрата проводили в течение 20-30 мин при температуре 20° C, pH 7.4 при непрерывном перемешивании.

Для оценки суммарной активности фермен-(α-амилазы гидролизующих тов. крахмал КФ 3.2.1.1, глюкоамилазы КФ 3.2.1.3 и мальтазы **КФ** 3.2.1.20), и активности сахаразы **КФ** 3.2.1.48 использовали модифицированный метод Нельсона (Уголев и др., 1969), а активности мальтазы — глюкозооксидазный метод с использованием набора "Фотоглюкоза" клинической биохимии (ООО "Импакт", Россия). Активность ферментов определяли в трех биохимических повторностях и выражали в (мкмоль/(г · мин)) продуктов реакции, образующихся за 1 мин инкубации в расчете на 1 г влажной массы ткани с учетом фона (количества глюкозы в исходном гомогенате). Кинетические характеристики гидролиза мальтозы – значения кажущейся константы Михаэлиса $(K_{\rm m})$ и максимальной скорости реакции $(V_{\rm max})$ определяли графическим методом Лайнуивера—Берка, строя для каждой повторности графики зависимости ферментативной активности от концентрации субстрата в координатах двойных обратных величин.

Результаты представлены в виде средних значений и их ошибок $(M\pm m)$. Распределение изученных показателей не отличалось от нормального (тест Шапиро—Уилка), поэтому значимость различий оценивали с помощью апостериорного критерия Тьюки после проведения однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) при $p \le 0.05$. Для определения влияния ЭМП и разных концентраций ионов Cu^{2+} на изученные характеристики использовали двухфакторный дисперсионный анализ.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Длина сеголетков контрольной группы была 7.99 ± 0.04 см, масса -9.08 ± 0.14 г (табл. 1). Воздействие ионов Cu^{2+} во время эмбриогенеза не влияло на морфометрические показатели сеголеток за исключением длины и массы тела при концентрации 0.01 мг/л, которые были на 6 и 14% выше, чем в контроле. Абсолютная и относительная масса кишечника при концентрации 0.1 мг/л была на 36 и 26% соответственно ниже контрольного значения. Экспозиция в ЭМП вызывала увеличение массы тела на 32%, длины тела на 11%, длины кишки на 16% и снижение относительной массы кишки на 25% по сравнению с контролем. Совместное лействие ЭМП и ионов Cu^{2+} во всех исследованных концентрациях приводило к увеличению длины и массы тела сеголетков, а также длины кишечника при концентрации меди 0.01 и 0.1 мг/л. Наряду с этим, относительная масса кишки была на 25-37% ниже контроля, абсолютная масса — на 29% лишь при самой низкой концентрации ионов Cu^{2+} (табл. 1).

Экспозиция эмбрионов в ЭМП, независимо от концентрации ионов Cu²⁺, приводила к увеличению размерно-массовых показателей рыб. Дисперсионный анализ показал сильное статистически значимое влияние экспозиции эмбрионов в ЭМП на длину (F[1.152] = 196.61, p < 0.001, $\eta^2=0.56$), массу (F[1.152] = 248.86, p<0.001, $\eta^2=0.62$) и размеры кишечника (F[1,152] = 26.25, p<0.001, $< 0.001, \, \eta^2 = 0.15$) у сеголетков. Влияние ионов Cu^{2+} на длину (F[3.152] = 11.65, p < 0.001, $\eta^2 = 0.19$), массу (F[3.152] = 16.29, p < 0.001, $\eta^2 = 0.24$) и размеры кишечника (F[3.152] = 5.07, p < 0.01, $\eta^2 = 0.09$) v сеголетков были также значимы, но заметно слабее. Эти эффекты вызваны различиями в размерно-массовых показателях у рыб, экспонированных в разных концентрациях ионов Cu²⁺ во время раннего развития.

Таблица 1. Размерно-массовые характеристики сеголетков плотвы контрольной и экспериментальных групп

| Показатели | Контрол | | Cu ²⁺ , мг/л | | ШМЕ | | ЭМП + Си ²⁺ , мг/л | |
|--|---|---------------------------------|--------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|--------------------------|-------------------------------|--|
| | | 0:001 | 0.01 | 0.1 | | 0.001 | 0.01 | 0.1 |
| Длина тела, см | $7.99\pm0.04^{\rm a}$ | 8.10 ± 0.09^{a} | 8.43 ± 0.05 ^b | 7.81 ± 0.09^{a} | 8.89 ± 0.09 ^c | 8.55 ± 0.06 ^b | 9.01 ± 0.09^{c} | 8.89 ± 0.07^{c} |
| Масса тела, г | $9.08\pm0.14^{\rm a}$ | $9.29\pm0.32^{\rm ab}$ | $10.34 \pm 0.23^{\mathrm{bc}}$ | $8.27\pm0.27^{\mathrm{a}}$ | $12.00 \pm 0.29^{ m d}$ | $10.71 \pm 0.26^{\circ}$ | 13.08 ± 0.21^{d} | 12.60 ± 0.29^{d} |
| Длина кишки, см | $7.40\pm0.20^{\rm ab}$ | 7.03 ± 0.30^{a} | $7.99\pm0.17^{ m abc}$ | 7.13 ± 0.31^{a} | $8.58 \pm 0.29^{\circ}$ | $7.65\pm0.18^{\rm abc}$ | $8.48 \pm 0.25^{\circ}$ | $8.33\pm0.16^{\rm bc}$ |
| Относительная длина кишки | 0.93 ± 0.03^a | $0.86\pm0.03^{\rm a}$ | 0.95 ± 0.02^{a} | 0.91 ± 0.03^{a} | $0.96\pm0.03^{\rm a}$ | 0.90 ± 0.02^{a} | 0.94 ± 0.03^a | $0.94\pm0.02^{\rm a}$ |
| Масса кишки, г | 0.14 ± 0.01^{ab} | $0.13\pm0.01^{\rm bc}$ | $0.17 \pm 0.00^{\mathrm{b}}$ | $0.09 \pm 0.01^{ m d}$ | $0.14\pm0.01^{ m abc}$ | 0.10 ± 0.01^{cd} | 0.15 ± 0.01^{ab} | $0.12\pm0.01^{\mathrm{bcd}}$ |
| Относительная масса кишки | 0.015 ± 0.001^{a} | 0.014 ± 0.001^{ab} | 0.016 ± 0.000^{a} | $0.011 \pm 0.001^{\mathrm{bc}}$ | $0.011 \pm 0.001^{\mathrm{bc}}$ | 0.010 ± 0.001^{c} | $0.011 \pm 0.001^{\rm bc}$ | 0.010 ± 0.001^{c} |
| Примечание. Здесь и в табл. 2 разными надстрочными индексами даны статистически значимые различия показателей в строке (ANOVA, Тьюки-тест, $p \le 0.05$); $M \pm m -$ средние значения \pm ошибка; ЭМП — 50 Γ ц, 10 мк Γ л. | з табл. 2 разными н ка; ЭМП — 50 Гц, | адстрочными индек , 10 мкТл. | сами даны статист | ически значимые ра | зличия показателей | і в строке (АNOVA, | , Тыоки-тест, $p \le 0$. | 15); $M \pm m - \text{cpe}_{\mathbb{H}}$ |

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД № 3 2021

Уровень AA у подопытных рыб был ниже контроля на 55% при концентрации Cu^{2+} 0.1 мг/л и на 18-19% при более низких концентрациях ионов меди (табл. 2).

Активность мальтазы снижалась на 23% лишь при самой низкой концентрации металла. При более высоких концентрациях ионов Cu²⁺ она превышала контрольное значение на 53-71%, в то время как активность сахаразы была на 223-305% выше контроля. Действие ЭМП приводило к снижению АА и активности мальтазы на 63 и 20% соответственно, и повышению активности сахаразы на 79% от контроля. Совместное действие $\Theta M\Pi$ и ионов Cu^{2+} , как правило, повышало активность гликозидаз (табл. 2). Только после экспозиции эмбрионов в ЭМП при концентрации ионов Cu^{2+} 0.1 мг/л AA была на 50% ниже, чем у рыб контрольной группы. Как раздельное, так и совместное действие ионов Cu²⁺ и ЭМП приводило к росту значений $K_{\rm m}$ гидролиза мальтозы на 30-147%, отражая снижение сродства ферментов к субстрату. Значения $V_{\rm max}$ изменялись в соответствии с изменениями активности мальтазы.

