СОДЕРЖАНИЕ

Номер 1, 2022

Структура и функционирование водных экосистем

Функциональная классификация фитопланктона и микробиологические параметры для оценки состояния прибрежных вод Южного Байкала

Д. В. Малашенков, И. В. Мошарова, В. В. Ильинский, С. А. Мошаров 3

Водная флора и фауна

Филогеография куринского усача *Barbus cyri* De Filippi (Cyprinidae) по данным мтДНК

А. А. Гандлин, Б. Джапошвили, Г. Эпиташвили, Н. Дж. Мустафаев, А. Р. Рубенян, Б. А. Лёвин 14

Биология, морфология и систематика гидробионтов

Основные морфометрические вариации среди индийских больших карпов

А. К. Двиведи 26

Ethmolaimus gracilis sp. n. (Nematoda, Chromadorida) из оз. Байкал

Т. В. Наумова, В. Г. Гагарин 27

Фенетическая радиация особей генерализованной формы крупных африканских усачей комплекса *Barbus intermedius* в оз. Тана (Эфиопия)

А. Н. Мироновский 33

Фитопланктон, фитобентос, фитоперифитон

Разнообразие фитопланктона и экологические факторы в водоеме, связанном с морем, центральной части штата Керала (Индия)

П. В. Дивья, М. Г. Санилкумар 45

Зоопланктон, зообентос, зооперифитон

Хищники как агенты контроля численности личинок комаров в микроводоемах (Обзор)

Д. Д. Виноградов, А. Ю. Синев, А. В. Тиунов 46

Ихтиология

Видовой состав и особенности биологии рыб термоминеральных источников арктической р. Гильмимливеем (Восточная Чукотка)

А. В. Шестаков, С. И. Грунин 63

Современные сведения по биологии сахалинского осетра *Acipenser mikadoi* (Acipenseridae, Acipenseriformes) (Обзор)

Е. В. Микодина, Г. И. Рубан 71

Изучение личинок и молоди мигрирующих рыб вдоль продольного профиля реки с помощью безопасного полевого отбора проб экологической ДНК

Ф. Араниси, Т. Танака 82

Водная токсикология

Токсичность донных отложений Рыбинского водохранилища по многолетним данным биотестирования. Сообщение 2. Тератологические исследования

И. И. Томилина, Л. П. Гребенюк, Р. А. Ложкина 84

Краткие сообщения

Подтверждение суждения о повышенной устойчивости палеолимнических беспозвоночных к антропогенному загрязнению воды

А. В. Макрушин, Е. В. Кузьмин, Е. А. Соколова, А. С. Васильев, Э. В. Гарин 96

Экзотические виды рыб в бассейне оз. Балхаш (Казахстан)

Н. Ш. Мамилов, Т. Г. Конысбаев, А. И. Беляев, Е. Д. Васильева 101

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 1, с. 3–13

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

УДК 574.583:556.115

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ФИТОПЛАНКТОНА И МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ДЛЯ ОЦЕНКИ СОСТОЯНИЯ ПРИБРЕЖНЫХ ВОД ЮЖНОГО БАЙКАЛА

© 2022 г. Д. В. Малашенков[a], *, И. В. Мошарова[b], В. В. Ильинский[a], С. А. Мошаров[b]

[a] *Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия*

[b] *Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук, Москва, Россия*

**e-mail: dvmalashenkov@gmail.com*

Поступила в редакцию 28.01.2021 г.
После доработки 17.02.2021 г.
Принята к публикации 17.03.2021 г.

На основании исследований структуры фитопланктона и количественных микробиологических параметров дана оценка экологического состояния прибрежных вод южного участка оз. Байкал в июне 2017 г. Выявлено 19 функциональных групп, пять из которых играли основную роль: Z (пикопланктонные цианобактерии из олиготрофных озер), L_O (динофлагелляты и цианобактерии, характерные для мезотрофных озер в летний период), X1 (виды, типичные для богатых биогенами мелководных озер), MP (тихо- и меропланктонные организмы, в основном диатомеи), E (фитофлагелляты, типичные для олиготрофных водоемов). Значения индекса сообщества Q, полученного на основании данных о структуре фитопланктона, указывали на “отличный” экологический статус озера. По данным о содержании хлорофилла *a* и микробиологическим параметрам воды южной части оз. Байкал охарактеризованы как олиготрофные и олигосапробные. Тем не менее, на станциях в районе мыса Шаманский и г. Байкальск наблюдали тенденцию к мезотрофному и β-мезосапробному статусу. Отсутствие корреляционных связей между параметрами, характеризующими уровень развития фито- и бактериопланктона, также может свидетельствовать в пользу олиготрофного статуса прибрежных вод южной части оз. Байкал.

Ключевые слова: Южный Байкал, прибрежные воды, фитопланктон, функциональные группы, бактериопланктон, общая численность бактерий, хлорофилл *a*, феофитин

DOI: 10.31857/S0320965222010089

ВВЕДЕНИЕ

Озеро Байкал – крупнейший континентальный водоем в мире, находящийся под защитой ЮНЕСКО как объект Всемирного наследия. В настоящее время основные экологические проблемы озера связаны с эвтрофикацией прибрежных вод (Бондаренко, Логачева, 2016; Izmest’eva et al., 2016; Kobanova et al., 2016; Khodzher et al., 2017). Известно, что антропогенному воздействию в наибольшей степени подвержена именно южная часть озера. Это связано с высокой рекреационной нагрузкой и влиянием ранее накопленных отходов Байкальского целлюлозно-бумажного комбината (Афонина и др., 2015).

Известно, что прибрежные озерные воды наиболее уязвимы к антропогенному воздействию, поскольку именно в литоральных зонах крупных древних озер формируется наибольшее видовое разнообразие планктонных и бентосных сообществ (Timoshkin et al., 2016). Фито- и бактериопланктон считаются наиболее чувствительными индикаторами состояния окружающей среды, поскольку быстро реагируют на ее изменения (Reynolds, 2006; Bellinger, Sigee, 2015). Состояние этих групп организмов часто отражают экологическую ситуацию в водоеме (Crossetti, Bicudo, 2008).

В современных исследованиях широко используется экосистемный подход, при котором оценивают состав и структурные показатели продуцентов (функциональные группы фитопланктона, индекс сообщества, физиологическое состояние), а также количественные характеристики организмов-редуцентов (в основном гетеротрофного бакте-

Сокращения: ОЧБ – общая численность бактерий, ФГ – функциональные группы, Хл *a* – хлорофилл *a*, Z – пикопланктонные цианобактерии из олиготрофных озер, L_O – динофлагелляты и цианобактерии, характерные для мезотрофных озер в летний период, X1 – виды, типичные для богатых биогенами мелководных озер, MP – тихо- и меропланктонные организмы, в основном диатомеи, E – фитофлагелляты, типичные для олиготрофных водоемов.

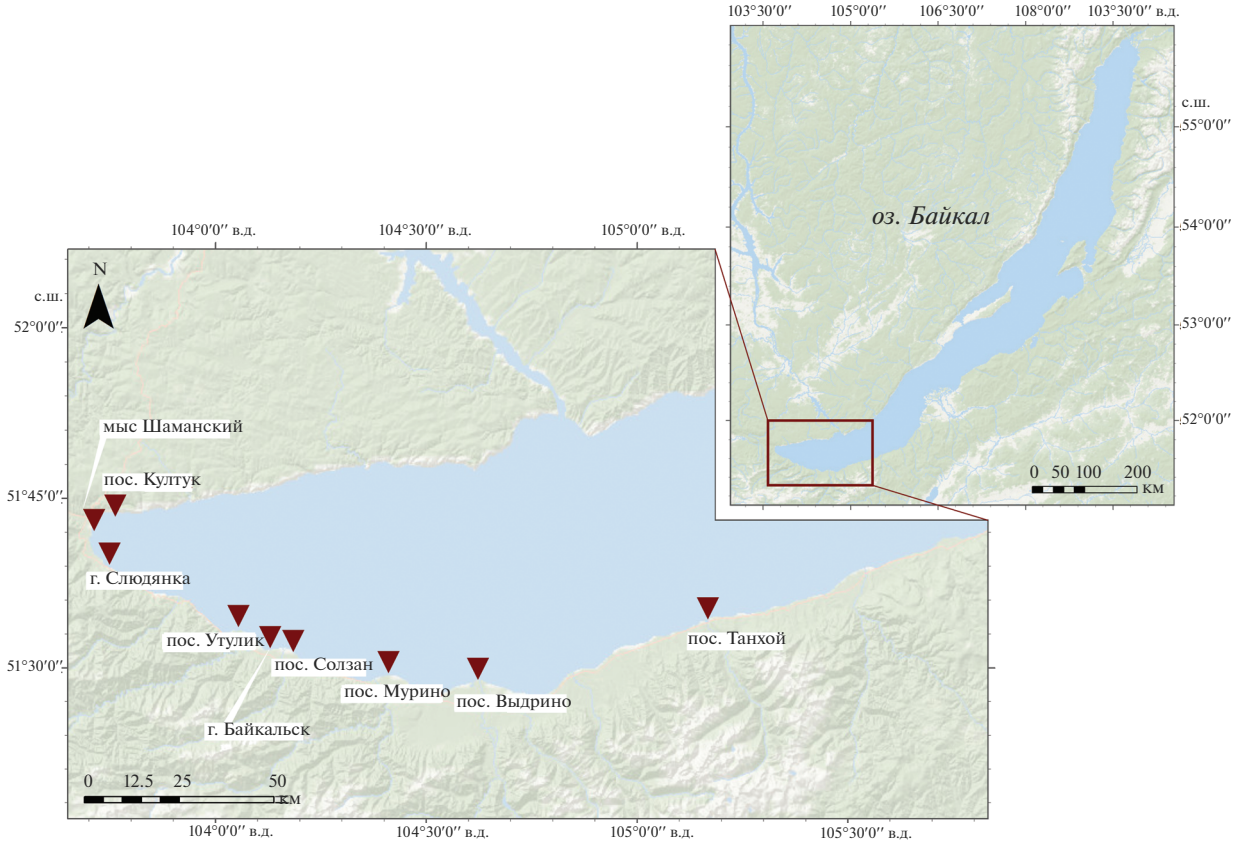

Рис. 1. Схема станций отбора проб в акватории Южного Байкала в июне 2017 г.

риопланктона) (Padisák et al., 2009; Cremona et al., 2014; Семенченко, Разлуцкий, 2017).

Цель работы – дать оценку состоянию прибрежных вод Южного Байкала, основанную на функциональной классификации фитопланктона и на микробиологических показателях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Отбор проб. Исследования проводили на девяти прибрежных станциях, расположенных вблизи населенных пунктов вдоль южной, наиболее плотно заселенной части оз. Байкал в период с 18 по 20 июня 2017 г. (рис. 1). Пробы отбирали на расстоянии 10 м (прибрежные станции, “прибрежье”) и 100 м от береговой линии озера (удаленные станции, “открытая вода”). Пробы для исследования фитопланктона и содержания Хл *a* и феофитина отбирали с глубины 0.5 м батометром Руттнера (объем 1 л). Пробы бактериопланктона отбирали с той же глубины батометром-бутылкой. Батометр-бутылка представляла собой предварительно простерилизованную склянку, закрытую притертой пробкой, и закрепленную с помощью хомута на металлической трубке длиной 1.5 м. Батометр погружали на заданную глубину и, удерживая его на этой глубине, выдергивали из склянки пробку с помощью лески, предварительно прикрепленной к пробке. После заполнения склянки водой батометр-бутылку извлекали и закрывали склянку стерильной пробкой. Фиксацию проб фито- и бактериопланктона осуществляли нейтрализованным формалином (конечная концентрация формальдегида – 4%).

Анализ проб фитопланктона. Пробы концентрировали общепринятым осадочным методом (Садчиков, 2003). Идентификацию и оценку численности фитопланктона проводили под микроскопом “Leica DM2500” (Leica Microsystems, Германия) с DIC-контрастом и рабочими увеличениями ×400, 630, 1000 с использованием программного обеспечения LAZ EZ (Leica Microsystems). Для подсчета численности клеток использовали счетные камеры с сеткой типа “Нажотта” объемом 0.05 мл; для каждой пробы просчитывали ≥3000 кл. (Садчиков, 2003). Для расчета биообъемов клеток фитопланктона использовали метод геометрического подобия (Hillebrand et al., 1999; Sun, Liu, 2003). Сумму биообъемов всех клеток конвертировали в общую биомассу, выраженную в мг/л.

Определение содержания хлорофилла *a* и феофитина. Пробы воды (300 мл) фильтровали через стекловолокнистые фильтры GF/F (Whatman®,

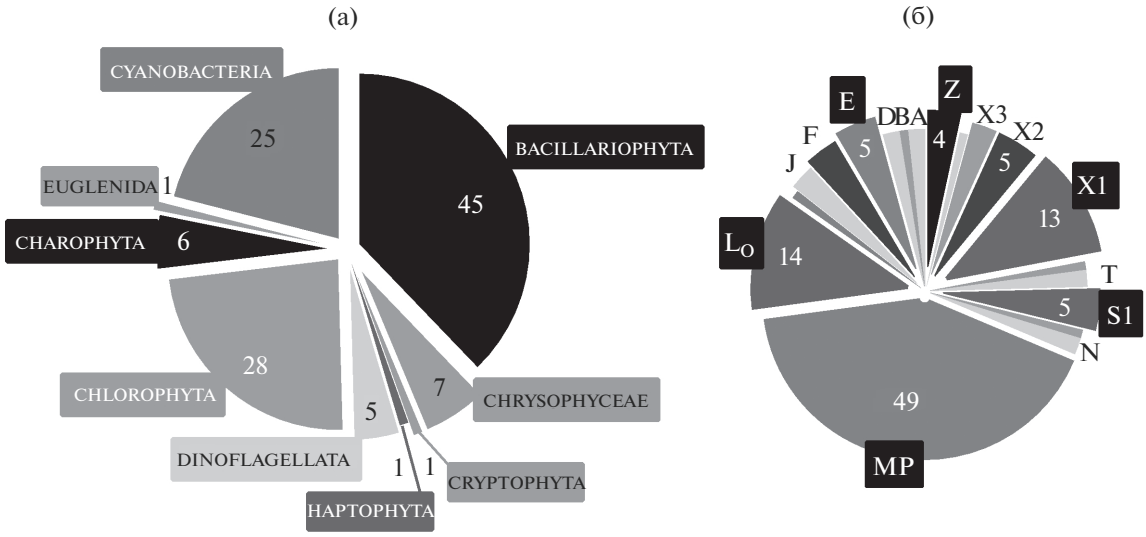

Рис. 2. Таксономический состав (а) и распределение видов по 19 ФГ (б) фитопланктона Южного Байкала в июне 2017 г. ■ – наиболее богатые видами ФГ (обозначения см. табл. 1).

MilliporeSigma, США) под вакуумом 0.2 атм., которые затем помещали в 90%-ный ацетон для получения экстрактов. Содержание Хл *a* и феофитина в экстракте определяли флуориметрически (UNESCO, 1994; Arar, Collins, 1997; Holm-Hansen et al., 2005).

Анализ проб бактериопланктона. Для учета общей численности бактерий применяли метод эпифлуоресцентной микроскопии с окраской бактериальных клеток водным раствором акридинового оранжевого (Практическая гидробиология..., 2006). Просчитывали ≥30 полей зрения на каждом фильтре, при этом суммарная численность просчитанных клеток была ≥400.

Обработка данных и статистический анализ. Идентифицированные и просчитанные виды фитопланктона объединяли в ФГ в соответствии с классификацией, предложенной (Reynolds et al., 2002) с дополнениями (Padisák et al., 2009). Численность и биомассу ФГ использовали для расчета фитопланктонного индекса Q (Padisák et al., 2006).

Индекс сапробности S (Sládeček, 1973) рассчитывали с помощью таблиц видов-индикаторов сапробности, составленных (Marvan et al., 2005). Для сравнения сообществ на разных участках вычислен индекс сходства Брея–Кертиса. По показателям Хл *a* рассчитывали индекс трофического состояния (TSI) (Carlson, 1977).

Для определения зависимостей между группами вычисляли коэффициенты корреляции Пирсона или Спирмена (исходя из полученных результатов теста Шапиро–Уилка о нормальности распределения выборки). Значимость различий между выборками определяли с помощью дисперсионного анализа (ANOVA) и критерия Краскела–Уоллиса, а также Т-критерия Уилкоксона для попарного сравнения выборок. Статистический анализ данных проводили с использованием программных пакетов PAST v. 4.02 (Hammer et al., 2001) и Statistica 10.0 (StatSoft, США). Значения средних величин представлены с указанием стандартной ошибки (±SE).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Фитопланктон. В период наблюдений в фитопланктоне Южного Байкала выявлено 119 видов, представляющих девять таксономических групп. Наибольшим видовым богатством характеризовались группы Bacillariophyta (45 видовых и внутривидовых таксонов), Chlorophyta (28) и Cyanobacteria (25); на долю других таксономических групп приходилось в сумме <18% общего числа идентифицированных видов (рис. 2а).

Среди идентифицированных видов фитопланктона отмечены представители 19 ФГ (краткое описание доминирующих ФГ дано в табл. 1). Функциональные группы фитопланктона объединяют в себе виды, характеризующиеся сходной физиологией, морфологией и экологией, имеющие сопоставимые потребности и оптимумы и, зачастую, сосуществующие в сообществе (Salmaso et al., 2015). Наибольшая доля видов относилась к группе **MP** (49 видов), представляющей тихо- и меропланктонные автотрофные организмы (в основном диатомеи), которые могут случайно попадать в фитопланктон из других сообществ (Padisák et al., 2009). Кроме того относительно высоким обилием отличалась группа $\mathbf{L_O}$

Таблица 1. Функциональные группы (ФГ) в фитопланктоне южной акватории оз. Байкал (июнь 2017 г.)

ФГ	Число видов	Описание	Доминирующие таксоны
E	5	Миксотрофные фитофлагелляты, типичные для бедных биогенами водоемов	*Dinobryon sociale, D. bavaricum*
F	4	Колонии зеленых водорослей, типичных для глубоко перемешанных мезо-эвтрофных озер	*Elakatothrix gelatinosa Oocystis* sp.
K	1	Колонии пикоцианобактерий, типичных для богатых биогенами вод	*Romeria* sp.
L_O	14	Динофлагелляты и некоторые колониальные цианобактерии, характерные для поверхностных вод мезотрофных озер в летний период	*Gymnodinium baicalense, Anathece minutissima, Cyanodictyon planctonicum*
MP	49	Тихо- и меропланктонные автотрофные организмы, которые могут случайно попадать в фитопланктон из других сообществ	Диатомеи из родов *Cymbella, Gomphonema, Amphora, Navicula* и др.
S1	5	Нитчатые цианобактерии, адаптированные к условиям низкой освещенности в перемешанных мутных водах	*Pseudanabaena minima, Planktolyngbya limnetica*
T	2	Виды (в основном нитчатые харовые и зеленые водоросли), характерные для глубокого хорошо перемешанного эпилимниона в летний период	*Mougeotia* sp.
X1	13	Виды, характерные для перемешанного слоя эв- и гиперэвтрофных мелководных озер	*Ankistrodesmus arcuatus, Monoraphidium contortum*
Y	1	Криптомонады и небольшие динофлагелляты, способные обитать в разнообразных средах при условии низкого пресса зоопланктона	*Cryptomonas* sp.
Z	4	Одноклеточные пикоцианобактерии, характерные для металимниона и верхнего гиполимниона олиготрофных озер	*Synechococcus* sp., *Cyanobium* sp., *Synechocystis* sp.

(14 видов), представленная динофлагеллятами и колониальными цианобактериями, типичными для поверхностных вод мезотрофных озер в летний период, и группа **X1** (13 видов), включающая организмы, характерные для перемешанного слоя эвтрофных мелководных озер (рис. 2б).

Наибольшая численность фитопланктона в пробах, отобранных в прибрежной зоне, отмечена на участке у пос. Мурино (рис. 3а), где по численности доминировала зеленая водоросль *Ankistrodesmus arcuatus* Korshikov (кодон X1), а также одноклеточные и колониальные пикоцианобактерии (кодон Z), наибольшая биомасса – в районе пос. Утулик, где отмечали массовое развитие диатомей из MP-группы, в частности видов рода *Cymbella*. На удалении от берега наибольшая численность и биомасса фитопланктона зарегистрирована в районе г. Байкальск (рис. 3б). Здесь наблюдали активное развитие хризофитовых из рода *Dinobryon* (в особенности *D. sociale* (Ehrenberg) Ehrenberg, кодон E), а также одноклеточных пикоцианобактерий. В целом, численность и биомасса фитопланктона были выше в прибрежных водах, чем на удалении от берега (Кращук и др., 2020). Более высокие показатели биомассы в прибрежье (в среднем в 2 раза) обусловлены бóльшим присутствием здесь крупноклеточных тихопланктонных диатомей.

В целом, и в прибрежной зоне, и на открытой воде основными организмами, формирующими численность фитопланктона, были цианобактерии из функциональных групп Z и L_O, а также зеленые водоросли из группы X1 (рис. 4а, 4б и рис. 4д, 4е). В то же время, на некоторых участках

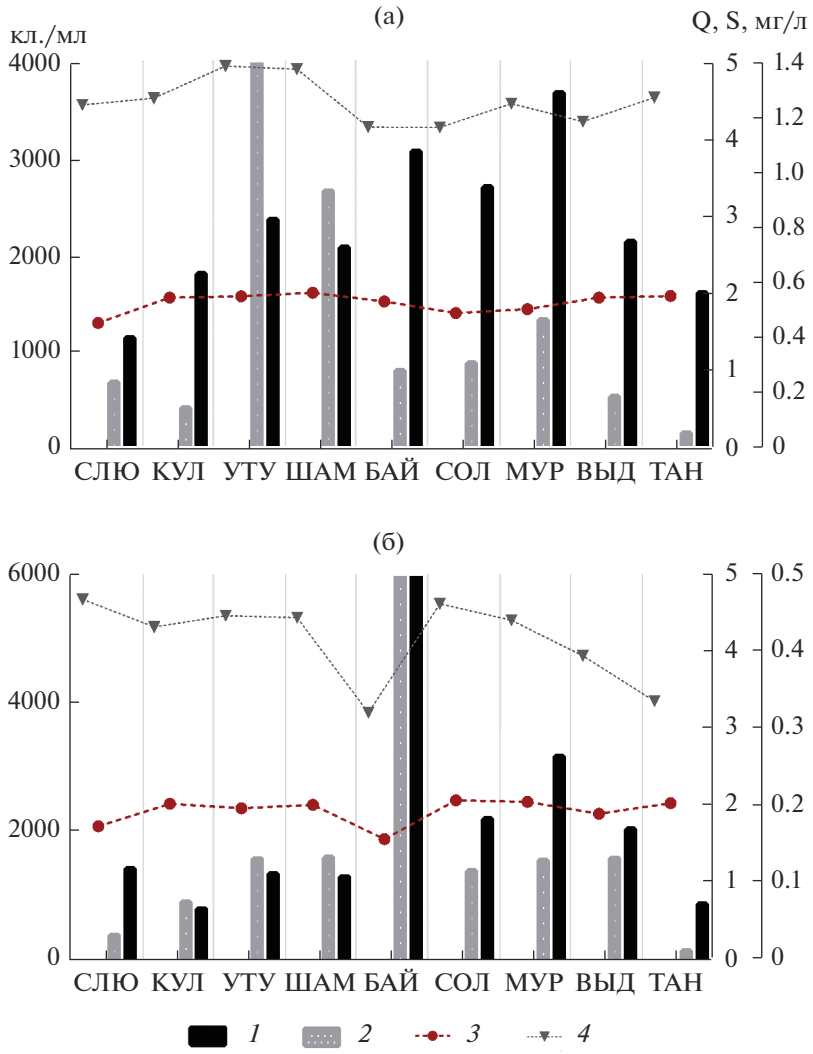

Рис. 3. Показатели общей численности (кл./мл) и биомассы (мг/л) фитопланктона, индекса сапробности S и фитопланктонного индекса Q в прибрежной зоне (а) и на удалении от берега (б) в южной части оз. Байкал. *1* – общая численность, *2* – общая биомасса, *3* – индекс сапробности S, *4* – фитопланктонный индекс Q. По оси абсцисс – станции: СЛЮ – г. Слюдянка, КУЛ – пос. Култук, УТУ – пос. Утулик, ШАМ – мыс Шаманский, БАЙ – г. Байкальск, СОЛ – пос. Солзан, МУР – пос. Мурино, ВЫД – пос. Выдрино, ТАН – пос. Танхой.

в прибрежной зоне заметный вклад в общую численность вносили диатомеи из группы MP, а на удалении от берега активнее развивались хризофитовые из группы E, типичные в бедных биогенами олиготрофных озерах. Основной вклад в биомассу на большинстве станций в прибрежной зоне вносили тихопланктонные диатомеи из группы MP. Кроме того, на станциях Култук, Солзан и Мурино относительно высокая биомасса отмечена для цианобактерий из группы L_O (рис. 4в, 4г). Биомасса фитопланктона на удаленных от берега станциях (Утулик, Шаманский, Солзан, Мурино) также формировалась в основном за счет диатомей из группы MP. На станциях Слюдянка и Байкальск доминирующее положение по биомассе занимали виды рода *Dinobryon* из группы E, на ст. Выдрино отмечена повышенная биомасса динофлагеллят *Gymnodinium baicalense* Antipova из группы L_O. На ст. Култук по биомассе доминировала нитчатая харовая водоросль cf. *Mougeotia* sp. из группы T, на ст. Танхой – криптофитовые рода *Cryptomonas* из группы Y (рис. 4ж, 4з).

Полученные результаты соотносятся с данными предыдущих лет по видовому составу фитопланктона оз. Байкал и по его основным ФГ в исследованный сезон (Reynolds, 2006; Поповская и др., 2015), в том числе со значительной ролью в этот период пикопланктонных цианобактерий из Z-группы (Nakano et al., 2003; Belykh et al., 2006; Белых и др., 2011), характерных для металимниона олиготрофных озер (Reynolds et al., 2002). Наши данные подтверждают результаты предыду-

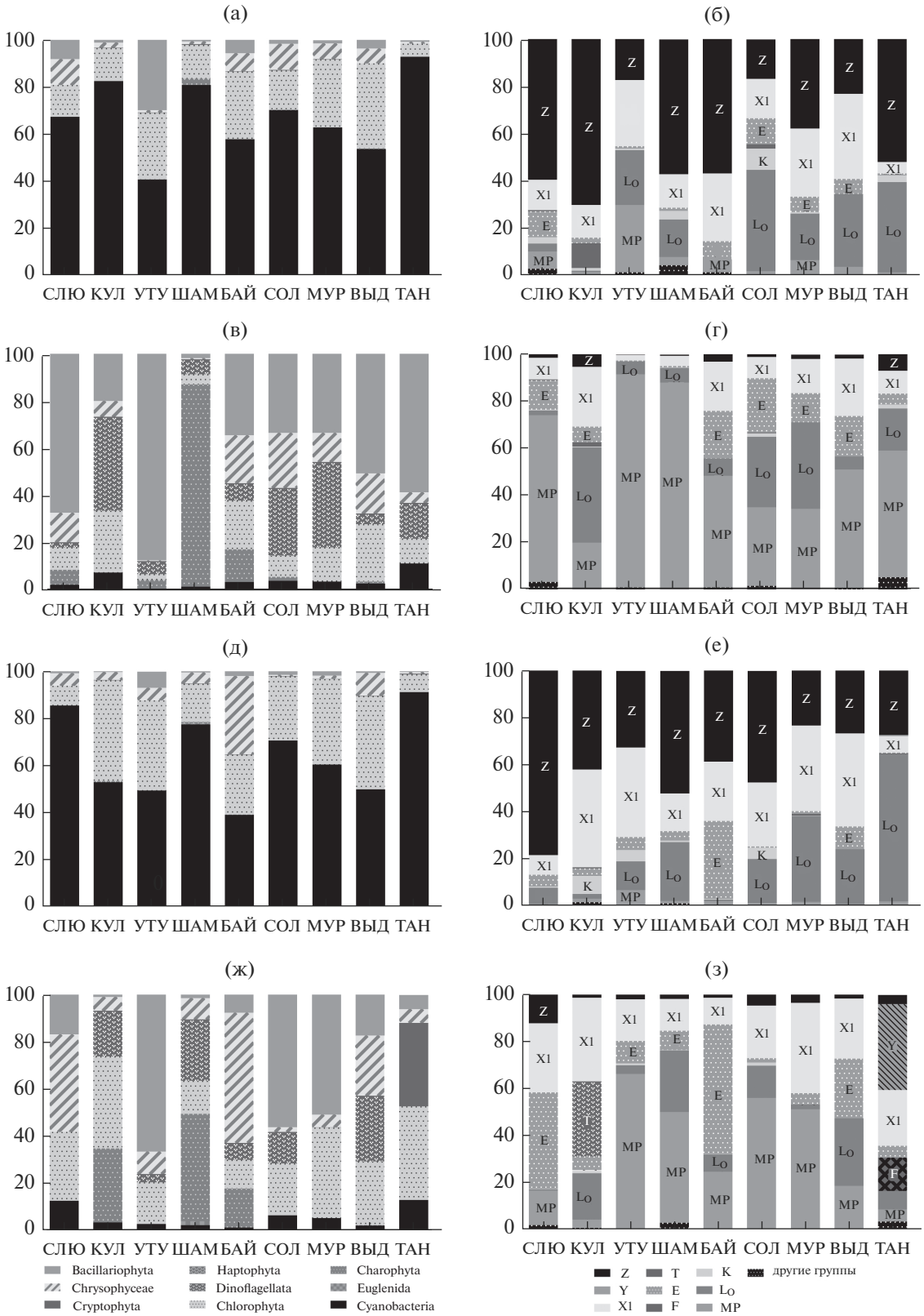

Рис. 4. Вклад (%) таксономических (а, в, д, ж) и функциональных (б, г, е, з) групп в общую численность (а, б, д, е) и биомассу (в, г, ж, з) фитопланктона на прибрежных участках (а–г) и в 100 м от берега (д–з) Южного Байкала. Остальные обозначения, как на рис. 3.

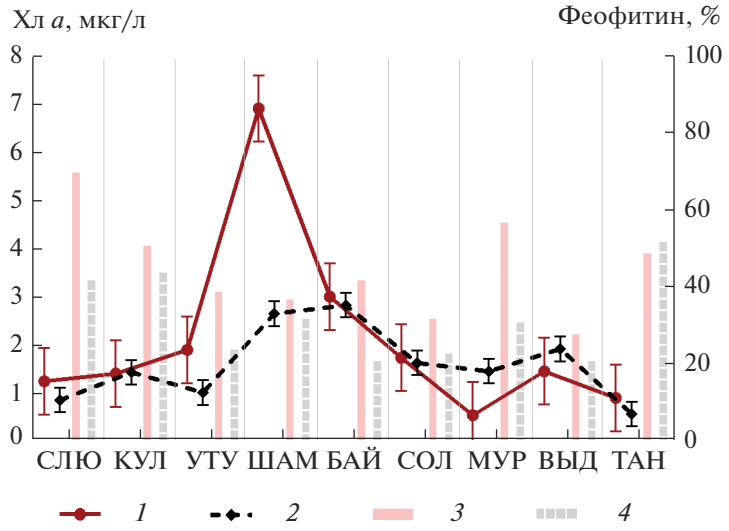

Рис. 5. Распределение концентрации Хл *a* (*1, 2*) и доли феофитина (*3, 4*) в воде прибрежных (*1, 3*) и удаленных (*2, 4*) станций южной части оз. Байкал. Остальные обозначения, как на рис. 3.

щих исследований, свидетельствующих о наличии потенциально миксотрофных хризофитовых, криптомонад и динофлагеллят (Reynolds, 2006; Hampton et al., 2014) и уменьшении роли центрических диатомей из B-группы, в частности *Aulacoseira baikalensis* (Wislouch) Simonsen, *A. islandica* (O. Müller) Simonsen и *Stephanodiscus meyeri* Genkal & Popovskaya, в последние годы (Бондаренко, Логачева, 2016; Bondarenko et al., 2019, 2020a, 2020b). Несмотря на отмечавшееся в весенний период 2017 г. в южной акватории озера массовое развитие диатомеи *Synedra acus* subsp. *radians* (Kützing) Skabichevskii (D-кодон) (Bondarenko et al., 2020a), во второй половине июня доля данного вида в сообществе оказалась незначительна, что может свидетельствовать о переходе к фазе “чистой воды”.

Дисперсионный анализ не позволил выявить статистически значимые различия в структуре фитопланктона, как между станциями, а также при сравнении сообществ в прибрежье и на удаленных от берега участках озера. В подтверждение этому, индекс сходства Брея–Кертиса показал в целом невысокие значения для прибрежных (0.13 ± 0.02) и удаленных от берега станций (0.10 ± 0.02) и при сравнении структуры сообщества в прибрежье и на открытой воде (0.25 ± 0.1). Расчет Т-критерия Уилкоксона позволил выявить статистически значимые различия в структуре фитопланктона в прибрежье и на удалении от берега лишь для станций Байкальск (p <0.01) и Утулик (p <0.05). Для этих участков также отмечены минимальное (3.23, Байкальск, открытая вода) и максимальное (4.96, Утулик, прибрежье) значения индекса Q (рис. 3), который позволяет оценить качество воды в соответствии с классификацией с Водной рамочной директивой ЕС (WFD) (Padisák et al., 2006). Среднее значение этого показателя было 4.34 ± 0.45, что соответствует “отличному” экологическому статусу в системе WFD. Значения индекса сапробности (S) на всех станциях в акватории Южного Байкала в период исследований находились в рамках, характеризующих β-мезосапробную зону (Sládeček, 1973) – от 1.59 (Байкальск, открытая вода) до 2.1 (Солзан, прибрежье); в среднем 1.92 ± 0.15 (рис. 3).

Содержание Хл *a* и феофитина. Хл *a* – активная функциональная часть биомассы фитопланктона. Его содержание в водах южной части оз. Байкал в июне 2017 г. варьировало от 0.56 до 6.94 мкг/л (в среднем 1.88 ± 0.34 мкг/л). Полученные ранее данные (Зайцева, Дагурова, 2013; Шимараева и др., 2017) указывали на более низкий уровень содержания в воде Хл *a* (в среднем 1.16 ± 0.04 мкг/л) в летний период в местах туристско-рекреационного пользования.

На прибрежных станциях содержание Хл *a* варьировало в широких пределах – от 0.56 до 6.94 мкг/л (в среднем 2.14 ± 0.64 мкг/л). Наиболее высокое содержание Хл *a* отмечено в акваториях у мыса Шаманский и у г. Байкальск – 6.94 и 3.03 мкг/л соответственно (рис. 5). Содержание Хл *a* на удаленных от берега станциях в среднем оказалось ниже, чем в прибрежных водах. Размах варьирования был в меньших пределах 0.59–2.85 мкг/л (в среднем 1.62 ± 0.26 мкг/л). Максимальные значения также отмечены в районе мыса Шаманский и г. Байкальск (2.68 и 2.85 мкг/л соответственно).

В период исследований доля феофитина (неактивной формы Хл *a*) в общей сумме Хл *a* и феофитина колебалась от 21 до 70% (в среднем

39 ± 3.2%). Высокие величины феофитина (в среднем 45 ± 0.04%) наблюдали в прибрежных водах озера, на удаленных станциях они были ниже (в среднем 32 ± 0.04%). Значения феофитина >40% соответствуют угнетенному состоянию фитопланктона и пониженной продукционной активности (Мошаров, Сергеева, 2018). Таким образом, на прибрежных станциях активность фитопланктона в среднем была ниже, несмотря на его более высокую биомассу, чем на удаленных станциях.

Содержание Хл *a* значимо коррелировало со значениями биомассы фитопланктона (r = 0.6 при n = 18 и p < 0.05), которые также были выше на прибрежных станциях по сравнению с удаленными. Среди ФГ наиболее сильно с содержанием Хл *a* коррелировала биомасса цианобактерий из группы S1 (r = 0.88, p < 0.001).

Средние значения индекса трофического состояния, рассчитанного по содержанию Хл *a* (34.9 ± 1.4), указывают на олиготрофный статус вод южной части озера. При этом значения этого индекса для станций Байкальск и Шаманский (41.5 и 49.6 в прибрежье и 40.9 и 40.3 – на открытой воде соответственно) характеризуют воды озера на этих участках как мезотрофные (Carlson, 1977).

Бактериопланктон. ОЧБ – показатель, дающий представление об общем количестве бактериопланктона в водоеме. Наиболее высокие значения ОЧБ были характерны для прибрежных станций – среднее значение ОЧБ для них достигало 1.42 ± 0.08 млн кл./мл при варьировании от 1.02 до 1.97 млн кл./мл (Мошарова и др., 2018). Численность бактериопланктона в водах удаленных от берега станций оказалась ниже (в среднем 1.32 ±0 .1 млн кл./мл) при варьировании от 0.93 до 1.79 млн кл./мл. Максимальные значения ОЧБ обнаружены в акватории у г. Байкальск и на прибрежной, и на удаленной от берега станции – 1.97 и 1.79 млн кл./мл соответственно. Наиболее низкие значения ОЧБ выявлены в водах станций, находящихся около пос. Танхой (1.02 млн кл./мл на прибрежной станции и 0.93 млн кл./мл на открытой воде).

На прибрежных станциях биомасса бактериопланктона была в среднем выше, чем на удаленных станциях. В прибрежье среднее значение достигало 144.34 ± 29.9 мг С/м^3 при варьировании от 11.93 до 305.00 мг С/м^3, на открытой воде – 95.01 ± 21.1 мг С/м^3 и от 11.05 до 180.99 мг С/м^3 соответственно). Максимальные значения биомассы обнаружены на прибрежных и удаленных станциях у г. Байкальск, минимальные – на прибрежных и удаленных станциях у пос. Танхой (max и min показатели даны в предыдущем предложении). Согласно ГОСТ 17.1.2.04–77, по средним величинам ОЧБ прибрежные воды обследованного южного участка оз. Байкал в июне 2017 г., за исключением станции у пос. Танхой, могут быть охарактеризованы как β-мезосапробные. Повышенные значения микробиологических показателей в прибрежных водах возле г. Байкальск, пос. Слюдянка и пос. Култук отмечают и другие авторы (Парфенова и др., 2008; Верхозина и др., 2014). Это обычно связывают с влиянием дренажных вод Байкальского целлюлозно-бумажного комбината, а также сточных вод из очистных сооружений прибрежных населенных пунктов (Афонина и др., 2015).

Известно, что обилие бактериопланктона зависит от присутствия в воде двух видов доступного органического вещества – аллохтонного и автохтонного. В водоемах с олиготрофным статусом бактериопланктон ориентирован в первую очередь на аллохтонное органическое вещество и потому не связан с довольно низким уровнем развития фитопланктона (Del Giorgio, Scarborough, 1995; Sommaruga, Conde, 1997; Мошарова и др., 2017). По результатам корреляционного анализа полученных данных, характеризующих уровень развития фитопланктона (концентрация Хл *a*) и бактериопланктона (численность и биомасса) в южной части оз. Байкал, не выявлено значимых коэффициентов корреляций между этими параметрами. Показано, что отсутствие подобных корреляций характерно для олиготрофных водоемов (Мошарова и др., 2017), однако в эвтрофных условиях корреляционная связь этих параметров в большинстве случаев хорошо выражена (Sommaruga, Conde, 1997; Ильинский и др., 2013; Мошарова и др., 2015, 2016).

Выводы. Исследования южного участка оз. Байкал в июне 2017 г. показали, что на основании значений численности и биомассы фитопланктона и концентрации Хл *a* данный сезон можно охарактеризовать как переходный к фазе “чистой воды”. Доминирующее положение в фитопланктоне занимал комплекс ФГ, типичных для олиготрофных озер (Z, E), а также характерных для поверхностных прибрежных вод в летний период (L_O, X1, MP). Выявлено, что в пространственном аспекте сообщество характеризуется незначительной вариативностью структуры. Полученные на основании данных о ФГ значения индекса Q соответствуют “отличному” экологическому статусу озера. Значения параметров, характеризующих обилие и состояние фитопланктона, свидетельствуют, что воды южной акватории озера на всех станциях в период исследований соответствовали β-мезосапробной зоне. Наблюдавшиеся в исследованной акватории южной части оз. Байкал величины ОЧБ и биомассы бактерий позволяют оценить воды Южного Байкала как олигосапробные, и только прибрежные воды у г. Байкальск и у мыса Шаманский соответствуют β-мезосапробному уровню. Индекс трофического состояния, рассчитанный по данным о содержа-

нии Хл *a* характеризует воды южной части Байкала в целом как олиготрофные, в то время как воды на станциях у мыса Шаманский и у г. Байкальск имеют тенденцию к мезотрофному статусу. Отсутствие корреляционных связей между параметрами, характеризующими уровень развития фито- и бактериопланктона, позволяет предположить олиготрофный статус прибрежных вод южной части оз. Байкал.

Комплексный подход, основанный на данных о функциональных группах фитопланктона, содержании Хл *a* и феофитина, а также на значениях микробиологических параметров, примененный к исследованию оз. Байкал, представляется весьма перспективным для оценки экологического состояния водоемов. Однако для уверенного положительного заключения об эффективности такой комплексной оценки необходимы дальнейшие исследования ее применимости в сезонном и многолетнем аспектах.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность О.В. Ильиной (МГУ) за помощь в организации экспедиционных исследований.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Госзаданий 0128-2021-0009 и № ЦИТИС 121032300131-9 и Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы МГУ им. М.В. Ломоносова “Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Афонина Т.Е., Коломина Т.М., Пономаренко Е.А., Слаута А.А. 2015. Оценка качества водных ресурсов в прибрежной части оз. Байкал и источники их загрязнения // Вестник ИрГТУ. № 6. С. 37.

Белых О.И., Тихонова И.В., Сороковикова Е.Г. и др. 2011. Пикопланктонные Cyanoprokaryota родов *Synechococcus* Nageli и *Cyanobium* Rippka et Cohen-Baz. из озера Байкал (Россия) // Альгология. Т. 21. № 1. С. 36.

Бондаренко Н.А., Логачева Н.Ф. 2016. Структурные изменения в фитопланктоне прибрежной зоны озера Байкал // Гидробиол. журн. Т. 52. № 6. С. 17.

Верхозина Е.В., Верхозина В.А., Савилов Е.Д., Верхотуров В.В. 2014. Антибиотикоустойчивость микробного сообщества экосистемы озера Байкал в районе пос. Листвянка, г. Слюдянки и г. Байкальска // Бюлл. Восточно-Сибирского науч. центра Сиб. отд. Росс. акад. мед. наук. № 3. С. 62.

Зайцева С.В., Дагурова О.П. 2013. Содержание хлорофилла *a* и биогенных элементов в прибрежной воде озера Байкал // Вест. Бурятского гос. ун-та. № 3. С. 33.

Ильинский В.В., Мошарова И.В., Акулова А.Ю., Мошаров С.А. 2013. Современное состояние гетеротрофного бактериопланктона Косинского Трехозерья // Вод. ресурсы. Т. 40. № 5. С. 477.

Кращук Л.С., Шимараева С.В., Зилов Е.А. 2020. Пространственно-временные изменения фитопланктона в оз. Байкал в период позднего лета. I. Температура воды и численность фитопланктона // Биология внутр. вод. № 1. С. 27.

Мошаров С.А., Сергеева В.М. 2018. Оценка функционального состояния морского фитопланктона по флуоресцентным показателям и соотношению концентраций феофитина и хлорофилла *a* // Вопр. совр. альгологии. www.algology.ru. № 1(16).

Мошарова И.В., Ильинский В.В., Ильина О.В. 2018. Оценка современного состояния прибрежных вод южной части озера Байкал по санитарно-микробиологическим показателям с применением тест-систем // Здоровье населения и среда обитания. № 9. С. 54.

Мошарова И.В., Ильинский В.В., Мошаров С.А. 2016. Состояние гетеротрофного бактериопланктона эстуария реки Енисей и зоны Обь-Енисейского речного выноса в осенний период в связи с факторами окружающей среды // Вод. ресурсы. Т. 43. № 2. С. 1.

Мошарова И.В., Мошаров С.А., Ильинский В.В. 2017. Особенности распространения бактериопланктона с активным метаболизмом в водной толще желоба Святой Анны в Карском море в осенний период 2011 г. // Океанология. Т. 57. № 1. С. 1.

Мошарова И.В., Ильинский В.В., Маторин Д.Н. и др. 2015. Мониторинг вод реки Москва с помощью микробиологических параметров и флуоресценции хлорофилла *a* // Микробиология. Т. 84. № 6. С. 1.

Парфенова В.В., Кравченко О.С., Павлова О.Н. 2008. Распределение и антибиотикорезистентность бактерий рода *Enterococcus*, изолированных из воды озера Байкал // Сиб. мед. журн. № 3. С. 78.

Поповская Г.И., Усольцева Г.В., Домышева В.М. и др. 2015. Весенний фитопланктон пелагиали озера Байкал в 2007–2011 годы // География и природные ресурсы. № 3. С. 74.

Практическая гидробиология. Пресноводные экосистемы: Учеб. для студ. биол. спец. университетов. 2006. Москва: Изд-во “ПИМ”. С. 358.

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

Семенченко В.П., Разлуцкий В.И. 2017. Экологическое качество поверхностных вод. Минск: Белорусская наука.

Шимараева С.В., Пислегина Е.В., Кращук Л.С. и др. 2017. Динамика хлорофилла *a* в пелагиали южного Байкала в период прямой температурной стратификации // Биология внутр. вод. № 1. С. 60. https://doi.org/10.7868/S0320965217010168

Arar E.J., Collins G.B. 1997. Method 445.0 *In vitro* determination of chlorophyll *a* and pheophytin *a* in marine and

freshwater algae by fluorescence. Washington, DC: U.S. Env. Protection Agency.

Bellinger E.G., Sigee D.C. 2015. Freshwater algae: identification, enumeration and use as bioindicators. West Sussex. UK: John Wiley & Sons Ltd. 275 p.

Belykh O.I., Sorokovikova E.G., Tikhonova I.V., Saphonova T.A. 2006. Autotrophic picoplankon of Lake Baikal: species composition and structure // Hydrobiology. V. 568. Suppl. 1. P. 9.

Bondarenko N.A., Ozersky T., Obolkina L.A. et al. 2019. Recent changes in the spring microplankton of Lake Baikal, Russia // Limnologica. V. 75. P. 19. https://doi.org/10.1016/j.limno.2019.01.002

Bondarenko N.A., Vorobyova S.S., Zhuchenko N.A., Golobokova L.P. 2020a. Current state of phytoplankton in the littoral area of Lake Baikal, spring 2017 // J. Great Lakes Res. V. 46. P. 17. https://doi.org/10.1016/j.jglr.2019.10.001

Bondarenko N.A., Rusanov I.I., Chernitsyna S.M. et al. 2020b. Under-ice microalgae and algae of the interstitial icy water functioning in Lake Baikal littoral zone // Microbiology. V. 89. P. 337. https://doi.org/10.1134/S0026261720030054

Carlson R.E. 1977. A trophic state index for lakes // Limnology and Oceanography. V. 22. P. 361.

Cremona F., Kõiv T., Kisand V. et al. 2014. From bacteria to piscivorous fish: estimates of whole-lake and component-specific metabolism with an ecosystem approach // PLoS One V. 9. e101845. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101845

Crossetti L.O., Bicudo C.E.M. 2008. Phytoplankton as a monitoring tool in a tropical urban shallow reservoir (Garças Pond): the assemblage index application // Hydrobiologia. V. 610. P. 161.

del Giorgio P.A., Scarborough G. 1995. Increase in the proportion of metabolically active bacteria along gradients of enrichment in freshwater and marine plankton: implication for estimates of bacterial growth and production rates // J. Plankton Res. V. 17. № 10. P. 1905.

Hammer Ø., Harper D.A., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electron. V. 4. P. 9.

Hampton S.E., Gray D.K., Izmest'eva L.R. et al. 2014. The rise and fall of plankton: long-term changes in the vertical distribution of algae and grazers in Lake Baikal, Siberia // PLoS One V. 9. e88920. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088920

Hillebrand H., Dürselen C.D., Kirschtel D. et al. 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae // J. Phycol. V. 35. P. 403.

Holm-Hansen O., Kahru M., Hewes C.D. 2005. Deep chlorophyll *a* maxima (DCMs) in pelagic Antarctic. II // Mar. Ecol.: Prog. Ser. V. 297. P. 71.

Izmest'eva L.R., Moore M.V., Hampton S.E. et al. 2016. Lake-wide physical and biological trends associated with warming in Lake Baikal // J. Great Lakes Res. V. 42. P. 6. https://doi.org/10.1016/j.jglr.2015.11.006

Kobanova G.I., Takhteev V.V., Rusanovskaya O.O., Timofeyev M.A. 2016. Lake Baikal ecosystem faces the threat of eutrophication source // International Journal of Ecology. V. 2016. P. 1.

Khodzher T., Domysheva V., Sorokovikova L. et al. 2017. Current chemical composition of Lake Baikal water // Inland Waters. V. 7. № 3. P. 250. https://doi.org/10.1080/20442041.2017.1329982

Marvan P., Maršálek B., Heteša J. et al. 2005. Comments on the revised tables of algal (and other botanical) water quality indicators listed in CSN 75 7716 – discussion material for assessment of trophic status of water bodies // Association Flos Aquae www.cyanobacteria.net on 6th May 2005.

Nakano S.-I., Mitamura O., Sugiyama M. et al. 2003. Vertical planktonic structure in the central basin of Lake Baikal in Summer, 1999, with special reference to the microbial food web // Limnology. V. 4. P. 155.

Padisák J., Borics G., Grigorszky I., Soróczki-Pintér E. 2006. Use of phytoplankton assemblages for monitoring ecological status of lakes within the Water Framework Directive: the assemblage index // Hydrobiologia. V. 553. P. 1.

Padisák J., Crossetti L.O., Naselli-Flores L. 2009. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates // Hydrobiologia. V. 621. P. 1.

Reynolds C.S., Huszar V., Kruk C. et al. 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton // J. Plankton Res. V. 24. P. 417.

Reynolds C.S. 2006. The ecology of phytoplankton. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press. 535 p. https://doi.org/10.1017/CBO9780511542145

Salmaso N., Naselli-Flores L., Padisák J. 2015. Functional classifications and their application in phytoplankton ecology // Freshwater Biol. V. 60. P. 603. https://doi.org/10.1111/fwb.12520

Sládeček V. 1973. System of water analysis from the biological point of view // Archiv für Hydrobiol. V. 7. P. 1.

Sommaruga R., Conde D. 1997. Seasonal variability of metabolically active bacterioplankton in the euphotic zone of a hypertrophic lake // Aquat. Microb. Ecol. V. 13. P. 241.

Sun J., Liu D. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton // J. Plankton Res. V. 25. P. 1331.

Timoshkin O.A., Samsonov D.P., Yamamuro M. et al. 2016. Rapid ecological change in the coastal zone of Lake Baikal (East Siberia): Is the site of the world's greatest freshwater biodiversity in danger? // J. Great Lakes Res. V. 42. P. 487.

UNESCO. 1994. Protocols for the Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS) core measurements // IOC/SCOR manual and guides. Paris: UNESCO Publ. № 29. P. 128.

Use of Phytoplankton Functional Classification and Microbiological Parameters for Environmental Assessment of Coastal Waters of Southern Baikal

D. V. Malashenkov[1, *], I. V. Mosharova[2], V. V. Ilinskiy[1], and S. A. Mosharov[2]

[1]*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

[2]*Shirshov Institute of Oceanology Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

**e-mail: dvmalashenkov@gmail.com*

The ecological state of the southern part of Lake Baikal was assessed in 2017 based on the phytoplankton and bacterioplankton structure. Ten functional groups were identified, five of which played the main role: **Z** (picocyanobacteria from oligotrophic lakes), $\mathbf{L_O}$ (dinoflagellates and cyanobacteria typical of mesotrophic lakes in summer), **X1** (species typical of nutrient – rich shallow lakes), **MP** (mero- and tychoplanktonic species, mainly diatoms), and **E** (phytoflagellates typical of oligotrophic lakes). The values of the community index Q, obtained on the basis of data on the structure of phytoplankton, indicated the "excellent" ecological status of the lake. Waters of the southern part of Lake Baikal were characterized as oligotrophic and oligosaprobic, while the waters on sites "Shamansky Cape" and "City of Baikalsk" tended to the mesotrophic and β-mesosaprobic status according to the data on the chlorophyll *a* content and microbiological parameters. The absence of significant correlations between phyto- and bacterioplankton parameters may also indicate the oligotrophic status of coastal waters in the southern part of Lake Baikal.

Keywords: Southern Baikal, coastal waters, phytoplankton, functional groups, bacterioplankton, chlorophyll *a*, pheophytin

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 1, с. 14–25

ВОДНАЯ ФЛОРА И ФАУНА

УДК 575.17;597.2.5

ФИЛОГЕОГРАФИЯ КУРИНСКОГО УСАЧА *Barbus cyri* De Filippi (Cyprinidae) ПО ДАННЫМ мтДНК

© 2022 г. А. А. Гандлин[1, *], Б. Джапошвили[2], Г. Эпиташвили[2], Н. Дж. Мустафаев[3], А. Р. Рубенян[4], Б. А. Лёвин[1, 5]

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

[2]*Государственный университет Ильи, Институт зоологии, Тбилиси, Грузия*

[3]*Азербайджанский государственный аграрный университет, Гянджа, Азербайджан*

[4]*Институт гидроэкологии и ихтиологии Национальная академия наук Республики Армения, Ереван, Республика Армения*

[5]*Череповецкий государственный университет, Череповец, Россия*

**e-mail: gandlin.aleksander@yandex.ru*

Поступила в редакцию 23.04.2021 г.
После доработки 29.07.2021 г.
Принята к публикации 06.08.2021 г.

Представлено первое подробное исследование филогеографии куринского усача *B. cyri* (229 особей из 52 локальностей) с использованием двух молекулярных маркеров мтДНК – гена цитохрома *b* и контрольного региона. С помощью анализа сетей гаплотипов выявлена сложная генетическая структура популяций куринского усача, слабо коррелирующая с географией распространения этих популяций. Предполагается, что климатические флуктуации, колебания уровня Каспийского моря и тектоническая активность в регионе приводили к неоднократным вторичным контактам в сочетании с периодической изоляцией отдельных популяций усача (бассейны Ленкорани, Севана, Нижней Куры, южного побережья Каспия) в период плейстоцена–голоцена. Обнаруженная генетическая субизоляция популяций верхне-среднего течения р. Кура от популяций Нижней Куры, наряду с данными о высокой степени эндемизма ихтиофауны среднего течения Куры, позволяет высказать гипотезу о существовании в бассейне р. Кура локального рефугиума.

Ключевые слова: филогеография, *Barbus*, мтДНК, Кавказ, рефугиум, плейстоцен–голоцен

DOI: 10.31857/S0320965222010053

ВВЕДЕНИЕ

Усачи рода *Barbus* sensu stricto представляют собой линию эволюционных тетраплоидов в сем. Cyprinidae (2n=100) (Berrebi, Tsigenopoulos, 2003), обитающих в водоемах Европы, Кавказа и Ближнего Востока. Группа объединяет >30 видов и считается сложной в таксономическом и эволюционном отношениях. Исследования филогении и филогеографии европейских видов усачей обнаружили сложные паттерны их эволюционной истории, отображающие расселение из нескольких рефугиумов, существовавших в ледниковые периоды, наличие вторичных контактов и гибридизации (Kotlík, Berrebi, 2001; Lajbner et al., 2009; Meraner et al., 2013; Levin et al., 2019). Таким образом, группа *Barbus* представляет значительный интерес для эволюционной биологии и биогеографии. При этом кавказские усачи, представленные пятью видами – *B. ciscaucasicus* Kessler, 1877; *B. cyri* De Filippi, 1865; *B. kubanicus* Berg, 1912; *B. rionicus* Kamensky, 1899; *B. tauricus* Kessler, 1877, – являются слабо изученной группой (Levin, Rubenyan, 2006; Gandlin et al., 2017; Levin et al., 2019).

Куринский усач *B. cyri* – наиболее широко распространенный вид усачей на территории Кавказа – описан из р. Кура у г. Тбилиси. Его ареал охватывает пресные водоемы бассейна Каспийского моря как в Закавказье – реки Кура и Аракс (Грузия, Азербайджан, Армения, Турция), оз. Севан (Армения), так и водоемы Южного Прикаспия – бассейн оз. Урмия (Khaefi et al., 2018) и Закаспийского региона – р. Атрек в Иране (Bănărescu, Bogutskaya, 2003; Khaefi et al., 2017).

Систематическое положение куринского усача неоднократно менялось. Некоторые авторы синонимизировали *B. cyri* с *B. lacerta* Heckel, 1843 (Берг, 1949; Coad, 1995), описанного из р. Куэйк

Сокращения: п.н. – пара нуклеотидов; ПЦР – полимеразная цепная реакция; cyt *b* – ген цитохрома *b*; CR – контрольный регион.

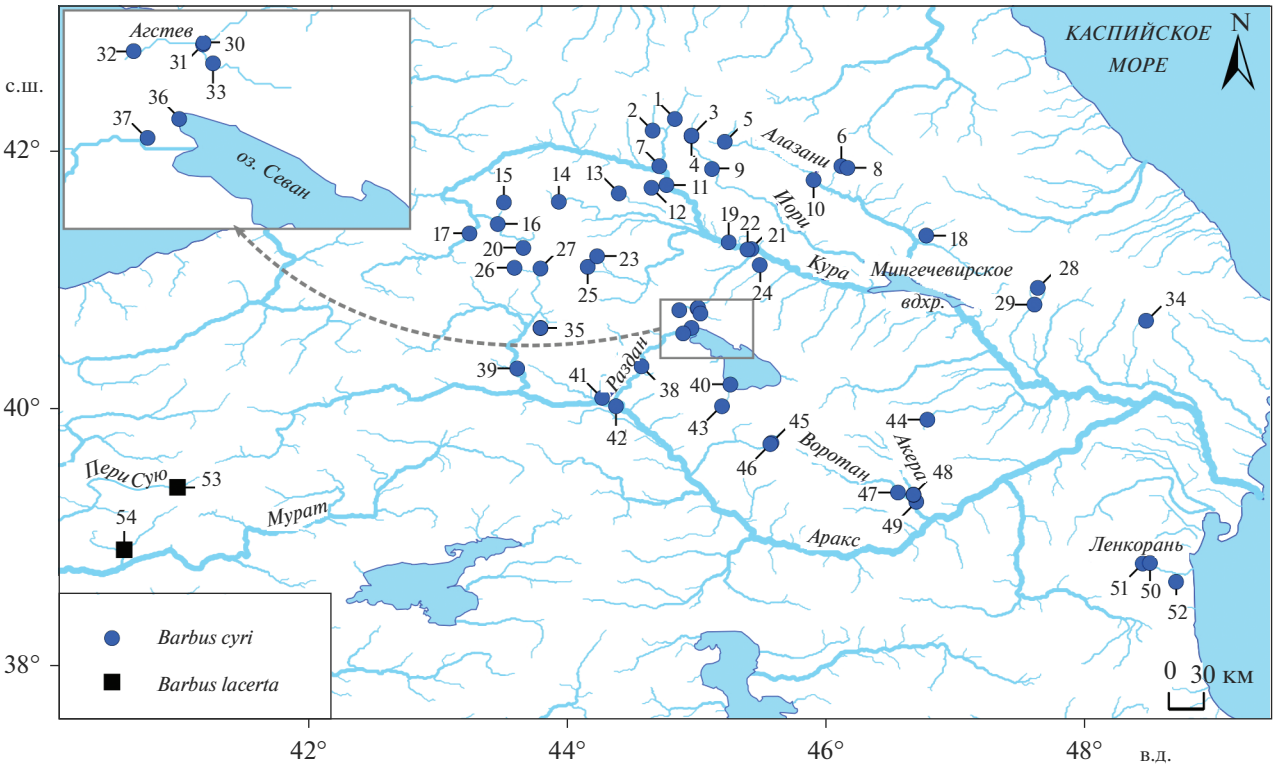

Рис. 1. Карта сбора материала.

около г. Алеппо в Сирии, или считали его подвидом *B. lacerta* (Дадикян, 1986; Bănărescu, Bogutskaya, 2003). Другие авторы рассматривали его в качестве подвида *B. cyclolepis* Heckel, 1837 (Bianco, Bănărescu, 1982). В то же время, ряд описанных таксонов (*B. toporovanicus* Kamensky, 1899, *B. sursunicus* Kamensky, 1899, *B. bortschalinicus* Kamensky, 1899 и *B. armenicus* Kamensky, 1899) были синонимизированы с *B. cyri* (Берг, 1949), а *B. goktschaicus* Kessler, 1877 предложен к синонимизации (Levin et al., 2019). Дискуссия о таксономическом статусе куринского усача или его отдельных популяций, по-видимому, объясняется значительной морфологической изменчивостью широко распространенного вида (Абдурахманов, 1962; Лёвин, 2004). Ключевыми в понимании популяционной структуры вида и его таксономического статуса могут быть генетические данные, хотя сведений о генетическом полиморфизме куринского усача в литературе немного.

Цель настоящей работы – исследовать генетический полиморфизм куринского усача и реконструировать его филогеографию по результатам молекулярно-генетический анализа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для реконструкции эволюционной истории куринского усача и прояснения вопросов его филогеографии проведен молекулярно-генетический анализ 52 выборок, охватывающих бóльшую часть ареала. Для сравнения в исследование также были взяты две выборки близкородственного куринскому усачу вида – *Barbus lacerta*. Материалом послужили коллекционные сборы Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (ИБВВ РАН). Карта с местами сбора материала дана на рис. 1, географические координаты приведены в Дополнительном материале (табл. 1S).

ДНК выделяли из плавников, фиксированных в 96%-ном этаноле, солевым методом (Aljanabi, Martinez, 1997). В дальнейшем работали с мтДНК, успешно используемой в изучении филогеографии рыб (Avise, 2000; Artaev et al., 2021). Исследовали последовательности фрагментов двух маркеров мтДНК – гена цитохрома *b* (cyt *b*) и контрольного региона (CR), которые хорошо себя зарекомендовали в филогеографических и филогенетических исследованиях усачей (Tsigenopoulos, Berrebi, 2000; Doadrio et al., 2002, Kotlík et al., 2004; Khaefi et al., 2018; Levin et al., 2019; Zaccara et al., 2019).

ПЦР проводили в реакционной смеси объемом 25 мкл [1× буфер, 1.5 мМ $MgCl_2$, 10 мкМ каждого праймера, 0.2 мкМ каждого нуклеотидтрифосфата, 1 мкл ДНК-матрицы и 1 ед. Taq-полимеразы (Силекс, Москва)].

Таблица 1. Внутри- и межгрупповая генетическая изменчивость *B. cyri* и *B. lacerta* по последовательностям гена cyt *b*

Группа	*n*/*H*	*Hd* ± SD	π ± SD	*K*	СВД ± SE	МВД	БГ	Дист. БГ ± SE
				Barbus cyri				
Бассейн:								
р. Аракс	27/10	0.843 ± 0.050	0.0024 ± 0.0002	2.4	0.0024 ± 0.0009	0.006	оз. Севан	0.003 ± 0.001
р. Кура	147/29	0.908 ± 0.012	0.0026 ± 0.0001	2.6	0.0026 ± 0.0007	0.008	То же	0.003 ± 0.001
р. Ленкорань	14/5	0.780 ± 0.085	0.0033 ± 0.0007	3.3	0.0033 ± 0.0011	0.007	»	0.003 ± 0.001
оз. Севан	17/9	0.882 ± 0.055	0.0024 ± 0.0003	2.4	0.0024 ± 0.0008	0.005	р. Аракс	0.003 ± 0.001
Все бассейны	205/44	0.938 ± 0.007	0.0028 ± 0.0001	2.7	0.0028 ± 0.0007	0.008	–	–
				Barbus lacerta				
Бассейн р. Евфрат	11/7	0.909 ± 0.066	0.0039 ± 0.0004	3.9	0.0039 ± 0.0012	0.007	р. Кура	0.028 ± 0.005

Примечание. *n*/*H* – размер выборки/число гаплотипов; *Hd* ± SD – разнообразие гаплотипов ± стандартное отклонение; π – нуклеотидное разнообразие (на сайт); *K* – среднее количество нуклеотидных различий; СВД ± SE – средняя внутригрупповая *p*-дистанция ± стандартная ошибка; МВД – максимальная внутригрупповая *p*-дистанция; БГ – ближайшая группа; Дист. БГ – средняя *p*-дистанция до ближайшей группы (на основе 1000 реплик бутстрепа).

Амплификацию фрагмента гена цитохрома *b* (cyt *b*) проводили с праймерами GluDg 5'-TGACTTGAARAACCAYCGTTG-3' (Palumbi, 1996) и H16460 5'-CGAYCTTCGGATTACAAGACCG-3' (Perdices et al., 2002). В ряде случае использовали праймеры LA 5'-GCGACTTGAAAAACCACCGTT-3' и CB2H 5'-CCCTCAGAATGATATTTGCCCTCA-3' для восстановления нуклеотидной последовательности в начале 5'-конца гена цитохрома *b* (Espanhol et al., 2007). Для амплификации контрольного региона мтДНК (CR, согласно BLAST, амплифицированные фрагменты также включают 18 п.н. участка, кодирующего tRNA-Pro) были взяты праймеры DL623 5'-GGAATAGATATGTTATGCACTTG-3' (Levin et al., 2013) и LProf 5'-AACTCTCACCCCTAGCTCCCAAAG-3' (Meyer et al., 1994), а также ESTFOR 5'-CATCGGTCTTGTAATCCGAAGAT-3' и NewCRev_AC 5'-GTTTAGGGGTTTGACAAGGATA-3', разработанные нами. ПЦР проводили согласно условиям, указанным в статье Лёвина и др. (Levin et al., 2012) для цитохрома *b*, и в статье Лёвина и др. (Levin et al., 2013) – для контрольного региона.

Полученные ПЦР-продукты визуализировали в 1.5%-ном агарозном геле, затем очищали ПЦР-продукт с использованием 96%-ного этанола и ацетата аммония в концентрации 3М. Секвенирование проводили на автоматическом секвенаторе ABI3500 в ИБВВ РАН в соответствии с инструкцией производителя. Гомологичные участки последовательностей проверены в программе FinchTV 1.4.0 (Rothgänger et al., 2005) и выравнены с использованием пакета программ MEGA7 (Tamura et al., 2007).

Сети гаплотипов строили с использованием программы PopART (Leigh, Bryant, 2015) при помощи алгоритма Median Joining (Bandelt et al., 1999). Генетическую дифференциацию между популяциями рассчитывали в Arlequin v. 3.5.2.2 (Excoffier, Lischer, 2010) с использованием индекса фиксации F_{ST} (Weir, Cockerham, 1984). Нуклеотидное и гаплотипическое разнообразие, среднее количество нуклеотидных различий оценивали с помощью DnaSP v. 6 (Rozas et al., 2017). Расчет средней и максимальной внутригрупповой, а также средней межгрупповой *p*-дистанции проводили с помощью программы MEGA7 (Tamura et al., 2007).

Всего использовано 216 последовательностей гена cyt *b* длиною 993 п.н. *B. cyri* и *B. lacerta*. В это число входят 62 последовательности гена cyt *b* куринского усача, опубликованные в базе данных NCBI под номерами MK108197–MK108236, MK108254–MK108266 и MK108279–MK108287 из работы Лёвина и др. (Levin et al., 2019) и 154 последовательности (MZ547143–MZ547296), полученные в данном исследовании. Также впервые отсеквенированы 152 последовательности CR *B. cyri* длиною 652 п.н. (MZ547297–MZ547448). Кроме них, в качестве дополнительного материала использованы 68 последовательностей CR из базы данных NCBI под номерами MF599000–MF599067, опубликованные в работе Хаефи и др. (Khaefi et al., 2018). Таким образом, общее число анализируемых последовательностей CR достигало 220.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Филогеография куринского усача по данным последовательностей cyt *b*. Двести пять последовательностей гена cyt *b* куринского усача *B. cyri* из бассейнов рек Кура, Аракс, Ленкорань и бассейна оз. Севан относятся к 44 гаплотипам, в то время как 11 последовательностей сестринского вида *B. lacerta* из бассейна р. Евфрат представлены 7 гаплотипами (рис. 2, табл. 1). Сеть гаплотипов куринского усача характеризуется звездчатой структурой с гаплотипом 20 в центре и отходящими от него краевыми гаплотипами. Центральный гаплотип выявлен у особей трех бассейнов (рек Кура, Аракс и

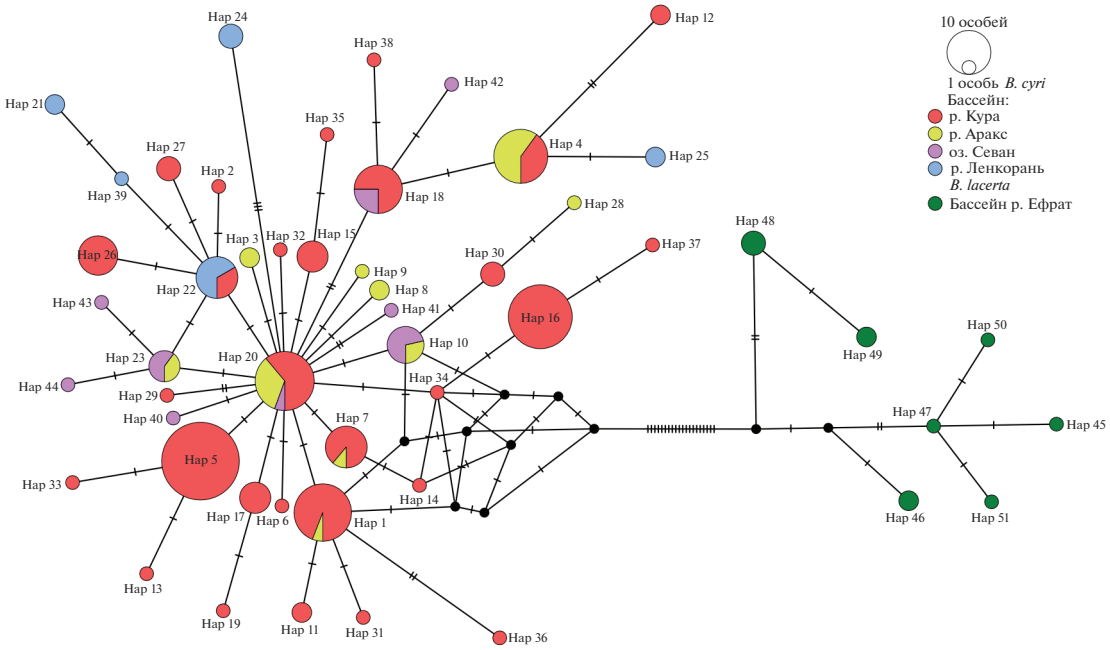

Рис. 2. Сеть гаплотипов *B. cyri* и *B. lacerta* по 216 последовательностям гена cyt *b* мтДНК длиной 993 п.н. Число штрихов на отрезках, соединяющих гаплотипы, соответствует числу нуклеотидных замен; черные точки обозначают гипотетические гаплотипы.

оз. Севан), остальные гаплотипы встречаются у представителей 1–2 бассейнов. В связи с этим разделение сети на отдельные гаплогруппы затруднительно. От центрального гаплотипа наиболее дистанцированными (на расстояние до пяти мутаций) оказались гаплотипы усача из р. Кура (гаплотипы 12, 37) и р. Ленкорань (гаплотипы 24 и 25) (рис. 2). Слабо дивергировавшие от центрального гаплотипа – гаплотипы усача из бассейнов р. Аракс и оз. Севан.

Наименьшее гаплотипическое разнообразие наблюдали в бассейне р. Ленкорань (*Hd* = 0.780), наибольшее – в бассейне р. Кура (*Hd* = 0.908) (табл. 1). Наименьшее нуклеотидное разнообразие обнаружено в бассейнах оз. Севан и р. Аракс (π = 0.0024), наибольшее – в бассейне р. Ленкорань (π = 0.0033). Среднее количество нуклеотидных различий и среднее генетическое расстояние между гаплотипами из бассейна р. Ленкорань также наибольшие (*K* = 3.3, СВД = 0.0033) по сравнению с другими бассейнами, что отражено и на гаплотипической сети (табл. 1, рис. 2).

Несмотря на небольшую выборку *B. lacerta*, его гаплотипическое разнообразие (*Hd* = 0.780) сравнимо или превышает таковое для *B. cyri* из бассейна р. Кура, имеющего самое высокое значение *Hd* среди всех бассейнов. Нуклеотидное разнообразие, средняя внутривидовая дистанция и среднее количество нуклеотидных различий *B. lacerta* существенно выше, чем у *B. cyri* (табл. 1). При рассмотрении более длинных последовательностей данного маркера (длиной 1068 п.н.), для *B. lacerta* почти каждая из них уникальна, хотя бóльшая их часть происходит из одной локальности – р. Пери Сую (Peri Suyu). Таким образом, *B. lacerta* имеет высокое генетическое разнообразие. В целом усачи *B. cyri* и *B. lacerta* генетически хорошо различаются, что видно на сети гаплотипов. Минимальное генетическое расстояние между гаплотипами этих видов – 25 нуклеотидных замен.

Филогеография куринского усача по данным последовательностей контрольного региона (CR). Сеть гаплотипов контрольного региона куринского усача построена с использованием 152 последовательностей длиной 652 п.н. (рис. 3а). Выявлено 59 гаплотипов, 38 из них представлены уникальными последовательностями.

Сеть гаплотипов имеет сложную структуру. Учитывая топологию сети, можно выделить семь гаплогрупп (рис. 3а). Гаплогруппы не вполне соответствуют бассейнам или суб-бассейнам, хотя 3-я гаплогруппа включает гаплотипы исключительно из бассейна р. Кура. Гаплогруппы 1, 6 и 7 включают гаплотипы из бассейнов рек Кура и Аракс. Гаплогруппа 2 включает гаплотипы из всех бассейнов, кроме р. Аракс. Гаплогруппы 4 и 5, слабо дивергировавшие между собой (четыре мутации), включают гаплотипы из всех исследованных бассейнов (реки Кура, Аракс, Ленкорань и

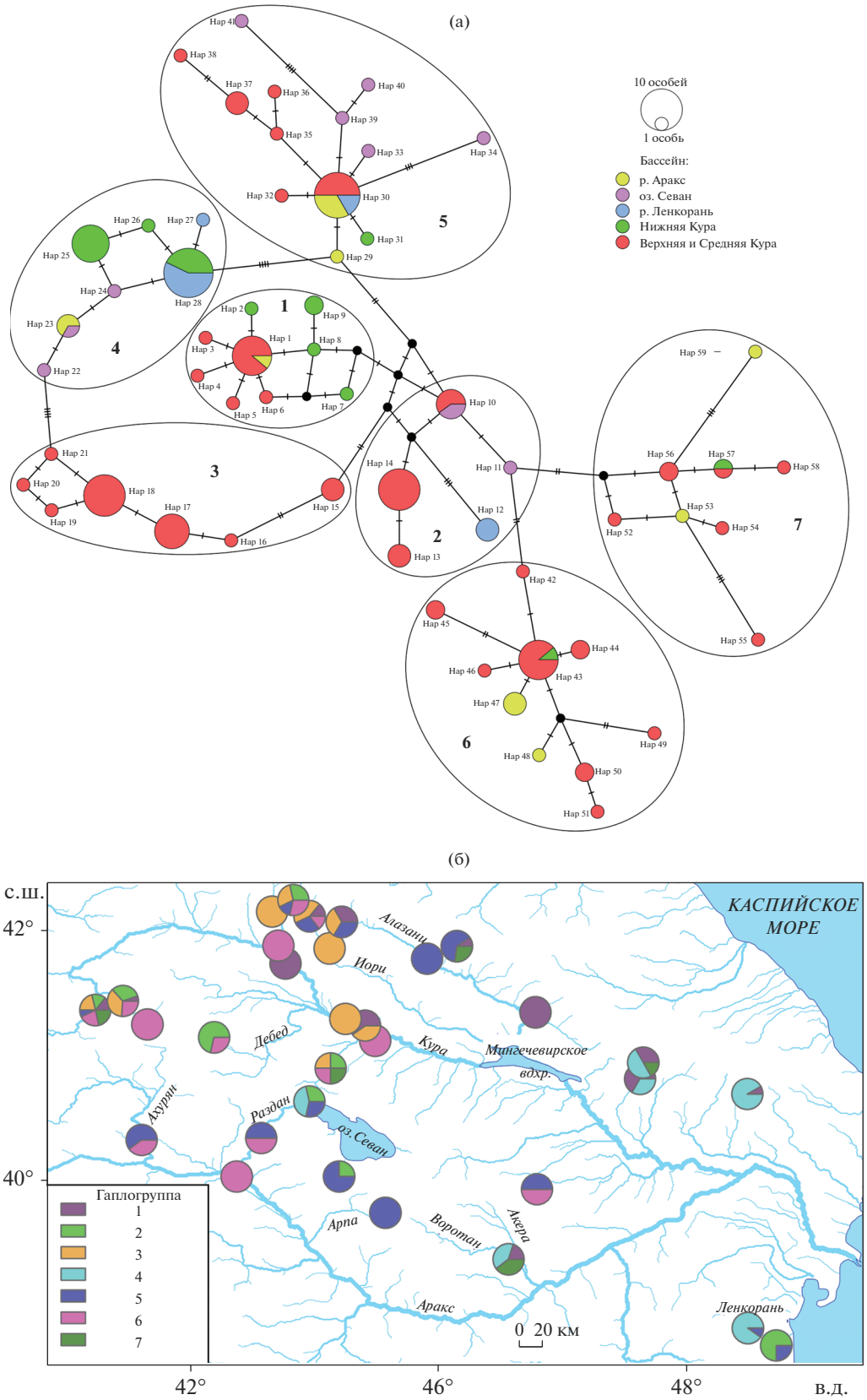

Рис. 3. Филогеография усачей *B. cyri* по 152 последовательностям контрольного региона мтДНК длиной 652 п.н.: а – сеть гаплотипов (число штрихов на отрезках, соединяющих гаплотипы, соответствует числу нуклеотидных замен; черные точки обозначают гипотетические гаплотипы); б – географическое распределение гаплогрупп контрольного региона *B. cyri* (географически близкие локальности объединены в одну). **1–7** – гаплогруппы.

оз. Севан). Также обнаружено, что гаплотипы усача из оз. Севан и р. Ленкорань объединяются в одни и те же гаплогруппы: гаплотипы, выявленные в этих водоемах, входят в состав 2, 4 и 5-й гаплогрупп (рис. 3а). Гаплогрупп контрольного региона для лучшей визуализации их географического распределения представлены на карте (рис. 3б).

Все семь гаплогрупп обнаружены в бассейне р. Кура, пять гаплогрупп – в бассейне р. Аракс и по три гаплогруппы в бассейнах рек Ленкорань и оз. Севан. Гаплогруппы имеют разное распространение: например, 3-я гаплогруппа встречается исключительно в бассейне верхнего и среднего течения Куры. Также есть гаплогруппы, которые распространены преимущественно в отдельных бассейнах: 5-я гаплогруппа, распространенная в Верхней и Средней Куре, оз. Севан, р. Аракс и в р. Бадара (Нижняя Кура); 6-я гаплогруппа встречается в Верхней и Средней Куре, р. Аракс, а также в р. Бадара (Нижняя Кура); 4-я гаплогруппа обнаружена преимущественно в Нижней Куре, оз. Севан и р. Ленкорань; 1-я гаплогруппа встречается в одной локальности Араксинского бассейна, но широко распространена на всем протяжении бассейна р. Кура. Кроме того, есть гаплогруппы, которые отсутствуют в отдельных бассейнах (2-я гаплогруппа, не выявленная в бассейне р. Аракс). Как отмечали ранее, в бассейнах оз. Севан и р. Ленкорань распространены одни и те же гаплогруппы.

Весьма высокое гаплотипическое разнообразие куринского усача по сравнению с таковым для других бассейнов и для всех бассейнов вместе взятых отмечено в оз. Севан – $Hd = 0.982$ (табл. 2). Для этого бассейна почти каждая последовательность уникальна. Бассейн р. Ленкорань характеризуется низкими значениями почти всех показателей генетического разнообразия по сравнению с другими бассейнами ($Hd = 0.648$, $K = 4.5$, СВД = = 0.0069, $\pi = 0.0069$). Наибольшие значения нуклеотидного разнообразия, среднего количества нуклеотидных замен и средней внутригрупповой дистанции характерны для гаплотипов из бассейна р. Кура ($\pi = 0.0097$, $K = 6.2$, СВД = 0.0096), что совпадает с наличием последовательностей из этого бассейна в каждой гаплогруппе сети гаплотипов (рис. 3а).

Для последовательностей контрольного региона мтДНК из разных бассейнов были рассчитаны попарные значения индекса фиксации F_{ST} (рис. 4). В связи с разницей в частотах гаплогрупп между бассейном р. Кура выше Мингечевирского водохранилища и ниже него (рис. 5), бассейн реки был разделен на два участка – верхне-среднее и нижнее течение реки.

Наиболее высокое значение F_{ST} отмечено для популяций усача внутри бассейна р. Кура – между участками этой реки выше и ниже Мингечевирского водохранилища ($F_{ST} = 0.27$, $p < 0.05$). Наименьшее попарное значение F_{ST} выявлено для выборок из бассейна оз. Севан и р. Аракс ($F_{ST} = 0.01$, $p > 0.05$). Значения F_{ST} между выборками усача верхне-среднего течения р. Кура и выборками остальных бассейнов статистически значимо различаются. Популяции бассейна р. Ленкорань оказались более изолированы от популяций бассейна р. Аракс ($F_{ST} = 0.14$, $p < 0.05$), чем от популяций бассейна нижнего течения р. Куры ($F_{ST} = 0.09$, $p > 0.05$) или оз. Севан ($F_{ST} = 0.09$, $p > 0.05$). В то же время популяция бассейна Аракса генетически более изолирована от популяций Нижней Куры ($F_{ST} =$ $= 0.19$, $p < 0.05$), чем от популяций верхнего и среднего течения этой реки ($F_{ST} = 0.10$, $p < 0.05$). Сходная ситуация в отношении Куринских суббасейнов наблюдается и для бассейна оз. Севан.