Дисперсионный анализ показал статистически значимое влияние экспозиции эмбрионов в растворах Си на AA (F[3.152] = 70.05, p < 0.001, $\eta^2 = 0.58$), активность мальтазы (F[3.152] = 163.08, p < 0.001, $\eta^2 = 0.76$) и на активность сахаразы $(F[3.152] = 286.46, p < 0.001, \eta^2 = 0.85)$ y сеголетков. Эти эффекты были следствием различий в активности гликозидаз у рыб, экспонированных в разных концентрациях ионов Cu²⁺ во время раннего развития. Кроме этого, обнаружено значимое влияние комбинированного воздействия ЭМП и ионов Cu^{2^+} на AA (F[3.152] = 61.41, p < 0.001, $\eta^2 = 0.55$), активность мальтазы (F[3.152] = 20.02, p < 0.001< 0.001, $\eta^2 = 0.28$) и активность сахаразы (F[3.152] = $= 255.96, p < 0.001, \eta^2 = 0.83$) у сеголетков. При этом в естественном геомагнитном поле проявляется тенденция к дозовой зависимости эффектов ионов Cu^{2+} , а в комбинации с ЭМП она отсутствует.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Размерно-массовые показатели и уровень активности гликозидаз у сеголетков контрольной группы свидетельствуют о высокой функциональной активности пищеварительной системы и хорошей кормовой базе выростных прудов в течение первых четырех месяцев жизни плотвы. Обработка зародышей Си в концентрации 0.01 мг/л (но не 0.001 мг/л) в течение первых трех суток после оплодотворения приводит к увеличению размерно-массовых показателей у молоди плотвы, что согласуется с полученными ранее данны-

ми (Golovanova et al., 2013). Более высокая концентрация Си 0.1 мг/л не влияет на массу и размер развивающейся молоди, однако приводит к снижению абсолютной и относительной массы кишечника. Воздействие ЭМП (50 Гц, 10 мкТл) на развивающиеся эмбрионы также ведет к увеличению линейно-массовых показателей у молоди плотвы, что согласуется с данными наших предыдущих работ (Golovanova et al., 2013; Krylov et al., 2016). Так, более крупные в сравнении с контролем сеголетки вырастали после экспозиции эмбрионов плотвы в ЭМП с интенсивностью 1.4-1.6 мкТл и частотой 72.5 или 500 Гц в течение первых двух суток после оплодотворения (Krylov et al., 2016). Однако если воздействие ЭМП приходилось на другие временные отрезки эмбриогенеза, то размерно-массовые характеристики, напротив, уменьшались (Krylov et al., 2016). Разнонаправленные изменения этих показателей наблюдали и при экспозиции эмбрионов в имитации геомагнитной бури (Krylov et al., 2019). По-видимому, ЭМП оказывает влияние на элементы сложной сети процессов, от которых зависит рост рыб. Однако то, каким будет эффект, зависит как от параметров ЭМП, так и от отрезка в эмбриогенезе, на который пришлась экспозиция.

Даже кратковременное (0.5 или 1 ч) воздействие низкочастотного ЭМП (50 Гц) с величиной индукции >3 мТл приводит к гистопатологическим изменениям в мозге молоди карпа Cyprinus *carpio* (L.), выраженность которых была пропорциональна интенсивности ЭМП и продолжительности воздействия (Samiee, Samiee, 2017). У молоди карпа, в течение 2 ч подвергавшегося действию ЭМП (50 Гц) с индукцией >0.1 мТл, отмечены изменения иммуно-физиологического статуса (Khoshroo et al., 2018). Даже в течение 60 сут после воздействия наблюдали снижение активности лизоцима и комплемента, а также увеличение активности аспартатаминотрансферазы, аланина, трансаминазы и щелочной фосфатазы в сыворотке крови (Khoshroo et al., 2018). При действии (1 сут) на годовиков карпа ионов Си в концентрации от 0.5 до 8 мг/л и ЭМП (50 Γ ц) напряженностью от 25 до 400 А/м отмечено появление микроядер и других ядерных нарушений в эритроцитах, причем при сочетанном действии этих факторов суммарные частоты возникающих ядерных аномалий были меньше частот, индуцируемых каждым из факторов (Крюков, 2018).

В нашей работе отдаленные последствия совместного воздействия ЭМП и Си в течение трех суток после оплодотворения проявились в снижении AA, а также активности мальтазы при концентрации ионов 0.001 мг/л, указывая, что замедление скорости начальных этапов ассимиляции углеводов может происходить без негативного влияния на рост молоди. Ускорение роста может быть обусловлено высоким усвоением низкомо-

Таблица 2. Активность гликозидаз в кишечнике сеголетков плотвы контрольной и экспериментальных групп

| Показапещи | Контволь | | Си, мг/л | | IMe | NE | ЭМП + (Сu, мг/л) | |
|--|-----------------------|---------------------------|----------------------------|---------------------|--------------------------|-----------------------|-----------------------|-------------------------|
| TIONGOGIO | | 0.001 | 0.01 | 0.1 | | 0.001 | 0.01 | 0.1 |
| АА, мкмоль/(г · мин) | 63.75 ± 4.21ª | 51.33 ± 2.22 ^b | 52.25 ± 2.18 ^b | 28.83 ± 1.98° | $23.33 \pm 1.24^{\circ}$ | 56.08 ± 2.09^{ab} | 77.50 ± 3.43^{d} | 31.68 ± 0.87^{c} |
| Активность сахаразы, мкмоль/(г · мин) | 0.31 ± 0.03^{a} | 0.40 ± 0.01^a | $0.99\pm0.02^{\mathrm{c}}$ | 1.25 ± 0.02^{d} | $0.55\pm0.04^{\rm b}$ | $1.08\pm0.02^{\rm c}$ | $1.37\pm0.04^{\rm c}$ | $0.55\pm0.03^{\rm b}$ |
| Активность мальтазы, мкмоль/(г · мин) | $3.79\pm0.07^{\rm a}$ | $2.91 \pm 0.07^{\rm b}$ | $5.80 \pm 0.13^{\rm cd}$ | 6.50 ± 0.08^{d} | 3.02 ± 0.12^{b} | $3.78\pm0.17^{\rm a}$ | 6.47 ± 0.22^{d} | $5.22 \pm 0.32^{\circ}$ |
| $K_{ m m}$ гидропиза маль- тозы, мкмоль | 3.82 ± 0.19^{a} | 5.05 ± 0.19^{b} | $6.46 \pm 0.30^{\circ}$ | 4.95 ± 0.07^{b} | $8.35\pm0.31^{\rm de}$ | 9.45 ± 0.27^{e} | 8.12 ± 0.19^{d} | $6.21 \pm 0.33^{\circ}$ |
| $V_{ m max},$ мкмоль/(г · мин) | 3.97 ± 0.08^{a} | $2.94 \pm 0.05^{\rm e}$ | $6.95 \pm 0.10^{\circ}$ | 7.64 ± 0.09^{d} | $3.13 \pm 0.09^{\rm e}$ | $3.95\pm0.07^{\rm a}$ | $7.08\pm0.14^{\rm c}$ | 4.77 ± 0.16^{b} |

лекулярных пептидов и свободных аминокислот, а также повышением эффективности заключительных этапов ассимиляции углеводов. В то же время активность сахаразы во всех вариантах воздействия ЭМП и Си, и мальтазы при более высоких концентрациях металла была выше, чем у рыб контрольной группы. Ранее показано, что воздействие ЭМП (72.5 Гц, 150 мкТл) или его сочетания с Си в концентрации 0.001 и 0.01 мг/л в течение двух суток после оплодотворения приводило к снижению активности сахаразы в кишечнике молоди плотвы (Golovanova et al., 2013). Эти данные свидетельствуют о том, что сила и направленность эффекта зависят от продолжительности воздействия, характеристик ЭМП, концентрации ионов меди и сочетания этих факторов, а также от типа фермента. Снижение АА при действии ЭМП и Cu в эмбриональный период может быть связано с наибольшим тормозящим влиянием этих факторов на активность панкреатической α-амилазы. Следует отметить, что тормозящий эффект Си на АА в условиях геомагнитного поля сменяется на стимулирующий при действии ЭМП. В первом случае торможение составило 18-55% от контроля (геомагнитное поле, концентрация меди 0 мг/л), во втором случае стимулирующий эффект составил 36-232% (за 100% принята АА при действии ЭМП и концентрации Си 0 мг/л). Тот же феномен отмечен и для мальтазы при наименьшей концентрации Си – снижение активности на 23% в первом случае и повышение на 25% от контроля во втором. Замечено, что в естественном геомагнитном поле проявляется тенденция к зависимости активности ферментов от концентрации Си, тогда как при действии ЭМП дозовая зависимость пропадает, что подтверждается стабильностью показателей, зарегистрированных при концентрации ионов Cu²⁺ 0.1 мг/л. Уменьшение сродства фермента к субстрату, выявленное в нашей работе, может приводить к снижению эффективности ассимиляции этого дисахарида у сеголетков плотвы.

Медь, проникая через оболочку яйцеклетки, может аккумулироваться в икре и оказывать прямое действие на оплодотворение и развития зародышей. У личинок карпа, эмбриональное развитие которых проходило в растворе Cu (0.2 мг/л), выявлены деформации тела, негативно влияющие на двигательную активность, эффективность питания и выживаемость (Witeska, Lugowska, 2004). Избыток Си во время оплодотворения снижал выживаемость икры, вызывал задержку вылупления и появление деформаций у атлантического лосося Salmo salar L. (Mahrosh et al., 2014), а также снижал активность пищеварительных гликозидаз у молоди плотвы (Golovanova et al., 2013) и антиоксидантных ферментов у молоди желтого горбыля *Larimichthys croceus* (Rich.) (Yuan et al., 2016). У карпов, содержавшихся 4 ч в растворе

ацетата Си (1 мг/л), отмечено изменение механической прочности кишечного эпителия, проявляющееся в десквамации живых эпителиоцитов (Карпенко и др., 2019). Поскольку рост и развитие органов пищеварения зависит от структурной целостности клеточной мембраны, эти изменения могут отрицательно сказаться на эффективности пищеварения рыб. Действие растворенной в воде Си в концентрации 0.3 и 0.6 мг/л в течение 20 сут снижало активность пищеварительных (протеазы и амилазы) и антиоксидантных (каталазы и супероксиддисмутазы) ферментов в гепатопанкреасе и кишечнике молоди обыкновенного карася Carassius carassius (L.), но повышало активность этих ферментов при концентрации меди 0.6 мг/л и кратковременном (1 сут) воздействии (Jiang et al., 2016). После дальнейшего пребывания в чистой воде в течение 20 сут активность всех ферментов восстанавливалась до контрольного уровня. Концентрация Си 0.6 мг/л и длительное (20 сут) воздействие необратимо снижали скорость роста рыб (Jiang et al., 2016). В то же время у молоди белого амура Ctenopharyngodon idella (Valenciennes), получавшего с пищей от 0.74 до 3.75 мг Си на 1 кг корма в течение 8 нед, отмечено увеличение массы тела и потребления пищи, а также активности трипсина, химотрипсина и липазы в гепатопанкреасе на фоне снижения активности амилазы (Tang et al., 2013). Эти данные показывают, что сила и направленность действия Си на активность пищеварительных ферментов рыб зависят от стадии развития рыб, концентрации металла, продолжительности воздействия, а также от пути поступления (с водой или пищей).

Выводы. Раздельное и совместное с низкочастотным ЭМП (50 Гц, 10 мкТл) действие ионов Cu^{2+} (0.001, 0.01 и 0.1 мг/л) в период раннего эмбриогенеза может изменять размерно-массовые показатели и активность пищеварительных гликозидаз в кишечнике молоди плотвы. Действие ЭМП и его сочетания с Си увеличивает длину и массу сеголетков. У рыб, подвергавшихся разным вариантам воздействия указанных факторов, активность мальтазы и сахаразы, как правило, повышалась, АА снижалась. Сила и направленность эффекта зависят от концентрации ионов Cu²⁺, наличия ЭМП, сочетания этих факторов, а также типа фермента. Полученные результаты важны для прогнозирования риска совместного и раздельного воздействия физических и химических агентов во время эмбриогенеза на гидролитическую функцию пищеварительной системы и рост рыб.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № AAAA-A18-118012690102-9 и тема № AAAA-A18-118012690222-4), а также при частичной поддержке темы Президиума PAH: 0122-2018-0001.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Карпенко Л.Ю., Полистовская П.А., Енукашвили А.И. 2019. Влияние тяжелых металлов на механическую прочность эпителия кишечника карпа // Актуальные вопр. вет. биол. № 1 (41). С. 41. https://doi.org/10.24411/2074-5036-2019-10013
- Крюков В.И. 2018. Индукция микроядер в эритроцитах карпа при сочетанном действии ионов меди и низкочастотного переменного электромагнитного поля // Биология в сел. хоз-ве. № 2 (19). С. 17.
- *Кузьмина В.В.* 2008. Физиология питания рыб. Влияние внешних и внутренних факторов. Ярославль: Принтхаус.
- Ланге Н.О., Дмитриева Е.Н., Исламгазиева Р.Б. 1975. Особенности развития жереха Aspius aspius (L.) нижнего течения р. Урал // Особенности развития рыб в различных естественных и экспериментальных условиях. Москва: Наука.
- *Моисеенко Т.И.* 2019. Биодоступность и экотоксичность металлов в водных системах: критические уровни загрязнения // Геохимия. Т. 64. № 7. С. 675.
- Остроумова И.Н. 2012. Биологические основы кормления рыб. Санкт-Петербург: Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва.
- Перечень рыбохозяйственных нормативов, предельно допустимых концентраций (ПДК) и ориентировочно безопасных уровней воздействия (ОБУВ) вредных веществ для воды водных объектов, имеющих рыбохозяйственное значение. 1999. Москва: Изд-во Всерос. научно-исследовательский интрыб. хоз-ва и океанограф.
- Уголев А.М., Иезуитова Н.Н., Масевич Ц.Г. и др. 1969. Исследование пищеварительного аппарата у человека. Обзор современных методов. Ленинград: Наука.
- Chidiebere E.E. 2019. Acute Toxicity of Copper and Zinc and their Lethal Concentration on Clarias Gariepinus (Cat Fish) // Biomed. J. Sci. & Tech Res. V. 17. Is. 5. P. 13160.
 - https://doi.org/10.26717/BJSTR.2019.17.003076
- Fey D.P., Greszkiewicz M., Jakubowska M. et al. 2020. Otolith fluctuating asymmetry in larval trout, Oncorhynchus mykiss Walbaum, as an indication of organism bilateral instability affected by static and alternating magnetic fields // Sci. Total Environ. V. 707. P. 135489. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135489
- Filippov A.A., Aminov A.I., Golovanova I.L. et al. 2015. Effect of magnetic storm on the sensitivity of juvenile roach intestinal glycosidase to heavy metals (Cu, Zn) and the herbicide Roundup // Inl. Water Biol. V. 8. № 4. P. 417.
 - https://doi.org/10.1134/S1995082915040070
- Firat O., Kargin F. 2010. Response of Cyprinus carpio to copper exposure: alterations in reduced glutathione, catalase and proteins electrophoretic patterns // Fish Physiol. Biochem. V. 36. № 4. P. 102.
- Golovanova I.L., Filippov A.A., Krylov V.V. et al. 2013. Effect of a Magnetic Field and Copper upon Activity of Hydrolytic Enzymes in Roach (Rutilus rutilus) Underyearlings // J. Ichthyology. V. 53. № 3. P. 225. https://doi.org/10.1134/S0032945213020045
- Golovanova I.L., Filippov A.A., Chebotareva Yu.V. et al. 2019. Effect of a shift in diurnal geomagnetic variation on the

- activity and sensitivity of digestive glycosidases in roach underyearlings to heavy metals // Izvestiya, Atmospheric and Oceanic Physics. V. 55. № 11. P. 1623. https://doi.org/10.1134/S0001433819110033
- Grossel M., McDonald M., Wood C.M., Walsh P.J. 2004. Effects of prolonged copper exposure in the marine gulf toadfish (Opsanus beta). I. Hydromineral balance and plasma nitrogenous waste product // Aquat. Toxicol. V. 68. № 3. P. 249.
- Jezierska B., Ługowska K., Witeska M. 2009. The affects of heavy metals on embryonic development of fish (a review) // Fish Physiol. Biochem. V. 35. № 4. P. 625.
- Jiang H., Kong X., Wang S., Guo H. 2016. Effect of Copper on Growth, Digestive and Antioxidant Enzyme Activities of Juvenile Qihe Crucian Carp, Carassius carassius, During Exposure and Recovery // Bull. Environ. Contam. Toxicol. V. 96. № 3. P. 333. https://doi.org/10.1007/s00128-016-1738-2
- Kavet R., Wyman M.T., Klimley A.P. 2016. Modeling magnetic fields from a DC power cable buried beneath San Francisco Bay based on empirical measurements // PLoS One. V. 11. Is. 2. e0148543. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0148543
- Khoshroo M.M.-Z., Mehrjan M.S., Samiee F. et al. 2018. Some immunological responses of common carp (Cyprinus carpio) fingerling to acute extremely low-frequency electromagnetic fields (50 Hz) // Fish Physiol. Biochem. V. 44. Is. 1. P. 235. https://doi.org/10.1007/s10695-017-0429-1
- Krylov V.V., Chebotareva Y.V., Izyumov Yu.G. 2016. Delayed consequences of extremely low-frequency magnetic fields and the influence of adverse environmental conditions on roach Rutilus rutilus embryos // J. Fish Biol. V. 88. Is. 4. P. 1283. https://doi.org/10.1111/jfb.12869
- Krylov V.V., Chebotareva Y.V., Izyumov Yu.G. 2019. Delayed consequences of the influence of simulated geomagnetic storms on roach Rutilus rutilus embryos // J. Fish Biol. V. 95. Is. 6. P. 1422. https://doi.org/10.1111/jfb.14150
- Kuz'mina V.V. 2017. Digestion in fish. A new view. Balty: LAP Lambert Acad. Publ.
- Mahrosh U., Kleiven M., Meland S. et al. 2014. Toxicity of road deicing salt (NaCl) and copper (Cu) to fertilization and early developmental stages of Atlantic salmon (Salmo salar) // J. Hazardous Materials. V. 280. P. 331.
- Ohman M.C., Sigray P., Westerberg H. 2007. Offshore windmills and the effects of electromagnetic fields on fish // Ambio. V. 36. P. 630.
- Outa J.O., Kowenje C.O., Avenant-Oldewage A., Jirsa F. 2020. Trace Elements in Crustaceans, Mollusks and Fish in the Kenyan Part of Lake Victoria: Bioaccumulation, Bioindication and Health Risk Analysis // Arch. Environ. Contam. Toxicol. V. 78. Is. 4. P. 589. https://doi.org/10.1007/s00244-020-00715-0
- Samiee F., Samiee K. 2017. Effect of extremely low frequency electromagnetic field on brain histopathology of Caspian Sea *Cyprinus carpio* // Electromagn. Biol. Med. V. 36. Is. 1. P. 31. https://doi.org/10.3109/15368378.2016.1144064
- Sfakianakis D.G., Renieri E., Kentouri M., Tsatsakis A.M. 2015. Effect of heavy metals on fish larvae deformities:

- A review // Environ. Res. V. 137. P. 246. https://doi.org/10.1016/j.envres.2014.12.014
- Solovyev M., Gisbert E. 2016. Influence of time, storage temperature and freeze/thaw cycles on the activity of digestive enzymes from gilthead sea bream (Sparus aurata) // Fish Physiol. Biochem. V. 42. № 5. P. 1383.
- *Tan X.Y., Luo Z., Liu X., Xie C.X.* 2011. Dietary copper requirement of juvenile yellow catfish *Pelteobagrus fulvidraco* // Aquacult. Nutr. V. 17. Is. 2. P. 170. https://doi.org/10.1111/j.1365-2095.2009.00720.x
- Tang Q.Q., Feng L., Jiang W.D. et al. 2013. Effects of Dietary Copper on Growth, Digestive, and Brush Border Enzyme Activities and Antioxidant Defense of Hepatopancreas and Intestine for Young Grass Carp (Ctenopharyngodon idella) // Biol. Trace Elem. Res. V. 155. Is. 3. P. 370.
 - https://doi.org/10.1007/s12011-013-9785-6
- Watanabe T., Kiron V., Satoh S. 1997. Trace minerals in fish nutrition // Aquaculture. V. 151. № 1–4. P. 185.
- Witeska M., Lugowska K. 2004. The effect of copper exposure during embryonic development on deformations of newly hatched common carp larvae, and further conse-

- quences // Electronic Journal of Polish Agricultural Universities, Fisheries. V. 7. № 2.
- Witeska M., Sarnowski P., Lugowska K., Kowal E. 2014. The effects of cadmium and copper on embryonic and larval development of ide *Leuciscus idus* L. // Fish Physiol. Biochem. V. 40. № 1. P. 151. https://doi.org/10.1007/s10695-013-9832-4
- Yuan L., Li M., Zhang Yu., Tao Z. 2016. The protective effects of dietary zinc on dietary copper toxicity in large yellow croaker Larimichthys croceus // Aquaculture. V. 462 P. 30.
 - https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2016.04.034
- Zebral Y.D., Roza M., Fonseca J.S. et al. 2019. Waterborne copper is more toxic to the killifish *Poecilia vivipara* in elevated temperatures: Linking oxidative stress in the liver with reduced organismal thermal performance // Aquat. Toxicol. V. 209. P. 142.
- Zhang J.L., Fang L., Song J.Y. et al. 2019. Health risk assessment of heavy metals in *Cyprinus carpio* (Cyprinidae) from the upper Mekong River // Environ. Sci. Pollut. Res. V. 26. Is. 10. P. 9490. https://doi.org/10.1007/s11356-019-04291-2

Delayed Consequences of the Influence of Copper and Electromagnetic Field on Size-Mass Parameters and Activity of Digestive Glycosidases in Roach *Rutilus rutilus* Underyearlings

I. L. Golovanova^{1, *}, A. A. Filippov¹, Yu. V. Chebotareva¹, and V. V. Krylov¹

¹Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia *e-mail: golovanova@ibiw.ru

Delayed consequences of the separate and combined influence of Cu^{2+} (0.001, 0.01, and 0.1 mg/L) and a low-frequency electromagnetic field (50 Hz, 10 μ T) on roach *Rutilus rutilus* (L.) embryos have been studied. The treatments led to changes in the size-mass parameters, the activity of glycosidases (sucrase, maltase, amylolytic activity) and the kinetic characteristics of maltose hydrolysis in the intestines of underyearlings exposed as embryos. Increased body weight, body length, and intestine length were revealed in fish exposed to the electromagnetic field and the combined treatment of electromagnetic field and Cu^{2+} ions. Compared with the control, the activities of sucrase and maltase were higher while the amylolytic activity was lower in roach exposed to different combinations of studied impacts. The electromagnetic field compensated the inhibitory influence of Cu^{2+} on amylolytic and maltase activity. The values of the Michaelis constant ($K_{\rm m}$) of maltose hydrolysis in the intestines of underyearlings exposed to studied impacts exceeded those in the control. This result indicates a decreasing in the enzyme affinity for the substrate probably caused by the separate and combined influence of Cu^{2+} and the electromagnetic field on the roach during early development. The results are important for the assessing of environmental risks in industrial areas.

Keywords: roach, embryogenesis, electromagnetic field, Cu, digestion, glycosidases, sucrase, maltase, amylolytic activity

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

УЛК 597:612.017

ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ ИНТЕГРАЛЬНОГО ИНДЕКСА ДЛЯ ОЦЕНКИ ДЕСТАБИЛИЗАЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ В ИММУННОЙ СИСТЕМЕ РЫБ

© 2021 г. В. Р. Микряков¹, В. Г. Терещенко^{1, *}, Д. В. Микряков¹

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

*e-mail: tervlad@ibiw.ru

Поступила в редакцию 06.09.2019 г. После доработки 02.10.2020 г. Принята к публикации 30.11.2020 г.

Обобщен опыт применения интегрального индекса структуры лейкоцитов для анализа реакции иммунной системы рыб на различные стресс факторы. Получена новая информация о характере ответа клеточного звена иммунной системы на воздействие фенола, нафталина, солей тяжелых металлов, дихлофоса, аналога кортизона и лигулеза. Предложенные и апробированные индексы позволяют подойти к решению вопроса о структуре лейкоцитов в норме и о характере дестабилизационных процессов, происходящих в иммунной системе рыб при нарушающих воздействиях.

Ключевые слова: рыбы, иммунитет, лейкоциты, интегральный индекс

DOI: 10.31857/S0320965221030104

ВВЕДЕНИЕ

Иммунная система рыб на воздействие различных по природе и происхождению биотических и абиотических факторов реагирует нарушением структурно-функционального гомеостаза. Это приводит к нарушению функции защиты организма от чужеродных тел. Одна из основных структур, обеспечивающих защиту организма от всего "чужого" и видоизмененных антигенов своего. – лейкоциты во всем многообразии их форм. Состав и структура лейкоцитов в онтогенезе рыб в разные периоды годового цикла и под влиянием возмущающих факторов существенно изменяется. Исследованию изменения состава и структуры лейкоцитов у рыб в настоящее время придается огромное значение (Ellis, 1977; Иванова, 1983; Головина, Тромбицкий, 1989; Zapata et al., 1996; Микряков, 2004; Mazur, Pronin, 2006; Van Muiswinkel, Vervoorn-Van Der Wal, 2006; Моисеенко, 2009; Saglam, Yonar, 2009; Yakhnenko, Klimenlov, 2009; Микряков и др., 2013; Изергина и др., 2014; Abdullaeva et al., 2015; Zebral et al., 2015; Королева, 2016; Dezfuli et al., 2016; Басова, 2017; Головина, 2018; Samaï et al., 2018; Ahmed, Sheikh, 2019 и др.).

Для оценки влияния патологий различной природы на иммунный статус в клинической иммунологии в качестве индикаторного теста используется лейкограмма (Кудрявцев, Кудрявцева, 1974; Лебедев, Понякина, 1990). При изучении изменений в лейкоцитарной формуле анализируют большой объем информации. Задача усложня-

ется при сравнительном изучении динамики ответа иммунной системы на действие нескольких негативных воздействий. Использование интегральных индексов позволяет сконцентрировать информацию об изменениях в лейкоцитарной формуле при воздействии на рыб разных по природе возмущающих факторов и получить наглядный способ представления о характере реагирования иммунной системы на дестабилизирующие факторы. Классические методы получили дальнейшее развитие благодаря подходам, основанным на свертке обширной информации в интегральный индекс, на более наглядном представлении результатов исследования о происходящих изменениях в биологических системах и применении разработок других наук.