Для лучшего понимания филогеографии куринского усача нами сконструирована сеть гаплотипов (рис. 6) с добавлением более коротких последовательностей контрольного региона *B. cyri* из иранской части бассейна Каспийского моря (Khaefi et al., 2018), при этом семь ранее выделенных гаплогрупп (рис. 3а) сохраняются. Гаплотипы, описанные Хаефи и др. (Khaeti et al., 2018), входят в состав выделенных нами гаплогрупп или близки им (рис. 6). Некоторые из “иранских” последовательностей относятся к гаплотипам, общим с последовательностями усача из бассейнов рек Кура, Аракс, Ленкорань и оз. Севан. Вызывает интерес тот факт, что гаплотипы из р. Калибар (бассейн р. Аракс) расположены в разных частях сети на большом расстоянии друг от друга (5–9 замен, СВД = 0.011 ± 0.004, МВД = 0.019 ± 0.007) в составе разных гаплогрупп. Гаплогруппы C1–C3 близки географически и генетически, гаплогруппы C4 и C5, несмотря на географическую близость, генетически существенно дивергировали. Усачи из бассейна оз. Урмия группируются отдельно от остальных.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Два маркера мтДНК дают несколько различающуюся картину популяционно-генетической структуры куринского усача *B. cyri*. Так, сеть гаплотипов последовательностей гена cyt *b* представляет собой центральный гаплотип и отходящие от него отдельные гаплотипы и гаплотипические линии с недостаточно структурированными гаплогруппами (рис. 2). Такая структура может быть свидетельством того, что расселение куринского усача по водоемам и водотокам Кавказа было до-

Таблица 2. Внутри- и межгрупповая генетическая изменчивость последовательностей контрольного региона *B. cyri*

Группа	*n*/*H*	*Hd* ± SD	π ± SD	*K*	СВД ± SE	МВД	БГ	Дист. БГ ± SE
Бассейн:								
р. Аракс	14/8	0.890 ± 0.06	0.0086 ± 0.0012	5.6	0.0086 ± 0.0022	0.017	р. Ленкорань	0.009 ± 0.002
р. Кура	113/43	0.960 ± 0.006	0.0097 ± 0.0002	6.2	0.0096 ± 0.0022	0.02	р. Аракс	0.010 ± 0.002
р. Ленкорань	14/4	0.648 ± 0.116	0.0069 ± 0.0015	4.5	0.0069 ± 0.0021	0.017	оз. Севан	0.009 ± 0.002
оз. Севан	11/10	0.982 ± 0.046	0.0093 ± 0.001	6.1	0.0093 ± 0.0023	0.018	р. Ленкорань	0.009 ± 0.002
Все бассейны	152/59	0.965 ± 0.005	0.0096 ± 0.0002	6.3	0.0096 ± 0.0022	0.025	–	–

Примечание. Обозначения показателей как в табл. 1.

статочно быстрым. В состав сети гаплотипов по гену cyt *b* также входят последовательности *B. lacerta* из двух водотоков бассейна р. Евфрат, представленные семью гаплотипами. В целом *B. lacerta* имеет высокое генетическое разнообразие.

В то же время анализ сети гаплотипов, построенной на основании некодирующих последовательностей контрольного региона (рис. 3а), показал существенную подразделенность выявленных гаплотипов на ряд гаплогрупп, не имеющих четкой приуроченности к тому или иному географическому региону или бассейну. На фоне общей слабой географической структурированности в р. Кура обнаружена уникальная группа гаплотипов *B. cyri* – 3-я гаплогруппа (рис. 3). Она представлена лишь в верхне-среднем течении реки, что может говорить о возможной частичной изоляции друг от друга популяций верхне-среднего и нижнего течений. Отсутствие в верхне-среднем течении представителей 4-ой гаплогруппы, которая встречается в нижнем течении р. Кура, также указывает на генетическую сегрегацию куринских популяций. О сниженном потоке генов между популяциями верхне-среднего и нижнего течения р. Кура свидетельствует и высокое значение F_{ST} между ними (рис. 4). Полученные результаты согласуются с информацией об эндемизме ихтиофауны области среднего течения Куры. В частности, в данном регионе обитают узколокальные эндемики *Pseudophoxinus atropatenus* (Derjavin 1937) (Артаев и др., 2018) и *Cobitis derzhavini* Vasil'eva, Solovyeva, Levin, Vasil'ev, 2020 (Vasil'eva et al., 2020). По-видимому, участок бассейна Средней Куры можно рассматривать как рефугиум водной фауны Закавказья.

Хотя бассейн р. Ленкорань изолирован от Кура-Араксинской речной системы, последовательности ленкоранского усача все же принадлежат к разным гаплогруппам, находясь на значительной дистанции друг от друга (табл. 2, рис. 2). Это может говорить о неоднократном заселении бассейна р. Ленкорань представителями разных гаплогрупп, возможно, несколькими путями. Так, за последний миллион лет уровень Каспийского моря существенно колебался, что сопровождалось изменениями солености в диапазоне 7–16‰ (Янина, 2012). Проникновение куринского усача в бассейн р. Ленкорань могло быть приурочено к крупным регрессиям или начальным этапам трансгрессий Каспийского моря, во время которых, как полагают, происходило снижение его солености с возможным возникновением локальных опресненных лиманов в местах сброса речных вод (Свиточ, 2016). Как предполагает Свиточ (2016), в трансгрессивные эпохи объем растворенных солей в водах Каспийского моря был несколько больше, чем в регрессивные. В ходе трансгрессий Каспия источником солей выступали соляные купола Северного Прикаспия и, вероятно, залив Кара-Богаз-Гол и засоленные грунты при их затоплении. Кроме того, во время регрессий при отступлении Каспия палеорусла рек могли соединяться ниже по течению, что также представляет собой возможность для расселения рыб. Случаи подобных слияний палеорусел известны для периодов регрессий уровня морей и океанов (Гулин, Коваленко, 2010; Swartz et al., 2014).

Не исключено, что бассейн р. Ленкорань был связан с Кура-Араксинским бассейном через систему перехватов верховий рек. О связи фауны р. Ленкорань с фауной Кура-Араксинского бассейна говорят также недавние генетические исследования быстрянок *Alburnoides* (Levin et al., 2018). Согласно попарным значениям F_{ST}, поток генов между бассейнами верхне-среднего течения р. Кура и р. Ленкорань ниже, чем между р. Ленкорань и другими бассейнами (рис. 4). В то же время, более высокие значения F_{ST} между выборками рек Ленкорань и Аракс по сравнению с таковыми между р. Ленкорань и Нижней Курой предположительно объясняются колонизацией р. Ленкорань из региона Нижней Куры или одновременно с ней.

Озеро Севан – высокогорное изолированное озеро, находящееся в бассейне р. Аракс. Изоляция оз. Севан произошла ~20 тыс. лет назад путем образования водопада высотой 15 м на вытекающей из озера р. Раздан (Давыдов, 1938; Милановский, 1968). Низкий показатель F_{ST} между попу-

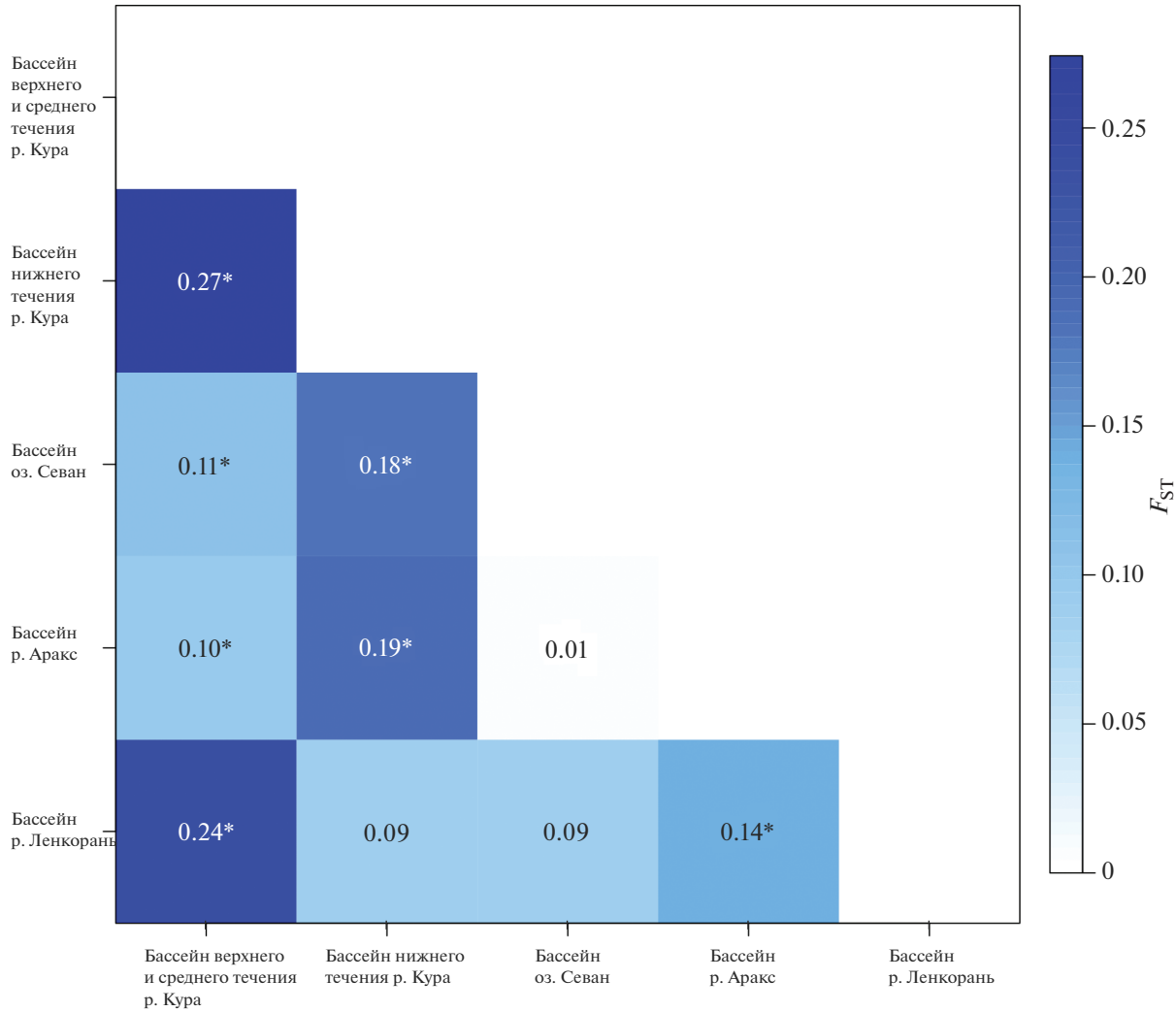

Рис. 4. График матрицы попарных значений F_{ST} между популяциями усача по данным последовательностей контрольного региона мтДНК. Звездочкой помечены значения F_{ST}. * $p < 0.05$.

ляциями бассейнов р. Аракс и оз. Севан указывает на их недавнюю генетическую изоляцию. Также, в оз. Севан, вероятно, сохранились остатки линий, которые когда-то заселяли р. Ленкорань, что объясняет встречаемость в двух бассейнах одних и тех же гаплогрупп (рис. 3).

По данным спорово-пыльцевого анализа, увлажненность климата и уровень воды в оз. Севан на протяжении голоцена существенно флуктуировали (Саядян, Алешинская, 1991). Изменения водного режима оз. Севан в этом случае могут служить индикатором для всего региона Южного Кавказа, отражая колебания в уровне водности речных систем. Климатические флуктуации могли способствовать как изоляции отдельных популяций при фрагментации речных сетей в период сухого климата, так и приводить к вторичным контактам в результате расширения гидрографической сети и перехватам рек в периоды влажного климата. В дополнение к этому высокая вулканическая активность Малого Кавказа (Милановский, 1968; Леонов, 2003) также оказывала влияние на перестройку гидрографической сети.

Примечательно, что для куринского усача Южного Каспия так же характерны изолированность отдельных популяций и следы их перемешивания (Khaefi et al., 2018). Популяции куринского усача иранского побережья Каспия имеют много общих гаплотипов с выборками Кавказа, и направление их расселения трудно установить. Нельзя исключать неоднократных повторных расселений куринского усача вдоль побережья Каспия в четвертичный период.

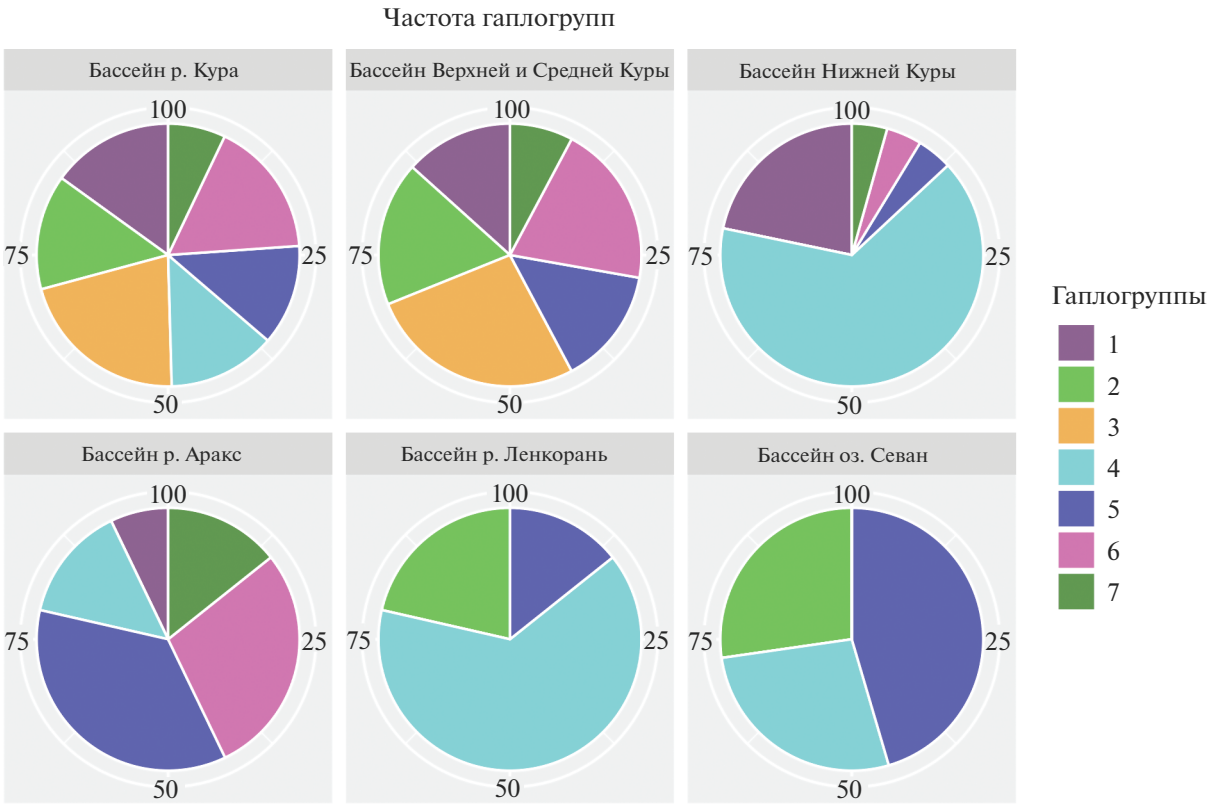

Рис. 5. Диаграммы частот гаплогрупп в разных бассейнах. Для бассейна р. Кура частоты рассчитаны для всего бассейна и участков верхне-среднего и нижнего ее течений.

Выводы. Настоящее исследование – первая попытка подробно рассмотреть филогеографию усачей рода *Barbus* на примере куринского усача *B. cyri* на Кавказе. Анализ полиморфизма двух молекулярных маркеров мтДНК свидетельствует о сложной истории расселения и взаимодействия популяций куринского усача *B. cyri*. Кодирующий маркер cyt *b* указывает на относительно быстрое распространение исследуемого вида по водоемам и водотокам Кавказа. Согласно анализу полиморфизма некодирующей области мтДНК, контрольного региона (CR), популяции куринского усача генетически подразделены на ряд групп. Полученные результаты выявили генетическую сегрегацию популяций верхне-среднего и нижнего течения р. Кура, а также неоднократные заселения усачом бассейнов р. Ленкорань, оз. Севан и Нижней Куры. Вероятно, между рассматриваемыми бассейнами, в том числе и бассейнами иранского побережья Каспия, существовал обмен генетическими линиями. Сложная современная генетическая структура популяций куринского усача, по-видимому, складывалась в периоды интенсивных тектонических процессов и климатических колебаний плейстоцена–голоцена, существенно влиявших на гидрографию речных сетей и способствовавших как вторичным контактам, так и изоляции отдельных популяций.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

Дополнительный материал (табл. S1) публикуется только в электронном формате на сайтах https://link.springer.com и https://www.elibrary.ru. Для авторизованных пользователей таблицы доступны по адресу https://doi.org.10.31857/S0320965222010053.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность О.Н. Артаеву, А.А. Болотовскому, Д.П. Карабанову, М.П. Матвееву, Л. Мумладзе, Д.М. Палатову, А.А. Прокину и Г. Хубашвили за помощь в сборе материалов, а также рецензенту за замечания и рекомендации.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Настоящее исследование поддержано грантом Российского фонда фундаментальных исследований № 19-04-00719 “Эволюция рыб Закавказья (на примере некоторых групп Actinopterygii)”.

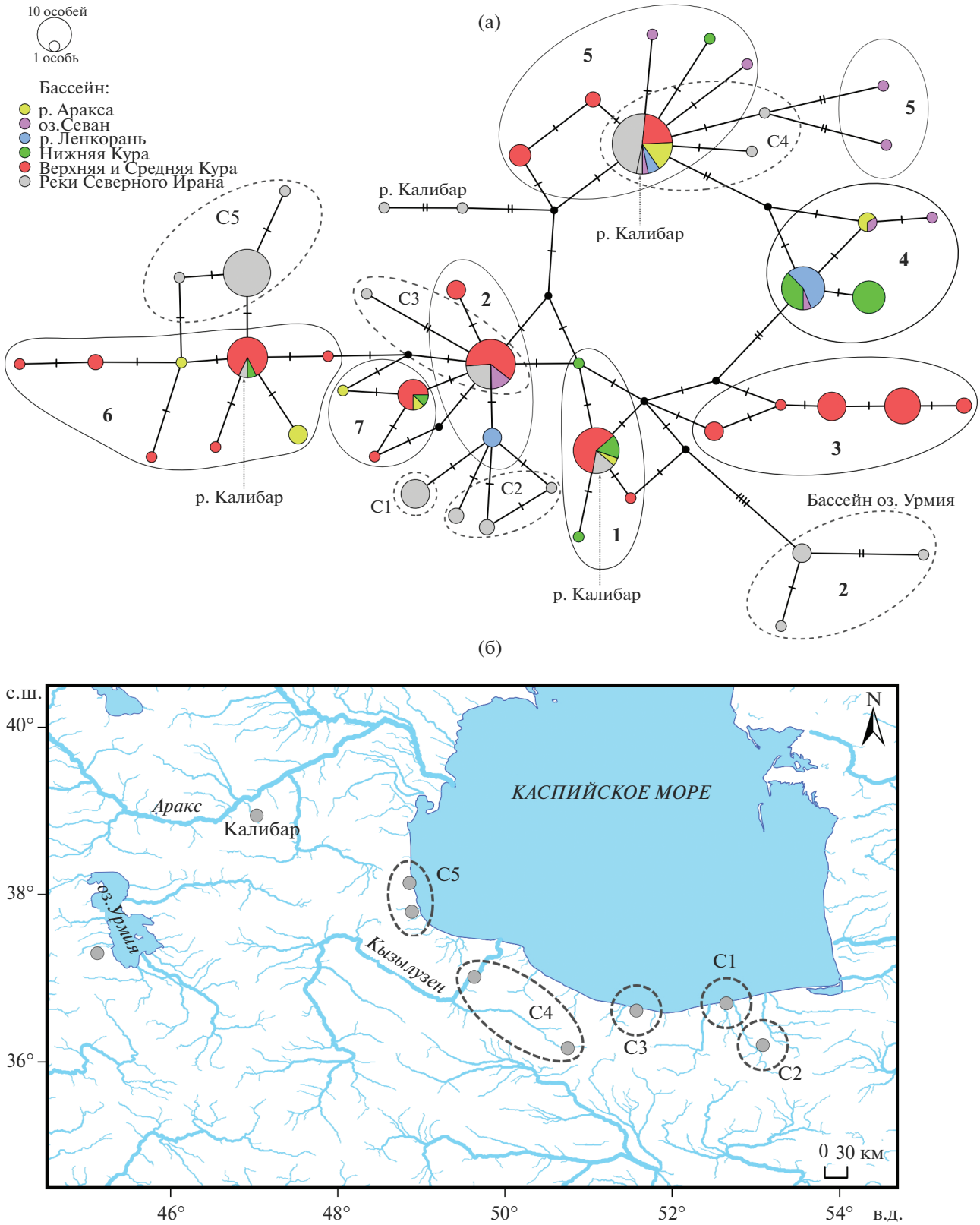

Рис 6. Филогеография усачей *B. cyri* по 220 последовательностям контрольного региона мтДНК длиной 366 п.н. с учетом информации о выборках из Ирана (Khaefi et al., 2018): а – сеть гаплотипов (C1–C5, р. Калибар, оз. Урмия– гаплогруппы, описанные Хаефи с соавт., обведены пунктирной линией, **1–7** – гаплогруппы, выделенные нами ранее, обведены сплошной линией; б – географическое распространение гаплогрупп C1–C5, р. Калибар, оз. Урмия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абдурахманов Ю.А. 1962. Рыбы пресных вод Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР.

Артаев О.Н., Лёвин Б.А., Мустафаев Н.Д., Симонов Е.П. 2018. Ширванская плотва – закавказский реликт? // Природа. № 5. С. 57.

Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. Москва: Изд-во Акад. наук СССР. С. 693.

Гулин М.Б., Коваленко М.В. 2010. Палеорусла рек Черная и Бельбек на шельфе юго-западного Крыма – новый объект экологических исследований // Морской экол. журн. Т. 9. № 1. С. 23.

Давыдов В.К. 1938. Водный баланс озера Севан. Материалы по исследованию озера Севан и его бассейна. Ч. 6. Ленинград: Гидрометеорологическое изд-во.

Дадикян М.Г. 1986. Рыбы Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР.

Лёвин Б.А. 2004. Фенетические отношения усачей Кавказского региона и их положение в системе рода *Barbus* sensu stricto (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 4. С. 496.

Леонов М.Г. 2003. Поэзия Кавказских гор // Природа. № 7. С. 25.

Милановский Е.Е. 1968. Новейшая тектоника Кавказа. Москва: Недра.

Саядян Ю.В., Алешинская З.В. 1991. Колебания увлажненности в бассейне оз. Севан // История озер Севан, Иссык-Куль, Балхаш, Зайсан и Арал. Ленинград: Наука. С. 38.

Свиточ А.А. 2016. Регрессивные эпохи большого Каспия // Водные ресурсы. Т. 43. № 2. С. 134. https://doi.org/10.7868/S0321059616020164

Янина Т.А. 2012. Неоплейстоцен Понто-Каспия: биостратиграфия, палеогеография, корреляция. Москва: МГУ.

Aljanabi S.M., Martinez I. 1997. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques // Nucleic Acids Res. V. 25. № 22. P. 4692. https://doi.org/10.1093/nar/25.22.4692

Artaev O.N., Ermakov O.A., Vekhov D.A. et al. 2021. Genetic screening of distribution pattern of roaches *Rutilus rutilus* and *R. lacustris* (Cyprinidae) in the broad range of secondary contact (Volga basin) // Inland Water Biol. V. 14. № 2. P. 205. https://doi.org/10.1134/S1995082921020024

Avise J.C. 2000. Phylogeography: the history and formation of species. Cambridge: Harvard University Press.

Bănărescu P.M., Bogustkaya N.G. 2003. The Freshwater Fishes of Europe. V. 5. Cyprinidae 2. Part II. *Barbus*. Wiesbaden: Aula.

Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. V. 16. № 1. P. 37. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036

Berrebi P., Tsigenopoulos C.S. 2003. Phylogenetic organization of the genus *Barbus* sensu stricto: A review based on data obtained using molecular markers // The Freshwater Fishes of Europe. V. 5. P. 11.

Bianco P.G., Bănărescu P. 1982. A contribution to the knowledge of the Cyprinidae of Iran (Pisces, Cypriniformes) // Cybium. V. 6. № 2. P. 75.

Coad B.W. 1995. Fresh water fishes of Iran // Acta Sc. Nat. Brno. V. 29. № 1. P. 1.

Doadrio I., Carmona J.A., Machordom A. 2002. Haplotype diversity and phylogenetic relationships among the Iberian barbels (*Barbus*, Cyprinidae) reveal two evolutionary lineages // J. Hered. V. 93. № 2. P. 140. https://doi.org/10.1093/jhered/93.2.140

Espanhol R., Almeida P.R., Alves M.J. 2007. Evolutionary history of lamprey paired species *Lampetra fluviatilis* (L.) and *Lampetra planeri* (Bloch) as inferred from mitochondrial DNA variation // Mol. Ecol. V. 16. № 9. P. 1909. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03279.x

Excoffier L., Lischer H.E.L. 2010. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Mol. Ecol. Res. V. 10. № 3. P. 564. https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x

Gandlin A.A., Mustafaev N.D., Yakimov A.V., Levin B.A. 2017. Updating the geographical range of Terek barbel *Barbus ciscaucasicus* Kessler, 1877 (Cyprinidae) using the cytochrome *b* molecular marker // Inland Water Biol. V. 10. № 1. P. 115. https://doi.org/10.1134/S1995082917010072

Khaefi R., Esmaeili H.R., Geiger M.F., Eagderi S. 2017. Taxonomic review of the cryptic *Barbus lacerta* species group with description of a new species (Teleostei: Cyprinidae) // FishTaxa. V. 2. № 2. P. 90.

Khaefi R., Esmaeili H.R., Ansari M.H., Ebrahimi M. 2018. Genetic diversification and population structure of *Barbus cyri* De Filippi, 1865 (Teleostei: Cyprinidae) in northern Iran inferred from the mitochondrial D-loop gene sequence // Environ. Biol. Fishes. V. 101. № 1. P. 181. https://doi.org/10.1007/s10641-017-0690-2

Kotlík P., Berrebi P. 2001. Phylogeography of the barbel (*Barbus barbus*) assessed by mitochondrial DNA variation // Mol. Ecol. V. 10. № 9. P. 2177. https://doi.org/10.1046/j.0962-1083.2001.01344.x

Kotlík P., Bogutskaya N.G., Ekmekçi F.G. 2004. Circum Black Sea phylogeography of *Barbus* freshwater fishes: divergence in the Pontic glacial refugium // Mol. Ecol. V. 13. № 1. P. 87. https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.02021.x

Lajbner Z., Šlechtová V., Šlechta V. et al. 2009. Rare and asymmetrical hybridization of the endemic *Barbus carpathicus* with its widespread congener *Barbus barbus* // J. Fish Biol. V. 74. № 2. P. 418. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.02098.x

Leigh J.W., Bryant D. 2015. POPART: full-feature software for haplotype network construction // Methods in Ecology and Evolution. V. 6. № 9. P. 1110. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410

Levin B.A., Rubenyan H.R. 2006. Threatened fishes of the world: *Barbus goktschaicus* Kessler, 1877 (Cyprinidae) // Environ. Biol. Fishes. V. 76. № 2–4. P. 409. https://doi.org/10.1007/s10641-006-9026-3

Levin B.A., Freyhof J., Lajbner Z. et al. 2012. Phylogenetic relationships of the algae scraping cyprinid genus *Capoeta* (Teleostei: Cyprinidae) // Mol. Phylogenet. Evol. V. 62. № 1. P. 542. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.09.004

Levin B.A., Golubtsov A.S., Dgebuadze Y.Y., Mugue N.S. 2013. New evidence of homoplasy within the African genus *Varicorhinus* (Cyprinidae): an independent origin of specialized scraping forms in the adjacent drainage systems of Ethiopia inferred from mtDNA analysis // African Zoology. V. 48. № 2. P. 400. https://doi.org/10.3377/004.048.0208

Levin B.A., Simonov E., Matveyev M.P. et al. 2018. DNA barcoding of the fishes of the genus *Alburnoides* (Actinopterygii, Cyprinidae) from Caucasus // Mitochondrial DNA Part A. V. 29. № 1. P. 49. https://doi.org/10.1080/24701394.2016.1238900

Levin B.A., Gandlin A.A., Simonov E.S. et al. 2019. Phylogeny, phylogeography and hybridization of Caucasian barbels of the genus *Barbus* (Actinopterygii, Cyprinidae) // Mol. Phylogenet. Evol. V. 135. P. 31. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.02.025

Meraner A., Venturi A., Ficetola G.F. et al. 2013. Massive invasion of exotic *Barbus barbus* and introgressive hybridization with endemic *Barbus plebejus* in Northern Italy: where, how and why? // Mol. Ecol. V. 22. № 21. P. 5295. https://doi.org/10.1111/mec.12470

Meyer A., Morrissey J.M., Schartl M. 1994. Recurrent origin of a sexually selected trait in *Xiphophorus* fishes inferred from a molecular phylogeny // Nature. V. 368. № 6471. P. 539. https://doi.org/10.1038/368539a0

Palumbi S.R. 1996. What can molecular genetics contribute to marine biogeography? An urchin's tale // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 203. № 1. P. 75. https://doi.org/10.1016/0022-0981(96)02571-3

Perdices A., Bermingham E., Montilla A., Doadrio I. 2002. Evolutionary history of the genus *Rhamdia* (Teleostei: Pimelodidae) in central America // Mol. Phylogenet. Evol. V. 25. № 1. P. 172. https://doi.org/10.1016/S1055-7903(02)00224-5

Rothgänger J., Weniger M., Weniger T. et al. 2005. Ridom TraceEdit: a DNA trace editor and viewer // Bioinformatics. V. 22. № 4. P. 493. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btk002

Rozas J., Ferrer-Mata A., Sánchez-DelBarrio J.C. et al. 2017. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets // Mol. Biol. Evol. V. 34. № 12. P. 3299. https://doi.org/10.1093/molbev/msx248

Swartz E.R., Chakona A., Skelton P.H., Bloomer P. 2014. The genetic legacy of lower sea levels: does the confluence of rivers during the last glacial maximum explain the contemporary distribution of a primary freshwater fish (*Pseudobarbus burchelli*, Cyprinidae) across isolated river systems? // Hydrobiologia. V. 726. № 1. P. 109. https://doi.org/10.1007/s10750-013-1755-7

Tamura K., Dudley J., Nei M., Kumar S. 2007. MEGA4: molecular evolutionary genetics analysis (MEGA) software version 4.0 // Mol. Biol. Evol. V. 24. № 8. P. 1596. https://doi.org/10.1093/molbev/msm092

Tsigenopoulos C.S., Berrebi P. 2000. Molecular phylogeny of North Mediterranean freshwater barbs (genus *Barbus*: Cyprinidae) inferred from cytochrome *b* sequences: biogeographic and systematic implications // Mol. Phylogenet. Evol. V. 14. №2. P. 165. https://doi.org/10.1006/mpev.1999.0702

Vasil'eva E.D., Solovyeva E.N., Levin B.A., Vasil'ev V.P. 2020. *Cobitis derzhavini* sp. nova – a new spined loach species (Teleostei: Cobitidae) discovered in the Transcaucasia // J. Ichthyol. V. 60. P. 135. https://doi.org/10.1134/S0032945220020198

Weir B.S., Cockerham C.C. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure // Evolution. V. 38. № 6. P. 1358. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1984.tb05657.x

Zaccara S., Quadroni S., Vanetti I. et al. 2019. Morphologic and genetic variability in the *Barbus* fishes (Teleostei, Cyprinidae) of Central Italy // Zoologica Scripta. V. 48. № 3. P. 289. https://doi.org/10.1111/zsc.12341

Phylogeography of the Kura Barbel *Barbus cyri* De Filippi as Inferred from mtDNA Data

A. A. Gandlin[1, *], B. Japoshvili[2], G. Epitashvili[2], N. J. Mustafaev[3], A. R. Roubenyan[4], and B. A. Levin[1, 5]

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

[2]*Ilia State University, Institute of Zoology, Tbilisi, Georgia*

[3]*Azerbaijan State Agricultural University, Ganja, Azerbaijan*

[4]*Institute of Hydroecology and Ichthyology, National Academy of Sciences, Yerevan, Republic of Armenia*

[5]*Cherepovets State University, Cherepovets, Russia*

**e-mail: gandlin.aleksander@yandex.ru*

Caucasian barbels of the genus *Barbus* are a genetically poorly studied group of cyprinids. This article presents the first detailed study of the phylogeography of the Kura barbel *B. cyri* (229 individuals from 52 localities) using two molecular markers of mtDNA – the cytochrome *b* gene and the control region. By analyzing the haplotype networks, the complex genetic structure of the population system of the Kura barbel was revealed. The discovered genetic subdivision weakly correlates with the geographical distribution of populations. We suggest that climatic oscillations, Caspian Sea level fluctuations, and the tectonic activity resulted in the repeated secondary contacts, as well as temporary isolation of some populations (e.g. Lenkoran, Sevan, Lower Kura, southern coast of the Caspian Sea) during the Pleistocene–Holocene. At the same time, genetic segregation of the population of the mid-upper section of the Kura from such in the Lower Kura was revealed. Along with other data on the endemism of the ichthyofauna of the middle reaches of the Kura, this finding favors the hypothesis of a local refugia in the Kura basin.

Keywords: phylogeography, *Barbus*, mtDNA, Caucasus, refugia, Pleistocene-Holocene

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 1, с. 26

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597

ОСНОВНЫЕ МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ВАРИАЦИИ СРЕДИ ИНДИЙСКИХ БОЛЬШИХ КАРПОВ[1]

© 2022 г. А. К. Двиведи*

[a]*Факультет зоологии и прикладной аквакультуры, университет Баркатуллы, Бхопал, Индия*

**e-mail: arvindbio@rediffmail.com*

Поступила в редакцию 26.07.2021 г.
После доработки 27.07.2021 г.
Принята к публикации 09.08.2021 г.

Морфометрические различия между тремя индийскими карпами (*Labeo rohita*, *L. catla* и *Cirrhinus mrigala*) (Гамильтон, 1822) на разных стадиях жизни (мальки, сеголетки и взрослые особи) были изучены с помощью морфометрического метода с использованием многомерного анализа. В общей сложности получены изображения 1743 особей трех видов, 11 гомологичных характеристик оцифрованы, чтобы получить данные 55 морфометрических признаков. К преобразованным измерениям были применены одномерный дисперсионный анализ, анализ главных компонент (PCA) и анализ дискриминантных функций (DFA) для определения морфометрических изменений. Одномерный дисперсионный анализ показал, что 50 признаков были значимыми ($p < 0.001$). С помощью метода главных компонент выделено 10 основных компонент, объясняющих 53.99% общей дисперсии. Дискриминантный анализ позволил правильно классифицировать 98.7% оригинальных и столько же перекрестно проверенных групповых случаев. Данные, полученные в результате многомерного анализа, указывают на значительную морфометрическую неоднородность видов. Результаты настоящего исследования дают возможность с помощью основных морфометрических характеристик выявить значимые признаки формы тела, полезные для быстрого распознавания индийских карпов на разных этапах жизни.

Ключевые слова: Labeo rohita, *Labeo catla*, *Cirrhinus mrigala*, изображение, морфометрическая изменчивость

DOI: 10.31857/S0320965222010168

Landmark Based Morphometric Variations Among Indian Major Carps

A. K. Dwivedi*

Department of Zoology and Applied Aquaculture, Barkatullah University, Bhopal, India

**e-mail: arvindbio@rediffmail.com*

Abstract—Morphometric variations among three Indian major carps (*Labeo rohita*, *L. catla* and *Cirrhinus mrigala*) (Hamilton, 1822) of different life stages (fry, fingerling and adult) were studied from landmark based morphometric method using multivariate analysis. Altogether, images of 1743 specimens of three species were taken and 11 homologous landmarks were digitized to yield 55 morphometric characters. Transformed measurements were subjected to univariate analysis of variance, principal component analysis (PCA) and discriminant function analysis (DFA) in order to determine morphometric variations. Univariate analysis of variance showed that 50 characters were significant ($p < 0.001$). PCA extracted 10 principal components explaining 53.99% of the total variance. DFA correctly classified 98.7% of original and cross-validated grouped cases, both. The results acquired from the multivariate analyses indicate significant morphometric heterogeneity among species. Findings of the present study reveals potential of landmark based morphometry in identifying representative body shape characters helpful in rapid discrimination of Indian major carps at different life stages.

Keywords: Labeo rohita, *Labeo catla*, *Cirrhinus mrigala*, image, morphometric variation

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

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 1, с. 27–32

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 595.132

Ethmolaimus gracilis sp. n. (Nematoda, Chromadorida) ИЗ оз. БАЙКАЛ

© 2022 г. Т. В. Наумова[1], *, В. Г. Гагарин[2], **

[1]*Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, Иркутск, Россия*

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

**e-mail: tvnaum@lin.irk.ru*

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

Поступила в редакцию 25.05.2021 г.
После доработки 06.07.2021 г.
Принята к публикации 13.07.2021 г.

Описан новый для науки вид *Ethmolaimus gracilis* sp. n., обнаруженный в оз. Байкал. Морфологически он близок *E. riparius* Gagarin, Naumova, 2016 и *E. pilosus* Shoshin, 1998, но от первого вида отличается более коротким и толстым телом, менее стройным хвостом, более короткими головными щетинками и более длинными спикулами. От второго вида *E. gracilis* отличается более толстым телом, менее стройным хвостом, более короткими соматическими и головными щетинками и более длинными спикулами и рульком.

Ключевые слова: новый вид, свободноживущие нематоды, систематика, морфология

DOI: 10.31857/S0320965222010119

ВВЕДЕНИЕ

Представители рода *Ethmolaimus* de Man, 1880 населяют пресные и солоноватые водоемы, а также влажные почвы (Парамонов, 1962; Goodey, 1963; Zullini, 2009). По данным разных авторов, в настоящее время известно 14–21 валидных видов рода *Ethmolaimus* (Andrássy, 2005; Decraemer, Smal, 2006; Tchesunov, 2014; Bezerra et al., 2021). В оз. Байкал обнаружено восемь видов этого рода, шесть из них были описаны из оз. Байкал – *E. derisorius* Shoshin, 1998, *E. lanatus* Shoshin, 1998, *E. maximus* Gagarin et Naumova, 2012, *E. pilosus* Shoshin, 1998, *E. riparius* Gagarin et Naumova, 2016, включая новый вид *E. gracilis* sp. n., и два вида – *E. pratensis* de Man, 1880, *E. revaliensis* (Schneider, 1906; Steiner, 1913) – были встречены в разнообразных водоемах на территории России (Gagarin, Naumova, 2012, 2016).

Цель работы – описание нового для науки вида свободноживущих круглых червей оз. Байкал.

Сокращения: *L*, мкм – длина тела; *a* – отношение длины тела к ширине тела в его среднем отделе; *b* – отношение длины тела к длине фаринкса, *c* – отношение длины тела к длине хвоста; *c'* – отношение длины хвоста к ширине тела в области ануса или клоаки, *V*, % – отношение расстояния от переднего конца тела до вульвы к общей длине тела, выраженное в процентах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для работы послужили пробы мейобентоса, собранные водолазами на глубине 3 м в литорали оз. Байкал около о. Большой Ушканий 27 сентября 2016 г. Грунт – песок и камни. Пробы фиксировали 4%-ным формалином. Определение и промеры червей проводили с помощью микроскопа “Olympus CX-21” на подкрашенных красителем бенгальский розовый глицериновых препаратах, окантованных бесцветным лаком. Фотографии сделаны с помощью микроскопа “Nikon Eclipse 80i”, оборудованного принадлежностями для наблюдения методом DIC-контраста, цифровой камерой “Nikon DS-Fil” и ПК с программой NIS-Elements D 3.2 для анализа и документирования изображения с препаратов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Отряд Chromadorida Chitwood, 1933. Семейство Ethmolaimidae Filipjev, Schuurmans Stekhoven, 1941. Род *Ethmolaimus* de Man, 1880.

Ethmolaimus gracilis sp. n. Naumova, Gagarin sp. n. (рис. 1, 2).