Цель работы — обобщить опыт применения интегральных индексов структуры лейкоцитов, позволяющих более эффективно решать различные теоретические и практические задачи в иммунологии рыб на основе классических методов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для исследования послужили литературные данные о результатах экспериментов по изучения влияния фенола, нафталина, дихлофоса, солей тяжелых металлов (ионы меди, ртути и кадмия), гормона и лигулеза на состав лейкоцитов периферической крови рыб.

Эксперименты по действию на иммунную систему фенола и нафталина проводили на годовиках обыкновенного карася Carassius carassius (L.). Концентрация фенола была 3 мг/л, нафталина 10 мг/л (Балабанова, Микряков, 2002). Влияние солей тяжелых металлов изучали на сеголетках (2 мес) сибирского осетра из р. Лена Acipenser baerii Brandt, в качестве токсических факторов использовали растворы солей меди в концентрации 0.015, ртути -0.003, кадмия -0.03 мг/л (Микряков, Лапирова, 1997). Опыты по влиянию дихлофоса и нафталина проводили на сеголетках мозамбикской тиляпии Oreochromis mossambicus (Peters). Концентрация дихлофоса достигала 0.46 мг/л, нафталина 1.5 мг/л. Экспозиция в токсиканте в последнем эксперименте была 60 сут. последующие 60 сут рыб содержали в чистой воде (Балабанова, Степанова, 2000). Во всех экспериментах контролем служили особи, находившиеся в воде без добавления токсиканта.

Влияние гормона дексаметазон-фосфата (аналог кортизона) изучали на двухлетках золотого карася *Carassius carassius* (L.). Обработку рыб гормоном проводили путем парентеральных инъекций в дозе 0.2 мл (0.8 мг) на одну особь (Микряков, 2004).

О влиянии инвазии Ligula intestinalis (Cestoda, Pseudophylidea) на клетки иммунной системы рыб судили по данным анализа состава лейкоцитов в крови, головной почке и селезенке инвазированных и неинвазированных трех- и четырехлеток лещей Abramis brama (L.) Рыбинского водохранилища. Инвазированных рыб в зависимости от интенсивности заражения и стадии развития червей на фазе плероцеркоида условно разделяли на две группы: в первой группе были рыбы, имеющие в теле одного паразита с длинной тела лигулы ≤ 10 см и не достигших инвазивной стадии, во второй — с большим числом лигулид (до 10 экз.) и размерами ≥ 10 см (Микряков и др., 2009).

Интегральный индекс. Нередко в длительных опытах воздействия различных стресс-факторов при описании изменений в лейкоцитарной формуле приходится сравнивать между собою материал многих таблиц, что затрудняет анализ. Свертка обширной информации в интегральный индекс позволяет наглядно представить динамику ответа иммунной системы, оценить силу влияния нарушающих факторов, анализировать одновременно действие различных стресс-факторов в сравнительном аспекте, представить все изменения на одном графике. Отыскать интегральный индекс, описывающий изменение, происходящее в биологической системе, непросто. Необходимо, чтобы он имел биологический смысл, а каждый анализируемый параметр входил в него составной частью. По существу, задача поиска интегрального индекса сводится к задаче снижения

размерности исходных количественных данных, которая решается различными методами. В частности, на основе применения метода главных компонент, множественной регрессии и т.д. (Шитиков и др., 2003).

Если рассмотреть состояние здоровья особи или популяции рыб, то одна из важных характеристик, отражающая функционирование их иммунной системы, – лейкоцитарная формула. Рыбы на воздействие различных стресс-факторов реагируют изменением структурного разнообразия, количественных характеристик отдельных типов лейкоцитов и соотношением между ними. Изменения в лейкоцитарной формуле белой крови, почек или селезенке могут затрагивать как число форм лейкоцитов, так и их относительное обилие. С количественной точки зрения эта задача сходна с задачей отыскания разнообразия сообщества животных или растений. Для этого в синэкологии широко применяется интегральный индекс биологического разнообразия. Концентрируя информацию о видовой структуре сообщества, он позволяет выявить общую тенденцию развития системы. Таким образом, для описания изменения в лейкоцитарной формуле, т.е. в структуре лейкоцитов, предлагается использовать индекс разнообразия, основанный на функции Шеннона (Pielou, 1966; Джиллер, 1988; Терещенко и др., 1994):

$$H = -\sum_{i=1}^{N} (n_i/N) \times log_2(n_i/N), \qquad (1)$$

где $n_{\rm i}$ — численность і-й формы лейкоцитов, N — суммарная численность лейкоцитов всех форм.

В дальнейшем под понятием "структура лейкоцитов" будет подразумеваться индекс, который зависит от числа форм лейкоцитов и их относительного обилия. Смысл функции Шеннона заключается в оценке неопределенности структуры лейкоцитов, т.е. неопределенности вероятности встречи той или иной формы лейкоцитов. При равной доле всех форм иммунная система по структуре полностью дезорганизована, а ее неопределенность максимальна и равна логарифму числа форм. Если некоторые формы лейкоцитов становятся доминантными, то закон равных вероятностей нарушается, увеличивается структурная организация системы, а неопределенность структуры снижается. Если требуется анализировать филогенетические изменения в крови рыб, когда изменяется и количество форм лейкоцитов, удобнее работать с относительным показателем "относительная организация" (R), зависящим в основном от доли различных форм (Антомонов, 1977):

$$R = 1 - H/\log_2 N. \tag{2}$$

Для детерминированной системы, состоящей из одной доминирующей формы лейкоцитов, этот показатель приближается к единице. Для

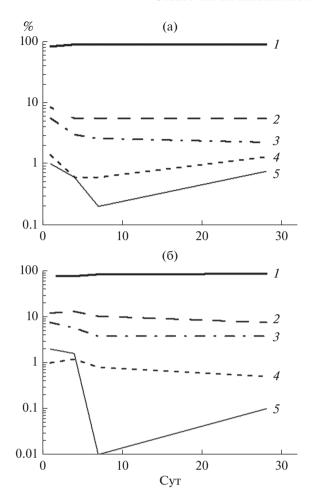


Рис. 1. Динамика относительного обилия (%) различных форм лейкоцитов крови карпа в контроле (а) и при воздействии фенола (б): I — лимфоциты, 2 — нейтрофилы, 3 — моноциты, 4 — эозинофилы, 5 — бластные формы.

полностью дезорганизованной, т.е. при равном вкладе всех форм лейкоцитов, показатель равен нулю.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Воздействие фенола и нафталина. Стандартными методами исследования выявлены изменения в соотношении отдельных типов клеток: лимфоцитов, нейтрофилов, моноцитов, эозинофилов и бластных форм. На 4-е сут после начала воздействия фенола наблюдали достоверные различия при уровне значимости p < 0.05 в доле лимфоцитов, нейтрофилов и моноцитов, по сравнению с контролем, на 7-е сут — только лимфоцитов и нейтрофилов (Микряков и др., 2002). Следовательно, анализ изменений в численности различных форм лейкоцитов при действии фенола позволяет только констатировать различие в лейкоцитарной формуле контрольных и опытных рыб на 4-е сут экспери-

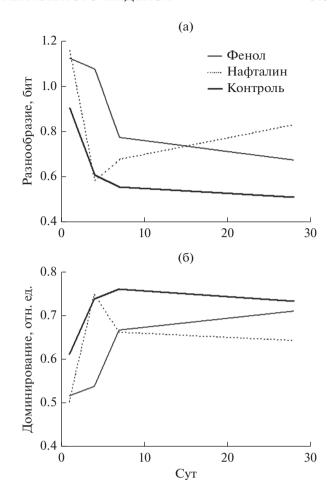


Рис. 2. (по: Микряков и др., 2002) Динамика индексов разнообразия (а) и относительной организации (б) состава лейкоцитов белой крови карася при воздействии фенола и нафталина.

мента. Описанные выше изменения показаны графически на рис. 1.

Интегральные индексы структуры лейкоцитов наглядно демонстрируют то, что реакция рыб на воздействие фенола во время всего опыта отличалась от таковой контроля (рис. 2). На 28-е сут структура лейкоцитов белой крови опытных рыб приближалась к таковой контрольных рыб. При воздействии же нафталина структура лейкоцитов крови опытных и контрольных рыб различалась. Таким образом, применение интегральных индексов позволило количественно оценить силу влияния различных нарушающих воздействий, визуализировать происходящие в иммунной системе изменения и получить новые результаты по сравнению с ранее применяемыми методами исследования.