М а т е р и а л. Голотип ♂, инвентарный номер препарата 1599-4; паратипы: 6 ♂♂, 6 ♀♀. Препараты голотипа и паратипов хранятся в коллекции

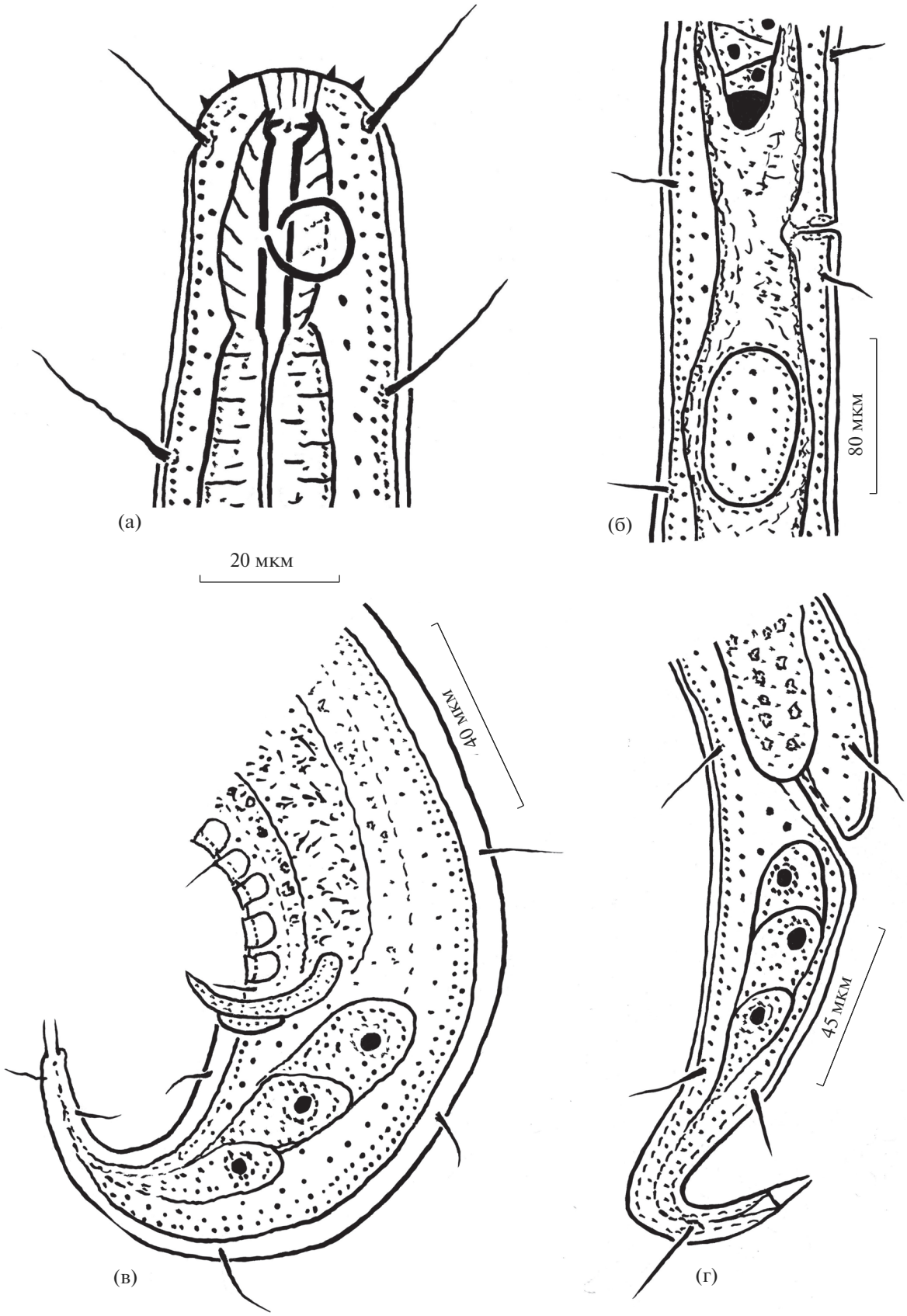

Рис. 1. *Ethmolaimus gracilis* sp. n.: а – голова самца; б – тело самки в области вульвы; в – задний конец тела самца; г – задний конец тела самки.

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

нематод Лимнологического института СО РАН (г. Иркутск, Россия).

Местонахождение. Россия, Восточная Сибирь, оз. Байкал, о. Большой Ушканий, глубина 3 м, песок и камни.

Описание. Морфометрическая характеристика голотипа и паратипов приведена в табл. 1.

Самец. Тело сравнительно короткое и толстое. Кутикула кольчатая, кольчатость образована поперечными рядами мелких округлых скле-

Таблица 1. Морфометрическая характеристика *Ethmolaimus gracilis* sp. n.

Признак	Голотип ♂	Паратипы			
		6 ♂♂		6 ♀♀	
		min–max	среднее	min–max	среднее
L, мкм	935	803–1130	917	720–1053	906
a	14	12–18	14	9–14	12
b	6.5	6.1–7.6	6.6	5.6–6.5	6.2
c	10.4	8.8–11.3	10.3	6.2–10.0	8.4
c'	2.6	1.8–2.7	2.4	2.5–3.3	2.9
V, %	–	–	–	47–59	55
Ширина, мкм:					
области губ	18	17–20	19	18–20	19
стомы	15	15–17	16	15–20	17
тела в его среднем отделе	65	53–75	66	70–85	76
тела в области ануса или клоаки	35	33–46	39	32–40	39
Длина, мкм:					
головных щетинок	13	11–14	13	10–13	12
стомы	25	22–27	25	24–28	26
фаринкса	145	122–170	139	130–168	146
хвоста	90	77–100	90	100–120	109
спикул (по дуге)	54	54–58	56	–	–
рулька	15	14–20	17	–	–
Расстояние, мкм:					
от фовеи амфидов до переднего конца тела	15	14–18	16	12–18	15
от заднего конца фаринкса до вульвы	–	–	–	210–450	353
от заднего конца фаринкса до клоаки	700	610–860	688	–	–
от вульвы до ануса	–	–	–	265–330	298
Количество супплементарных органов	16	14–16	15	–	–

роций. Латеральная дифференцировка кутикулы отсутствует. Соматические щетинки относительно немногочисленны, их длина равна 15–20 мкм. Головной отдел спереди округлен. Голова не обособлена от остального тела. Губы низкие, слиты между собой. Внешние губные сенсиллы и внутренние губные сенсиллы в форме мелких папилл. Четыре головные сенсиллы в форме тонких щетинок, длина которых равна 65–75% диаметра области губ. Хейлостома вооружена 12 кутикулизированными ребрами. Фарингостома в форме трубки, стенки которой довольно сильно кутикулизированы. Передний конец трубки слегка расширен и содержит три остроконечных зуба: дорсальный и два субвентральных. Дорсальный зуб немного крупнее субвентральных.

Фарингостома окружена специальной мускулатурой. Фовеи амфидов в форме спирали в один виток и расположены примерно на уровне середины стомы. Фаринкс мускулистый, с хорошо развитым базальным бульбусом размером 30–33 × 25–28 мкм. Экскреторная пора ренетты расположена слегка ниже нервного кольца. Кардий маленький, конический.

Семенники парные, противопоставленные. Передний семенник расположен слева от средней кишки, задний семенник – справа от средней кишки. Спикулы сравнительно крупные и тол-

стые, слегка изогнуты. Их длина в 1.3–1.7 раз превышает диаметр тела в области клоаки. Рулек простой, в форме удлиненной пластинки длиной 14–20 мкм. Преклоакльные супплементарные органы кубковидные, в числе 14–16 штук. Хвост удлиненно-конический, загнут вентрально. Каудальные железы хорошо развиты. Спиннерета в форме короткой трубочки.

Самки. Подобны самцам по общей морфологии. Строение кутикулы и переднего конца тела как у самцов. Тело сравнительно толстое и короткое. Кутикула кольчатая, кольца составлены из поперечных рядов мелких овальных склероций. Соматические щетинки малочисленные, длиной 15–20 мкм. Голова спереди слегка округлена. Губы низкие, слиты между собой. Губные сенсиллы в форме мелких папилл. Четыре головные сенсиллы в форме тонких щетинок, длина которых равна 56–67% ширины области губ. Хейлостома имеет 12 ребер. Фарингостома в форме трубки, передний конец которой чуть расширен и несет три зуба. Фовеи амфидов в форме спирали в один виток. Фаринкс мускулистый, с хорошо выраженным базальным бульбусом.

Половая система дидельфная, амфидельфная. Яичники сравнительно короткие. Передний яичник расположен слева от средней кишки, задний – с правой стороны. Вульва в форме поперечной щели, расположена примерно в середине тела. Губы вульвы не склеротизированы и не выступают за контуры тела. Вагина сравнительно короткая. В матках многочисленные сперматозоиды и 1–2 яйца размером 47–55 × 36–50 мкм. Хвост удлиненно-конический, загнут на вентральную сторону. Каудальные железы хорошо развиты. Спиннерета в форме короткой трубочки.

Дифференциальный диагноз. *Ethmolaimus gracilis* sp. n. морфологически близок *E. riparius* и *E. pilosus*. От первого вида отличается более коротким и толстым телом (L = 720–1130 мкм, a = 12–18 против L = 1228–1501 мкм, a = 28–34 у *E. riparius*), менее стройным хвостом (c' = 1.8–3.3 против c' = 3.4–4.7 у *E. riparius*), более короткими головными щетинками (их длина 10–14 мкм против 20–25 мкм у *E. riparius*) и более длинными спикулами (их длина 54–58 мкм против 45–50 мкм у *E. riparius*) (Gagarin, Naumova, 2016). От второго вида *E. gracilis* sp. n. отличается более толстым телом (a = 12–18 против a = 19–33 у *E. pilosus*), менее стройным хвостом (♂♂ c' = 1.8–2.7, ♀♀ c' = = 2.5–3.3 против ♂♂ c' = 3.4–3.8, ♀♀ c' = 4.4–5.4 у *E. pilosus*), более короткими соматическими и головными щетинками (соматические щетинки длиной 15–20 мкм, головные щетинки длиной 10–14 мкм против длины 22–50 мкм и 15–17 мкм у *E. pilosus* соответственно) и более длинными спикулами и рульком (длина спикул 54–58 мкм, длина рулька 14–20 мкм против длины спикул 32–34 мкм и длины рулька 8 мкм у *E. pilosus* Shoshin, 1998) (Shoshin, 1998).

Этимология. Видовое название означает “грациозный”.

Выводы. Описан новый для науки вид нематод, обитающих в оз. Байкал. Морфологически *Ethmolaimus gracilis* sp. n. наиболее близок к *E. riparius* и *E. pilosus*. Байкальская фауна включает более трети мировой фауны нематод рода *Ethmolaimus*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность В.А. Гусакову (Институт биологии внутренних вод РАН) за помощь при фотографировании препаратов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания (темы РАН: АААА–А18–1180126901050 и 121032300180-7).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Парамонов А.А. 1962. Основы фитогельминтологии. Т. 1. Москва: Издательство Академии наук СССР.

Andrássy I. 2005. Free-living nematodes of Hungary (Nematoda errantia). V. I. Budapest: Hungarian Natural History Museum and Systematic Zoology Research Group of the Hungarian Academy of Sciences.

Bezerra T.N., Eisendle U., Hodda M. et al. 2021. Nemys: World Database of Nematodes. *Ethmolaimus* de Man, 1880. Accessed at: http://www.nemys.ugent.be/aphia.php?p=taxdetails&id =2323 on 2021-07-07

Decraemer W., Smal N. 2006. Orders Chromadorida, Desmodorida and Desmoscolecida // Freshwater nematodes: Ecology and taxonomy. Wallingford: CABI Publishing. P. 497.

Gagarin V.G., Naumova T.V. 2012. *Paramononchus orientalis* sp.n. and *Ethmolaimus maximus* sp.n. (Nematoda) from Lake Baikal, Russia // Zootaxa. V. 3513. P. 51.

Gagarin V.G., Naumova T.V. 2016. *Ethmolaimus riparius* sp. n. and *Paramononchus major* sp. n. (Nematoda) from Lake Baikal, Russia // Zootaxa. V. 4098. № 3. P. 582. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4098.3.10

Goodey T. 1963. Soil and freshwater nematodes. London: Methuen, Wiley.

Shoshin A.V. 1998. Baikal nematodes of the genus *Ethmolaimus* (Nematoda; Chromadorida: Ethmolaimidae) // Zoosystematica Rossica. V. 7. P. 215.

Tchesunov A. 2014. Order Chromadorida Chitwood, 1933 // Handbook of Zoology. Gastrotricha, Cycloneuralia, Gnathifera. V. 2. Nematoda. Chapter: 7.12. Berlin: De Gruyter. P. 373.

Zullini A. 2009. Identification manual for freshwater nematode genera. Unversita di Milano – Bicocca.

Ethmolaimus gracilis sp. n. (Nematoda, Chromadorida) from Lake Baikal

T. V. Naumova[1, *] and V. G. Gagarin[2, **]

[1]*Limnological Institute of Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Irkutsk, Russia*

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

**e-mail: tvnaum@lin.irk.ru*

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

A new for science species *Ethmolaimus gracilis* sp. n. from Lake Baikal is described. Morphologically, it is close to *E. riparius* Gagarin, Naumova, 2016 and *E. pilosus* Shoshin, 1998, but differs from the former in a shorter and thicker body, less slender tail, shorter head setae, and longer spicules. It differs from the second species by thicker body, less slender tail, shorter somatic and head setae, and longer spicules and gubernaculum.

Keywords: new species, free-living nematodes, taxonomy, morphology

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 1, с. 33–44

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.554.3.591.471.4

ФЕНЕТИЧЕСКАЯ РАДИАЦИЯ ОСОБЕЙ ГЕНЕРАЛИЗОВАННОЙ ФОРМЫ КРУПНЫХ АФРИКАНСКИХ УСАЧЕЙ КОМПЛЕКСА *Barbus intermedius* В оз. ТАНА (ЭФИОПИЯ)

© 2022 г. А. Н. Мироновский[a, b, *]

[a]*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия*

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

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

Поступила в редакцию 25.01.2021 г.
После доработки 12.02.2021 г.
Принята к публикации 16.02.2021 г.

Выполнен анализ структуры фенетического разнообразия особей генерализованной формы в полиморфной популяции крупных африканских усачей оз. Тана. Показано, что в пространстве рассматриваемых признаков генерализованные усачи распределены неравномерно, образуя группы, в той или иной степени между собой разобщенные. Некоторые группы различаются без перекрывания, отношения других можно определить, как “гантелевидные структуры”. Это можно рассматривать как отражение разнонаправленной радиации, источником которой является одна из групп. Результаты исследования согласуются с гипотезой о подобии генерализованной формы предковой форме, давшей начало многообразию комплекса *B. intermedius* sensu Banister.

Ключевые слова: генерализованная форма комплекса *Barbus* (=*Labeobarbus) intermedius*, симпатрическое формообразование, “гантелевидные структуры”

DOI: 10.31857/S0320965222010107

ВВЕДЕНИЕ

Озеро Тана, из которого берет начало р. Голубой Нил, расположено на Абиссинском нагорье в северной части Эфиопии (рис. 1). С годами уникальный по своему своеобразию животный мир озера все больше привлекает внимание зоологов весьма широкого круга интересов: от ихтиологов (Rüppell, 1836; Boulenger, 1902; Bini, 1940; Brunelli, 1940; Nagelkerke et al., 1994; Mina et al., 1996; Nagelkerke, Sibbing, 2000; Nagelkerke, Rossberg, 2014) до специалистов по планктонным организмам (Крылов и др., 2020а, 2020б). Ихтиофауна озера примечательна, прежде всего, обилием морфо-экологических форм (морфотипов) крупных африканских усачей комплекса *Barbus (=Labeobarbus) intermedius* (sensu Banister, 1973) (рис. 2). Считается, что комплекс танских морфотипов – результат адаптивной радиации в процессе разделения пищевых ресурсов озера (Sibbing et al., 1998; Sibbing, Nagelkerke, 2001). Морфологическое разнообразие усачей оз. Тана впечатляет: отмечается, что различия между некоторыми морфотипами сопоставимы с различиями видов и даже родов Cyprinidae Евразии (Nagelkerke et al., 1994). Таксономический статус танских морфотипов исследователи оценивают по-разному. Одни считают их видами (или подвидами) (Rüppell, 1836; Boulenger, 1902; Bini, 1940; Nagelkerke, Sibbing, 2000), другие – экоморфами одного полиморфного вида (Banister, 1973), третьи полагают, что некоторые формы представляют собой экоморфы (Brunelli, 1940; Mina et al., 1996), а некоторые – “безмерные виды” в понимании Майра (1971). Наряду с усачами специализированных морфотипов в оз. Тана обитают всеядные особи без выраженных признаков той или иной пищевой специализации. При этом, если большинство морфотипов – это эндемики озера, то всеядные особи, рассматриваемые в качестве генерализованной формы (GF), широко распространены в реках и озерах Эфиопии. Из них состоят мономорфные популяции крупных африканских усачей, а в полиморфных популяциях генерализованные особи доминируют по численности, как и в оз. Тана. Считается, что GF подобна предковой форме, в процессе диверсификации, давшей

Сокращения: АГК – анализ главных компонент, GF – генерализованная форма (аббревиатура от англ. “generalized form”).

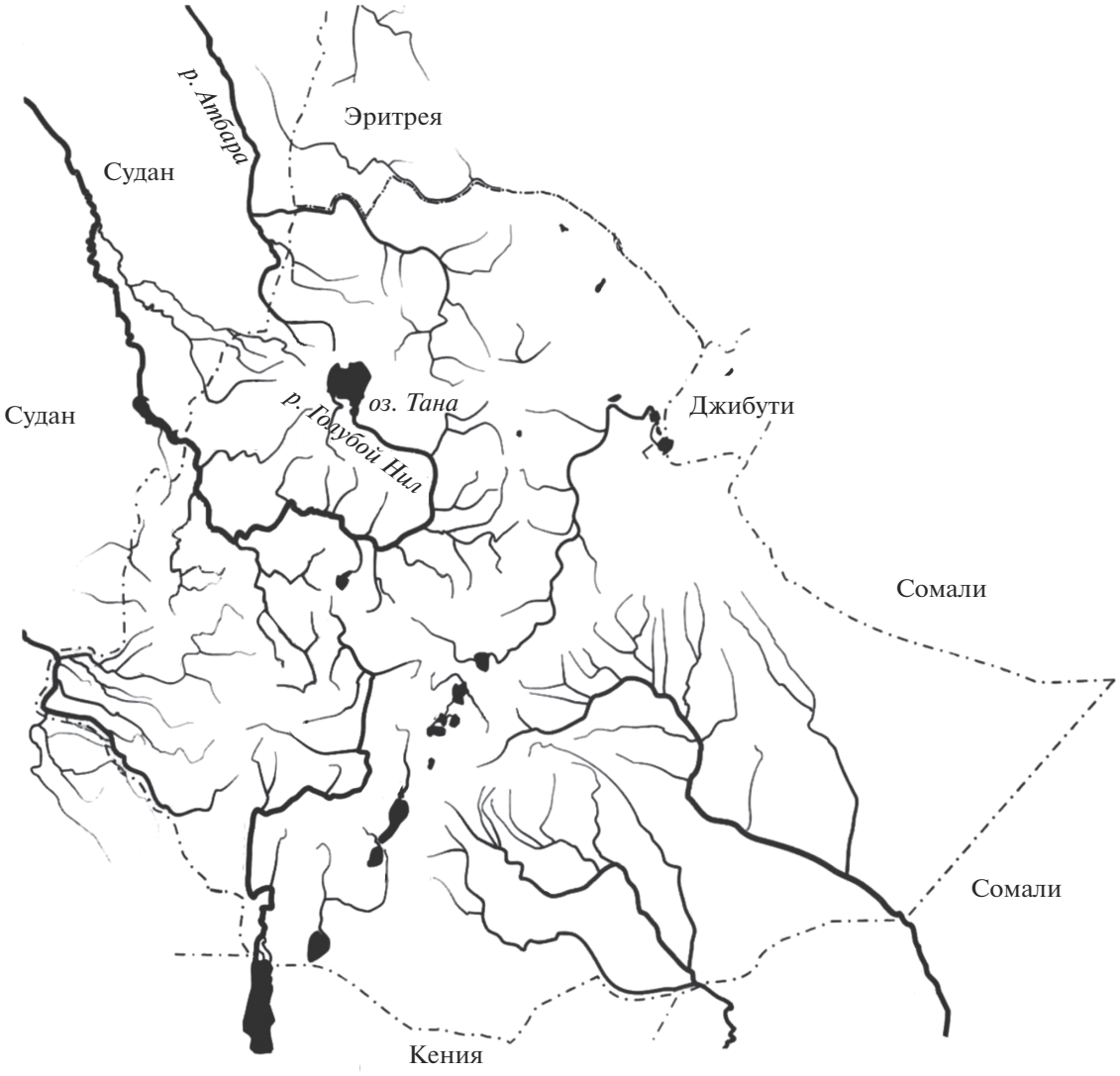

Рис. 1. Карта-схема района исследований: оз. Тана, Эфиопское нагорье, Эфиопия.

начало многообразию комплекса *B. intermedius* в ареале (Nagelkerke et al., 1994; Mina et al., 1996; Левин, 2003; Голубцов, 2010; Levin et al., 2019). Внешне (при визуальной оценке габитуса) особи GF производят впечатление весьма между собой схожих, образно говоря, “все на одно лицо”. Вместе с тем анализ изменчивости краниологических признаков показал, что взятые в разных водоемах выборки особей, одинаково именуемых генерализованными, различаются между собой не меньше, а в некоторых случаях – больше, чем выборки специализированных морфотипов оз. Тана (Мироновский, 2017). Это заставляет задуматься о том, сколь схожи между собой генерализованные особи одной популяции? Гомогенны ли слагаемые ими локальные совокупности? Или же в пространстве тех или иных признаков соплеменные особи генерализованных усачей распределены неравномерно, образуя феноны, т.е., группы, особи которых между собой сходны больше, чем с особями других подобных групп?

Цель работы – дать анализ фенетического разнообразия усачей GF в оз. Тана.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собирали на разных участках акватории оз. Тана в период с 1992 по 2010 гг. Рыб добывали жаберными и накидными сетями, брали из уловов местных рыбаков. Всего рассмотрено 165 особей GF стандартной длиной (*SL*) от 10 до 34 см.

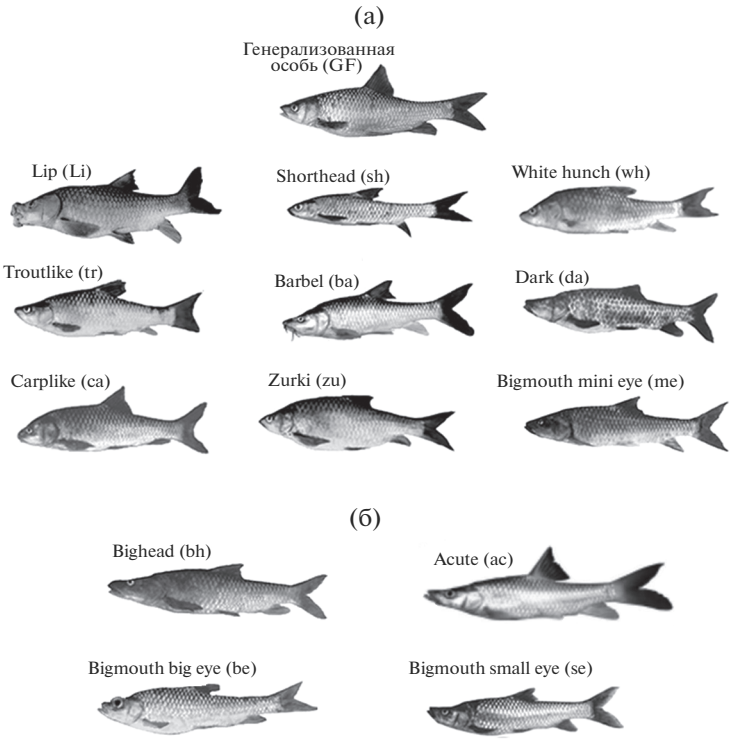

Рис. 2. Морфо-экологические формы крупных африканских усачей комплекса *Barbus intermedius* оз. Тана: а – генерализованная особь и формы (морфотипы), внешне сравнительно сходные с генерализованной формой (GF); б – формы, внешне весьма отличающиеся от генерализованной.

Отметим, что в оз. Тана GF крупных африканских усачей описана как морфотип intermedius[1] (Nagelkerke et al., 1994; Мина и др., 2016). Для оценки морфологических отношений усачей разных форм, наряду с генерализованными, в исследовании рассматриваются особи специализированных морфотипов оз. Тана: acute – 75 особей; barbel – 17; bighead – 11; bigmouth big eye – 56; bigmouth mini eye – 10 особей; bigmouth small eye – 51; carplike – 12; dark – 35; troutlike – 41; white hunch – 48; zurki – 54; Lip – 27; shorthead – 13 особей. Принадлежность особи к тому или иному морфотипу (включая intermedius) определяли по диагностической таблице (Nagelkerke et al., 1994).

У каждой особи проведено 14 промеров черепа (рис. 3). Исследования изменчивости крупных африканских усачей показали, что обладая высокой разрешающей способностью и хорошей воспроизводимостью результатов измерений как одним, так и разными операторами, данный набор признаков позволяет достаточно уверенно оценивать фенетические отношения большинства морфотипов (Mina et al., 1993, 1996, 1998; Мина и др., 2005; Мироновский, 2006; Кожара и др., 2020).

Статистическая обработка данных выполнена средствами пакетов NTSYS 2.02k (Rohlf, 1998) и Статистика 6. В расчетах использованы индексы, представляющие собой отношения абсолютных значений промеров к базальной длине черепа (*BL*). Далее в обсуждении, упоминая тот или иной признак, мы будем иметь в виду его индекс, а не сам промер. Значения индексов преобразовывали в натуральные логарифмы для нормализации распределений. В качестве показателя сходства использована обобщенная таксономическая дистанция (Rolf, 1998). Кластерный анализ матриц сходства между особями проводили методом complete linkage; его результаты иллюстрирует дендрограмма. При АГК учитывали рекомендацию Л. А. Животовского (1984) разделить признаки на определенные группы, для каждой группы АГК провести отдельно и далее анализировать ГК1 каждой группы. Ранее установлено (Мироновский, 2017), что в процессе диверсификации экологических форм танских усачей рассматриваемые признаки делятся на две корреляционные плеяды. В одну входят шесть признаков осевого черепа (B_1, B_2, B_3, B_4, HS_1, HS_2) и три признака висцерального чере-

[1] Латинское “intermedius”, как и определение “генерализованная”, указывает на обобщенность облика особей GF – промежуточного, или усредненного между другими танскими морфотипами. В качестве одного из диагностических признаков морфотипа intermedius Нагелькерке с соавт. (Nagelkerke et al., 1994. P. 3) указывает: “No extreme characters”, т.е. отсутствие экстремальных признаков, под “экстремальными” понимая диагностические признаки специализированных морфотипов озера.

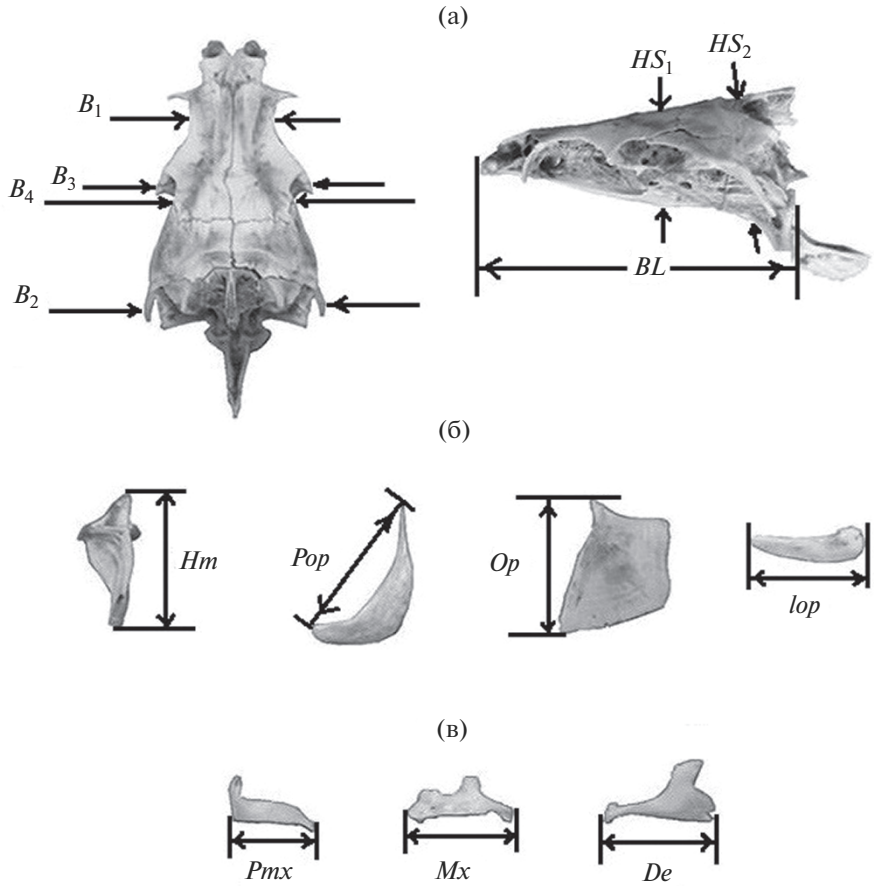

Рис. 3. Схема промеров черепа африканских усачей комплекса *B. intermedius*: а – признаки осевого черепа; б – признаки висцерального черепа; в – признаки висцерального черепа, отражающие морфологию челюстей. *BL* – базальная длина черепа; B_1, B_2, B_3 – расстояние между внешними краями frontalia, pterotica и sphenotica соответственно; B_4 – ширина черепа на уровне соединения frontale и pteroticum, HS_1 и HS_2 – высота черепа на уровне изгиба parasphenoideum и заднего края parasphenoideum соответственно, *Hm* – высота hyomandibulare, *Pop* – длина praeoperculum, *Op* – высота передней части operculum, *lop* и *Pmx* – длина interoperculum (межкрышечной кости) и praemaxillare, *Mx* – длина maxillare, *De* – длина dentale.

па (*Hm*, *Pop, Op*). Вторую слагают четыре признака висцерального черепа, три из которых (*Pmx*, *Mx* и *De*) отражают морфологию челюстей, что дает основания рассматривать изменчивость данной плеяды как прямо связанную с особенностями питания[2]. Четвертый признак второй плеяды (*lop*) характеризует длину межкрышечной кости. В черепе усачей эта кость протянулась за зубной, что, по-видимому, определяет тесную корреляцию между нею и *De*. С учетом такого разделения АГК проводили раздельно для плеяды из девяти признаков и для плеяды из четырех признаков, затем анализировали распределение точек-объектов в координатах ГК1 “плеяды девяти” и ГК1 “плеяды четырех”. Такая ординация дает возможность наглядно соотнести вклад каждой плеяды в структуру распределения объектов на плоскости ГК. Собственные векторы рассчитывали по корреляционной матрице; длину вектора принимали равной 1.

[2] Очевидно, с питанием может быть связана изменчивость и девяти признаков первой плеяды, поскольку с образом жизни вообще, и с питанием в частности, в той или иной мере, связаны все или почти все параметры организма. Вместе с тем, если связь изменчивости параметров челюстной дуги с питанием – прямая, очевидная, функциональная, то связь с питанием параметров осевого черепа (B_1, B_2, B_3, B_4, HS_1, HS_2), жаберной крышки (*Pop* и *Op*) и подъязычной дуги (*Hm*) – косвенная, опосредованная, и логично полагать, что вклад особенностей питания в изменчивость этой плеяды меньше.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Визуальный анализ дендрограммы сходства особей GF усачей комплекса *B. intermedius* (рис. 4) дает основания выделить пять кластеров – *a*, *b*, *c*, *d* и *e*, уровень различий между которыми заметно выше уровня различий внутри каждого из них.

Наличие кластеров предполагает гетерогенность изучаемого множества, что требует объяснения при анализе отношений особей между собой весьма сходных (визуально производящих впечатление неразличимых). Одно из возможных объяснений проистекает из того, что установить принадлежность крупных танских усачей к определенному морфотипу можно лишь по достижению ими некоторой длины, в качестве которой Нагелькерке с соавт. (Nagelkerke et al., 1995) указывает *SL* ~10 см. Мина с соавт. (Mina et al., 1996) утверждает, что при *SL* = 10 см уверенно идентифицировать можно лишь два морфотипа – acute и bigmouth big eye, надежное же определение остальных возможно при *SL* 20–25 см. В составе четырех из пяти кластеров есть особи достаточно крупные (табл. 1), чтобы даже по более жестким критериям Мины с соавт. (1996) выявленную гетерогенность нельзя было объяснить тем, что в составе изучаемой совокупности присутствуют усачи не только GF, но и специализированных морфотипов, которые еще недостаточно выросли для надежной идентификации. Длины 20 см не достигают лишь особи кластера “*b*”.

В качестве другого объяснения гетерогенности можно предположить, что в разные кластеры попали особи выборок разных лет, и наблюдаемая дифференциация имеет хронологический характер. Однако данные табл. 2 свидетельствуют, что это не так. В достаточно объемных кластерах (“*a*”, “*c*” и “*d*”) присутствуют особи сборов разных лет, и даже четыре особи наименьшего из всех кластера “*b*” пойманы в разные годы (1993, 1996, 1997). Обращает на себя внимание распределение особей, пойманных в 2010 г., после того как в результате чрезмерного промысла численность танских морфотипов резко снизилось, и некоторые морфотипы почти перестали встречаться (De Graaf et al., 2004; Dejen et al., 2017). В каждом из больших кластеров (“*a*”, “*c*” и “*d*”) особи 2010 г. присутствуют, а их отсутствие в кластерах “*b*” и “*e*” с большой вероятностью объясняется малым объемом двух этих кластеров в сочетании с малым объемом выборки 2010 г. Таким образом, нет оснований полагать, что после снижения численности специализированных морфотипов структура фенетического разнообразия особей GF в озере существенно изменилась.

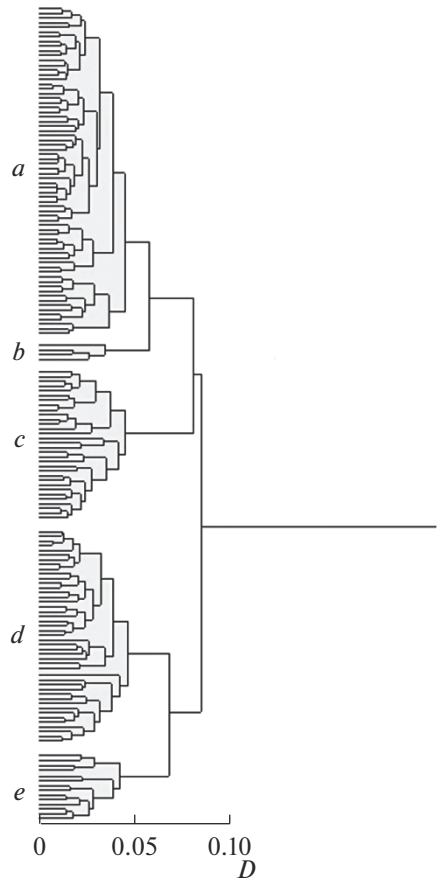

Рис. 4. Дендрограмма сходства особей генерализованной формы (GF) усачей комплекса *B. intermedius* в оз. Тана. *D* – обобщенная таксономическая дистанция. *a*, *b*, *c*, *d* и *e* – группы (кластеры).

Еще одна из вероятных причин выявленной гетерогенности GF в оз. Тана – возможные различия разноразмерных групп в результате изменения пропорций черепа по мере роста рыб. На рис. 5 по оси ординат даны значения дискриминантной функции (*df1*), полученной по совокуп-

Таблица 1. Особи разных размерных групп: распределение в кластерах дендрограммы

Кластер дендрограммы	Размерная группа особей GF, см				
	10.0–15.0	15.0–20.0	20.0–25.0	25.0–30.0	30.0–35.0
a	8	25	23	12	2
b	1	3	–	–	–
c	11	14	7	–	–
d	10	19	9	5	2
e	–	3	3	6	2
Всего особей, экз.	30	64	42	23	6

Таблица 2. Число особей в выборках разных лет: распределение в кластерах дендрограммы

Год сбора	Кластеры дендрограмы				
	a	*b*	*c*	*d*	*e*
1992	8	–	4	10	6
1993	4	1	2	7	3
1994	2	–	2	3	–
1996	37	2	10	12	5
1997	10	1	13	7	–
1999	5	–	–	–	–
2010	4	–	1	6	–
Всего особей, экз.	70	4	32	45	14

ности 14 рассматриваемых признаков, по оси абсцисс – базальная длина основания черепа (*BL*). Такая ординация дает возможность визуально оценить соотношение различий, обусловленных разными размерами усачей сравниваемых групп, с различиями, которые разницей размеров объяснить нельзя. В семи из десяти возможных сочетаний (рис. 5а, 5д–5к) одноразмерные особи сравниваемых групп по оси ординат различаются без перекрывания, при этом в шести сочетаниях (рис. 5а, 5д–5ж, 5и, 5к) различия с выраженным хиатусом. В трех сочетаниях (рис. 5б–5г) распределения перекрываются, однако тенденция к разделению одноразмерных особей сравниваемых совокупностей сомнений не вызывает. Следовательно, наблюдаемые различия нельзя объяснить постепенным изменением пропорций по мере роста рыб.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные результаты характеризуют ситуацию противоречиво. По диагностическим признакам внешней морфологии каждая особь рассматриваемого множества отнесена к одной совокупности – морфотипу intermedius, т.е. к GF. Вместе с тем, анализ отношений особей этой совокупности по остеологическим признакам выявляет группы, различающиеся между собой без перекрывания, в большинстве сопоставлений – с отчетливым хиатусом. Ключ к пониманию ситуации дают рис. 5б–5г, где распределения можно рассматривать как в разной степени выраженные “гантелевидные структуры”, то есть состояния, которые, согласно модели симпатрического видообразования Кондрашова и Мины (Kondrashov, Mina, 1986), предшествуют полному обособлению групп особей, дивергирующих в условиях симпатрии. Исходя из этого, наблюдаемое соотношение различий можно объяснить фенетической радиацией особей изучаемой совокупности. Центр и источник радиации – группа “*a*”. От нее дивергируют группы “*c*”, “*d*” и “*e*”. В результате дивергенции различия особей групп, расходящихся в разные направления, достигли уровня полной разобщенности вплоть до хиатуса, тогда как с общим центром у каждой группы фенетическая связь сохранилась. Особое положение занимают особи группы “*b*”, с хиатусом отличающиеся от прочих, включая особей группы “*a*” – предполагаемого источника радиации. На наш взгляд, возможная причина наблюдаемого хиатуса – это малая численность группы “*b*”. Согласно правилу убывания дискретности (Мина, 1986), с увеличением численности выборки “*b*”, хиатус между нею и группой “*a*” с большой вероятностью заполнится. Другое объяснение полного обособления особей группы “*b*” от прочих исходит из возможности полифилетического происхождения танского комплекса. В этом случае их можно рассматривать как представителей иной линии GF в процессе множественного вселения в озеро.

Результаты дискриминации пяти рассматриваемых групп одновременно отражены на рис. 5л. Распределение особей на плоскости первой (*df1*) и второй (*df2*) дискриминантных функций соответствует гипотезе о фенетической радиации GF в оз. Тана. В центре расположены особи группы “*a*”, в четырех направлениях от центра – особи групп-дериватов. Примечательно, что группы “*c*” и “*d*” на рис. 5л перекрываются, тогда как на рис. 5з их распределения разобщены. Это хорошо иллюстрирует бо́льшую надежность дискриминирующих алгоритмов при *попарном* сличении сравниваемых совокупностей. С увеличением числа сличаемых групп разделение в проекции на двумерную плоскость может не наблюдаться, хотя в *n*-мерном пространстве исходных признаков распределения находятся обособленно.

На рис. 6 приведены результаты АГК средних оценок признаков пяти обсуждаемых кластеров GF и 13 морфотипов озера. По оси абсцисс даны значения ГК1 “плеяды четырех”, по оси ординат – значения ГК1 “плеяды девяти”. Таким образом, ось абсцисс отражает изменчивость параметров, прямо связанных с процессом захвата и удержания пищевых объектов, т.е. изменчивость, сопряженную с диверсификацией особей в процессе разделения пищевых ресурсов. Ось ординат отражает изменчивость признаков, прямо с особенностями питания не связанных. Собственные векторы, собственные значения и процент связанной дисперсии приведены в табл. 3. Видно, что ось абсцисс отражает >80% изменчивости плеяды признаков, характеризующих морфологию челюстей, ось ординат >70% изменчивости признаков второй плеяды. При этом, в каждом векторе вклады признаков одинаковы по знаку и близки по абсолютной величине. Следовательно, двумерное распределение на рис. 6 с большой полнотой и минимальными искажениями отображает фенетические отношения танских морфотипов и пяти

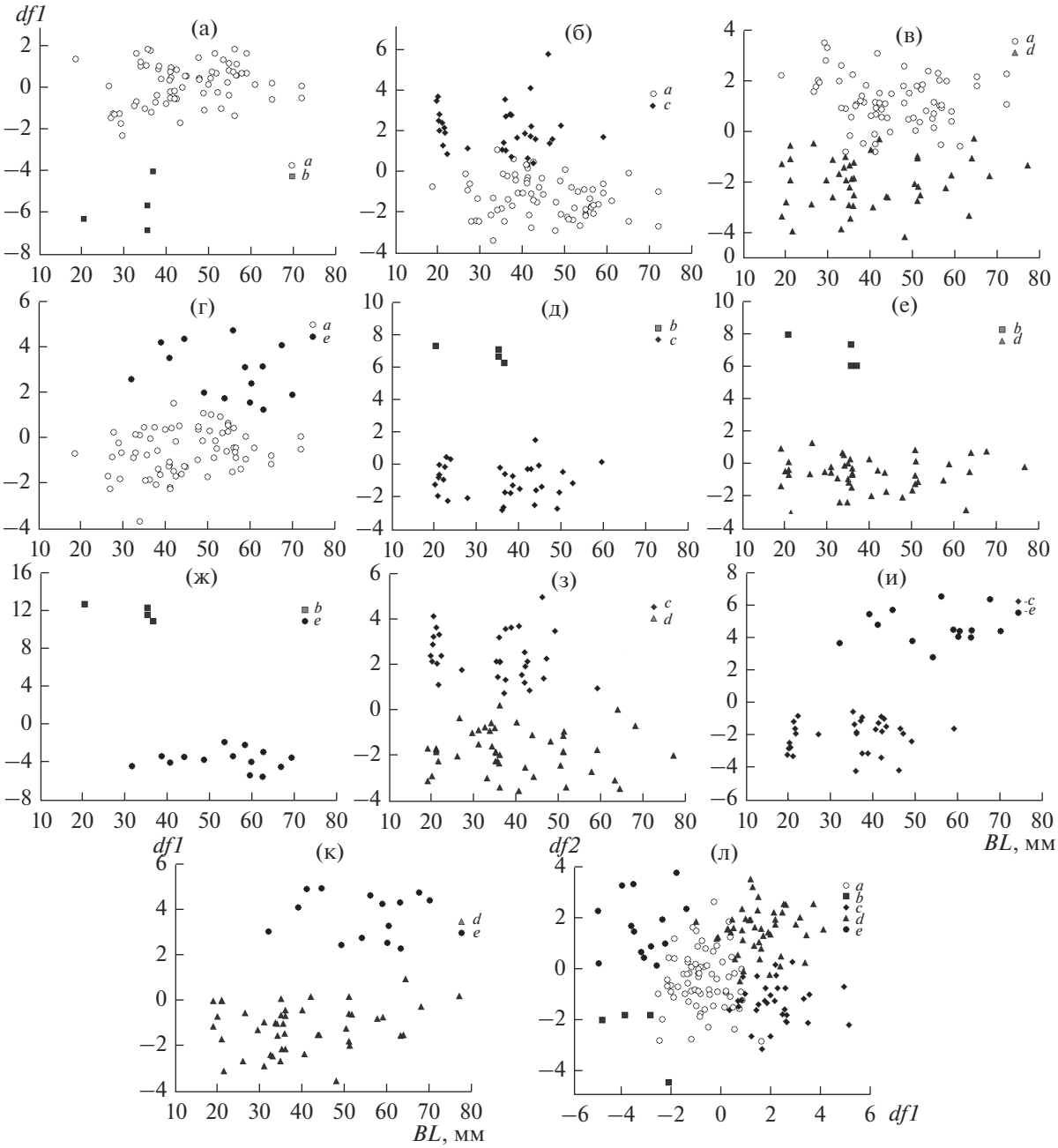

Рис. 5. Результаты дискриминации пяти групп GF усачей комплекса *B. intermedius* из оз. Тана: а – *a* и *b*, б – *a* и *c*, в – *a* и *d*, г – *a* и *e*, д – *b* и *c*, е – *b* и *d*, ж – групп *b* и *e*, з – групп *c* и *d*, и – групп *c* и *e*, к – групп *e* и *d*, л – всех пяти выявленных групп одновременно; *df1* и *df2* – первая и вторая дискриминантные функции, *BL* – базальная длина основания черепа особей.

выявленных групп GF в многомерном пространстве исходных параметров. Графические символы (○, ◆, ▲, ■ и ●) пяти групп особей GF соединены кратчайшей связывающей сетью. Видно, что конфигурация сети соответствует гипотезе о фенетической радиации, источник которой – группа “*a*”, а направления отрезков кратчайшей связывающей сети позволяет судить о направлениях дивергенции дериватов.

Пищевые предпочтения экологических форм усачей оз. Тана, описаны в ряде работ (Nagelkerke et al., 1994; Sibbing at al., 1998; Nagelkerke, Sibbing, 2000; Sibbing, Nagelkerke, 2001; De Graaf, 2003; Nagelkerke, Rossberg, 2014). Генерализованные особи, как отмечено выше, всеядны. Относительно всеядны и особи морфотипа Lip (Li), хотя значительную долю их рациона составляют бентос и донные беспозвоночные, извлекаемые гипертро-

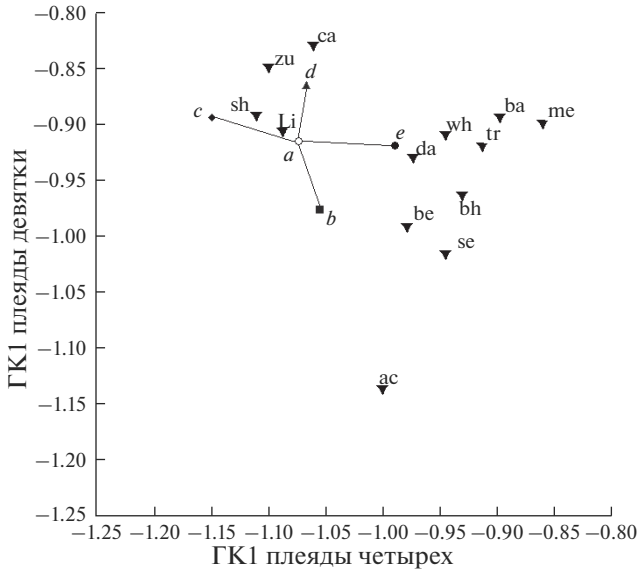

Рис. 6. Результаты АГК средних оценок признаков 13 специализированных морфотипов (обозначения см. рис. 2) и пяти групп (*a, b, c, d, e*) GF комплекса *B. intermedius* из оз. Тана. Обозначение осей разъяснено в тексте.

фированными губами из расщелин на каменистых участках дна. Особи морфотипа zurkis (zu) – поедатели высшей водной растительности; особи carplike (ca) питаются двустворчатыми моллюсками. Основная пища особей морфотипа shorthead (sh) – зоопланктон и взрослые насекомые. Если на рис. 6 к оси абсцисс мысленно провести вертикаль при значении ГК1 “плеяды четырех”, равном ~ (–1.03), перечисленные морфотипы окажутся слева от этой воображаемой линии. Справа от нее расположились графические символы так называемых “большеротых” (“large-mouthed”) морфотипов усачей оз. Тана (Mina at al., 2001). К их числу относятся рыбоядные хищники acute (ac), bigmouth big eye (be), dark (da), white hunch (wh), bigmouth small eye (se), bighead (bh), trout (tr), bigmouth mini eye (me), а также питающиеся детритом и донными личинками насекомых особи морфотипа barbel (ba). Уровень внешнего сходства с генерализованной особью позволяет разделить морфотипы усачей оз. Тана на две группы (рис. 2). Если в габитусе ca, zu, Li, sh, wh, tr, ba, da и me черты сходства с GF проглядываются вполне отчетливо, то облик bh, be, se и ac выразительно “иной”. Вероятно, отмечая различия, сопоставимые с таковыми различиями родов карповых рыб Евразии (Nagelkerke et al., 1994), авторы работы имели в виду уровень дивергенции этих четырех морфотипов.

Таблица 3. Собственные значения и весовые вклады признаков в собственные векторы главных компонент корреляционных плеяд признаков танских морфотипов

Признак	$ГК1_{ось X}$	$ГК1_{ось Y}$
B_1	–	0.352
B_2	–	0.365
B_3	–	0.375
B_4	–	0.365
HS_1	–	0.304
HS_2	–	0.255
Hm	–	0.377
Pop	–	0.222
Op	–	0.348
lop	0.478	–
Pmx	0.543	–
Mx	0.468	–
De	0.508	–
Собственные значения	3.210	6.490
Доля объясненной дисперсии, %	80.169	72.080

Примечание. Обозначения см. рис. 3.

Из рис. 6 видно, что особи группы “*c*” дивергируют в направлении морфотипа sh, особи “*d*” – в направлении морфотипов ca и zu. Радиация групп “*e*” и “*b*” направлена к большеротым усачам: “*e*” – в сторону форм, сохраняющих внешнее сходство с генерализованной, “*b*” – в сторону “иных”, точнее – к морфотипам be и ac. Последнее дает основания утверждать, что даже сравнительно мелкие особи группы “*b*” (табл. 1) едва ли могут быть усачами специализированных морфотипов, недостаточно крупными для их безошибочного определения, ибо даже по жестким критериям Мины с соавт. (2011) be и ac надежно определяются при длине 10 см. Вместе с тем, как отмечено выше, в рамках гипотезы о полифилетическом происхождении танского флока они могут оказаться представителями другой линии GF, давшей начало морфотипам группы “иных” – всем, или некоторым.

Следует отметить, что по оси ординат графические символы группы “*c*” и морфотипа sh расположены почти на одном уровне (рис. 6), т.е. они различаются исключительно морфологией челюстей, при отсутствии различий по другим рассматриваемым признакам. Учитывая пищевые предпочтения морфотипа sh, можно предположить, что особи группы “*c*” еще более, чем морфотип sh, привержены в своем питании зоопланктону и насекомым. Возможно и другое объяснение. Распределения особей групп “*a*”, “*c*” и морфотипа sh во всех трех возможных сочетаниях представляют собой гантелевидные структуры (рис. 5б, рис. 7). Это позволяет предположить, что совокупности особей sh и “*c*” – разные стадии

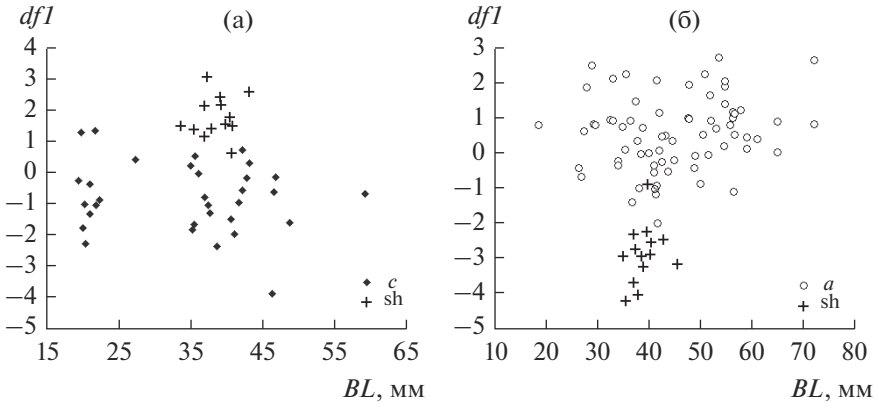

Рис. 7. Результаты дискриминации особей морфотипа sh и группы “*c*” (а), sh и группы “*a*” (б) GF усачей комплекса *B. intermedius* из оз. Тана.

дивергенции от исходной формы “*a*” в одном направлении.

Примерно на одном уровне значений оси абсцисс расположены и символы групп “*a*” и “*e*” (рис. 6). Подобно sh и “*c*”, они различаются почти исключительно морфологией челюстей. Мысленно проведя от символа “*a*” прямую, параллельную оси абсцисс, в сторону уменьшения значений ГК1 плеяды челюстной дуги, можно убедиться, что эта воображаемая линия весьма близка к линии регрессии распределения символов “*a*”, “*e*” da, wh, tr и me. Значит, при переходе от всеядных генерализованных особей к хищникам-засадчикам (da и wh) и далее к хищникам-преследователям (tr и me) меняется лишь морфология челюстей, при весьма близких значениях признаков, прямо с питанием не связанных. Это соответствует гипотезе об определяющей роли разделения пищевых ресурсов в формировании комплекса форм крупных африканских усачей в оз. Тана (Sibbing at al., 1998; Sibbing, Nagelkerke, 2001).

При анализе рис. 6 возникает вопрос о соотношении остеологических и внешнеморфологических различий между особями сравниваемых совокупностей. Специализированные морфотипы, некогда описанные на основании различий внешних признаков, хорошо различаются и по пропорциям черепа (Mina et al., 1993, 1996, 1998; Мина и др., 2011, 2013). Дивергирующие группы GF, выявленные в настоящем исследовании, по пропорциям черепа на рис. 6 различаются не меньше, а в ряде сочетаний – больше, чем морфотипы. Так, по оси абсцисс различия между группами “*c*” и “*e*” сопоставимы с различиями морфотипов da и me, по оси ординат различия между группами “*d*” и “*b*” примерно соответствуют различиям морфотипов ba и se. По диагностическим же признакам внешнего строения каждая из особей, слагающих группы GF, отнесена к одному морфотипу – intermedius, в качестве которого, как указывалось выше, в оз. Тана описана генерализованная форма. Объяснение этому несоответствию дает представление о диверсификации генерализованных особей, как о первой стадии формирования комплекса экологических форм усачей: в процессе формирования различий между формами “сперва происходит расхождение по пропорциям черепа, а уже затем по внешнему виду...”, со временем “.... различия могут увеличиваться под действием отбора, способствующего все большему развитию у специализированной формы признаков, отличающих ее от генерализованной формы” (Мина и др., 2016, с. 408). Кроме того, логично предположить, что группы GF, радиирующие в разные направления, предпочитают разные биотопы. Соответственно, в разных участках озера анализируемые уловы состоят из представителей преимущественно одной радиирующей формы в сочетании с представителями исходной формы “*a*”. Морфологический ряд смешанной таким образом совокупности непрерывен даже при анализе остеологических признаков (5б–5г), и неудивительно, что при сортировке таких уловов особи казались неразличимыми по признакам внешнего строения.

Следует отметить, что в первых публикациях современного периода изучения флока форм крупных усачей в оз. Тана, начатого работами Нагелькерке с соавт. (Nagelkerke et al., 1994) и Мины с соавт. (Mina et al., 1996) исследователи склонялись к идее его монофилетического происхождения. Этому, в частности, способствовала кажущаяся уникальность танского комплекса. Ситуация изменилась, когда флоки форм усачей обнаружили в других водоемах Эфиопии (Голубцов, 2010). В более поздней работе Мины с соавт. (2011) обсуждаются варианты уже полифилетического происхождения комплекса танских усачей. Со временем полифилетическое происхождение некоторых речных флоков подтвердили генетические исследования (Levin et al., 2019, 2020). Опубликованы дан-

ные, свидетельствующие о возможности полифилетического происхождении и танского флока усачей (Beshera, Harris, 2014; Levin et al., 2020).

В связи с этим необходимо подчеркнуть, что результаты настоящего исследования, основанного на анализе фенетических признаков, не свидетельствуют в пользу одной из гипотез. Заманчиво предположить, что, например, группа "*e*", которая на рис. 6 радиирует в направлении морфотипов wh, tr, ba, da, me, некогда дала начало если не всем пяти этим морфотипам, то одному или нескольким из них. В то же время, очевидно, что это не более чем предположение, правдоподобное, но не доказанное (во всяком случае, на данном этапе исследований). То же можно сказать и в отношении трех других дериватов формы "*a*". Результаты исследования дают основания достаточно уверенно утверждать, что совокупность генерализованных особей, обитающих в исследуемый период в озере, фенетически гетерогенна. Она подразделяется на группы, в разной степени обособленные, и отношения некоторых пар этих групп соответствуют "гантелевидным структурам", характерным для процессов формообразования в условиях симпатрии. Вместе с тем, из факта фенетической радиации особей GF в оз. Тана, наблюдаемой в настоящее время, не следует, что именно эта совокупность генерализованных особей является исходной для каждого или для части танских морфотипов. Обоснованно судить о том, дала начало тем или иным морфотипам озера данная совокупность генерализованных особей, или же одна (или несколько) из других возможных групп-основателей в процессе множественного вселения в оз. Тана разных линий GF, позволит лишь продолжение целенаправленных генетических исследований.

Выводы. Проведенное исследование показало, что особи генерализованной формы крупных африканских усачей, обитающие в оз. Тана, в пространстве рассматриваемых признаков распределены неравномерно, образуя группы, в разной степени разобщенные между собой. Некоторые из выявленных групп различаются без перекрывания, отношения других можно определить, как "гантелевидные структуры", характерные для процессов формообразования в условиях симпатрии. Отношения выявленных групп можно рассматривать как свидетельство разнонаправленной фенетической радиации, источник которой – одна из групп. В процессе формирования различий между экологическими формами (морфотипами) усачей комплекса *Barbus intermedius* вначале происходит расхождение по пропорциям черепа, затем – по признакам внешней морфологии. Результаты исследования хорошо согласуются с гипотезой о близости генерализованной формы к форме предковой, давшей начало многообразию комплекса *B. intermedius*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне благодарен участникам экспедиции, участвующим в сборе материала: М.В. Мине, Ю.Ю. Дгебуадзе, А.С. Голубцову и А.А. Даркову. Особая благодарность М.В. Мине (Институт биологии развития РАН) и Ю.Ю. Дгебуадзе (Институт проблем экологии и эволюции РАН), за ценные замечания при ознакомлении с исходным вариантом рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено в рамках государственных заданий Института проблем экологии и эволюции РАН (№ 0109-2018-0076, АААА-А18-118042490059-5) и Института биологии внутренних вод РАН (№ АААА-А18-118012690222-4). Материал собран на средства Долгосрочного международного проекта РАН "Совместная российско-эфиопская биологическая экспедиция".

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубцов А.С. 2010. "Пучки видов" рыб в реках и озерах: симпатрическая дивергенция в фаунистически обедненных рыбных сообществах как особый модус эволюции // Актуальные проблемы современной ихтиологии. К 100-летию Г.В. Никольского. Москва: Товарищество науч. изданий КМК. С. 96.

Животовский Л.А. 1984. Интеграция полигенных систем в популяциях: проблемы анализа комплекса признаков. Москва: Наука.

Левин Б.А. 2003. Структура локальных популяционных систем у рыб рода *Barbus* // Матер. II міжнар. наук. конф. "Біорізноманіття та роль зооценозу в природних і антропогенних екосистемах". Днепропетровск: Изд-во Днепропетровского национального ун-та. С. 53.

Кожара А.В., Маврин А.С., Мироновский А.Н. 2020. Структура фенетического разнообразия и систематика красноперки Scardinius erythrophtalmus водоемов и водотоков России и сопредельных стран. // Биология внутр. вод. № 6. С. 538. https://doi.org/10.31857/S0320965220060121

Крылов А.В., Зелалем В., Прокин А.А. 2020а. Качественный состав и количественные характеристики зоопланктона прибрежья оз. Тана (Эфиопия) в конце сухого сезона // Биология внутр. вод. № 2. С. 137. https://doi.org/10.31857/S0320965220020096

Крылов А.В., Зелалем В., Прокин А.А., Шкиль Ф.Н. 2020б. Зоопланктон прибрежной зоны оз. Тана в начале сухого сезона // Биология внутр. вод. № 5. С. 477. https://doi.org/10.31857/S0320965220050058

Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики. Москва: Мир. (*Mayr E.* 1969. Principles of Systematic Zoology. New York: McGraw-Hill.)

Мина М.В. 1986. Микроэволюция рыб: эволюционные аспекты фенетического разнообразия. Москва: Наука.

Мина М.В., Левин Б.А., Мироновский А.Н. 2005. О возможностях использования в морфометрических исследованиях рыб оценок признаков, получен-

ных разными операторами // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 3. С. 331.

Мина М.В., Мироновский А.Н., Капитанова Д.В. 2011. Фенетические отношения и вероятные пути морфологической диверсификации африканских усачей комплекса *Barbus intermedius* из озера Тана (Эфиопия) // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 2. С. 149.

Мина М.В., Дзержинский К.Ф., Мироновский А.Н., Капитанова Д.В. 2013. Фенетическое разнообразие крупных усачей *Barbus intermedius* complex sensu Banister из прибрежной зоны Бахардарского залива (озеро Тана, Эфиопия) // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 6. С. 627. https://doi.org/10.7868/S0042875213050081

Мина М.В., Мироновский А.Н., Дгебуадзе Ю.Ю. 2016. Полиморфизм по пропорциям черепа у крупных африканских усачей *Barbus intermedius* sensu Banister, 1973 (Cyprinidae) из озер Аваса и Лангано (Рифтовая долина, Эфиопия) // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 4. С. 403. https://doi.org/10.7868/S0042875216040081

Мироновский А.Н. 2006. Факторы, обуславливающие сопоставимость данных, полученных путем оценки пластических признаков рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 2. С. 240.

Мироновский А.Н. 2017. Место генерализованной формы в структуре фенетического разнообразия крупных африканских усачей комплекса *Barbus intermedius*. Метод корреляционных плеяд // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 4. С. 393. https://doi.org/10.7868/S0042875217040105

Banister K.E. 1973. A revision of the large *Barbus* (Pisces, Cyprinidae) of East and Central Africa. Pt. II // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool. V. 26.

Beshera K.A., Harris P.M. 2014. Mitochondrial DNA phylogeography of the *Labeobarbus intermedius* complex (Pisces, Cyprinidae) from Ethiopia // J. Fish. Biol. V. 85. P. 228. https://doi.org/10.1111/jfb.12408

Bini G. 1940. I pesci del Lago Tana // Missione di Studio al Lago Tana. V. 3. № 2. P. 137.

Boulenger G.A. 1902. Descriptions of new fishes from the collection made by Mr. E. Degen in Abyssinia // Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 7. V. 60. P. 421.

Brunelli G. 1940. Le mutazioni del genere *Barbus* del lago Tana // Missione di Studio al Lago Tana. V. 3. № 2. P. 207.

De Graaf M. 2003. Lake Tana's piscivorous Barbus (Cyprinidae, Ethiopia): Ecology Evolution, Exploitation. Doctoral thesis, Experimental Zoology Group, Wageningen University, P.O. Box 338, 6700 AH Wageningen, The Netherlands.

De Graaf M., Machiels M., Wudneh T., Sibbing F.A. 2004. Declining stocks of Lake Tana's endemic *Barbus* species flock (Pisces, Cyprinidae): natural variation or human impact? // Biol. Conservation. V. 116. P. 277. https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00198-8

Dejen E., Anteneh W., Vijverberg J. 2017. The decline of The Lake Tana (Ethiopia) fisheries: Causes and possible solutions // Land Degrad. Dev. V. 28, P. 1842. https://doi.org/10.1002/ldr.2730

Kondrashov A.S., Mina M.V. 1986. Sympatric speciation: when is it possible? // Biological J. Linnean Society. V. 27. № 3. P. 201.

Levin B.A., Casal-López M., Simonov E. et al. 2019. Adaptive radiation of barbs of the genus *Labeobarbus* (Cyprinidae) in the East African river // Freshwater Biol. V. 64. Iss. 10. P. 1721. https://doi.org/10.1111/fwb.13364

Levin B.A., Simonov E., Dgebuadze Yu.Yu. et al. 2020. In the rivers: Multiple adaptive radiations of cyprinid fishes (Labeobarbus) in Ethiopian Highlands // Scientific Reports. 10:7192 P. 1. https://doi.org/10.1038/s41598-020-64350-4

Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu. 1993. Allometrie et divergence entre les barbeaux du lac Tana (Ethiopie) // Cahiers d'Ethologie. V. 13. P. 219.

Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu. 1996. Lake Tana large barbs: phenetics, growth and diversification // J. Fish Biol. V. 48. P. 383.

Mina M.V., Mironovsky A.N., Golubtsov A.S., Dgebuadze Yu.Yu. 1998. '*Barbus*' intermedius species flock in Lake Tana (Ethiopia). II. Morphological diversity of "large barbs" from Lake Tana and neighbouring areas: homoplasies or synapomorphies? // Ital. J. Zool. V. 65. Suppl. P. 9.

Mina M.V., Mironovsky A.N., Golani D. 2001. Consequences and modes of morphological diversification of East African and Eurasian barbins (genera *Barbus, Varicorhinus* and *Capoeta*) with particular reference to Barbus intermedius complex // Environ. Biol. Fish. V. 61. P. 241.

Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A. 2000. The large barbs (*Barbus* spp., Cyprinidae, Teleostei) of Lake Tana (Ethiopia), with a description of a new species, *Barbus osseensis* // Netherl. J. Zool. V. 50. P. 179.

Nagelkerke L.A.J., Rossberg A.G. 2014. Trophic niche-space imaging, using resource and consumer traits // Theoretical Ecology. V. 7. № 4. P.423. https://doi.org/10.1007/s12080-014-0229-5

Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A., Osse J.W.M. 1995. Morphological Divergence during Growth in the Large Barbs (*Barbus* spp.) of Lake Tana, Ethiopia // Neth. J. Zool. V. 45. P. 431.

Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A., Van den Boogaart J.G.M. et al. 1994. The barbs (*Barbus* spp.) of Lake Tana: a forgotten species flock? // Environ. Biol. Fish. V. 39. P. 1.

Rüppell E. 1836. Neuer Nachtrag von Beschreibungen und Abbildungen neuer Fische im Nil entdeckt // Abhandlungen aus dem Gebiete der beschreibenden Naturgeschichte. Bd 2. № 1. Frankfurt am Main: Mus. Senckenberg. P. 1.

Rohlf F.J. 1998. NTSYS-pc: numerical taxonomy and multivariate analysis system. Version 2.02. New York: Exeter Software Press.

Sibbing F.A., Nagelkerke L.A.J. 2001.Resource partitioning by Lake Tana barbs predicted from fish morphometrics and prey characteristics // Reviews in fish Biology and Fisheries. V. 10(4). P. 393.

Sibbing F.A., Nagelkerke L.A.J., Stet R.J.M., Osse J.W.M. 1998. Speciation of endemic Lake Tana barbs (Cyprinidae, Ethiopia) driven by trophic resource partitioning; a molecular and ecomorphological approach // Aquat. Ecol. V. 32. P. 217.

Large African Barbs of the *Barbus intermedius* Complex: Pattern of Phenetic Radiation of Individuals of the Generalized form in Lake Tana (Ethiopia)

A. N. Mironovsky[1, 2, *]

[1]*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

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

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

The structure of the phenetic diversity of generalized individuals in the polymorphic population of large african barbs living in Lake Tana was analyzed. It is shown that in the space of the considered characters, the generalized barbs are distributed unevenly, forming groups, to varying degrees separated from each other. Some of the groups differ without overlapping, the relationship of others may be defined as “dumbbell systems”. The phenetic relationship of the identified groups may be considered as evidence of the multidirectional radiation of the generalized barbs, that originates from one of the groups. The results of the study are consistent with the hypothesis that the generalized form is kin to the ancestral one, which gave rise to the diversity of the *Barbus intermedius* complex, as well as with the point of view, according to which the complex of morphotypes of the Tana large barbs was formed in the process of trophic resource partitioning in the lake.

Keywords: generalized form of the *Barbus* (=*Labeobarbus*) *intermedius* complex, diversification, dumbbell structures, sympatric speciation, Lake Tana, Ethiopia

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 1, с. 45

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС, ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 582

РАЗНООБРАЗИЕ ФИТОПЛАНКТОНА И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ В ВОДОЕМЕ, СВЯЗАННОМ С МОРЕМ, ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ ШТАТА КЕРАЛА (ИНДИЯ)[1]

© 2022 г. П. В. Дивья[a], *, М. Г. Санилкумар[a]

[a] *ОНТ-ФИНТ Научно-исследовательская кафедра ботаники, Колледж Шри Наряна Мангалам, Малианкара, Керала, Индия*

**e-mail: pvdivyadivakar@gmail.com*

Поступила в редакцию 08.06.2021 г.
После доработки 18.08.2021 г.
Принята к публикации 06.09.2021 г.

Исследовали динамику разнообразия микроводорослей и ее зависимость от физико-химических параметров в водной системе центрального штата Керала, Индия. Всего зарегистрировано 69 видов, представленных четырьмя основными группами водорослей, расположенным в следующем по видовому обилию порядке: Bacillariophyceae > Chlorophyceae > Cyanophyceae > Dinophyceae. Средняя сезонная численность была самой высокой в муссонный 2018 г. (4.634 × 103 кл./л), за которым следовал предмуссонный 2017 г. (1.580 × 103 кл./л). Индекс Маргалефа (1.215–3.68) и индекс разнообразия Шеннона–Винера (0.9937–2.488) свидетельствуют об умеренно богатом разнообразии фитопланктона, за исключением 2018 г., когда произошло сильное наводнение (Керала, 2018). Канонический корреляционный анализ (KKA) показал, что температура, pH, мутность воды, содержание нитратов и фосфатов тесно коррелируют с сообществом фитопланктона.

Ключевые слова: Индия, внутренние воды, Керала, разнообразие муссонов и фитопланктона

DOI: 10.31857/S0320965222010156

Phytoplankton Diversity and Environmental Drivers in a Backwater Inlet of Central Kerala (India)

P. V. Divya[a], * and M. G. Sanilkumar[a]

[a] *DST-Fist Research Department of Botany, SNM College Maliankara, Kerala, India*

**e-mail: pvdivyadivakar@gmail.com*

Abstract– Studies were carried out for detailed understanding of dynamics of microalgal diversity with physico-chemical parameters in a back water inlet of central Kerala, India. Total of 69 species were recorded, which belong to four major algal groups were in order of: Bacillariophyceae > Chlorophyceae > Cyanophyceae > Dinophyceae with respect to their species abundance. Mean seasonal abundance was found highest in monsoon 2018 (4.634×10^3 cells l^{-1}) followed by pre-monsoon 2017 (1.580×10^3 cells l^{-1}). Margalef index (1.215–3.68) and Shannon–Wiener diversity index (0.9937–2.488) indicated moderately rich phytoplankton diversity except in monsoon 2018, which might have been affected by massive flood (Kerala, 2018). CCA analysis showed temperature, pH, turbidity, nitrate, and phosphate have close relationship with the phytoplankton community.

Keywords: India, Inland water, Kerala, Monsoon and Phytoplankton diversity

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

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 1, с. 46–62

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 595.771:574.589

ХИЩНИКИ КАК АГЕНТЫ КОНТРОЛЯ ЧИСЛЕННОСТИ ЛИЧИНОК КОМАРОВ В МИКРОВОДОЕМАХ (Обзор)

© 2022 г. Д. Д. Виноградов[a, b, *], А. Ю. Синев[b], А. В. Тиунов[a]

[a] *Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия*

[b] *Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия*

**e-mail: vdd98@list.ru*

Поступила в редакцию 19.02.2021 г.
После доработки 26.03.2021 г.
Принята к публикации 22.04.2021 г.

В работе обсуждаются хищники, способные контролировать численность личинок комаров в фитотельматах и их искусственных аналогах. Приведен краткий обзор спектра потребителей личинок кулицид в микроводоемах: плоских червей, ракообразных, паукообразных, насекомых, позвоночных животных и хищных растений. Рассмотрены биология и возможности практического использования двух наиболее эффективных агентов биологического контроля – хищных комаров рода *Toxorhynchites* и веслоногих ракообразных. Обсуждается возможность использования хищников для контроля численности личинок комаров в микроводоемах в условиях умеренных широт.

Ключевые слова: биологический контроль, кровососущие комары, *Toxorhynchites*, копеподы, *Aedes*, фитотельматы, временные водоемы

DOI: 10.31857/S0320965222010144

ВВЕДЕНИЕ

Интерес к экологии личинок настоящих комаров (Culicidae), заселяющих микроводоемы, связан в первую очередь с их способностью распространять возбудителей инфекционных и паразитарных заболеваний человека. Среди типичных обитателей микроводоемов основное внимание уделяется *Aedes aegypti* (L., 1762) и *A. albopictus* (Skuse, 1895) (Becker et al., 2010). *Ae. albopictus* переносит лихорадки денге, Зика и Западного Нила, чикунгунью и энцефалит Ла-Кросс (Dahmana, Mediannikov, 2020), *Ae. aegypti* – лихорадки денге и Зика, желтую лихорадку, чикунгунью, вирусы Синдбис, Майарао и другие инфекции (Alto et al., 2005; Long et al., 2011; Dutra et al., 2016). Микроводоемы заселяют и некоторые представители рода *Anopheles* – известные переносчики малярии, а также филяриозов, некоторых арбовирусов и других инфекций (Kitching, 2000; Becker et al., 2010). Для борьбы с личинками опасных комаров широко применяются инсектициды, но этот метод имеет ряд хорошо известных недостатков. Инсектициды негативно воздействуют на других членистоногих, а целевые виды нередко вырабатывают устойчивость к ядовитым веществам (Папченкова, Макрушин, 2013; Su et al., 2019). На этом фоне перспективно выглядят биологические методы борьбы, среди которых – использование против личинок комаров естественных хищников. Исследование трофической экологии кулицид имеет и теоретическое значение. Личинки комаров часто обильны в пресных водах, а после метаморфоза покидают водоемы. При этом они переносят на сушу биомассу и биогенные элементы, тем самым упрочняя связи между наземными и водными экосистемами (Baxter et al., 2005). Кроме того, населенные комарами микроводоемы сами могут стать интересными модельными объектами трофической экологии (Srivastava, Lawton, 1998; Srivastava et al., 2004).

В данной работе обсуждаются хищники, способные контролировать численность личинок комаров в фитотельматах и их искусственных аналогах (Приложение, рис. 1S). Фитотельматы – микроводоемы образованные в полостях растений, например, в дуплах, пазухах листьев, розетках бромелиевых, полостях стеблей бамбуков, ловчих кувшинах хищных растений и в других объектах. Объем таких водоемов варьирует от 3–10 мл (скопления воды в пазухах и влагалищах листьев) до ≥ 30 л (крупные дупла), но чаще всего ≤1 л. Продолжительность их жизни неодинакова – небольшие фитотельматы могут осушаться и наполняться, в зависимости от режима осадков и испарения, а крупные дупла сохраняют воду годами. Основой цепей питания в фитотельматах служит детрит, в первую очередь листовой опад, а также разлагающийся материал самого растения, в ко-

тором сформирован водоем (Williams, 1987; Kitching, 2000). Искусственными аналогами фитотельмат могут быть цветочные вазы, поилки и ванночки для животных, скопления воды в выброшенных шинах и банках (Thorp, Rogers, 2015). Очерченный круг водоемов частично соответствует английскому термину container habitats ("контейнерные местообитания"), который, однако, объединяет также и более крупные водоемы, например водосборные цистерны.

ОБЩИЙ ОБЗОР ХИЩНИКОВ, ПОЕДАЮЩИХ КУЛИЦИД В МИКРОВОДОЕМАХ

Плоские черви (Platyhelminthes). Некоторые турбеллярии (Turbellaria) способны питаться личинками комаров (Medved, Legner, 1974; Dambach, 2020). Турбеллярии встречаются в фитотельматах (Kitching, 2000), но пока неизвестно, в какой степени они могут влиять на численность кулицид. Некоторые турбеллярии (*Girardia anceps* (Kenk, 1930) (Tricladida: Dugesiidae), *Mesostoma ehrenbergii* (Focke, 1836) и *Bothromesostoma* cf. *evelinae* Marcus, 1946 (Rhabdocoela: Typhloplanidae)), не отмеченные в фитотельматах, могут успешно выживать и поедать комаров в искусственных микроводоемах; их, вероятно, можно использовать для борьбы с комарами (Tranchida et al., 2009).

Паукообразные (Arachnida). Личинки комаров могут входить в рацион водных и полуводных пауков, таких как европейские *Argyroneta* (Cybaeidae), всесветно распространенные *Dolomedes* (Pisauridae), *Pirata* и *Pardosa* (Lycosidae) (Перевозкин и др., 2004), но присутствие этих хищников не характерно для микроводоемов (Kitching, 2000). Единственный известный пример паука, охотящегося на личинок комаров в фитотельматах (полостях стеблей бамбука), это *Paracyrba wanlessi* Żabka et Kovac, 1996 (Salticidae) (Żabka, Kovac, 1996). Водяные клещи рода *Arrhenurus* (Arrhenuridae) могут питаться личинками комаров первого возраста (Rajendran, Prasad, 1994) и встречаются в фитотельматах (Kitching, 2000). Работы по оценке паукообразных в качестве агентов биологического контроля комаров не проводили.

Ракообразные (Crustacea). К важным регуляторам численности комаров в микроводоемах относятся веслоногие ракообразные (Copepoda). Копеподы используются на практике в качестве агентов биоконтроля (Lazaro et al., 2015), и им посвящен отдельный раздел данной статьи. Среди других ракообразных поедание комаров известно для щитней (Notostraca) (Tietze, Mulla, 1991) и некоторых десятиногих (Decapoda) (Collins, 1998), но они не встречаются в фитотельматах (Fiers et al., 2013).

Стрекозы (Odonata). Личинками комаров питаются личинки многих видов равнокрылых и разнокрылых стрекоз (Сайджафарова и др., 2006; Kumar et al., 2008; Shaalan, Canyon, 2009; Barry, Roberts, 2014; Jacob et al., 2017), но для обитателей фитотельмат этот аспект биологии изучен только у нескольких видов коромысел (Aeshnidae), настоящих стрекоз (Libellulidae) и представителей сем. Pseudostigmatidae (Corbet, 1996; Fincke et al., 1997). Длительное развитие делает личинок стрекоз перспективными агентами биоконтроля, но во временных водоемах виды должны быть устойчивы к пересыханию. Для относительно крупных искусственных резервуаров, таких как цистерны, разработаны методы биологического контроля комаров с участием стрекоз (Sebastian et al., 1990).

Клопы (Heteroptera). Многие водные и полуводные клопы, в первую очередь гладыши (Notonectidae), белостомовые (Belostomatidae) и гребляки (Corixidae), питаются личинками комаров (Nam et al., 2000; Shaalan, Canyon, 2009; Нурушев и др., 2015; Dalal et al., 2020). В фитотельматах отмечены хищные клопы трех семейств: водомерки (Gerridae), велии (Veliidae) и палочковидные водомерки (Hydrometridae) (Kitching, 2000; Mogi, 2000). Для представителей всех трех семейств известна охота на кулицид (Mogi, 2007; Оганесян, 2012). В настоящее время клопов, типичных для микроводоемов, практически не используют в качестве агентов биологического контроля комаров, в этом отношении они мало изучены. Однако некоторые авторы (Sivagnaname, 2009) предлагают использовать для контроля комаров в микроводоемах клопов *Diplonychus indicus* Venkatesan et Rao, 1980 (Belostomatidae), способных выживать и эффективно поедать комаров из воды в выброшенных автомобильных шинах.

Жуки (Coleoptera). Хищные жуки, на стадии личинки и/или имаго нападающие на кулицид, встречаются среди плавунцов (Dytiscidae), водолюбов (Hydrophilidae) и некоторых других семейств (Mogi, 2007; Becker et al., 2010). Плавунцы и водолюбы описаны в фитотельматах (Greeney, 2001), но их пищевые предпочтения остаются неизученными. Насколько нам известно, на данный момент ни один вид жуков не используется на практике в качестве агента контроля опасных комаров в микроводоемах, хотя экспериментальные работы в этом направлении ведутся (Aditya et al., 2006).

Двукрылые (Diptera). Личинки некоторых настоящих комаров являются облигатными или факультативными хищниками, нападающими на других кулицид (Mogi, 2007; Shaalan, Canyon, 2009), однако они мало изучены в качестве контроля опасных видов. Исключение – представители рода *Toxorhynchites*, им посвящен отдельный раздел (см. ниже). В отдельных работах изучают

представителей рода *Lutzia*, которые обитают в фитотельматах и других микроводоемах и также считаются перспективными агентами контроля кулицид (Singh et al., 2014; Moirangthem, Singh, 2018).

Среди других двукрылых важными потребителями настоящих комаров в микроводоемах могут быть личинки сем. Chaoboridae. Они, в отличие от более крупных хищников, поедают личинок кулицид всех возрастов, а не только последнего (Cuthbert et al., 2019a). Лабораторные и полевые исследования показывают, что хаобориды могут оказаться эффективными агентами биоконтроля (Borkent, 1980). В последнее время предлагается использовать личинок *Chaoborus* в комплексе с копеподами (Cuthbert et al., 2020), а также с темными красителями для воды. Показано, что окрашенная вода более привлекательна для самок комаров при откладке яиц, чем неокрашенная, при этом *Chaoborus* одинаково успешно ловит личинок в обоих случаях. Это означает, что небольшие искусственные водоемы с темной водой, в которые внесены хаоборусы, можно использовать в качестве своеобразных “ловушек для яиц”: кулициды будут активно откладывать яйца в такие местообитания, где молодых личинок смогут поедать хищники (Cuthbert et al., 2019d).

Личинок коретреллы (Corethrellidae: *Corethrella*) также исследуют в качестве контроля комаров (McLaughlin, 1990; Alto et al., 2005). Известно, что они потребляют преимущественно младших личинок кулицид, а также способны к так называемым “компульсивным убийствам” (Lounibos et al., 2008). Это явление более подробно описано для *Toxorhynchites* и рассмотрено ниже в соответствующем разделе.

Хищники, поедающие кулицид в фитотельматах, встречаются и в других семействах двукрылых (Chironomidae, Ceratopogonidae, Tipulidae, Periscelididae, Syrphidae, Muscidae, Calliphoridae, Sarcophagidae) (Mogi, 2007), но их не изучали в качестве потенциальных агентов биологического контроля.

Рыбы (Pisces). Насекомоядных рыб считают одним из главных регуляторов численности комаров в крупных водоемах и широко используют на практике (Walton, 2007). Однако рыбы, как правило, не встречаются в фитотельматах и других микроводоемах (Kitching, 2000).