Действие солей тяжелых металлов. Установлено, что под воздействием ионов ртути доля лимфоцитов в начале опытов достоверно снижалась, а по истечению двух недель достигла близких к

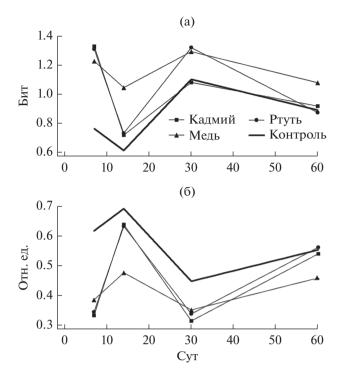


Рис. 3. Динамика индексов разнообразия (а) и относительной организации (б) состава лейкоцитов крови ленского осетра при воздействии солей тяжелых металлов.

контрольному уровню значений. Кроме того, отмечено увеличение содержания нейтрофилов и эозинофилов у опытных рыб по сравнению с контрольными. При изучении влияния ионов кадмия выявлены сходные по характеру и направленности клеточные перестройки. Однако, интенсивность отклонения содержания нейтрофилов были менее выраженными. В присутствии же ионов меди на первых двух этапах эксперимента доля лимфоцитов снижалась при увеличении нейтрофилов и эозинофилов.

Применение интегральных индексов подтвердило ранее сделанные выводы и позволило получить новые. Разнообразие и относительная организация структуры лейкоцитов опытных рыб к концу эксперимента приближались к состоянию контрольных рыб (рис. 3). Кроме того, обнаружены чередующиеся периоды уменьшения и увеличения ("дестабилизации"-"нормализации"-"дестабилизации") различий отдельных форм лейкоцитов между контрольными и опытными рыбами. При действии ионов меди структура лейкоцитов опытных рыб и через 60 сут не приблизилась к структуре контрольных рыб. При действии солей ртути и кадмия отмечено уменьшение различий в состоянии лейкоцитов контрольных и опытных рыб (рис. 3).

Действие дихлофоса и нафталина. Установлено, что экспозиция рыб в растворе нафталина не

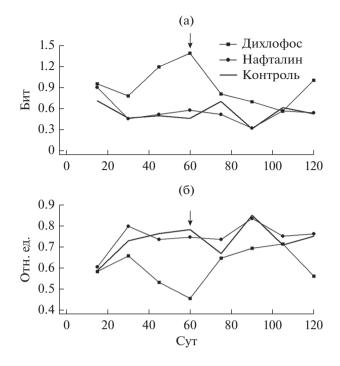


Рис. 4. Динамика индексов разнообразия (а) и относительной организации (б) состава лейкоцитов крови тиляпии при воздействии дихлофоса и нафталина. Стрелкой указано время перемещения рыб в чистую воду.

вызвала достоверных количественных изменений в численности и соотношении различных клеток периферической крови. При действии дихлофоса на 30-е сут эксперимента обнаружены изменения в составе клеток белой крови, а через 45 сут достоверно снизилось количество лимфоцитов и достоверно увеличилось количество моноцитов и нейтрофилов. Динамика интегральных показателей отражает описанные выше перестройки в структуре лейкоцитов крови (Степанова, Терещенко, 2001). При действии дихлофоса структура лейкоцитов больше отличается от структуры контрольных рыб по сравнению с действием нафталина (рис. 4). Более того, в ходе всего эксперимента отмечено увеличение различий по сравнению с контрольными рыбами. После помещения рыб в чистую воду наблюдалось уменьшение различий в структуре лейкоцитов опытных и контрольных рыб. При действии же нафталина различия в структуре лейкоцитов контрольных и опытных рыб невелики.

Действие инъекции гормона. На введение дексаметазона караси реагировали снижением количества лимфоцитов и повышением нейтрофилов и моноцитов. Максимальный размах изменений в составе лейкоцитов зарегистрирован через сутки после начала опыта. Начиная с 3-х сут эксперимента, происходило постепенное снижение разбалансированности состава лейкоцитов

между клетками опытных и контрольных рыб. К концу недели опытные и контрольные показатели имели небольшое различие, в последующие сроки наблюдения различия сглаживались.

Динамика индексов структуры лейкоцитов отражает описанные выше перестройки (рис. 5). В начале эксперимента отмечена максимальная дестабилизация в составе клеток иммунной системы рыб, которая исчезала через 2 нед. Изменения, происходящие в составе лейкоцитов после введения гормона носили более выраженный характер, чем у рыб в присутствии токсикантов, особенно в начале опыта.

Влияние лигулы. Данный анализ сложно провести в экспериментальных условиях. Однако можно накопить выборку рыб различной степени зараженности и взять информацию о лейкоцитарной формуле белой крови, головной почки и селезенки. У рыб на второй стадии лигулеза индексы "разнообразие" и "относительная организация" белой крови, головной почки и селезенки достоверно отличались от таковых у здоровых рыб. Наиболее достоверные различия получены при изучении селезенки рыб (рис. 6). Кроме того, максимальной на второй стадии болезни рыб оказалась и вариабельность интегральных индексов структуры лейкоцитов крови и головной почки (рис. 7).

Анализ согласованности реакции различных звеньев иммунной системы рыб на действие стрессфакторов. Информация о структуре лейкоцитов позволяет наглядно представить на одном графике реакцию двух или трех звеньев иммунной системы на действие стресс-факторов с помощью двух- или трехмерного параметрического фазового портрета. Таким образом, появляется возможность анализа согласованности реакций различных звеньев иммунной системы.

В экологии параметрический фазовый портрет применяется широко (Одум, 1975). При этом в качестве параметров могут быть взяты численность отдельных видов, продукция, биомасса и т.д. Если изменения рассматриваемых параметров идут однонаправленно и синхронно, то траектория движения такой системы на фазовом портрете будет идти против часовой стрелки, в противном случае — по часовой (Gilpin et al., 1982; Knut, 1997; Portrait et al., 1999). Рассмотрим взаимодействие различных звеньев иммунной системы рыб, в частности, периферической крови и селезенки. Для этого по одной из координат откладываем разнообразие структуры лейкоцитов белой крови, а по другой – селезенки. Возьмем для примера результаты влияния сублетальных концентраций дихлофоса на структуру лейкоцитов тиляпии. На 30-е сут эксперимента обнаружены изменения в составе клеток белой крови и селезенки. В селезенке появились макрофаги, и снизилось число миелоцитов, а в белой крови увеличилось число нейтрофи-

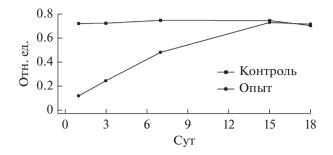


Рис. 5. Динамика индекса относительной организации состава лейкоцитов крови карася после инъекции гормона дексаметазон-фосфата.

лов. Через 45-е сут в селезенке и периферической крови отмечено достоверное снижение количества лимфоцитов и увеличение моноцитов (макрофагов) и нейтрофилов (Балабанова, Степанова, 2000). Динамика индексов структуры лейкоцитов отражает описанные выше перестройки (Степанова, Терещенко, 2001). В ходе всего эксперимента отмечалось увеличение различия между опытными и контрольными особями. После пересадки в чистую воду наблюдали уменьшение различий в структуре лейкоцитов опытных и контрольных рыб. Траектория движения иммунной системы на фазовом портрете представляет собой кривую типа "гистерезиса" (рис. 8). Траектория движения системы при действии токсиканта отличается от траектории в чистой воде. Это говорит о наличии сдвига в реакции белой крови и селезенки.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

На примере изучения влияния токсикантов на состав лейкоцитов периферической крови рыб показана принципиальная возможность применения интегральных индексов для исследования динамики дестабилизационных процессов, происходящих в иммунной системе. Какую же новую информацию дало применение интегральных индексов структуры лейкоцитов по сравнению с ранее полученными выводами?

Обычно результаты экспериментов по изучению содержания лейкоцитов при действии различных факторов среды представляют в виде таблицы. Поскольку опыты проводят на нескольких рыбах, то есть возможность сравнить по критерию Стьюдента обилие различных форм лейкоцитов в эксперименте и контроле. Что исследователи и делают, отметив в таблице звездочкой достоверные различия в соотношении форм лейкоцитов. Однако при длительных экспериментах, в которых изучают влияние разных токсикантов, оперирование большим массивом информации становится затруднительным. Свернутая же информация в виде интегральных индексов структуры лейкоцитов

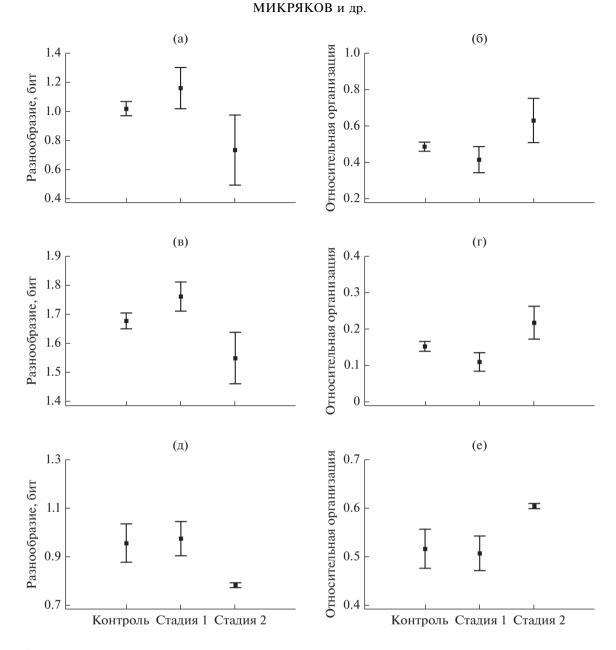


Рис. 6. Динамика индексов разнообразия (а, в, д) и относительной организации (б, г, е) состава лейкоцитов крови (а, б), головной почки (в, г) и селезенки (д, е) леща с различной степенью зараженности лигулой.