Земноводные (Amphibia). Личинки бесхвостых земноводных, в том числе обитающие в фитотельматах, могут включать в свой рацион личинок и яйца комаров (Bowatte et al., 2013; Salinas et al., 2018), однако чаще всего, по-видимому, головастики находятся с личинками кулицид в сложных конкурентных отношениях (Mokany, Shine, 2003a, 2003b). Показано также, что самки *Ae. aegypti* чаще откладывают яйца в емкости с головастиками, чем без них (Bowatte et al., 2013). В совокупности это делает личинок амфибий потенциально полезными агентами биологического контроля кулицид, и в последние годы ведется работа по разработке методов их разведения и выпуска в водоемы (Raghavendra et al., 2008; Sarwar, 2015).

Растения (Plantae). В лабораторных условиях показано, что пузырчатка крупнокорневая (*Utricularia macrorhiza* LeConte, Lentibulariaceae) и альдрованда пузырчатая (*Aldrovanda vesiculosa* L., Droseraceae) эффективно уничтожают личинок комаров в небольших контейнерах. Хотя эти растения нетипичны для микроводоемов, потенциально они могут быть использованы в программах биологического контроля кулицид (Ogwal-Okeng et al., 2011; Couret et al., 2020).

Другие хищники. Питание личинками комаров отмечено также среди гидроидных (Hydrozoa), пиявок (Hirudinea), личинок ручейников (Trichoptera) (Mogi, 2007; Becker et al., 2010), однако эти организмы не встречаются или редки в фитотельматах (Kitching, 2000).

КОМАРЫ РОДА *Toxorhynchites*

Род *Toxorhynchites* Theobald, 1901 объединяет 88 видов необычных комаров, самых крупных представителей сем. Culicidae (длина взрослых достигает 13 мм) (Coetzee, 2017). Их имаго питаются на цветках или фруктах и не способны к кровососанию, а личинки (Приложение, рис. 2S) хищничают, поедая других водных животных. Использовать комаров рода *Toxorhynchites* для контроля численности кровососущих комаров впервые предлагали еще в начале XX в. (Colledge, 1911, цит. по: (Collins, Blackwell, 2000)), и с тех пор ведутся исследования в этом направлении.

Большая часть видов рода *Toxorhynchites* распространена в лесах экваториальных и тропических широт, хотя некоторые виды и подвиды (*Toxorhynchites rutilus rutilus* (Coquillett, 1896), *Toxorhynchites rutilus septentrionalis* (Dyar et Knab, 1906)) в Северном полушарии заходят в умеренную зону (Trimble, Smith, 1978). Так, северная граница распространения в Северной Америке проходит через оз. Эри, но в Евразии *Toxorhynchites* не отмечены севернее 25° с.ш., за исключением Корейского п-ва и о. Хонсю (GBIF, 2021). Личинки обитают почти во всех типах естественных микроводоемов, среди которых фитотельматы, а также в искусственных водоемах, таких как скопления воды в выброшенных консервных банках и автомобильных шинах (Coetzee, 2017).

Особенности биологии и экологии *Toxorhynchites*. Биология комаров рода *Toxorhynchites* подробно описана (Steffan, Evenhuis, 1981; Collins, Blackwell, 2000; Focks, 2007). Остановимся на тех

аспектах, которые наиболее важны в качестве контроля популяций кровососущих комаров в микроводоемах.

Личинки *Toxorhynchites* spp. – активные хищники, питаются личинками кровососущих комаров и другими водными животными: личинками прочих двукрылых, мелкими нимфами стрекоз, головастиками, ракообразными, малощетинковыми червями (Focks, 2007). Как минимум два вида, *Toxorhynchites haemorrhoidalis* (Fabricius, 1787) и *T. rutilus*, могут захватывать сухопутных насекомых, упавших в воду (Campos, Lounibos, 2000; Dézerald et al., 2015). Личинки *Toxorhynchites* spp. способны к каннибализму, особенно в условиях недостатка других жертв подходящего размера, что затрудняет их разведение (Coetzee, 2017; Schiller et al., 2019). Кроме того, в случае отсутствия животной пищи личинки могут переходить на питание детритом (Steffan, Evenhuis, 1981).

Считается, что личинки кулицид служат основной добычей *Toxorhynchites* spp. (Coetzee, 2017). Многие работы это подтверждают, но такая картина наблюдается не всегда. Например, анализ содержимого пищеварительного тракта личинок *T. rutilus*, обитающих в затопленных дуплах и шинах во Флориде, показал, что они предпочитают остракод и личинок хирономид, на личинок кулицид приходится лишь 5–6% жертв (Campos, Lounibos, 2000). Впрочем, причиной может быть и малое число особей кулицид в исследованных водоемах. Личинки *T. haemorrhoidalis* в фитотельматах бромелиевых растений чаще выбирают упавших в воду муравьев, чем личинок кулицид, несмотря на то, что питание комарами ускоряет развитие хищника (Dézerald et al., 2015). Напротив, *Toxorhynchites splendens* между личинками кулицид и хирономид чаще выбирает первых (Pramanik et al., 2017).

В лабораторных условиях показано, что личинки *Toxorhynchites* активно питаются многими видами комаров: *Ae. aegypti*, *Ae. albopictus*, *Culex quinquefasciatus* Say, 1823, *Armigeres subalbatus* (Coqullett, 1898), *Anopheles stephensi* Liston, 1901 (Pramanik, Raut, 2003; Aditya et al., 2006, 2007; Albeny et al., 2011; Millado, Sumalde, 2018; Digma et al., 2019). При высокой плотности жертв одна личинка *Toxorhynchites* старшего возраста за сутки убивает 20–50 старших личинок *Aedes*, хотя при меньшей плотности жертв этот показатель ожидаемо падает (Padgett, Focks, 1981; Arunkumar, Sangaran, 2013; Digma et al., 2019). Скорость потребления находится в прямой зависимости от плотности жертв и размера хищника и в обратной – от объема контейнера. Суммарное число жертв, потребляемых одной личинкой *Toxorhynchites* на четвертом возрасте, на который приходится наиболее активное питание, может достигать 200 взрослых или 4500 молодых личинок *Ae. aegypti* (Padgett, Focks, 1980). Личинки *Toxorhynchites* предпочитают добычу соответствующего размера: хищники первого возраста поедают недавно вылупившихся, последнего (четвертого) – взрослых личинок и куколок (Lounibos, 1979; Padgett, Focks, 1981; Millado, Sumalde, 2018).

Обилие и доступность пищи сильно влияют на продолжительность личиночного развития, которая может варьировать в широких пределах. На нее также влияет температура. В некоторых случаях развитие может растягиваться до трех месяцев, хотя чаще завершается за три–четыре недели (Trimble, Smith, 1978; Steffan, Evenhuis, 1981). Это значительно больше, чем продолжительность личиночной стадии большинства кулицид, которая может быть 7–10 сут (Coetzee, 2017). Кроме того, личинки, по крайней мере, одного вида умеренной зоны, *T. rutilus*, переживают зиму в состоянии диапаузы, что дополнительно удлиняет личиночное развитие (Lounibos et al., 1998).

Личинкам *Toxorhynchites* spp. свойственны так называемые компульсивные или избыточные убийства (англ. compulsive killing, surplus killing): они нередко убивают своих потенциальных жертв, но не поедают их (Russo, 1986). Это чаще случается перед окукливанием. Предполагается, что таким образом личинка защищает будущую беззащитную куколку от животных, которые потенциально могут ей навредить (Collins, Blackwell, 2000). Другие авторы отмечают, что подобное явление описано в лабораторных условиях и в случае искусственного внесения взрослых личинок в водоемы, тогда как его существование в природе спорно (Focks, 2007). У *T. rutilus rutilus* отмечено похожее поведение старших личинок во время зимней диапаузы (Lounibos et al., 1998). Если компульсивные убийства происходят в естественной среде, это может повышать эффективность *Toxorhynchites* spp. как агентов контроля численности кровососущих комаров.

Хищники могут оказывать на своих потенциальных жертв и косвенное влияние, не убивая их. Этот аспект биологии *Toxorhynchites* изучен сравнительно слабо. В экспериментах с *Culex mollis* Dyar et Knab, 1906 показано, что у личинок, живущих вместе с личинками *Toxorhynchites theobaldi*, увеличивается время развития и общая смертность. Этот эффект наблюдается даже в том случае, когда хищник содержится в сетке и не может поедать подопытных личинок, но может выделять некие вещества, улавливаемые потенциальными жертвами (Andrade, 2015).

Известно, что потенциальные жертвы могут менять свое поведение, реагируя на некоторые химические сигналы, выделяемые хищником. Разные кулициды по-разному ведут себя в присутствии личинок *Toxorhynchites*. Так, личинки *Aedes* (*Ochlerotatus*) *triseriatus* (Say, 1823) под дей-

ствием сигналов от хищника (*Toxorhynchites rutilus*) меньше двигаются и реже питаются, а поведение *Aedes albopictus* не отличается от нормального (Kesavaraju, Juliano, 2006). В другом исследовании показано, что *Ae. albopictus* и *Anopheles sinensis* Wiedemann, 1828 в присутствии *Toxorhynchites splendens* демонстрируют низкую активность, в отличие от личинок *Aedes aegypti*, которые продолжают питаться так же активно, как и без хищника. В результате *Toxorhynchites splendens* чаще поедает *Aedes aegypti*, чем представителей двух других видов. Видимо, это связано с тем, что личинки *Toxorhynchites splendens* предпочитают не плавать за жертвой и не ловить ее активно, а неподвижно ждать, пока она случайно им не встретится (Zuharah et al., 2015). Вопрос о влиянии хищников на поведение жертв требует дальнейшего изучения и может иметь большое значение при разработке методов биологического контроля популяций опасных видов.

Еще один вариант влияния хищника на биологию жертвы – воздействие на выбор самкой водоема при откладке яиц. Считается, что самки комаров решают, в какой водоем откладывать яйца, исходя из доступности пищи для личинок и потенциальной опасности со стороны хищников (Albeny-Simões et al., 2014). Показано, что наличие насекомоядных рыб и даже изображений золотых рыбок (*Carassius auratus* (Linnaeus, 1758)) снижает привлекательность водоемов для самок кровососущих комаров, однако опыты с *Toxorhynchites splendens* не показали аналогичного результата (Dieng et al., 2017). Наоборот, имеются данные, согласно которым самки *Aedes aegypti* чаще откладывают яйца в те контейнеры, где живут личинки *Toxorhynchites theobaldi*, по сравнению с емкостями, где их нет. Видимо, это объясняется тем, что при питании хищников образуются гнющие отходы и увеличивается численность бактерий, которые и привлекают самок (Albeny-Simões et al., 2014).

Применение *Toxorhynchites* для контроля популяций кровососущих комаров. Опыт контроля численности кровососущих комаров с помощью *Toxorhynchites* подробно описан в обзорных статьях (Collins, Blackwell, 2000; Focks, 2007; Schreiber, 2007; Shaalan, Canyon, 2009). Остановимся подробнее на общих закономерностях и работах последних лет.

Многие черты биологии делают представителей рода *Toxorhynchites* многообещающими агентами контроля численности кровососущих комаров. Во-первых, личинки *Toxorhynchites* заселяют микроводоемы, недоступные для многих других хищников, например для рыб. Во-вторых, самки комаров сами распространяют яйца по целевым водоемам. В-третьих, *Toxorhynchites* чаще поедают личинок старших возрастов и куколок, что повышает эффективность контроля: эффект от уничтожения преимущественно молодых личинок может сглаживаться общей высокой смертностью на личиночной стадии, а вариант с поеданием старших личинок и куколок лишен этого недостатка. Наконец, имаго *Toxorhynchites* не опасны для людей и не переносят заболеваний.

Представители рода *Toxorhynchites* оказались эффективными агентами биологического контроля кровососущих комаров на островах Тихого океана и Карибского моря, в Африке, США, Австралии. Работы проводили в основном против переносчиков опасных заболеваний: *Aedes aegypti*, *Ae. albopictus*, *Ae. polynesiensis* Marks, 1951, *Ae. africanus* (Theobald, 1901), *Ae. notoscriptus* (Skuse, 1889), *Culex quinquefasciatus*, *Aedes subalbatus* (Brown, 1996; Collins, Blackwell, 2000; Shaalan, Canyon, 2009).

Несмотря на достигнутые успехи, имеется ряд особенностей *Toxorhynchites*, затрудняющих их использование для биологического контроля и требующих дополнительного изучения: температурное ограничение; долгое развитие хищника и различия в популяционной динамике хищника и жертвы; несовпадение предпочтений хищников и жертв в выборе водоемов (Focks, 2007). Рассмотрим их подробнее.

Так, большинство видов *Toxorhynchites*, как отмечено выше, теплолюбивы, и их использование в умеренной зоне лимитировано низкой активностью с осени до весны. Даже северные виды и подвиды, например *T. rutilus septentrionalis*, переживают в малоактивном состоянии температуры, при которых развиваются личинки некоторых кровососущих комаров, такие как *Aedes triseriatus*. Развитие хищников растягивается, а суточное потребление жертв падает (Trimble, Smith, 1979). Предполагается, однако, что и в умеренном климате можно выпускать *Toxorhynchites* весной для подавления размножения целевых видов в летний период.

Кроме того, личинки *Toxorhynchites* развиваются, по крайней мере, в три раза дольше, чем их жертвы, поэтому при всплесках численности вторых первые оказываются неспособны быстро ответить повышением своей численности. Этот эффект не сказывается на долгосрочном контроле, а кратковременные всплески численности целевых видов можно подавить выпуском дополнительных партий хищников. Долгое развитие имеет и другие следствия. Так, личинки *Toxorhynchites* способны продолжительное время голодать в ожидании добычи. Каннибализм среди взрослых личинок не очень распространен, поэтому голодающие хищники могут скапливаться в контейнерах в относительно больших количествах (Focks et al., 1980).

Необходимо отметить, что самки рода *Toxorhynchites*, как и других родов кулицид, отклады-

вают яйца в микроводоемы, но в антропогенном ландшафте предпочтения хищников и жертв различаются. *Toxorhynchites* чаще заселяют затененные водоемы, главным образом дупла или их искусственные аналоги, также находящиеся в тени и обычно связанные с растительностью. Целевые же кровососущие виды заселяют более широкий спектр местообитаний, включая незатененные и не связанные с деревьями, например скопления воды на открытых свалках. Именно несовпадение предпочтений в выборе водоемов считается главной причиной неудач в тех случаях, когда заселенные на новые территории особи *Toxorhynchites* spp. формируют устойчивые популяции, но оказываются неспособны эффективно контролировать целевые виды, например *Ae. albopictus* на Гавайях в 1950-х гг. (Nakagawa, 1963) и *Ae. polynesiensis* на островах Фиджи в 1930-х гг. (Toohey et al., 1985). Для решения этой проблемы предлагается вносить яйца хищника в нужные водоемы вручную, причем это действие приходится повторять регулярно, но при таком подходе теряется ряд преимуществ перед другими методами борьбы и возрастает стоимость процедур. Так, тщательный выбор местообитаний для внесения яиц *Toxorhynchites* после первых неудачных опытов позволил добиться эффективного контроля *Aedes polynesiensis* в опытных локациях на островах Фиджи (Toohey et al., 1985). Впрочем, проблема несовпадения в выборе водоемов стоит только в антропогенных ландшафтах, где имеется обилие незатененных водоемов, но не в лесах, где отсутствие этого недостатка не затрудняет использование *Toxorhynchites*.

Применение *Toxorhynchites* в составе комплексных методов контроля. Так как сами *Toxorhynchites* spp. являются кулицидами, на них негативно воздействуют многие методы борьбы с комарами. В частности, это относится ко многим традиционным инсектицидам и токсинам бактерий рода *Bacillus*. Это затрудняет использование *Toxorhynchites* spp. в составе комплексных методов контроля. Однако применение малотоксичных для *Toxorhynchites* spp. инсектицидов (малатион, темефос и дибром) приводит к положительным результатам (Collins, Blackwell, 2000). В Новом Орлеане комбинация *T. amboinensis* и малатиона привела к снижению плотности популяции *Aedes aegypti* на 96%, тогда как применение только малатиона – на 29% (Focks et al., 1986).

Еще одно направление разработки комплексных мер, появившееся в последние годы, – использование хищных комаров в сочетании с энтомопатогенными грибами. Показано, что личинки *Toxorhynchites brevipalpis* устойчивы к сравнительно высоким концентрациям конидий и бластоспор гриба *Metarhizium brunneum* Petch (Ascomycota: Hypocreales). В лабораторных тестах одновременное использование *Toxorhynchites brevipalpis* и *Metarhizium brunneum* против *Aedes aegypti* показало положительный результат, хотя и менее сильный, чем аддитивный (Alkhaibari et al., 2018). В некоторых работах предлагается комбинировать *Toxorhynchites* с другими хищниками. Показано, что взрослые личинки *Toxorhynchites speciosus* (Skuse, 1889) и хищные копеподы *Mesocyclops aspericornis* (Daday, 1906) могут сосуществовать в микроводоемах и снижать численность личинок *Aedes notoscriptus* и *Culex quinquefasciatus* (Brown, 1996).

Искусственное разведение *Toxorhynchites* и практические замечания. Применение комаров рода *Toxorhynchites* как агентов биологического контроля требует их разведения в неволе, которое отличается некоторыми особенностями. Во-первых, выращивание хищных личинок связано с использованием живых кормов: другие варианты питания не могут обеспечить нормальное развитие, удлиняя его в несколько раз и уменьшая размеры взрослых комаров (Focks, 2007). Во-вторых, каннибализм личинок при совместном выращивании на ранних стадиях представляет собой серьезную проблему. На него влияет обилие кормовых насекомых, их размер относительно хищников и разброс размеров самих личинок *Toxorhynchites* (Focks, 2007). Полностью избежать каннибализма помогает содержание личинок в контейнерах по одной.

Наиболее распространенный метод разведения *T. rutilus* предложен в работе (Focks, Boston, 1979). Он подразумевает выращивание сотен личинок в больших контейнерах при обилии пищи в виде личинок *Aedes aegypti* соответствующего возраста. Кормовые личинки в свою очередь питаются порошком высушенной печени и дрожжами и разводятся в том же контейнере, в котором развиваются хищные личинки. Развитие *Toxorhynchites rutilus* при таких условиях занимает ~2 нед.

Новая методика предложена в работе Schiller et al. (2019). Авторы отмечают, что использование в качестве живого корма кулицид имеет ряд отрицательных сторон. Синхронизация жизненных циклов кормовых и хищных комаров вызывает сложности, а отдельные личинки *Aedes aegypti*, успевающие развиться в имаго, представляют опасность, поскольку способны переносить заболевания человека. В качестве альтернативы авторы предлагают использовать меньше кулицид и больше других живых кормов: нематод, кольчатых червей (Naididae), личинок звонцов (Chironomidae). Еще одно важное отличие состоит в том, что личинки *T. rutilus* содержатся одиночно в небольших контейнерах, это сводит на нет каннибализм и позволяет эффективно убирать несъеденный корм. Имаго содержатся массово в сетчатых садках. Такой метод выращивания *T. rutilus* оказывается эффективнее предыдущего.

Toxorhynchites spp., выращенные в лаборатории, могут быть выпущены на всех стадиях развития. Яйца, личинки и куколки требуют помещения в целевые водоемы вручную. Это трудоемкая работа, но такой подход позволяет гарантированно охватить те местообитания, в которых присутствие хищника необходимо. Выпуск имаго менее трудоемок, но и у него есть свои недостатки. Во-первых, он должен проводиться в определенное время суток (ранним утром или вечером). Во-вторых, как отмечено выше, самки могут откладывать яйца в нецелевые водоемы. В-третьих, содержание имаго в лаборатории требует большого пространства и трудозатрат.

Конкретное решение об использовании той или иной стратегии должно приниматься в соответствии с условиями работы в каждом частном случае (Focks, 2007; Schiller et al., 2019).

ВЕСЛОНОГИЕ РАКООБРАЗНЫЕ (Copepoda)

Хищные копеподы (Copepoda) – массовые и широко распространенные в пресных водах ракообразные, считающиеся наиболее эффективными агентами контроля численности комаров среди беспозвоночных хищников, в том числе в микроводоемах (Marten, Reid, 2007).

Особенности биологии и экологии копепод. Биология пресноводных копепод подробно описана в работе (Thorp, Rogers, 2015). В контексте биологического контроля популяций комаров наиболее полно из копепод исследованы циклопы (Cyclopoida: Cyclopidae), которых в пресных водах насчитывается ~800 видов, многие из них – хищные (Marten, Reid, 2007; Thorp, Rogers, 2015). В последние годы обращают внимание и на хищных каляноид (Calanoida: Diaptomidae) (Cuthbert et al., 2018b).

Хищные копеподы заселяют как крупные постоянные и пересыхающие водоемы, так и микроводоемы, включая фитотельматы (Fiers et al., 2013; Schneider, 2013). Маленькие размеры и широкая пищевая специализация позволяют им достигать высокой численности в разнообразных миниатюрных местообитаниях, связанных с деятельностью человека (Schreiber et al., 1996; Kay et al., 2002). В одной шине с водой может жить до 500 особей *Mesocyclops longisetus* (Thiébaud, 1912) (Marten et al., 1994).

Разные виды веслоногих ракообразных поразному переносят высыхание. Каляноидные копеподы образуют покоящиеся яйца, устойчивые к высыханию (Dambach, 2020). Многие циклопоидные копеподы могут впадать в диапаузу на стадиях последних копеподитов и взрослых (Thorp, Rogers, 2015). *Acanthocyclops* и *Diacyclops* в таком состоянии переживают даже полное пересыхание водоемов (Wyngaard et al., 1991). Некоторые виды *Mesocyclops*, эффективно поедающие комаров, способны выживать во влажном грунте без свободной воды, но не выдерживают пересыхания грунта ниже определенного порога (Zhen et al., 1994). Эта особенность может затруднять применение копепод в качестве агентов биологического контроля в небольших периодически пересыхающих водоемах.

Веслоногие ракообразные – относительно мелкие животные. Питаться личинками комаров способны только крупные виды размерами >1 мм (Marten, Reid, 2007). Большинство из них охотится на личинок первого, реже второго возрастов, лишь отдельные виды (как *Lovenula raynerae* Suárez-Morales, Wasserman, et Dalu, 2015 (Diaptomidae)) нападают на крупных личинок (Cuthbert et al., 2018b). Копеподы не специализируются на охоте на комаров. Они питаются разнообразными водными организмами подходящего размера, в том числе ветвистоусыми ракообразными, личинками рыб, коловратками, инфузориями и другими простейшими и даже планктонными водорослями (Kumar, Rao, 2003; Frimpong, Lochmann, 2005; Thorp, Rogers, 2015; Cuthbert et al., 2019b). Наличие альтернативной жертвы может снижать эффективность поедания личинок комаров, что, например, показано в лабораторных экспериментах для двух видов *Mesocyclops*, выбирающих между кулицидами и кладоцерами, а также для *Macrocyclops albidus* (Jurine, 1820) и *Megacyclops viridis* (Jurine, 1820), поедавших личинок комаров и инфузорий (Kumar, Rao, 2003; Kumar et al., 2008; Cuthbert et al., 2019b). В то же время широкая пищевая специализация позволяет копеподам длительное время существовать в водоемах, незаселенных комарами, а после появления личинок переходить на питание ими.

Даже молодые личинки комаров по размеру сопоставимы с копеподами или превосходят их, и ракообразные применяют специфические техники для поимки таких относительно крупных жертв. Копеподы, по крайней мере изученные виды, чаще всего атакуют личинок сбоку или сзади, повреждая брюшко или сифон (Schaper, Hernández-Chavarría, 2006). Показано, что травмы сифона наиболее опасны для *Aedes aegypti*, видимо, из-за нарушения работы дыхательной системы (Awasthi et al., 2012). Копеподы обычно удерживают жертву, пока она не умрет, и затем поедают. Крупные рачки могут съедать молодых личинок *Aedes* почти целиком (Awasthi et al., 2012). Однако при избытке жертв копеподы атакуют их одну за другой, съедая только часть каждой личинки, и, соответственно, убивают больше комаров, чем могут съесть (Marten, Reid, 2007).

Наиболее эффективные циклопоидные копеподы (например, некоторые виды *Mesocyclops*) в небольших местообитаниях способны убить до 50

личинок *Aedes* за сутки (Marten et al., 1994), в то время как для личинок *Anopheles* и особенно *Culex* эти цифры оказываются ниже (Mittal et al., 1997; Kumar, Rao, 2003). В более крупных контейнерах рачки уничтожают комаров менее активно (Marten et al., 1994; Dieng et al., 2002). Каляноидные копеподы *Lovenula* уничтожают до пяти личинок *Culex* в час (Cuthbert et al., 2018b).

Веслоногие ракообразные оказывают и косвенное воздействие на жертв. В присутствии эпибентосных копепод *Megacyclops formosanus* (Harada, 1931) личинки *Aedes aegypti* тратят меньше времени на фильтрацию и собирание пищи, а также уходят из придонного слоя воды, в котором встречаются копеподы, ближе к поверхности (Awasthi et al., 2015). Также отмечено, что в присутствии рачков личинки начинают активнее двигаться и изгибаться, что может мешать хищникам их поймать (Awasthi et al., 2012). Воздействие на поведение жертв может влиять на эффективность биологического контроля, но этот вопрос в отношении копепод остается малоизученным.

Применение копепод для контроля популяций кровососущих комаров. К моменту публикации информативного обзора Marten, Reid (2007) в качестве агентов биоконтроля протестированы 48 видов копепод из 15 родов, и работы по изучению новых видов продолжаются. В последние годы показана эффективность циклопид *Megacyclops formosanus*, *Megacyclops gigas* (Claus, 1857), *Cyclops divergens* (Lindberg, 1936), *Cyclops heberti* Einsle, 1996, *Acanthocyclops einslei* Mirabdullayev et Defaye, 2004 (Kalimuthu et al., 2014; Früh et al., 2019), а также калянид *Lovenula raynerae* Suárez-Morales, Wasserman, et Dalu, 2015 и *Paradiaptomus lamellatus* Sars, 1895 (Cuthbert et al., 2018b, 2019c; Balakrishnan et al., 2019). Многие перспективные виды пока остаются неизученными, в первую очередь это многочисленные представители хорошо зарекомендовавших себя родов *Macrocyclops*, *Megacyclops* и *Mesocyclops*.

Полевые эксперименты подтверждают эффективность копепод как агентов биоконтроля. В микроводоемах объектом контроля чаще всего становятся представители рода *Aedes*, а в качестве экспериментальных водоемов использовали колодцы, кувшины, цветочные вазы, цистерны, бочки, заполненные водой шины и другие “контейнерные местообитания”, а также дупла деревьев, норы сухопутных крабов. Некоторые виды рачков снижают численность личинок *Aedes* в экспериментальных водоемах на 90–100% (Riviere et al., 1987; Marten, 1990; Kay et al., 2002; Rey et al., 2004). Сочетание нескольких видов копепод в одном водоеме может снижать эффективность потребления комаров, по-видимому, из-за того, что одни ракообразные начинают использовать в пищу других (Dieng et al., 2002).

В Южном Таунсвилле в Австралии представителей рода *Mesocyclops* применяли для снижения численности личинок комаров *Ochlerotatus* spp. и *Aedes* spp. в системе дождевой канализации. Оказалось, достаточно заселения лишь 50 особей рачков в один канализационный люк, чтобы за два дождливых года копеподы распространились по большей части канализационной системы города. В люках, заселенных хищниками, число личинок снижалось вплоть до полного исчезновения. Также показано, что копеподы *Mesocyclops* и *Metacyclops* способны переживать в канализации засушливые периоды (Kay et al., 2002).

В работах небольшого масштаба даже в случае успешного снижения числа личинок в экспериментальных водоемах не удается добиться заметного уменьшения численности взрослых особей. Для этого необходимы работы большего масштаба, способные повлиять на местную популяцию комаров. Такие исследования проводятся в некоторых регионах, но их эффективность часто ограничена организационными возможностями (Marten, Reid, 2007; Lazaro et al., 2015).

Во Вьетнаме проведена уникальная по своим масштабам работа по снижению численности *Aedes aegypti*. Главными методами борьбы стало заселение копепод рода *Mesocyclops* в природные и искусственные водоемы, а также очистка окрестностей деревень от мусора, собирающего воду. В 1990-х годах проведен пилотный проект в масштабах одной деревни (Nam et al., 1998), затем аналогичную схему реализовали в регионе с населением ~400 тыс. человек (Nam et al., 2000, 2005, 2012; Kay et al., 2002; Kay, Nam, 2005). Удалось добиться сильного снижения численности и даже полной элиминации не только личинок, но и взрослых *Aedes aegypti*. Это стало возможным благодаря широкому привлечению к работе местного населения, что позволило охватить широкий круг водоемов и значительные территории. Насколько нам известно, на данный момент это пример наиболее масштабного применения копепод в качестве агентов биологического контроля.

Для эффективного биоконтроля не обязательно добиваться заселения всех водоемов копеподами. Водоемы с хищниками превращаются в “ловушки для яиц” комаров, которые напрасно тратят энергию на размножение. Показано, что самки комаров не только не избегают откладывать яйца в водоемы, заселенные копеподами, но и выбирают их чаще незаселенных (Vonesh, Blaustein, 2010), хотя этот вопрос требует дальнейшего изучения. Почти полного уничтожения локальной популяции комаров можно достигнуть при заселении копеподами 90% мест выплода (Nam et al., 1998).

В отдельных случаях копеподы, хорошо зарекомендовавшие себя в лаборатории, оказывались неспособны значимо повлиять на численность комаров в полевых условиях. Считается, что эффективность контроля зависит в первую очередь от длительности нахождения популяция рачков в водоеме и от ее плотности. Снижать эти показатели, а вместе с ними и эффективность контроля может пересыхание водоема, измельчание особей, регулярное изъятие воды из резервуара, голод, неприспособленность к локальным климатическим условиям и накопление в воде токсинов (Marten et al., 1994; Marten, Reid, 2007). Рассмотрим перечисленные факторы подробнее.

Многие копеподы, как отмечено выше, не переносят полного высыхания, поэтому при их заселении в пересыхающие водоемы необходима повторная интродукция после очередного заполнения водой. Эту проблему можно решить тщательным выбором водоема и вида ракообразных, а также искусственным поддержанием влажности водоемов в течение сухого сезона. Иногда выпущенные исследователями веслоногие способны расселяться по новым местообитаниям и заново заселять дупла, ранее высохшие, а позже вновь наполненные водой (Riviere et al., 1987).

Некоторые виды копепод, попав в новое местообитание, быстро размножаются, истощают пищевые ресурсы и, как следствие, мельчают. Когда в водоем попадают личинки комаров, копеподы оказываются слишком мелкими, чтобы нападать на личинок. Наиболее эффективные виды рачков, по-видимому, лишены этого недостатка благодаря склонности к каннибализму (Marten, 1990).

Копеподы могут исчезать из хозяйственных емкостей даже без их полного осушения, если скорость воспроизведения рачков недостаточна для компенсации их потерь из-за регулярного изъятия воды. В таких условиях оказываются эффективны виды, предпочитающие плавать около дна и стенок емкостей, откуда реже берут воду, чем из центральной части сосудов (Marten, Reid, 2007).

Показано, что в некоторых типах водоемов с чистой водой копеподы погибают из-за отсутствия пищи, чаще эта проблема наблюдается не в микроводоемах, а в более крупных водосборных цистернах (Jennings et al., 1994).

На выживание копепод оказывает негативное влияние неблагоприятные температурные условия (Marten et al., 1994; Brown, 1996), низкое содержания кислорода и накопление в воде токсинов (Rey et al., 2004; Veronesi et al., 2015).

Применение копепод в составе комплексных методов контроля. Некоторые работы показывают высокую эффективность применения копепод вместе с другими хищниками: личинками комаров *Chaoborus flavicans* (Meigen, 1830) и *Toxorhynchites speciosus*, клопами *Anisops sardea* Herrich-Schaeffer, 1849 (Notonectidae) (Brown, 1996; Buxton et al., 2020; Cuthbert et al., 2020). Сочетание копепод с *Toxorhynchites* представляется перспективным. С одной стороны, хищные комары не влияют негативно на численность веслоногих (хотя в лабораторных тестах показано, что в отсутствие более крупных жертв *Toxorhynchites* способны нападать на копепод). С другой стороны, личинки *Toxorhynchites* могут поедать личинок *Culex* и *Anopheles*, которых копеподы уничтожают хуже. Тем не менее этот вопрос, насколько нам известно, мало разработан (Marten, 1990; Brown, 1996). Активно изучается взаимодействие веслоногих ракообразных с рыбами, однако рыбы не способы заселять микроводоемы.

Веслоногие ракообразные устойчивы к некоторым инсектицидам, например к токсину бактерии *Bacillus thuringiensis israelensis* Barjac, 1978 (*Bti*), перметрину и пирипроксифену, поэтому эти вещества могут быть использованы для контроля комаров совместно с копеподами (Riviere et al., 1987; Marten et al., 1993; Wang et al., 2005). Пиперин и эвгенол негативно воздействуют на веслоногих, но летальные для них дозы выше, чем для личинок комаров, поэтому эти два вещества также можно применять совместно с ракообразными (Dhanker et al., 2013). Немногочисленные имеющиеся данные о воздействии инсектицидов на пресноводных хищных копепод даны в обзорной работе (Lorenzo et al., 2014).

Хорошие результаты дает использование веслоногих вместе с экстрактами различных растений (Murugan et al., 2011; Kalimuthu et al., 2013, 2014) и даже металлическими наночастицами, которые токсичны для личинок комаров, но менее токсичны для веслоногих (Naresh Kumar et al., 2013; Murugan et al., 2015). Еще одно развивающееся направление – сочетание использования хищников, в том числе копепод, с красителями для воды (принцип работы этого метода описан выше) (Cuthbert et al., 2018a). Все эти работы проведены в лабораторных условиях, предложенные комплексные методы борьбы с опасными комарами еще не проверялись в масштабных полевых экспериментах.

Искусственное разведение копепод и практические замечания. Методика разведения и интродукции веслоногих ракообразных хорошо разработана и описана (Nam et al., 2000; Balakrishnan et al., 2019). Основная идея состоит в том, что местные виды копепод, типичные для той области, в которой планируются мероприятия по борьбе с комарами, размножают в лабораторных условиях и выпускают в новые, не занятые ими местообитания. Для разведения веслоногих используют контейнеры объемом от 3–5 до 150 л. Первых ракооб-

разных для создания культуры ловят в природных водоемах планктонными сетями. В качестве корма используют микроводоросли или инфузорий, культивируемых в тех же сосудах, где живут копеподы. В одном 150-литровом контейнере, заселенном 50 рачками *Mesocyclops*, за 21 сут развивается 4500 особей (Nam et al., 2000). Во Вьетнаме для удобной транспортировки и хранения копепод Nam et al. (2000) использовали небольшие фрагменты пенополистирола, впитывающего воду, но поддерживающего достаточную для выживания ракообразных влажность.

При разработке практических методов контроля необходимо учитывать, что некоторые копеподы служат промежуточными хозяевами опасного паразита ришты (*Dracunculus medinensis* (Linnaeus, 1758)). В районах, где распространен дракункулез, необходимо выбирать виды копепод, не переносящих ришту. Имеются данные, что копеподы могут участвовать и в передаче возбудителя холеры (Marten, Reid, 2007). В любом случае обе эти проблемы могут быть решены фильтрацией пищевой воды от рачков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Возможные направления будущих исследований. Важным направлением работы представляется расширение знаний о биологии потенциальных хищников. Так, остаются неизученными многие виды хищных копепод, включая представителей многообещающих родов *Macrocyclops*, *Megacyclops* и *Mesocyclops* по всему миру, а также десятки видов хищных кулицид тропического рода *Toxorhynchites*. Мало известно об особенностях непрямого воздействия хищников на жизнедеятельность комаров: на их поведение, пищевые предпочтения, выбор самками водоема для откладки яиц. Интегрированные методы контроля с участием хищников, даже хорошо изученных, только начинают разрабатываться.

Отдельного рассмотрения заслуживает вопрос о взаимодействии хищников разных видов и групп в микроводоемах. Опыт некоторых работ показывает потенциальную эффективность совместного использования *Toxorhynchites* и копепод (Marten, 1990; Brown, 1996). С другой стороны, три разных вида веслоногих в одном микроводоеме оказались гораздо менее эффективными агентами контроля, чем те же ракообразные по отдельности (Dieng et al., 2002). Разработана теоретическая база для описания системы взаимодействия нескольких хищников (Sih et al., 1998), но она редко применятся к сообществам микроводоемов.

Использование хищников против комаров в России и сопредельных странах. В настоящее время в России и других странах СНГ методы контроля численности комаров с помощью хищников почти не разработаны, однако в перспективе могут оказаться полезными. Так, в Туркменистане в дуплах развиваются некоторые опасные виды кулицид, например *Aedes caspius* (Pallas, 1771) – переносчик туляремии, филяриозов и некоторых арбовирусов (Мамедниязов, 1995). Можно предположить, что против этого и других опасных фитотельматных видов было бы эффективно использовать хищников. Для большинства видов кулицид умеренных широт дупла и аналогичные им микроводоемы считаются не основным и мало значимым местом выплода, в отличие от более крупных водоемов, временных и постоянных (Малькова и др., 2013). Методы борьбы с комарами в озерах и болотах разработаны достаточно хорошо, однако не учитывают возможность использования хищных беспозвоночных, хотя такие хищники, эффективно поедающие кулицид, описаны во многих регионах (Дубицкий, 1970; Кухарчук, 1981; Ахметбекова и др., 1982; Назарова и др., 2019).

В последние годы в южных регионах России (в Краснодарском крае и Крыму) было замечено появление опасных *Ae. aegypti* и *Ae. albopictus* (Рябова и др., 2005; Ганушкина и др., 2012; Федорова и др., 2018; Коваленко и др., 2020). Их распространение ограничено изотермами января 0°С для первого и –1...–3°С для второго вида, поэтому на данный момент считается, что оба вида могут укорениться на Черноморском побережье, но не севернее. Ожидается, что с потеплением климата ареал комаров будет расширяться, хотя вероятность возникновения эпидемических вспышек лихорадок, связанных с *Aedes*, пока оценивается как низкая (Akiner et al., 2016; Ясюкевич и др., 2017). Учитывая приуроченность этих комаров к искусственным микроводоемам, можно предположить, что при возникновении необходимости контроля численности *Ae. aegypti* и *Ae. albopictus* для этой цели удастся применить хищников. Перспективно выглядит использование копепод, которые хорошо зарекомендовали себя в разных частях света как агенты биологического контроля численности *Ae. aegypti* и *Ae. albopictus*. Важно отметить, что в России встречаются крупные хищные веслоногие, например родов *Cyclops* и *Mesocyclops*, приспособленные к локальным климатическим условиям (Алексеев, Барабанщиков, 2006; Лазарева, Жданова, 2020).

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

Дополнительный материал (рис. S1, S2) публикуется только в электронном формате на сайтах https://link.springer.com и https://www.elibrary.ru. Для авторизованных пользователей таблицы доступны по адресу https://doi.org.10.31857/S0320965222010144.

Рис. 1S. Примеры фитотельмат и их аналогов

Рис. 2S. Внешний вид личинки *Toxorhynchites* sp. четвертого возраста, пойманной в заполненном водой дупле (национальный парк Каттьен, Вьетнам)

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Государственного задания Института проблем экологии и эволюции РАН по темам “Проблемы экологической безопасности” (АААА-А18-118042490053-3) и “Тропическая экология и тропическая медицина” (АААА-А18-118090390074-0).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев В.Р., Барабанщиков Е.И. 2006. Новый для фауны России вид *Mesocyclops* (Cyclopoida, Copepoda) из озера Ханка // Зоол. журн. Т. 85. № 10. С. 1257. (*Alekseev V.R., Barabanshchikov E.I.* 2006. A species of the genus *Mesocyclops* (Cyclopoida, Copepoda) from lake Khanka new for the russian fauna // Zool. Zhurn. V. 85. № 10. P. 1257.)

Ахметбекова Р.Т., Дубицкий А.М., Чилдибаев Д. 1982. О роли водных членистоногих в снижении численности массовых видов кровососущих двукрылых в аридной зоне Казахстана // Паразитология и паразитарные болезни. Т. 16. № 3. С. 246.

Ганушкина Л.А., Таныгина Е.Ю., Безжонова О.В., Сергиев В.П. 2012. Об обнаружении комаров *Aedes* (*Stegomyia*) *albopictus* Skuse. на территории Российской Федерации // Мед. паразитол. и паразитарные болезни. Т. 1. С. 3.

Дубицкий А.М. 1970. Кровососущие комары (Diptera, Culicidae) Казахстана. Алма-Ата: Изд-во “Наука”.

Коваленко И.С., Якунин С.Н., Абибулаев Д.Э. и др. 2020. Обнаружение *Aedes* (*Stegomyia*) *albopictus* (Skuse, 1895) в Крыму // Проблемы особо опасных инфекций. Т. 2. С. 135. https://doi.org/10.21055/0370-1069-2020-2-135-137

Кухарчук Л.П. 1981. Экология кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) Сибири. Новосибирск: Изд-во “Наука”.