позволяет наглядно представить ответ иммунной и кроветворной систем в виде графиков. Таким образом, использование количественных показателей лейкоцитов упрощает оперирование большим объемом информации, полученной в результате длительных экспериментов, и позволяет проводить сравнение реакции рыб при действии нескольких факторов.

Если анализировать только динамику относительной численности различных форм лейкоцитов при воздействии фенола (рис. 1), то можно сказать, что определенные изменения в соотношении форм лейкоцитов у опытных рыб по сравнению с контролем произошли на 4-е сут эксперимента. Свернутая информация об их относительной численности показала, что на протяжении всего периода исследования наблюдали различия в структуре лейкоцитов опытных и контрольных рыб, причем со временем при действии фенола происходило монотонное уменьшение этого различия, а при действии нафталина – нет. Таким образом, с одной стороны, применение интегральных индексов дает более наглядный и чувствительный метод оценки различия состояния лейкоцитов, с другой - позволяет получить дополнительную информацию об относительной силе воздействия и характере реагирования клеток иммунной системы. Кроме того, даже у контроль-

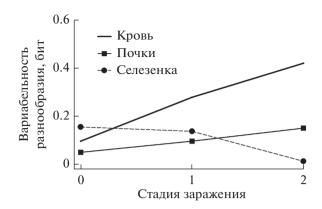


Рис. 7. Вариабельность индекса разнообразия (бит) структуры лейкоцитов крови, головной почки и селезенки леща с различной степенью зараженности лигулой.

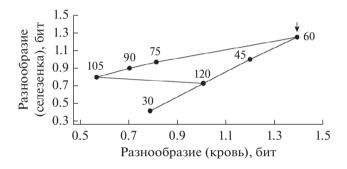


Рис. 8. Параметрический фазовый портрет изменения структуры лейкоцитов белой крови и РЛТ селезенки тиляпии при действии дихлофоса. Цифры у точек — время (сут) после начала эксперимента. Стрелка — время помещения рыб в чистую воду.

ных рыб в течение эксперимента в составе клеток белой крови происходили определенные изменения (рис. 2). В первую неделю наблюдался рост индекса относительной организации и уменьшение индекса разнообразия, в дальнейшем отмечалась стабилизация обоих индексов структуры лейкоцитов. Возможно, это связано со стрессорной реакцией, обусловленной пересадкой рыб в аквариумы, и изменением условий содержания.

Следует отметить, что оба предложенных индекса дают сходную информацию, поэтому в исследованиях можно ограничиться только одним. В случаях, когда количество форм лейкоцитов не изменяется, достаточно анализировать только индекс "относительная организация" структуры лейкоцитов или доминирования. В случаях, когда идет изменение и в количестве форм лейкоцитов, индекс "разнообразие" структуры лейкоцитов даст дополнительную информацию о состоянии кроветворной и иммунной систем. Особый интерес представляет неожиданный вывод, что наибольшая разбалансировка в структуре клеток иммунной системы рыб к концу опыта наблюдалась при действии нафталина, а не фенола. Ранее на основании проведенных экспериментов был сделан противоположный вывод (Балабанова, Микряков, 2002). Вероятно, это связано с особенностями иммунотоксического воздействия на организм. Нафталин воздействует, главным образом, на компоненты крови и нейросекреторные органы (Di Michele, Taylor, 1978), тогда как фенол опосредованно влияет на иммунную систему рыб (Гончаров, Микряков, 1970). Это ставит задачу более тщательного анализа действия фенола и нафталина на структурно-функциональное состояние кроветворной и иммунной систем рыб, постановки дополнительных экспериментов и дальнейшего осмысления полученных результатов. В качестве гипотезы, объясняющей полученные результаты, можно предположить, что полиароматические углеводороды вызывают необратимые изменения в регуляции лейкопоэтической функции и, как следствие, дезорганизацию структурного разнообразия лейкоцитов рыб.

Информация о структуре лейкоцитов, свернутая в число с помощью предложенных индексов, позволяет подойти к анализу взаимосвязанности различных звеньев иммунной системы. Теперь можно наглядно представить их реакцию на действие стресс-факторов с помощью параметрического фазового портрета. Следовательно, можно ставить задачи, которые было весьма затрудни-

тельно решать при оперировании только табличными данными.

Кроме того, полученные результаты позволяют более обоснованно подойти к планированию последующих экспериментов. Из анализа интегральных индексов видно, что даже у контрольных рыб в первую неделю происходят изменения в составе лейкоцитов. Поэтому в дальнейшем при решении многих задач, связанных с оценкой последствий токсических и других стресс-факторов на рыб, следует начинать отбор проб по истечении этого срока. Вместе с тем, для изучения природы равновесного состояния иммунной системы и ее динамики после недельной экспозиции рыб в экспериментальных условиях необходимо оперировать более дробными по времени данными о соотношении различных форм лейкоцитов.

Имеющиеся данные позволяют сделать предварительный вывод об изменении равновесного состояния (нормы) соотношения форм лейкоцитов крови рыб в связи с их систематическим положением. Для молоди карася и тиляпии "норма" индекса "относительная организация" структуры лейкоцитов соответствует значениям 0.7-0.75, для сибирского осетра -0.5-0.6. Для человека, судя по имеющимся данным (Сороко, 1984), -0.4.

Выводы. Предложены и апробированы интегральные индексы описания структуры лейкоцитов крови рыб (разнообразие и относительная организация), позволяющие визуализировать изменения в функционировании их иммунной системы в ответ на воздействие токсических факторов, и оперировать большим массивом информации при анализе произошедших изменений. Получена новая информация о характере ответа клеточного звена иммунной системы карася на воздействие фенола и нафталина и тиляпии – на воздействие дихлофоса и нафталина. Установлено, что при воздействии фенола к 28-м сут состояние клеток иммунной системы опытных рыб карася приближается к состоянию контрольных рыб, а при воздействии нафталина – нет. В экспериментах с мозамбикской тиляпией показано, что после помещения рыб, подвергшихся действию нафталина, в чистую воду сохраняются отличия в структуре лейкоцитов селезенки опытных рыб по сравнению с контрольными особями (Степанова, Терещенко, 2001), тогда как после действия дихлофоса состояние клеток иммунной системы опытных рыб при помещении в чистую воду приближается к состоянию, характерному для контрольных рыб. Получена новая информация о дистабилизационных процессах в иммунной системе молоди сибирского осетра в ответ на действие солей тяжелых металлов. Ионы меди вызывают большие изменения в структуре лейкоцитов белой крови осетра по сравнению с действием ионов ртути и кадмия. Кортикостероидные гормоны в организме рыб вызывают сходные с таковыми на токсиканты дестабилизационные процессы в составе лейкоцитов с той лишь разницей, что амплитуда колебаний между клетками после обработки гормонами была выражена сильнее, чем на токсические факторы, а изменения в картине крови наступали быстрее.

Идея свертки лейкоцитарной формулы в интегральный индекс, описывающий дестабилизационные изменения в иммунной системе рыб, принадлежит В.Р. Микрякову.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа была выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 18-016-0019618) и частично в рамках государственного задания (тема № AAAA-A18-118012690123-4, № AAAA-A18-118012690102-9).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- *Антомонов Ю.Т.* 1977. Моделирование биологических систем. Киев: Наукова думка.
- *Балабанова Л.В., Микряков В.Р.* 2002. Сравнительная характеристика действия нафталина и фенола на показатели белой крови карася *Carassius carassius* (L.) // Биология внутренних вод. № 2. С. 100.
- *Балабанова Л.В., Степанова В.М.* 2000. Хроническое действие нафталина и дихлофоса на иммунокомпетентные клетки мозамбикской тиляпии (*Oreochromis mossambicus* (Peters)) // Биол. внутр. вод. № 4. С. 146.
- Басова М.М. 2017. Лейкоцитарная формула морского ерша Scorpaena porcus как биомаркер антропогенного загрязнения прибрежных вод Черного моря // Вопр. ихтиол. Т. 57. № 3. С. 347. https://doi.org/10.7868/S004287521703002X
- Головина Н.А. 2018. Гематологические исследования и их использование для оценки здоровья рыб // Рыбоводство и рыб. хоз-во. № 5(148). С. 72.
- Головина Н.А., Тромбицкий И.Д. 1989. Гематология прудовых рыб. Кишинев: Штиинца.
- Гончаров Г.Д., Микряков В.Р. 1970. Влияние малых концентраций фенола на антителообразование у карпа (*Cyprinus carpio* L.) // Вопр. водной токсикол. Москва: Наука.
- Джиллер П. 1988. Структура сообществ и экологическая ниша. Москва: Мир. (*Giller P.S.* 1984. Community Structure and the Niche. London: Chapman and Hall).
- *Иванова Н.Т.* 1983. Атлас клеток крови рыб. Москва: Легк. и пищ. пром-сть.
- Изергина Е.Е., Изергин И.Л., Изергин Л.И. 2014. Атлас клеток крови лососевых рыб материкового побережья северной части Охотского моря. Магадан: Кордис.
- Королева И.М. 2016. Гематологические показатели сига обыкновенного *Coregonus lavaretus* L. в водоемах Кольского севера // Тр. Всерос. научно-исследо-

- вательского ин-та рыб. хоз-ва и океаногр. Т. 162. С. 36.
- *Кудрявцев А.А., Кудрявцева Л.А.* 1974. Клиническая гематология животных. Москва: Колос.
- *Лебедев К.А., Понякина И.Д.* 1990. Иммунограмма в клинической практике. Москва: Наука.
- Микряков Д.В. 2004. Влияние некоторых кортикостероидных гормонов на структуру и функцию иммунной системы рыб: Дис. ... канд. биол. наук. Москва.
- Микряков В.Р., Лапирова Т.Б. 1997. Влияние солей некоторых тяжелых металлов на картину белой крови молоди ленского осетра *Acipenser baeri* Brandt // Вопр. ихтиол. Т. 37. № 4. С. 538.
- Микряков В.Р., Терещенко В.Г., Микряков Д.В., Балабанова Л.В. 2002. Применение интегральных показателей структуры лейкоцитов для изучения реакции иммунной системы рыб на токсиканты // Биол. внутр. вод. № 4. С. 84.
- Микряков Д.В., Балабанова Л.В., Терещенко В.Г., Микряков В.Р. 2009. Влияние инвазии плероцеркоида Ligula intestinalis на состояние лимфомиелоидной ткани и на клеточное звено иммунной системы леща Abramis brama (L.) // Проблемы ихтиопатол. в нач. XXI в: Сб. науч. тр. Санкт-Петербург: ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 338. С. 120.
- Микряков В.Р., Гудков Д.И., Микряков Д.В. и др. 2013. Сравнительная характеристика состава лейкоцитов золотого карася *Carassius carassius* (Cyprinidae) из водоемов Чернобыльской зоны отчуждения и Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиол. Т. 53. № 6. С. 741. https://doi.org/10.7868/S0042875213060076
- Моисеенко Т.И. 2009. Водная экотоксикология: Теоретические и прикладные аспекты. Москва: Наука.
- *Одум Ю.* 1975. Основы экологии. Москва: Мир. (*Odum E.P.* 1971. Fundamentals of Ecology. Philadelphia: WB Saunders Company.)
- Сороко Е.М. 1984. Структурная гармония систем. Минск: Наука и техника.
- Степанова В.М., Терещенко В.Г. 2001. Динамика индекса разнообразия лейкоцитов мозамбикской тиляпии Oreochromis mosambicus (Peters) при хроническом действии нафталина, дихлофоса и кадмия // Проблемы биологии, химии, экологии и экологического образования. Ярославль: Ярославский гос. ун-т. С. 216.
- Терещенко В.Г., Терещенко Л.И., Сметанин М.М. 1994. Оценка различных индексов для выражения биологического разнообразия сообщества // Биоразнообразие: Степень таксономической изученности. Москва: Наука. С. 86.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. 2003. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: Ин-т экологии волжск. бассейна РАН.
- Abdullaeva N.M., Gabibov M.M., Asadulaeva P.A., Ramazanova M.G. 2015. Analysis of the leokogram of sturgeons (Acipenser baerii (Brandt) and A. gueldenstaedtii (Brandt)) grown in artificial reservoirs // Inl. Wat. Biol. V. 8. № 4. P. 421.
 - https://doi.org/10.1134/S1995082915040033

- Ahmed I., Sheikh Z.A. 2019. Hematological and serum biochemical parameters of five freshwater snow trout fish species from river Jhelum of Kashmir Himalaya, India // Comp. Clin. Pathol. V. 28. № 3. P. 771. https://doi.org/10.1007/s00580-019-02909-y
- Dezfuli B.S., Giari L., Bosi G. et al. 2016. Fish innate immunity against intestinal helminths // Fish Shellfish Immunol. V. 50. P. 274. https://doi.org/10.1016/j.fsi.2016.02.002
- *Di Michele Z., Taylor M.Y.* 1978. Histophathological and physiological responses of *Fundulus heteroclitus* to naphthalene exposure // J. Fish. Res. Board Canada. V. 35. № 8. P. 1060.
- Ellis A.E. 1977. The leucocytes of fish: a review // J. Fish. Biol. V. 11. № 5. P. 453. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1977.tb04140.x
- Gilpin M., Case T., Bender E.A. 1982. Counterintuitive oscillations in systems of competition and mutualism // Amer. Nat. V. 119. P. 584.
- Knut L. 1997. Defining and measuring species interactions in aquatic ecosystems // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 54. P. 1513.
 https://doi.org/10.1139/f97-058
- Mazur O.E., Pronin N.M. 2006. Parameters of the blood and immune system of Rutilus rutilus lacustris (Cypriniformes: Cyprinidae) during an invasion with pleurocercoids of Ligula intestinalis (Pseudophyllidae: Ligulidae) // J. Ichthyol. V. 46. № 5. P. 399. https://doi.org/10.1134/S0032945206050067
- Pielou E.C. 1966. Shannon's Formula as a Measure of Specific Diversity: Its Use and Misuse // Am. Nat. V. 100. № 914. P. 463.
- Portrait V., Gendron-Gaillard S., Cottenceau G., Pons A.M. 1999. Inhibition of pathogenic Salmonella interitidis growth mediated by Escherichia coli microcin J25 producing strains PDF // Can. J. Microbiol. V. 45. P. 988. https://doi.org/10.1139/w99-106
- Saglam N., Yonar M.E. 2009. Effects of sulfamerazine on selected haematological and immunological parameters in rainbow trout (*Onchorhynchus mykiss*, Walbaum, 1792) // Aquacult. Res. V. 40. № 4. P. 395. https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2008.02105.x
- Samaï H.C., Delahaut L., Jubréaux J. et al. 2018. Procedures for leukocytes isolation from lymphoid tissues and consequences on immune endpoints used to evaluate fish immune status: A case study on roach (*Rutilus rutilus*) // Fish Shellfish Immunol. V. 74. P. 190. https://doi.org/10.1016/j.fsi.2017.12.040
- Van Muiswinkel W., Vervoorn-Van Der Wal B. 2006. The immune system of fish // Fish Dis. Disord. V. 1. P. 678.
- Yakhnenko V.M., Klimenlov I.V. 2009. Specific features of blood cell composition and structure in fishes from the pelagial and coastal zones of lake Baikal // Biol. Bul. V. 36. № 1. P. 37. https://doi.org/10.1134/S1062359009010063
- *Zapata A.G., Chiba A., Varas A.* 1996. Cells and tissues of the immune system of fish. London: Acad. Press.
- Zebral Y.D., Zafalon-Silva B., Mascarenhas M.W., Robaldo R.B. 2015. Leucocyte profile and growth rates as indicators of crowdingstress in pejerrey fingerlings (Odontesthes bonariensis) // Aquacut. Res. V. 46. P. 2270.
 - https://doi.org/10.1111/are.12384

The Experience of Using the Integral Index to Assess the Destabilization Processes in the Immune System of Fish

V. R. Mikryakov¹, V. G. Tereshchenko^{1, *}, and D. V. Mikryakov¹

¹Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia *e-mail: tervlad@ibiw.ru

The experience of using the integral index of the structure of leukocytes to analyze the response of the immune system of fish to various stress factors is summarized. New information was obtained on the nature of the response of the cellular component of the immune system of fish to the effects of phenol, naphthalene, salts of heavy metals, dichlorvos, an analogue of cortisone, and ligulosis. The proposed and tested indices allow us to approach the question of the structure of white blood cells in the norm and the nature of the destabilization processes that occur in the immune system of fish under disturbing influences.

Keywords: fish, immunity, leukocyte, integral index