Лазарева В.И., Жданова С.М. 2020. Копепода *Cyclops bohater* (Crustacea, Copepoda) в Европейской России // Биология внутр. вод. № 6. С. 550.

Малькова М.Г., Якименко В.В., Винарская Н.П. и др. 2013. Кровососущие комары Западной Сибири: фауна, систематика, особенности экологии, методы полевых и лабораторных исследований. Омск: Омский научный вестник.

Мамедниязов О. 1995. Кровососущие комары (Diptera, Culicidae) Туркменистана и интегрированная борьба с ними. Ашхабад: Ылым.

Назарова Ш.Д., Хабиров З., Комилова С.Р. 2019. Естественные враги кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) в юго-западном Таджикистане // Глобальные экологические проблемы: локальное решение. Москва: Изд-во “Перо”. С. 131. https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004

Нурушев М.Ж., Есенбекова П.А., Темрешев И.И. 2015. Водные полужесткокрылые биорегуляторы кровососущих двукрылых Иле-Блкашского региона // Вест. Омского гос. агр. ун-та. Т. 1. № 17. С. 41.

Оганесян В.С. 2012. Водные клопы (Heteroptera) – регуляторы численности кровососущих комаров Армении // Мед. наука Армении. Т. 52. № 3. С. 65.

Папченкова Г.А., Макрушин А.В., 2013. Влияние инсектицида Танрек® на репродукцию и жизнедеятельность *Daphnia magna* Straus в 15-суточном тесте // Биология внутр. вод. № 4. С. 74.

Перевозкин В.П., Лукьянцев С.В., Гордеев М.И. 2004. Сравнительный анализ пищедобывающего поведения водных и полуводных пауков *Argyroneta, Dolomedes, Pirata, Pardosa* // Экология. № 2. С. 127.

Рябова Т.Е., Юничева Ю.В., Маркович Н.Я. и др. 2005. Обнаружение комаров *Aedes* (*Stegomyia*) *aegypti* L. в г. Сочи // Мед. паразитол. и паразитар. болезни. Т. 3. С. 3.

Сайджафарова А.О., Перевозкин В.П., Смирнов Г.В. 2006. Особенности пищедобывающего поведения нимф стрекоз и их влияние на структуру личиночных популяций кровососущих комаров в экспериментальной системе “хищник–жертва” // Докл. Томского гос. ун-та систем управ. и радиоэлектр. Т. 5. № 13. С. 14.

Федорова М.В., Швец О.Г., Юничева Ю.В. и др. 2018. Современные границы распространения инвазивных комаров *Aedes* (*Stegomyia*) *aegypti* (L., 1762) и *Aedes* (*Stegomyia*) *albopictus* (Skuse, 1895) на юге Краснодарского края России // Проблемы особо опасных инфекций. Т. 771. № 2. С. 101. https://doi.org/10.21055/0370-1069-2018-2-101-105

Ясюкевич В.В., Попов И.О., Титкина С.Н., Ясюкевич Н.В. 2017. Адвентивные виды *Aedes* на территории России – оценка риска новой биологической угрозы здоровью населения России // Проблемы экол. мониторинга и моделирования экосистем. Т. 28. № 3. С. 51.

Aditya G., Ash A., Saha G.K. 2006. Predatory activity of *Rhantus sikkimensis* and larvae of *Toxorhynchites splendens* on mosquito larvae in Darjeeling, India // J. Vector Borne Dis. V. 43. P. 66.

Aditya G., Bhattacharyay S., Kundu N. et al. 2007. Predatory efficiency of the sewage drain inhabiting larvae of *Toxorhynchites splendens* wiedemann on *Culex quinquefasciatus* Say and *Armigeres subalbatus* (Coquillett) larvae // Southeast Asian J. Trop. Med. Public Health. V. 38. № 5. P. 799.

Akiner M.M., Demirci B., Babuadze G. et al. 2016. Spread of the Invasive Mosquitoes *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* in the Black Sea Region Increases Risk of Chikungunya, Dengue, and Zika Outbreaks in Europe // PLoS Neglected Tropical Diseases. V. 10. № 4. P. 1. https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0004664

Albeny-Simões D., Murrell E.G., Elliot S.L. et al. 2014. Attracted to the enemy: *Aedes aegypti* prefers oviposition sites with predator-killed conspecifics // Oecologia. V. 175. № 2. P. 481. https://doi.org/10.1007/s00442-014-2910-1

Albeny D.S., Martins G.F., Andrade M.R. et al. 2011. *Aedes aegypti* survival in the presence of *Toxorhynchites violaceus* (Diptera: Culicidae) fourth instar larvae // Zoologia. V. 28. № 4. P. 538. https://doi.org/10.1590/S1984-46702011000400017

Alkhaibari A.M., Maffeis T., Bull J.C., Butt T.M. 2018. Combined use of the entomopathogenic fungus, *Metarhizium brunneum*, and the mosquito predator, *Toxorhynchites brevipalpis*, for control of mosquito larvae: Is this a risky biocontrol strategy? // J. Invertebr. Pathol. V. 153. P. 38. https://doi.org/10.1016/j.jip.2018.02.003

Alto B.W., Griswold M.W., Lounibos L.P. 2005. Habitat complexity and sex-dependent predation of mosquito larvae in containers // Oecologia. V. 146. № 2. P. 300. https://doi.org/10.1007/s00442-005-0198-x

Andrade M.R. 2015. Container-dwelling mosquitoes: habitat size, direct and indirect effects of predation. Universidade Federal de Viçosa.

Arunkumar S., Sangaran A. 2013. Predatory Potential of Larvae of *Toxorhynchites splendens* on the Larvae of *Aedes* sp. // Indian Vet. J. V. 90. № 3. P. 18.

Awasthi A.K., Molinero J.C., Wu C.H. et al. 2015. Behavioral changes in mosquito larvae induced by copepods predation // Hydrobiologia. V. 749. № 1. P. 113. https://doi.org/10.1007/s10750-014-2154-4

Awasthi A.K., Wu C., Tsai K., King C. 2012. How does the ambush predatory copepod *Megacyclops formosanus* (Harada, 1931) capture mosquito larvae of *Aedes aegypti* // Zool. Studies. V. 51. № 7. P. 927.

Balakrishnan S., Santhanam P., Manickam N., Srinivasan M. 2019. A Method of Bio-efficacy Potential of Zooplankton (Copepod) for the Control of Vector Mosquitoes // Basic and Applied Zooplankton Biology. Singapore: Springer. P. 127. https://doi.org/10.1007/978-981-10-7953-5_42_5

Barry M.J., Roberts D.M. 2014. Indirect Interactions Limit the Efficiency of Odonata as Natural Control Agents for Mosquito Larvae // J. Insect Behav. V. 27. № 5. P. 626. https://doi.org/10.1007/s10905-014-9455-3

Baxter C.V., Fausch K.D., Saunders W.C. 2005. Tangled webs: reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones // Freshwater Biol. V. 50. № 2. P. 201. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01328.x

Becker N., Petrić D., Zgomba M. et al. 2010. Mosquitoes and Their Control. Berlin: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-540-92874-4

Borkent A. 1980. The potential use of larvae of *Chaoborus cooki* Saether (Diptera: Chaoboridae) as a biological control of mosquito larvae // Mosquito News. V. 40. № 4. P. 634.

Bowatte G., Perera P., Senevirathne G. et al. 2013. Tadpoles as dengue mosquito (*Aedes aegypti*) egg predators // Biol. Control. V. 67. № 3. P. 469. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.10.005

Brown M.D. 1996. Evaluation of *Mesocyclops aspericornis* (Cyclopoida: Cyclopidae) and *Toxorhynchites speciosus* as integrated predators of mosquitoes in tire habitats in Queensland // J. Am. Mosq. Control Assoc. V. 12. № 3. P. 414.

Buxton M., Cuthbert R.N., Dalu T. et al. 2020. Complementary impacts of heterospecific predators facilitate improved biological control of mosquito larvae // Biol. Control. V. 144. P. 104216. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104216

Campos R.E., Lounibos L.P. 2000. Natural Prey and Digestion Times of *Toxorhynchites rutilus* (Diptera: Culicidae) in Southern Florida // Ann. Entomol. Soc. Am. V. 93. № 6. P. 1280. https://doi.org/10.1603/0013-8746(2000)093[1280:npadto]2.0.co;2

Coetzee M. 2017. Culicidae (Mosquitoes) // Manual of Afrotropical Diptera. V. 2. Nematocerous Diptera and Lower Brachycera. South African National Biodiversity Institute, Pretoria. P. 677.

Colledge W.R. 1911. Notes on a brush-tongued mosquito // Proc. R. Soc. Queensl. V. 23. P. 121.

Collins A.P. 1998. Laboratory evaluation of the freshwater prawn, *Macrobrachium borellii*, as a predator of mosquito larvae // Aquat. Sci. V. 60. № 1. P. 22. https://doi.org/10.1007/s000270050023

Collins L.E., Blackwell A. 2000. The biology of *Toxorhynchites* mosquitoes and their potential as biocontrol agents // Biocontrol News and Information. V. 21. № 4. P. 105N.

Corbet P.S. 1996. Treeholes as larval habitat of the dragonfly *Hadrothemis camarensis* (Odonata: Libellulidae) in kakamega forest, Kenya // Aquatic Insects. V. 18. № 3. P. 129.

Couret J., Notarangelo M., Veera S. et al. 2020. Biological control of *Aedes* mosquito larvae with carnivorous aquatic plant, *Utricularia macrorhiza* // Parasites and Vectors. V. 13. № 1. P. 1. https://doi.org/10.1186/s13071-020-04084-4

Cuthbert R.N., Callaghan A., Dick J.T.A. 2019a. Differential Interaction Strengths and Prey Preferences across Larval Mosquito Ontogeny by a Cohabiting Predatory Midge // J. Med. Entomol. V. 56. № 5. P. 1428. https://doi.org/10.1093/jme/tjz059

Cuthbert R.N., Callaghan A., Dick J.T.A. 2019b. The Effect of the Alternative Prey, *Paramecium caudatum* (Peniculida: Parameciidae), on the Predation of *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae) by the Copepods *Macrocyclops albidus* and *Megacyclops viridis* (Cyclopoida: Cyclopidae) // J. Med. Entomol. V. 56. № 1. P. 276. https://doi.org/10.1093/jme/tjy155

Cuthbert R.N., Callaghan A., Dick J.T.A. 2018a. Dye another day: the predatory impact of cyclopoid copepods on larval mosquito *Culex pipiens* is unaffected by dyed environments // J. Vector Ecol. V. 43. № 2. P. 334. https://doi.org/10.1111/jvec.12318

Cuthbert R.N., Callaghan A., Sentis A. et al. 2020. Additive multiple predator effects can reduce mosquito populations // Ecol. Entomol. V. 45. № 2. P. 243. https://doi.org/10.1111/een.12791

Cuthbert R.N., Dalu T., Wasserman R.J. et al. 2018b. Calanoid copepods: An overlooked tool in the control of disease vector mosquitoes // J. Med. Entomol. V. 55. № 6. P. 1656. https://doi.org/10.1093/jme/tjy132

Cuthbert R.N., Dalu T., Wasserman R.J. et al. 2019c. Additive multiple predator effects of two specialist paradiaptomid copepods towards larval mosquitoes // Limnologica. V. 79. https://doi.org/10.1016/j.limno.2019.125727

Cuthbert R.N., Ortiz-Perea N., Dick J.T.A., Callaghan A. 2019d. Elusive enemies: Consumptive and ovipositional effects on mosquitoes by predatory midge larvae are enhanced in dyed environments // Biol. Control.

V. 132. P. 116.
https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.02.008

Dahmana H., Mediannikov O. 2020. Mosquito-borne diseases emergence/resurgence and how to effectively control it biologically // Pathogens. V. 9. № 4. P. 1.
https://doi.org/10.3390/pathogens9040310

Dalal A., Cuthbert R.N., Dick J.T.A., Gupta S. 2020. Prey preferences of notonectids towards larval mosquitoes across prey ontogeny and search area // Pest Manage. Sci. V. 76. № 2. P. 609.
https://doi.org/10.1002/ps.5556

Dambach P. 2020. The use of aquatic predators for larval control of mosquito disease vectors: Opportunities and limitations // Biol. Control. V. 150: e104357.
https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104357

Dézerald O., Céréghino R., Corbara B. et al. 2015. Temperature: Diet Interactions Affect Survival through Foraging Behavior in a Bromeliad-Dwelling Predator // Biotropica. V. 47. № 5. P. 569.
https://doi.org/10.1111/btp.12249

Dhanker R., Kumar R., Hwang J.-S. 2013. How effective are *Mesocyclops aspericornis* (Copepoda: Cyclopoida) in controlling mosquito immatures in the environment with an application of phytochemicals? // Hydrobiologia. V. 716. P. 147.
https://doi.org/10.1007/s10750-013-1559-9

Dieng H., Boots M., Tuno N. et al. 2002. A laboratory and field evaluation of *Macrocyclops distinctus, Megacyclops viridis* and *Mesocyclops pehpeiensis* as control agents of the dengue vector *Aedes albopictus* in a peridomestic area in Nagasaki, Japan // Med. Vet. Entomol. V. 16. № 3. P. 285.
https://doi.org/10.1046/j.1365-2915.2002.00377.x

Dieng H., Satho T., Suradi N.F.B. et al. 2017. Presence of a predator image in potential breeding sites and oviposition responses of a dengue vector // Acta Tropica. V. 176. P. 446.
https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2017.08.033

Digma J.R., Sumalde A.C., Salibay C.C. 2019. Laboratory evaluation of predation of *Toxorhynchites amboinensis* (Diptera: Culicidae) on three mosquito vectors of arboviruses in the Philippines // Biol. Control. V. 137. № 104009.
https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.104009

Dutra H.L.C., Rocha M.N., Dias F.B.S. et al. 2016. *Wolbachia* Blocks Currently Circulating Zika Virus Isolates in Brazilian *Aedes aegypti* Mosquitoes // Cell Host and Microbe.
https://doi.org/10.1016/j.chom.2016.04.021

Fiers F., Romero M., Jocque M., Martens K. 2013. Crustacea in phytotelmata: a global overview // J. Crustacean Biol. V. 33. № 4. P. 451.
https://doi.org/10.1163/1937240x-00002161

Fincke O.M., Yanoviak S.P., Hanschu R.D. 1997. Predation by odonates depresses mosquito abundance in water-filled tree holes in Panama // Oecologia. V. 112. № 2. P. 244.
https://doi.org/10.1007/s004420050307

Focks D.A. 2007. *Toxorhynchites* As Biocontrol Agents // J. Am. Mosq. Control Assoc. V. 23. Suppl. to № 2. P. 118.
https://doi.org/10.2987/8756-971x(2007)23[118:taba]2.0.co;2

Focks D.A., Boston M.D. 1979. A quantified mass-rearing technique for *Toxorhynchites rutilus rutilus* (Coquillett) // Mosquito News. V. 39. № 3. P. 616.

Focks D.A., Dame D.A., Cameron A.L., Boston M.D. 1980. Predator-prey interaction between insular populations of *Toxorhynchites rutilus rutilus* and *Aedes aegypti* // Environ. Entomol. V. 9. № 1. P. 37.
https://doi.org/https://doi.org/10.1093/ee/9.1.37

Focks D.A., Sackett S.R., Kloter K.O. et al. 1986. The integrated use of *Toxorhynchites amboinensis* and ground-level ULV insecticide application to suppress *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) // J. Med. Entomol. V. 23. № 5. P. 513.
https://doi.org/10.1093/jmedent/23.5.513

Frimpong E., Lochmann S. 2005. Mortality of Fish Larvae Exposed to Varying Concentrations of Cyclopoid Copepods // North Am. J. Aquaculture. V. 67. № 1. P. 66.
https://doi.org/10.1577/fa03-066.1

Früh L., Kampen H., Schaub G.A., Werner D. 2019. Predation on the invasive mosquito *Aedes japonicus* (Diptera: Culicidae) by native copepod species in Germany // J. Vector Ecol. V. 44. № 2. P. 241.
https://doi.org/10.1111/jvec.12355

GBIF. 2021. *Toxorhynchites* Theobald, 1901. GBIF Backbone Taxonomy. https://doi.org/ accessed via GBIF.org on 2021-02-19.
https://doi.org/10.15468/39omei

Greeney H.F. 2001. The insects of plant-held waters: a review and bibliography // J. Trop. Ecol. V. 17. № 2. P. 241.
https://doi.org/10.1017/S026646740100116X

Jacob S., Thomas A.P., Manju E.K. 2017. Bio control efficiency of Odonata nymphs on *Aedes aegypti* larvae // IOSR Journal of Environmental Science, Toxicology, and Food Technology. V. 11. № 9. P. 1.
https://doi.org/10.9790/2402-1109020104

Jennings C.D., Greenwood J.G., Kay B.H. 1994. Response of *Mesocyclops* (Cyclopoida: Copepoda) to biological and physicochemical attributes of rainwater tanks // Environ. Entomol. V. 23. № 2. P. 479–486.

Kalimuthu K., Lin S.M., Tseng L.C. et al. 2014. Bio-efficacy potential of seaweed *Gracilaria firma* with copepod, *Megacyclops formosanus* for the control larvae of dengue vector *Aedes aegypti* // Hydrobiologia. V. 741. № 1. P. 113.
https://doi.org/10.1007/s10750-013-1745-9

Kalimuthu K., Wang C.H., Liu S.M. et al. 2013. Mosquito larvicidal activity of *Broussonetia papyrifera* compound marmesin by blocking protein AESCP-2, docking strategies, and combined effect of copepod *Megacyclops formosanus* against dengue vector *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) // J. Mar. Sci.Technol. (Taiwan). V. 21. Suppl. P. 308.
https://doi.org/10.6119/JMST-013-1223-8

Kay B.H., Nam V.S. 2005. New strategy against *Aedes aegypti* in Vietnam // Lancet. V. 365. № 9459. P. 613.
https://doi.org/10.1016/S0140-6736(05)17913-6

Kay B.H., Lyons S.A., Holt J.S. et al. 2002. Point source inoculation of *Mesocyclops* (Copepoda: Cyclopidae) gives widespread control of *Ochlerotatus* and *Aedes* (Diptera: Culicidae) immatures in service manholes and pits in north Queensland, Australia // J. Med. Entomol. V. 39. № 3. P. 469.
https://doi.org/10.1603/0022-2585-39.3.469

Kay B.H., Nam V.S., Tran V.T. et al. 2002. Control of *Aedes* vectors of dengue in three provinces of Vietnam by use of *Mesocyclops* (Copepoda) and community-based methods validated by entomologic, clinical, and serological surveillance // Am. J. Trop. Med. Hyg. V. 66. № 1. P. 40.
https://doi.org/10.4269/ajtmh.2002.66.40

Kesavaraju B., Juliano S.A. 2006. Differential Behavioral Responses to Water-Borne Cues to Predation in Two Container-Dwelling Mosquitoes // Ann. Entomol. Soc. Am. V. 97. № 1. P. 194.
https://doi.org/10.1603/0013-8746(2004)097[0194:dbrtwc]2.0.co;2

Kitching R.L. 2000. Food Webs and Container Habitats: The Natural History and Ecology of Phytotelmata. Cambridge: Cambridge Univ. Press. https://doi.org/https://doi.org/10.1017/CBO9780511542107

Kumar R., Muhid P., Dahms H.U. et al. 2008. Potential of three aquatic predators to control mosquitoes in the presence of alternative prey: A comparative experimental assessment // Mar. Freshw. Res. V. 59. № 9. P. 817.
https://doi.org/10.1071/MF07143

Kumar R., Rao T.R. 2003. Predation on mosquito larvae by *Mesocyclops thermocyclopoides* (Copepoda: Cyclopoida) in the presence of alternate prey // Int. Rev. Hydrobiol. V. 88. № 1. P. 570.
https://doi.org/10.1002/iroh.200310631

Lazaro A., Han W.W., Manrique-Saide P. et al. 2015. Community effectiveness of copepods for dengue vector control: Systematic review // Trop. Med. Int. Health. V. 20. № 6. P. 685.
https://doi.org/10.1111/tmi.12485

Long K.C., Ziegler S.A., Thangamani S.L. et al. 2011. Experimental transmission of mayaro virus by *Aedes aegypti* // Am. J. Trop. Med. Hyg. V. 85. № 4. P. 750.
https://doi.org/10.4269/ajtmh.2011.11-0359

Lorenzo T.Di., Marzio W.D., Di Sáenz M.E. 2014. Sensitivity of hypogean and epigean freshwater copepods to agricultural pollutants // Environ. Sci. Pollut. Res. V. 21. P. 4643.
https://doi.org/10.1007/s11356-013-2390-6

Lounibos L.P. 1979. Temporal and Spatial Distribution, Growth and Predatory Behaviour of *Toxorhynchites brevipalpis* (Diptera: Culicidae) on the Kenya Coast // J. Animal Ecol. V. 48. № 1. P. 213.

Lounibos L.P., Makhni S., Alto B.W., Kesavaraju B. 2008. Surplus killing by predatory larvae of *Corethrella appendiculata*: Prepupal timing and site-specific attack on mosquito prey // J. Insect Behav. V. 21. № 2. P. 47.
https://doi.org/10.1007/s10905-007-9103-2

Lounibos L.P., Martin E.A., Duzak D., Escher R.L. 1998. Daylength and temperature control of predation, body size, and rate of increase in *Toxorhynchites rutilus* (Diptera: Culicidae) // Ann. Entomol. Soc. Am. V. 91. № 3. P. 308.
https://doi.org/10.1093/aesa/91.3.308

Marten G.G. 1990. Evaluation of cyclopoid copepods for *Aedes albopictus* control in tires // J. Am. Mosq. Control Assoc. V. 6. № 4. P. 681.

Marten G.G., Borjas G., Cush M. et al. 1994. Control of Larval *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) by Cyclopoid Copepods in Peridomestic Breeding Containers // J. Med. Entomol. V. 31. № 1. P. 36.
https://doi.org/10.1093/jmedent/31.1.36

Marten G.G., Che W., Bordes E.S. 1993. Compatibility of cyclopoid copepods with mosquito insecticides // J. Am. Mosq. Control Assoc. V. 9. № 2. P. 150.

Marten G.G., Reid J.W. 2007. Cyclopoid Copepods // J. Am. Mosq. Control Assoc. V. 23. № 2. P. 65. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.2987/8756-971X-(2007)23[65:CC]2.0.CO;2

McLaughlin R.E. 1990. Predation Rate of Larval *Corethrella brakeleyi* (Diptera: Chaoboridae) on Mosquito Larvae // The Florida Entomologist. V. 73. № 1. P. 143.

Medved R.A., Legner E.F. 1974. Feeding and Reproduction of the Planarian, *Dugesia dorotocephala* (Woodworth), in the Presence of *Culex peus* Speiser // Environ. Entomol. V. 3. № 4. P. 637.
https://doi.org/10.1093/ee/3.4.637

Millado J.B.H., Sumalde A.C. 2018. Voracity and prey preference of philippine population of *Toxorhynchites splendens* wiedemann (Diptera: Culicidae) among *Aedes* spp. (Diptera: Culicidae) and *Culex quinquefasciatus* Say (Diptera: Culicidae) // Southeast Asian J. Trop. Med. Public Health. V. 49. № 2. P. 240.

Mittal P.K., Dhiman R.C., Adak T., Sharma V.P. 1997. Laboratory evaluation of the biocontrol potential of *Mesocyclops thermocyclopoides* against mosquito larvae // Southeast Asian J. Trop. Med. Public Health. V. 28. № 4. P. 857.

Mogi M. 2007. Insects and other invertebrate predators // J. Am. Mosq. Control Assoc. V. 23. № 2. P. 93.
https://doi.org/10.2987/8756-971x(2007)23[93:iaoip]2.0.co;2

Mogi M. 2004. Phytotelmata: hidden freshwater habitats supporting unique faunas // Freshwater Invertebrates of the Malaysian Region. Kuala Lumpur: Academy of Sciences Malaysia. P. 13.

Moirangthem B.D., Singh S.N. 2018. Comparative studies of three potent bioagent against mosquito larvae // Int. J. Mosq. Res. V. 5. № 6. P. 10.

Mokany A., Shine R. 2003a. Biological warfare in the garden pond: tadpoles suppress the growth of mosquito larvae // Ecol. Entomol. V. 28. № 1. P. 102.
https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2003.00476.x

Mokany A., Shine R. 2003b. Competition between tadpoles and mosquito larvae // Oecologia. V. 135. № 4. P. 615.
https://doi.org/10.1007/s00442-003-1215-6

Murugan K., Benelli G., Panneerselvam C.J. et al. 2015. *Cymbopogon citratus*-synthesized gold nanoparticles boost the predation efficiency of copepod *Mesocyclops aspericornis* against malaria and dengue mosquitoes // Experimen. Parasitol. V. 153. P. 129. https://doi.org/10.1016/j.exppara.2015.03.017

Murugan K., Hwang J.-S., Kovendan K. et al. 2011. Use of plant products and copepods for control of the dengue vector, *Aedes aegypti* // Hydrobiologia. V. 666. P. 331. ZOOPLANKTON https://doi.org/10.1007/s10750-011-0629-0

Nakagawa P.Y. 1963. Status of *Toxorhynchites* in Hawaii // Proc. Hawaiian Entomol. Soc. V. 18. № 2. P. 291.

Nam V.S., Yen N.T., Duc H.M. et al. 2012. Community-based control of *Aedes aegypti* by using *Mesocyclops* in Southern Vietnam // Am. J. Trop. Med. Hyg. V. 86. № 5. P. 850. https://doi.org/10.4269/ajtmh.2012.11-0466

Nam V.S., Yen N.T., Holynska M. et al. 2000. National progress in dengue vector control in Vietnam: survey for *Mesocyclops* (Copepoda), *Micronecta* (Corixidae) and fish as biological control agents // Am. J. Trop. Med. Hyg. V. 62. № 1. P. 5. https://doi.org/https://doi.org/10.4269/ajtmh.2000.62.5

Nam V.S., Yen N.T., Kay B.H. et al. 1998. Eradication of *Aedes aegypti* from a village in Vietnam, using copepods and community participation // Am. J. Trop. Med. Hyg. V. 59. № 4. P. 657. https://doi.org/10.4269/ajtmh.1998.59.657

Nam V.S., Yen N.T., Phong T.V. et al. 2005. Elimination of dengue by community programs using *Mesocyclops* (Copepoda) against *Aedes aegypti* in central Vietnam // Am. J. Trop. Med. Hyg. V. 72. № 1. P. 67. https://doi.org/10.4269/ajtmh.2005.72.67

Naresh K.A., Jeyalalitha T., Murugan K., Madhiyazhagan P. 2013. Bioefficacy of plant-mediated gold nanoparticles and *Anthocepholus cadamba* on filarial vector, *Culex quinquefasciatus* (Insecta: Diptera: Culicidae) // Parasitol. Res. V. 112. № 3. P. 1053–1063. https://doi.org/10.1007/s00436-012-3232-z

Ogwal-Okeng J., Kalema J., Namaganda M. et al. 2011. Larvicidal activity of aquatic carnivorous plant on *Anopheles* mosquito larval stages // Res. J. Biol. Sci. V. 6. № 9. P. 436.

Padgett P.D., Focks D.A. 1981. Prey stage preference of the predator, *Toxorhynchites rutilus rutilus* on *Aedes aegypti* // Mosquito News. V. 41. № 1. P. 67.

Padgett P.D., Focks D.A. 1980. Laboratory observations on the predation of *Toxorhynchites rutilus rutilus* on *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) // J. Med. Entomol. V. 17. № 5. P. 466. https://doi.org/10.1093/jmedent/17.5.466

Pramanik M.K., Raut S.K. 2003. Occurrence of the giant mosquito *Toxorhynchites splendens* in drains and its predation potential on some vector mosquitoes of Kolkata (Calcutta), India // Med. Entomol. Zool. V. 54. № 4. P. 315. https://doi.org/https://doi.org/10.7601/mez.54.315

Pramanik S., Banerjee S., Saha G.K., Aditya G. 2017. Observations on the predation of mosquito in presence of chironomid prey by *Toxorhynchites splendens* Wiedemann, 1898 (Diptera: Culicidae): implications in biological control of mosquito // Ecology, Environment and Conservation. V. 23. № 4. P. 2163.

Raghavendra K., Sharma P., Dash A.P. 2008. Biological control of mosquito populations through frogs: Opportunities & constrains // Indian J. Med. Res. V. 128. № 1. P. 22.

Rajendran R., Prasad R.S. 1994. A laboratory study on the life cycle and feeding behaviour of *Arrenurus madaraszi* (Acari: Arrenuridae) parasitizing *Anopheles mosquitoes* // Ann. Trop. Med. Parasitol. V. 88. № 2. P. 169. https://doi.org/10.1080/00034983.1994.11812855

Rey J.R., Connell S.O., Suárez S. et al. 2004. Laboratory and field studies of *Macrocyclops albidus* (Crustacea: Copepoda) for biological control of mosquitoes in artificial containers in a subtropical environment // J. Vector Ecol. V. 29. № 1. P. 124.

Riviere F., Kay B.H., Klein J., Sechan Y. 1987. Mesocyclops aspericornis (Copepoda) and *Bacillus thuringiensis* var. Israelensis for the Biological Control of *Aedes* and *Culex* Vectors (Diptera: Culicidae) Breeding in Crab Holes, Tree Holes, and Artificial Containers // J. Med. Entomol. V. 24. № 4. P. 425.

Russo R. 1986. Comparison of Predatory Behavior in Five Species of *Toxorhynchites* (Diptera: Culicidae) // Ann. Entomol. Soc. Am. V. 79. № 3. P. 715. https://doi.org/10.1093/aesa/79.4.715

Salinas A.S., Costa R.N., Orrico V.G.D., Solé M. 2018. Tadpoles of the bromeliad-dwelling frog *Phyllodytes* luteolus are able to prey on mosquito larvae // Ethol. Ecol. Evol. V. 30. № 6. P. 485. https://doi.org/10.1080/03949370.2018.1438518

Sarwar M. 2015. Controlling Dengue Spreading *Aedes* Mosquitoes (Diptera: Culicidae) Using Ecological Services by Frogs, Toads and Tadpoles (Anura) as Predators // Am. J. Clin. Neurol. Neurosurg. V. 1. № 1. P. 18.

Schaper S., Hernández-Chavarría F. 2006. Scanning electron microscopy of damage caused by *Mesocyclops thermocyclopoides* (Copepoda: Cyclopoidea) on larvae of the Dengue fever vector *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) // Revista de Biologia Tropical. V. 54. № 3. P. 847.

Schiller A., Allen M., Coffey J. et al. 2019. Updated methods for the production of *Toxorhynchites rutilus septentrionalis* (Diptera, Culicidae) for use as biocontrol agent against container breeding pest mosquitoes in Harris County, Texas // J. Insect Sci. V. 19. № 2. P. 1. https://doi.org/10.1093/jisesa/iez011

Schneider D.W. 2013. Predation and food web structure along a habitat duration gradient // Oecologia. V. 110. № 4. P. 567. https://doi.org/10.1007/s004420050197

Schreiber E.T. 2007. *Toxorhynchites* // J. Am. Mosq. Control Assoc. V. 23. Suppl. to № 2. P. 129. https://doi.org/https://doi.org/10.2987/8756-971X(2007)23[129:T]2.0.CO;2

Schreiber E.T., Hallmon C.F., Eskridge K.M., Marten G.G. 1996. Effects of *Mesocyclops longisetus* (Copepoda: Cyclopidae) on mosquitoes that inhabit tires: influence of litter type, quality, and quantity // J. Am. Mosq. Control Assoc. V. 12. № 4. P. 688.

Sebastian A., Sein M.M., Thu M.M., Corbet P.S. 1990. Suppression of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) using augmentative release of dragonfly larvae (Odonata: Libellulidae) with community participation in Yangon, Myanmar // Bulletin of Entomol. Res. V. 80. № 2. P. 223. https://doi.org/10.1017/S0007485300013468

Shaalan E.A., Canyon D.V. 2009. Aquatic insect predators and mosquito control // Public Health. V. 26. № 3. P. 223.

Sih A., Englund G., Wooster D. 1998. Emergent impacts of multiple predators on prey // Trends in Ecology & Evolution. V. 13. № 9. P. 350. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01437-2

Singh H., Marwal R., Mishra A., Singh K.V. 2014. Predatory habits of *Lutzia* (*Metalutzia*) *fuscana* (Wiedmann) (Diptera: Culicidae) in the arid environments of Jodhpur, western Rajasthan, India // Arthropods. V. 3. № 1. P. 70.

Sivagnaname N. 2009. A novel method of controlling a dengue mosquito vector, *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) using an aquatic mosquito predator, *Diplonychus indicus* (Hemiptera: Belostomatidae) in tyres // Dengue Bulletin. V. 33. № 1. P. 148.

Srivastava D.S., Lawton J.H. 1998. Why more productive sites have more species: an experimental test of theory using tree-hole communities // The American Naturalist. V. 152. № 4. P. 510.

Srivastava D.S., Kolasa J., Bengtsson J. et al. 2004. Are natural microcosms useful model systems for ecology? // Trends in Ecology & Evolution. V. 19. № 7. P. 379. https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.010

Steffan W.A., Evenhuis N.L. 1981. Biology of *Toxorhynchites* // Ann. Rev. Entomol. V. 26. P. 159–181.

Su T., Thieme J., White G.S. et al. 2019. High Resistance to *Bacillus sphaericus* and Susceptibility to Other Common Pesticides in *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae) from Salt Lake City, UT // J. Med. Entomol. V. 56. № 2. P. 506.

Thorp J.H., Rogers C.D. 2015. Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates // Ecol. Gen. Biol. Academic Press. 1118 p.

Tietze N.S., Mulla M.S. 1991. Biological control of *Culex* mosquitoes (Diptera: Culicidae) by the tadpole shrimp, *Triops longicaudatus* (Notostraca: Triopsidae) // J. Med. Entomol. V. 28. № 1. P. 24. https://doi.org/10.1093/jmedent/28.1.24

Toohey M.K., Goettel M.S., Takagi M. et al. 1985. Field Studies on the Introduction of the Mosquito Predator *Toxorhynchites amboinensis* (Diptera: Culicidae) into Fiji // J. Med. Entomol. V. 22. № 1. P. 102. https://doi.org/10.1093/jmedent/22.1.102

Tranchida M.C., Maciá A., Brusa F. et al. 2009. Predation potential of three flatworm species (Platyhelminthes: Turbellaria) on mosquitoes (Diptera: Culicidae) // Biol. Control. V. 49. № 3. P. 270. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.12.010

Trimble R.M., Smith S.M. 1978. Geographic variation in development time and predation in the tree-hole mosquito, *Toxorhynchites rutilus septentrionalis* (Diptera: Culicidae) // Can. J. Zool. V. 56. № 10. P. 2156. https://doi.org/10.1139/z78-291

Trimble R.M., Smith S.M. 1979. Geographic variation in the effects of temperature and photoperiod on dormancy induction, development time, and predation in the tree-hole mosquito, *Toxorhynchites rutilus septentrionalis* (Diptera: Culicidae) // Can. J. Zool. V. 57. № 8. P. 1612.

Veronesi R., Carrieri M., Maccagnani B. et al. 2015. *Macrocyclops albidus* (Copepoda: Cyclopidae) for the biocontrol of *Aedes albopictus* and *Culex pipiens* in Italy // J. Am. Mosq. Control Assoc. V. 31. № 1. P. 32. https://doi.org/10.2987/13-6381.1

Vonesh J.R., Blaustein L. 2010. Predator-Induced Shifts in Mosquito Oviposition Site Selection: A Meta-Analysis and Implications for Vector Control // Israel J. Ecol. Evol. V. 56. № 3–4. P. 263. https://doi.org/10.1560/IJEE.56.3-4.263

Walton W.E. 2007. Larvivorous fish including *Gambusia* // J. Am. Mosq. Control Assoc. V. 23. P. 184. https://doi.org/10.2987/8756-971X(2007)23[184:LFIG]-2.0.CO;2

Wang S., Phong T.V.U., Tuno N. et al. 2005. Sensitivity of the larvivorous copepod species, *Mesocyclops pehpeiensis* and *Megacyclops viridis*, to the insect growth regulator, pyriproxyfen // J. Am. Mosq. Control Assoc. V. 21. № 4. P. 483. https://doi.org/10.2987/8756-971X(2006)21[483:SOTLCS]2.0.CO;2

Williams D.D. 1987. The Ecology of Temporary Waters. Croom Helm, London. https://doi.org/10.1577/1548-8659-117.4.417

Wyngaard G.A., Taylor B.E., Mahoney D.L. 1991. Emergence and dynamics of cyclopoid copepods in an unpredictable environment // Freshwater Biol. V. 25. № 2. P. 219. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1991.tb00487.x

Żabka M., Kovac D. 1996. *Paracyrba wanlessi* – a new genus and species of Spartaeinae from Peninsular Malaysia, with notes on its biology (Arachnida: Araneae: Salticidae) // Senckenbergiana Biologica. V. 76. № 1–2. P. 153.

Zhen T.M., Jennings C.D., Kay B.H. 1994. Laboratory studies of desiccation resistance in *Mesocyclops* (Copepoda: Cyclopoida) // J. Am. Mosq. Control Assoc. V. 10. № 3. P. 443.

Zuharah W.F., Fadzly N., Yusof N.A. et al. 2015. Risky behaviors: Effects of *Toxorhynchites splendens* (Diptera: Culicidae) Predator on the Behavior of Three Mosquito Species // J. Insect Sci. V. 15. № 1. P. 1. https://doi.org/10.1093/jisesa/iev115

Predators as Larval Control Agents of Mosquitoes in Micro-reservoirs (Review)

D. D. Vinogradov[1, 2, *], A. Y. Sinev[2], and A. V. Tiunov[1]

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

[2]*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

**e-mail: vdd98@list.ru*

The article discusses predators that can control populations of mosquito larvae (Culicidae) in phytotelmata and their anthropogenic analogues. An overview of the entire spectrum of consumers of mosquito larvae in micro-reservoirs is given, including flatworms, crustaceans, arachnids, insects, vertebrates and carnivorous plants. The biology and practical use of the two most effective biological control agents – the predatory mosquitoes *Toxorhynchites* and copepods – are considered in more detail. Prospects for the use of invertebrate predators for controlling mosquito larvae in micro-reservoirs in temperate climatic zones are briefly discussed.

Keywords: biological control, *Toxorhynchites*, copepods, *Aedes*, phytotelmata, micro-reservoirs, container habit

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 1, с. 63–70

ИХТИОЛОГИЯ

УДК 574.3:597.552.51:597.556.25:597.556.31

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ РЫБ ТЕРМОМИНЕРАЛЬНЫХ ИСТОЧНИКОВ АРКТИЧЕСКОЙ р. ГИЛЬМИМЛИВЕЕМ (ВОСТОЧНАЯ ЧУКОТКА)

© 2022 г. А. В. Шестаков[a, *], С. И. Грунин[a]

[a] *Институт биологических проблем Севера Российской академии наук, Дальневосточное отделение, Магадан, Россия*

**e-mail: a.v.shestakov@mail.ru*

Поступила в редакцию 26.03.2021 г.
После доработки 28.07.2021 г.
Принята к публикации 16.08.2021 г.

Приведены морфологическое описание, некоторые особенности биологии и современное состояние популяций пресноводных рыб уникальной экосистемы термоминеральных источников р. Гильмимливеем (бассейн Берингова моря). Ихтиофауна р. Гильмимливеем включает пять таксонов видового и подвидового рангов: аляскинский хариус *Thymallus arcticus signifer*, жилая карликовая мальма *Salvelinus malma*, реликтовая трёхиглая колюшка *Gasterosteus* cf. *aculeatus*, девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* и западный слизистый подкаменщик *Cottus cognatus cognatus*. Впервые обнаружены аляскинский хариус и девятииглая колюшка. Отмечены два редких берингийских подвида: *Thymallus arcticus signifer*, *Cottus cognatus cognatus* и локальный эндемик Северо-Востока Азии *Gasterosteus* cf. *aculeatus*. В сравнительном плане обсуждается линейный рост этих рыб на Чукотском п-ве Российской Арктики, северо-восточной окраине азиатского континента.

Ключевые слова: аляскинский хариус *Thymallus arcticus signifer*, жилая карликовая мальма *Salvelinus malma*, реликтовая трёхиглая колюшка *Gasterosteus* cf. *aculeatus*, девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*, западный слизистый подкаменщик *Cottus cognatus cognatus*, морфологическое описание, размерно-возрастная структура, река Гильмимливеем, термоминеральные источники, Восточная Чукотка

DOI: 10.31857/S0320965222010120

ВВЕДЕНИЕ

Восточная Чукотка – обширная территория северо-восточной окраины азиатского континента, находящаяся на Чукотском п-ове. До настоящего времени этот арктический регион России остается одним из наименее изученных в ихтиологическом отношении (Барсуков, 1958; Черешнев, 1983, 1996, 1998, 2008; Савваитова, 1989; Скопец, 1991; Гудков, 1995; Черешнев и др., 2002; Шестаков, 2021). Геологические и биогеографические исследования убедительно доказали принадлежность данного района Чукотки к территории Берингии – обширной суше, периодически возникавшей в конце кайнозойской эры между Азией и Северной Америкой в районе Берингова и Чукотского морей и служившей транзитным коридором для расселения между континентами многих таксонов растений и животных (в том числе и рыб), а также ареной формо- и видообразования при разобщении материков (Юрцев, 1974; Берингия ..., 1976; Старобогатов, 1986; Черешнев, 1998; Прозорова, 2001). Однако следует отметить, что современные реконструкции истории формирования пресноводной ихтиофауны районов Берингии затруднительны без комплексного изучения обитающих здесь рыб, так как статус и систематическое положение многих из них до сих пор остаются спорными или неясными, особенно на территории Чукотского автономного округа.

Отдаленность региона, малочисленность его населения и слаборазвитая промышленность способствовали сохранению в естественном состоянии большинства отмеченных здесь уникальных водных экосистем и их обитателей, к которым относится и комплексный водно-ботанический памятник природы “Термальный” (участок долины р. Гильмимливеем), расположенный на территории национального парка “Берингия”

Сокращения: D, A, V, P – число лучей в спинном, анальном, брюшном и грудном плавниках соответственно, *c* – длина головы, *FL* – длина по Смитту, *ll* – число чешуй, прободенных отверстиями туловищного канала сейсмосенсорной системы, *SL* – длина до конца чешуйчатого покрова, *sp.br.* – число жаберных тычинок на первой дуге, *r.br.* – число жаберных лучей, *vert.* – общее число позвонков.

(ООПТ..., 2020). Вместе с тем, очевидно, что дальнейшее сохранение разнообразия арктической пресноводной ихтиофауны в период глобального потепления, наблюдающееся на Земле в последние десятилетия, невозможно без мониторинга состояния популяций промысловых видов и эндемичных, редких таксонов уникальных экосистем Северо-Востока Азии.

Цель работы – изучить таксономический состав и особенности биологии пресноводных рыб р. Гильмимливеем в районе термоминеральных источников (бассейн Берингова моря).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе использованы материалы, собранные в июле 2019 г. в долине верховьев р. Гильмимливеем (65°48′8.41″ с.ш., 173°23′59.19″ в.д.), где на протяжении 800 м (преимущественно по правому берегу) расположены термальные источники с температурой воды от +35 до +97°С и минерализацией 1.3–4.5 г/л (Вакин, 2003). Река Гильмимливеем является левым притоком р. Вытгырвеем, которая впадает в Мечигменскую губу Берингова моря. Рыб отлавливали спиннингом, поплавочной удочкой и сачком в русле реки и в многочисленных пойменных водоемах и озерах, расположенных на надпойменной террасе. Сразу после вылова крупную рыбу (хариуса, мальму) с расправленными плавниками фотографировали: делали несколько снимков общего плана, головы и плавников. Мелкую рыбу (колюшку, подкаменщика) фиксировали в 70%-ном этаноле. Всего для анализа использовано 25 экз. аляскинского хариуса *Thymallus arcticus signifer* (Richardson, 1823), 10 экз. жилой карликовой мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum, 1792), 35 экз. реликтовой трёхиглой колюшки *Gasterosteus* cf. *aculeatus* Linnaeus, 1758, 17 экз. девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) и 23 экз. западного слизистого подкаменщика *Cottus cognatus cognatus* Richardson, 1836. Обработку собранного материала проводили в полевых и лабораторных условиях, используя стандартные ихтиологические методики (Талиев, 1955; Правдин, 1966; Лакин, 1990; Зюганов, 1991). У всех рыб определяли длину до конца чешуйного покрова (*SL*) и длину по Смитту (*FL*), массу тела, пол, стадию зрелости гонад и возраст, который у хариуса оценивали по чешуе, у остальных рыб по отолитам. Обработка материала (чешуи) включала измерения радиуса чешуи и годовых колец, подсчет числа склеритов в каждой годовой зоне для более точного определения возраста. Величину радиуса годового кольца определяли как расстояние от центра чешуи до внешнего края зоны выклинившихся склеритов (неполных), либо до зон резорбции склеритов вдоль бокового радиуса чешуйной пластинки. Измерения проводили с помощью компьютерной системы для анализа изображений и микроскопа МБС-10 с цифровой камерой MU 900, использовали программу AmScope ToupView 3.1. Из-за малого количества выборки и отсутствия молоди линейный рост аляскинского хариуса анализировали по данным обратных расчислений по формуле Ли с использованием длины по Смитту (*FL*) (Чугунова, 1959; Мина, 1973).

Морфологический анализ хариусов и мальмы проводили по цифровым изображениям в программе Adobe Photoshop CS 6, подсчет числа жаберных тычинок на первой дуге и прободенных чешуй в боковой линии на свежих экземплярах. Колюшек и подкаменщиков промеряли на фиксированных рыбах в соответствии с рекомендациями Пичугина и др. (2003, 2004) и Талиева (1955). Перед просчетом меристических признаков костные элементы колюшек и подкаменщиков окрашивали спиртовым раствором ализарина (Springer, Johnson, 2000).

Оценивали следующие морфологические признаки: D, A, V, P, *c*, *ll*, *sp.br.*, *r.br.*, *vert*. При подсчете числа позвонков у колюшек последним считали позвонок с двумя суставными поверхностями, у подкаменщика – все позвонки, в том числе и последний, к которому присоединяются лучи хвостового плавника.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Первые и единственные сведения об ихтиофауне верховьев р. Гильмимливеем содержатся в монографии Черешнева (1996), в которой для этой реки указано четыре вида рыб: восточносибирский хариус *Thymallus arcticus pallasii*, жилая карликовая мальма *Salvenicus malma*, реликтовая трёхиглая колюшка *Gasterosteus* cf. *aculeatus* и западный слизистый подкаменщик *Cottus cognatus cognatus*. По результатам нашего обследования, для р. Гильмимливеем подтверждено наличие трех видов рыб: *Salvelinus malma, Gasterosteus* cf. *aculeatus* и *Cottus cognatus cognatus.* Впервые обнаружены аляскинский хариус *Thymallus arcticus signifer* и девятииглая колюшка *Pungitius pungitius,* не был найден восточносибирский хариус *Thymallus arcticus pallasii.*

Аляскинский хариус

Thymallus signifer описан Ричардсоном в 1823 г. из бассейна Большого Невольничьего озера (Richardson, 1823). В русскоязычной литературе этот таксон принято считать подвидом сибирского хариуса *T. arcticus signifer* (Черешнев, 1983, 1996, 2008; Черешнев и др., 2002; Атлас..., 2003; Романов, 2005; Книжин, 2009). По мнению других авторов (Mecklenburg et al., 2002; Weiss et al., 2020), он относится к группе арктических хариусов *T. arcticus* s. lat. В последнем обзоре рыб рода *Thy-*

mallus (Dyldin et al., 2017) упоминается о 18 видах, хотя и отмечено, что несколько таксонов (в том числе *T. signifer*) имеют сомнительный статус или требуют дополнительных исследований.

Многолетние изучения особенностей распространения, морфологии и экологии хариусов Восточной Чукотки показали, что здесь обитают три аллопатрических подвида сибирского хариуса: восточносибирский хариус *T. arcticus pallasii*, камчатский хариус *T. arcticus mertensi* и аляскинский хариус *T. arcticus signifer* (Черешнев, 1994; Черешнев и др., 2002). Исходя из диагностической схемы, предложенной Черешневым (2008), хариусов р. Гильмимливеем мы отнесли к аляскинскому подвиду сибирского хариуса. Он надежно диагностируется по окраске тела и рисунку на спинном плавнике, пропорциям тела и плавников, числу чешуй в боковой линии.

Морфологическое описание. D VIII–X 10–13, A III–IV 9–11, P I 13–14, V II 8–10; *ll* 83–103 (среднее для популяции 92); *sp.br.* 17–21. Верхняя челюсть широкая и короткая, кзади заходит за передний край глаза, но не достигает его середины, ее длина 4.5–5.7% *SL*. Тело невысокое, прогонистое. Длина основания спинного плавника 21.4–28.7% *SL* с высотой в задней части 11.4–22.0% *SL*. Его задний край в сложенном состоянии не достает жирового плавника. Чешуйный покров однотонный, серо-коричневый или почти темно-коричневый у крупных половозрелых рыб. В передней части туловища имеются мелкие черные пятна (обычно <20). Хвостовой стебель окрашен так же, как и туловище или чуть светлее. Грудные, анальный и хвостовой плавники темно-серые. Брюшные плавники с четырьмя–шестью косыми красноватыми полосами. По спинному плавнику проходят четыре–шесть чуть восходящих рядов из округлых красноватых пятен с матовой окантовкой; в передней части пятна мелкие, в задней их размер увеличивается. Очень редко между двумя–тремя последними лучами некоторые из пятен, сливаясь с широкой красной каймой, образуют прерывистые вертикальные полосы.

Распространение. Ареал аляскинского хариуса почти полностью расположен в Северной Америке на побережье Северного Ледовитого океана до р. Маккензи (Milner, 1874). В России его распространение требует дальнейшего уточнения, пока он отмечен в некоторых реках восточной части Чукотского п-ва – реки Чегитунь, Кооленьвеем, Утавеем, Нунямовеем (Черешнев, 1994, 1996, 2008). Нами впервые обнаружен в бассейне р. Гильмимливеем (район термоминеральных источников).

Образ жизни и биология. Особенности биологии азиатских популяций аляскинского хариуса изучены недостаточно. Это типичная пресноводная рыба, предпочитающая участки рек с замедленным течением или пойменные и тундровые озера.

В наших уловах встречались хариусы *FL* 192–405 мм, массой 80–550 г (возраст 2+...8+), доминировали шестилетки, *FL* 270–324 мм, массой 170–340 г (табл. 1). Наибольшие известные размеры аляскинского хариуса в исследованных водоемах Восточной Чукотки отмечены в оз. Майнгыкуйвын (бассейн р. Нунямовеем) – 505 мм и 1210 г (Черешнев и др., 2002). В наших уловах самый крупный самец имел длину 380 мм и массу 500 г (возраст 7+), самка – 405 мм и 550 г (8+).

По результатам обратных расчислений, максимальные приросты длины тела хариуса отмечены на втором году жизни (в среднем 70 мм), затем в течение последующих четырех лет до периода начала полового созревания (на шестом году) они постепенно снижаются с 55 до 45 мм.

В течение первого лета жизни у молоди хариуса на чешуе формируются пять–семь тесно расположенных склеритов. Максимальное число склеритов откладывается в период интенсивного линейного роста – на втором–третьем годах жизни (в среднем 8.4–11.1 склеритов). В дальнейшем число их уменьшается параллельно с уменьшением приростов тела (в среднем до 5.0–6.5 склеритов). Причем в год нереста у половозрелых рыб на чешуе закладывается ≤4 склеритов (табл. 2).

Темп линейного роста аляскинского хариуса в р. Гильмимливеем по сравнению с другими чукотскими популяциями самый высокий в регионе. Так, в наиболее многочисленной в уловах возрастной группе 5+ хариусы, отловленные в р. Гильмимливеем, по длине тела (289 ± 5.5 мм) и массе (248 ± 16 г) были достоверно больше, чем рыбы из р. Кооленьвеем, – 257 ± 3.9 мм и 158 ± 28 г соответственно (Скопец, 1991).

Жилая карликовая мальма

Редкий речной экотип многочисленной и широко распространенной на Восточной Чукотке проходной мальмы *Salvelinus malma* (Черешнев и др., 2002; Черешнев, 2008).

Морфологическое описание. D IV–V 8–10, A III–IV 7–8, P I 11–13, V II 7–8; *sp.br.* 19–23. Верхняя челюсть прямая и длинная, заходит за задний край глаза, ее длина 8.5–13.6% *SL*. Общий фон тела серебристо-синий с коричневыми оттенками, брюхо белое. На теле мелкие (меньше зрачка) многочисленные пятна красного или желтого цвета. Парные плавники темно-серые с узкой оранжевой каймой по краям и молочно-белым наружным лучом.

Образ жизни и биология. Жилая карликовая мальма в течении всей жизни нагуливается и размножается в самой реке, придерживаясь определенных ее участков и не совершая значительных

Таблица 1. Длина и масса тела разновозрастных особей пресноводных рыб р. Гильмимливеем

Возраст, лет	*SL*, мм	Масса, г	*n*, экз.
Аляскинский хариус			
2+	192	80	1
3+	228	120	1
4+	251 ± 6.8 (236–275)	170 ± 12 (140–220)	6
5+	289 ± 5.5 (270–324)	248 ± 16 (170–340)	10
6+	325 ± 5.5 (313–338)	320 ± 16 (280–350)	4
7+	380	500	2
8+	405	550	1
Реликтовая трёхиглая колюшка			
1+	22 ± 1.9 (17–30)	0.18 ± 0.01 (0.08–0.40)	7
2+	38 ± 0.4 (33–43)	0.88 ± 0.04 (0.55–1.18)	22
3+	48 ± 1.1 (44–51)	1.92 ± 0.19 (1.29–2.55)	6
Девятииглая колюшка			
1+	27 ± 2.3 (21–33)	0.25 ± 0.03 (0.10–0.41)	13
2+	37 (37–37)	0.58 (0.53–0.60)	3
3+	49	1.61	1
Западный слизистый подкаменщик			
1+	30 ± 2.1 (24–35)	0.54 ± 0.11 (0.30–0.80)	5
2+	42 ± 1.4 (35–46)	1.49 ± 0.16 (0.80–2.10)	8
3+	61 ± 3.0 (48–73)	4.42 ± 0.48 (2.60–7.10)	10

Примечание. Приведены средние значения и их ошибка, в скобках – min–max показателей, *n* – число исследованных рыб.

миграций. В верховьях р. Гильмимливеем поймано 2 экз. зрелых самцов возраста 3+ лет (*FL* 200–205 мм, масса 65–80 г) и 8 экз. зрелых самок возраста 2+–9+ лет (*FL* 179–368 мм, масса 40–390 г). По нашим данным, максимальные годовые приросты длины тела отмечены до возраста 2+ лет (в среднем 85 мм), затем после полового созревания линейные приросты не превышают 25–30 мм.

Реликтовая трёхиглая колюшка

Редкая эндемичная форма трёхиглой колюшки *Gasterosteus* cf. *aculeatus*. На Северо-Востоке Азии представлена только одной подтвержденной популяцией (в озерцах и лужах, образованных на месте выхода термоминеральных источников на надпойменной каменистой террасе правого берега р. Гильмимливеем). По мнению Черешнева (1983, 1989, 2008), реликтовая форма трёхиглой колюшки по некоторым таксономическим признакам близка к обычной (типичной) форме вида, обитающей в различных частях ее обширного амфибореального ареала, охватывающего северные части Атлантического и Тихого океанов. Однако между ней и проходной морской формой вида из разных водоемов дальневосточных морей имеется ряд существенных анатомических различий, которые, вкупе с уникальными условиями обитания, могут свидетельствовать о видовом ранге обособленности реликтовой трёхиглой колюшки Восточной Чукотки. Уточнить таксономический статус может помочь проведение более детальных исследований с применением других методов (биохимической генетики, анализа ДНК и др.).

Морфологическое описание. D III (10) 11–12, A I 7–9, P 10–11, V I 1; *r.br.* 3; *sp.br.* 20–23; *vert.* 30–31. Общее число костных боковых пластин слева составляет (30) 31–34. Перед спинным плавником расположены три колючки, из которых вторая самая длинная (9.4–12.1% *SL*), третья самая короткая. Брюшной плавник включает одну колючку (11.4–16.5% *SL*) без бугорка при основании и один внутренний мягкий неветвистый луч. В начале анального плавника имеется маленькая колючка. Голова относительно большая (30.4–34.3% *SL*), рот почти конечный, выдвижной. Рассматриваемая популяция трёхиглой колюшки имеет фенотип “trachurus” (Зюганов, 1991). Костный панцирь массивный, на хвостовом стебле хорошо выражен костный киль. Закладка и развитие боковых костных пластин у молоди соответствует описанию, приведенному В.В. Зюгановым (1991) для *G. aculeatus*. Наибольшая высота тела была 22.5–26.5% *SL*, наименьшая 3.8–4.9; длина хвостового стебля 10.8–16.5% *SL*. Пойманные экземпляры имели серую, с зеленым оттенком

окраску головы, туловища сверху и с боков. Брюхо серое или светло-коричневое.

Образ жизни и биология. Колюшка обитает в небольших (глубиной до 30–60 см), часто заросших озерцах и лужах с теплой минерализованной водой (температура в поверхностном слое 20–45°С) и илистым дном. По гидрохимическому типу – это азотно-углекислые термы, с невысокой хлоридной кальциево-натриевой минерализацией (Вакин, 2003). В близлежащих пресноводных озерах, лужах и протоках, расположенных в пойменной зоне р. Гильмимливеем и в самой реке трехиглая колюшка не обнаружена.

В наших сборах присутствовали колюшки возраста 1+–3+ лет, *SL* 17–51 мм и массой тела 0.08–2.55 г (табл. 1). Максимальные годовые приросты длины тела отмечены на первом году жизни (в среднем 22 мм). В целом, реликтовая трехиглая колюшка характеризуется средним ростом. Так, приведенные нами размерные характеристики различных возрастных групп совпадают с таковыми для жилых колюшек рек Северо-Западной Камчатки (Пичугин и др., 2008) и уступают в среднем на 20–23 мм (в возрасте 3+ лет) проходным морским колюшкам Анадырского лимана и р. Сеутакан (Черешнев, 2008).

В пределах ареала, как правило, в популяциях трехиглой колюшки соотношение полов представлено в пользу самок (Зюганов, 1991; Пичугин и др., 2003; Черешнев, 2008; Грушинец и др., 2018). Рассматриваемая авторами выборка была представлена самцами (у пяти особей длиной 17–22 мм пол определить не удалось) и только две колюшки оказались зрелыми самками в возрасте трех полных лет. В гонадах обеих самок была икра двух генераций. У самки длиной 51 мм и массой 2.22 г отмечено 148 икринок первой генерации (диаметром 1.2–1.3 мм), у второй самки (50 мм и 2.55 г) – 292 икринки (1.5–1.7 мм). Размеры икринок второй генерации у обеих самок изменялись от 0.4 до 0.6 мм. Нерест происходит в августе (Черешнев, 2008), на это также указывает и отсутствие брачной окраски зрелых колюшек в сборах третьей декады июля.

У всех пойманных рыб в желудках и кишечнике обнаружена пища, представленная, преимущественно бентосными организмами.

Девятииглая колюшка

Многочисленный и широко распространенный вид *Pungitius pungitius*, населяющий разнообразные биотопы водоемов Северо-Востока Азии.

Морфологическое описание. Проведено на особях с *SL* 30.8–49.0 мм. D X–XI 10–12, A I 9–10, P 10, V I 1; *r.br.* 3; *sp.br.* 11–12; *vert.* 34–35. Общее число боковых костных пластин на передней части тела слева 2–3, на хвостовом стебле слева 9–10. Впереди спинного плавника расположены обычно 11 слабозазубренных колючек, длина первой колючки 5.1–6.4% *SL*. Также имеются почти гладкие колючки брюшного (10.4–12.9% *SL*) и в начале анального плавников. Длина головы 27.6–28.4% *SL*, рот полуверхний. Тело удлиненное, прогонистое, его наибольшая высота 20.0–22.3% *SL*. Хвостовой стебель длинный (15.2–19.8% *SL*) и низкий (2.7–3.6% *SL*). Судя по количеству и расположению боковых костных пластин на теле, у девятииглой колюшки р. Гильмимливеем реализован фенотип “leiurus” с килем (Зюганов, 1991). Общая окраска тела серо-зеленая, голова и спина сверху темно-серые, низ головы, брюхо и плавники светло коричневые.

Таблица 2. Рост аляскинского хариуса *Thymallus arcticus signifer* р. Гильмимливеем по расчисленным данным и число склеритов в годовых зонах чешуи

Возраст, лет	*FL*, мм	*n*, экз.	Число склеритов	*n*, экз.
1	57 ± 2.4 / 41–81	25	5.9 ± 0.3 / 5–7	21
2	127 ± 4.3 / 96–176	25	11.1 ± 0.4 / 8–14	21
3	182 ± 5.3 / 139–231	24	8.4 ± 0.3 / 6–11	20
4	232 ± 5.5 / 186–275	23	7.6 ± 0.2 / 6–9	17
5	279 ± 5.7 / 248–314	17	6.5 ± 0.4 / 5–9	11
6	325 ± 7.4 / 292–349	7	5	2
7	370 / 366–372	3	–	–

Примечание. Над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – min–max показателя; *n* – число исследованных рыб.

Распространение. Ареал чрезвычайно широкий и охватывает бассейны арктических и бореальных морей Северного полушария. На Чукотском п-ове вид распространен повсеместно, часто встречается в заморных термокарстовых озерах (устойчива к дефициту кислорода).

Образ жизни и биология. В пойменной зоне р. Гильмимливеем обнаружена жилая форма, которая обитает в небольших пресноводных озерах и протоках с песчано-галечным или илистым дном, заросших высшей водной растительностью.

Рассматриваемая выборка представлена особями *SL* 21–49 мм, массой 0.10–1.61 г и возраста 1+–3+ лет (табл. 1). Полученные данные показы-

вают достаточно высокий темп роста. По данным Черешнева (2008) сходные значения приростов длины тела отмечены для жилой формы колюшки, обитающей в среднем течении р. Анадырь (в районе пос. Марково), хотя они заметно уступают в росте полупроходной форме корюшки из Анадырского лимана, который отличается более богатой кормовой базой.

В наших уловах колюшки соотношение полов было в пользу самцов (2 : 1). Минимальные размер и масса зрелых самцов достигали 33 мм и 0.41 г, самок – 37 мм и 0.53 г.

Пойманные рыбы питались преимущественно бентосными организмами. У трех особей в пищевом комке отмечена остракода *Cypria kolymensis* Akatova, 1975 (до 66 экз.).

Западный слизистый подкаменщик

Слизистый подкаменщик *Cottus cognatus* описан Ричардсоном в 1836 г. из Большого Медвежьего озера в бассейне р. Маккензи на севере Канады (Richardson, 1836). В 1961 г. Макалистер и Линдсей (McAllister, Lindsey, 1961) внутри вида *C. cognatus* Северной Америки выделили два подвида: *C. cognatus cognatus* и *C. cognatus gracilis*. На Северо-Востоке Азии, по ряду морфологических признаков, данный таксон принято считать берингийским подвидом североамериканского слизистого подкаменщика *C. cognatus cognatus* (Черешнев, 1976, 2008; Атлас..., 2003; Парин и др., 2014). По FishBase и Eschmeyer's Catalog of Fishes этот подвид в настоящее время не выделяется и фигурирует в них как слизистый подкаменщик *C. cognatus* (Fricke et al., 2021; Froese, Pauly, 2021).

Морфологическое описание. Проведено на особях с *SL* 44.3–73.4 мм. I D (7) 8–9, II D 16–18, A 12 (13), P 12–14, V I 3–4; *r.br.* 6; *sp.br.* 4–6 (тычинки короткие, бугорковидные); *vert.* 32–33 (из них туловищных 11–12, хвостовых 20–21). Голова округлая сверху, крупная, размером 25.5–31.6% *SL*; глаза большие (17.5–25.2% *c*); межглазничное расстояние небольшое (8.6–14.0% *c*), по величине меньше диаметра глаза. На предкрышечной кости расположены три шипа. Рот большой, конечный; верхняя челюсть достигает вертикали середины глаза. Тело округлое в передней части и равномерно суживается к концу хвоста, наибольшая высота тела 16.8–22.3% *SL*. Хвостовой стебель длинный – 13.5–20.0% *SL*, его высота 6.2–7.7% *SL*. Брюшные плавники не достигают анального и их начало несколько впереди начала первого спинного плавника. Окраска головы сверху и с боков, спина и бока тела темно-серые с небольшими темными пятнышками. Брюхо и нижняя часть хвостового стебля светло-желтые. Брюшной и анальный плавники без рядов пятен.

Распространение. Большая часть ареала западного слизистого подкаменщика охватывает речные бассейны северо-запада Североамериканского континента. На Северо-Востоке Азии распространен в водоемах и водотоках по арктическому побережью к востоку от р. Амгуэма и к юго-западу по беринговоморскому побережью до р. Хатырка (Черешнев, 1996).

Образ жизни и биология. Предпочитает чистые проточные водоемы с галечным дном, избегает заморных термокарстовых озер и участков рек с замедленным течением и илистым дном.

Рассматриваемая выборка представлена особями длиной (*SL*) 25–73 мм, массой 0.30–7.10 г и возраста 1+–3+ лет (табл. 1). По нашим данным, слизистый подкаменщик в верховьях р. Гильмимливеем растет относительно медленно. Так, пойманные в среднем течении р. Анадырь подкаменщики демонстрировали более высокие средние годовые приросты длины и массы тела: если в 1+ лет показатели были сопоставимы, то в 2+ лет – превышали на 15 мм и 0.31 г и в 3+ лет – на 12 мм и 1.6 г (Черешнев и др., 2001).

Первые зрелые особи отмечены в 3+ лет, минимальные размеры впервые созревающих самцов были 53 мм и 3.7 г, самок – 48 мм и 2.6 г.

У части (26%) пойманных экземпляров в желудке не было пищи, остальные питались бентосными организмами, в основном личинками хирономид (встречаемость достигала 87%).

Выводы. В верховьях р. Гильмимливеем (район термоминеральных источников) выявлено пять видов пресноводных рыб: аляскинский хариус *T. arcticus signifer*, жилая карликовая мальма *S. malma*, реликтовая трехиглая колюшка *G.* cf. *aculeatus*, девятииглая колюшка *P. pungitius* и западный слизистый подкаменщик *C. cognatus cognatus*. Аляскинский хариус на Северо-Востоке Азии представлен краевыми популяциями, в р. Гильмимливеем (бассейн Мечигменской губы Берингова моря) отмечен впервые. От восточно-сибирского хариуса *T. arcticus pallasii* надежно отличается по окраске тела и рисунку на спинном плавнике. Также у *T. arcticus signifer* тело более прогонистое, спинной плавник относительно короткий и невысокий и в сложенном состоянии не достигает жирового плавника. Реликтовая трехиглая колюшка обнаружена только в неглубоких озерцах и протоках термоминеральных источников в верховьях р. Гильмимливеем. От проходной морской колюшки отличается рядом анатомических признаков (Черешнев, 2008). Обитает в уникальных условиях среды за пределами физиологических возможностей, известных для вида *G. aculeatus* (Зюганов, 1991; Смирнов, Смирнова, 2019). Девятииглая колюшка в пойменной зоне верховьев р. Гильмимливеем обнаружена впервые. Найдена в небольших пресноводных озерах и протоках с

песчано-галечным или илистым дном, заросших высшей водной растительностью. В биотопе трёхиглой колюшки (мелкие водоемы с теплой минерализованной водой) не отмечена. Западный слизистый подкаменщик встречается на Восточной Чукотке во многих речных бассейнах территории. От других подкаменщиков Северо-Восточной Азии отличается рядом характерных морфологических признаков: небные кости обычно без зубов, на брюшных плавниках нет поперечных рядов темных пятен. Жилая карликовая мальма в отличие от многочисленной и широко распространенной на Восточной Чукотке проходной мальмы не совершает ежегодных нагульных миграций в море. Выявлены средние размерно-возрастные характеристики рыб в р. Гильмимливеем. По расчисленным данным темп линейного роста хариуса в этом водоеме самый высокий на Восточной Чукотке. Наблюдаемый линейный рост трёх- и девятииглых колюшек р. Гильмимливеем сопоставим с ростом рыб жилых (пресноводных) популяций рек Чукотки и северо-запада Камчатки, но уступает росту проходных и морских колюшек региона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас пресноводных рыб России. 2003. Москва: Наука.

Барсуков В.В. 1958. Рыбы бухты Провидения и сопредельных вод Чукотского полуострова // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 25. С. 130.

Берингия в кайнозое. 1976. Материалы Всесоюз. симп. “Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозое”. Владивосток: Дальневост. науч. центр АН СССР.

Вакин Е.А. 2003. Высокотемпературные гидротермы Чукотки // Материалы ежегодной конференции, посвященной Дню вулканолога. Петропавловск-Камчатский: Наука – для Камчатки. С. 42. http://www.kscnet.ru/ivs/publication/volc_day/2003/art7.pdf

Грушинец В.А., Волобуев В.В., Поспехов В.В. и др. 2018. Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 бассейна р. Тауй (Тауйская губа Охотского моря) // Вестник Северо-Восточного научного центра Дальневосточного отделения РАН. № 4. С. 99.

Гудков П.К. 1995. Сравнительная биологическая характеристика проходных гольцов из рек Чукотского полуострова // Вопр. ихтиологии. Т. 35. Вып. 4. С. 455.

Зюганов В.В. 1991. Семейство колюшковых (Gasterosteidae) мировой фауны. Ленинград: Наука.

Книжин И.Б. 2009. Хариусы (*Thymallus* Cuvier, 1829) Голарктики (Систематика, филогеография, особенности экологии): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Москва: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. Москва: Высш. шк.

Мина М.В. 1973. Рост рыб (методы исследования в природных популяциях) // Рост животных. Зоология позвоночных. Т. 4. Москва: ВИНИТИ. С. 68.

ООПТ России. 2020. Берингия. http://oopt.aari.ru/oopt/Берингия-0

Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.

Пичугин М.Ю., Сидоров Л.В., Гриценко О.Ф. 2003. Биологические и морфологические особенности трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 2. С. 169.

Пичугин М.Ю., Сидоров Л.К., Стыгар В.М. 2004. Биологические и морфологические особенности девятииглых колюшек рода *Pungitius* (Gasterosteiformes) Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 1. С. 15.

Пичугин М.Ю., Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2008. Жизненный цикл и структура популяций трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (сем. Gasterosteidae) в реках Северо-Западной Камчатки (на примере реки Утхолок) // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 2. С. 211.

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. Москва: Пищ. пром-сть.

Прозорова Л.А. 2001. Особенности распространения пресноводной малакофауны на Дальнем Востоке России и его биогеографическое районирование // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука. Вып. 1. С. 112.

Романов В.И. 2005. Фауна, систематика и биология рыб в условиях озерно-речных гидросистем Южного Таймыра: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Томск: Томск. гос. ун-т.

Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы. Москва: ВО Агропромиздат.

Скопец М.Б. 1991. Биологические особенности подвидов сибирского хариуса на Северо-Востоке Азии. II. Аляскинский хариус *Thymallus arcticus signifer* // Вопр. ихтиологии. Т. 31. Вып. 1. С. 46.

Смирнов А.К., Смирнова Е.С. 2019. Окончательно избираемая температура молоди трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) // Биология внутр. вод. № 1. С. 51. https://doi.org/10.1134/S0320965219010194

Старобогатов Я.И. 1986. Плиоцен-плейстоценовые связи, происхождение и зоогеография малакофауны азиатской окраины Берингии // Биогеография Берингийского сектора Субарктики. Владивосток: Дальневост. науч. центр АН СССР. С. 58.

Талиев Д.Н. 1955. Бычки-подкаменщики Байкала (Cottoidei). Москва: Изд-во АН СССР.

Черешнев И.А. 1976. О систематическом положении бычка-подкаменщика рода *Cottus* (Cottidae, Pisces) Чукотского полуострова // Труды Биолого-почвенного института. Т. 36(139). С. 123.

Черешнев И.А. 1983. Фауна, систематика и родственные связи пресноводных рыб Восточной Чукотки // Экология и систематика пресноводных организмов Дальнего Востока. Владивосток: Дальневост. науч. центр АН СССР. С. 89.

Черешнев И.А. 1989. Реликтовая трехиглая колюшка // Редкие позвоночные советского Дальнего Востока и их охрана. Ленинград: Наука. С. 21.

Черешнев И.А. 1994. Таксономическая структура сибирского хариуса Северо-Востока Азии // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб. Санкт-Петербург: ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. С. 217.

Черешнев И.А. 1996. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука.

Черешнев И.А. 1998. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука.

Черешнев И.А. 2008. Пресноводные рыбы Чукотки. Магадан: Северо-Восточ. науч. центр Дальневост. отд. РАН.

Черешнев И.А., Шестаков А.В., Скопец М.Б. и др. 2001. Пресноводные рыбы Анадырского бассейна. Владивосток: Дальнаука.

Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука.

Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. Москва: Изд-во АН СССР.

Шестаков А.В. 2021. Размерно-возрастная структура и рост сиговых рыб (Coregonidae) арктического оз. Иони (Восточная Чукотка) // Биология внутр. вод. № 2. С. 171. https://doi.org/10.31857/S0320965221010125

Юрцев Б.А. 1974. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Ленинград: Наука.

Dyldin Y., Hanel V., Romanov V., Plesnik J. 2017. A review of the fish genus *Thymallus* (Pisces: Salmoniformes, Salmonidae, Thymallinae) with taxonomic notes // Bulletin Lampetra. V. 8. P. 103.

Fricke R., Eschmeyer W.N., Van der Laan R. 2021. Eschmeyer's Catalog of Fishes: genera, species, references. http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp

Froese R., Pauly D. 2021. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org

McAllister D.E., Lindsey C.C. 1961. Systematics of the freshwater sculpins (*Cottus*) of British Columbia // National Museum of Canada Bulletin. № 171. P. 66.

Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. American Fisheries Society. Bethesda: Maryland.

Milner J.W. 1874. Notes on the grayling of North America. United States Commission of Fish and Fisheries. Report of the Commissioner for 1872 and 1873. P. 729.

Richardson J. 1823. Notice of the fishes // Appendix to narrative of a journey to the shores of the Polar Sea in the years 1819, 1820, 1821, and 1822. Appendix 6. London. P. 705.

Richardson J. 1836. Fauna Boreali-Americana. P. 3. Fish. London.

Springer V.G., Johnson G.D. 2000. Use and Advantages of Ethanol Solution of Alizarin Red S Dye for Staining Bone in Fishes // Copeia. № 1. P. 300.

Weiss S.J., Gonçalves D.V., Secci-Petretto G. et al. 2020. Global systematic diversity, range distributions, conservation and taxonomic assessments of graylings (Teleostei: Salmonidae; *Thymallus* spp.) // Org. Divers. Evol. https://doi.org/10.1007/s13127-020-00468-7

Species Composition and Features of Fish Biology of the Thermal Mineral Springs of the Gilmimliveem Arctic River (East Chukotka)

A. V. Shestakov[1, *] and S. I. Grunin[1]

[1]*Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan, Russia*

**e-mail: a.v.shestakov@mail.ru*

The fish fauna of the Gilmimliveem River (the Bering Sea basin) includes five taxa of species and subspecies ranks: arctic grayling *Thymallus arcticus signifer*, resident dwarf dolly varden trout *Salvelinus malma*, relict three-spined stickleback *Gasterosteus* cf. *aculeatus*, the nine-spined stickleback *Pungitius pungitius*, and the western slimy sculpin *Cottus cognatus cognatus*. Arctic grayling and nine-spined stickleback were detected for the first time. Two rare Beringian subspecies are recorded: *T. arcticus signifer*, *C. cognatus cognatus*, and *G.* cf. *aculeatus*, a local endemic of Northeast Asia. For the first time, a morphological description, some features of biology and the current state of populations of freshwater fish of a unique ecosystem of thermal mineral springs of the Gilmimliveem River are presented. In the comparative aspect, the linear growth of these fish on the Chukchi Peninsula of the Russian Arctic (the northeastern edge of the Asian continent) is discussed.

Keywords: arctic grayling *Thymallus arcticus signifer*, resident dwarf dolly varden trout *Salvelinus malma*, relict three-spined stickleback *Gasterosteus* cf. *aculeatus*, the nine-spined stickleback *Pungitius pungitius*, western slimy sculpin *Cottus cognatus cognatus*, morphological description, size-age structure, Gilmimliveem River, thermal mineral springs, East Chukotka

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 1, с. 71–81

ИХТИОЛОГИЯ

УДК 597.442

СОВРЕМЕННЫЕ СВЕДЕНИЯ ПО БИОЛОГИИ САХАЛИНСКОГО ОСЕТРА *Acipenser mikadoi* (Acipenseridae, Acipenseriformes) (Обзор)

© 2022 г. Е. В. Микодина[a], Г. И. Рубан[b], *

[a] *Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Москва, Россия*
[b] *Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия*
**e-mail: georgii-ruban@mail.ru*

Поступила в редакцию 17.11.2020 г.
После доработки 09.03.2021 г.
Принята к публикации 17.05.2021 г.

Обобщены данные о таксономическом статусе, распространении, кариотипе и репродуктивной биологии сахалинского осетра *Acipenser mikadoi* Hilgendorf, 1892. Это анадромный вид, населяющий тихоокеанское побережье Азии и побережье Японии, отличается от других анадромных видов осетровых тем, что мигрирует только в сравнительно небольшие реки, является объектом международной (Red List), российской и региональных Красных книг. Сахалинский осетр – малочисленный, валидный вид, который принадлежит к группе 240–270- (условно 250)-хромосомных видов осетровых, образует небольшие исчезающие в настоящее время популяции. В работе представлены данные по экологии и репродуктивной биологии сахалинского осетра из реки Тумнин. Установлено, что в раннем онтогенезе сахалинского осетра отсутствуют принципиальные морфологические отличия от других видов осетровых рыб. При искусственном выращивании вида выявлен ряд поведенческих особенностей. Для сохранения вида необходимы дальнейшие исследования его современного ареала, мест, сроков и условий размножения, эмбриологии, питания, популяционной структуры, специфики естественного размножения, роста.

Ключевые слова: сахалинский осетр, ареал, систематика, репродуктивная биология

DOI: 10.31857/S0320965221060115

В начале третьего тысячелетия повсеместно отмечается катастрофическое состояние популяций осетрообразных (Acipenseriformes) рыб (Макаров и др., 2000; Микодина, 2014). Численность представителей этого отряда в водоемах РФ достигла критического уровня (Рубан и др., 2015), их коммерческий промысел, за исключением сибирского осетра *Acipenser baerii* Brandt, 1869 (р. Лена), запрещен, а большинство видов и популяций занесены в международную (IUCN..., 2020) и российскую Красную книгу (Красная..., 2005, 2008, 2016).

В последние десятилетия внимание отечественных и зарубежных исследователей, а также рыбоводов (Birstein et al., 1999; Nikolaev et al., 2009) среди рыб все больше привлекает малоизученный представитель рода Acipenser – сахалинский осетр *Acipenser mikadoi* Hilgendorf, 1892. Его слабая изученность связана с малой численностью и природоохранным статусом – вида, находящегося под угрозой исчезновения. Интерес исследователей к сахалинскому осетру вызывается необходимостью сохранения и увеличения численности его естественных популяций, а также перспективами хозяйственного освоения в связи с включением в российскую и зарубежную аквакультуру. Сахалинский осетр включен в Красные книги Международного союза охраны природы (IUCN..., 2020), СССР (1978; 1988), Российской Федерации (Приказ..., 2020), а также в Приложение II Конвенции о международной торговле видами дикой фауны и флоры, находящимися под угрозой исчезновения – СИТЕС (CITES), согласно которому торговля этим видом и его дериватами может быть разрешена только в исключительных случаях.

В настоящее время в России накопилось значительное количество новых разрозненных публикаций, посвященных сахалинскому осетру.

Цель работы – анализ и обобщение данных по истории изучения, таксономическому статусу, распространению, экологии, биологии, современному состоянию популяций осетра, его хозяйственному освоению и перспективам на основе опубликованных литературных источников.

Таксономический статус. Сахалинский осетр *Acipenser mikadoi* (рис. 1) описан немецким зоологом и палеонтологом Францем Мартином Хильгендорфом (Hilgendorf, 1892), намного позднее

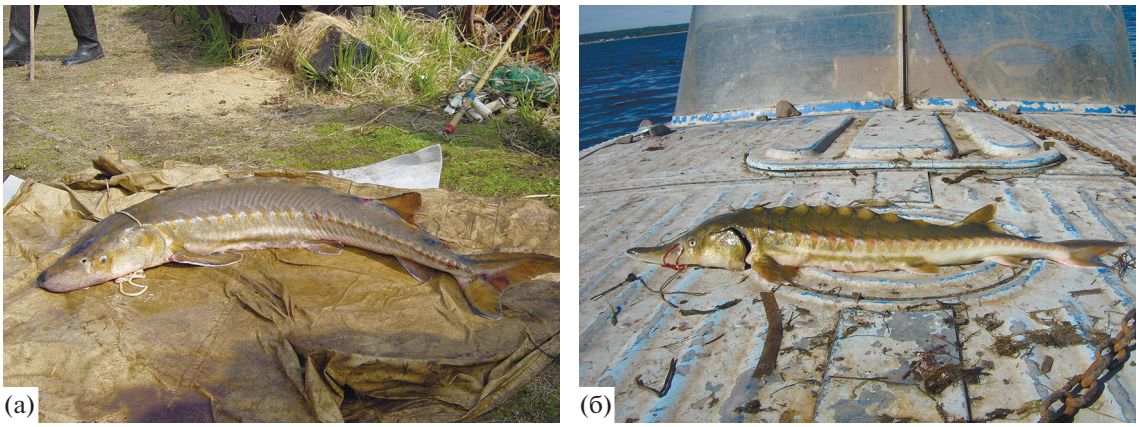

Рис. 1. Сахалинский осетр *Acipenser mikadoi*: а – самка из р. Тумнин, 2005 г. (по: Микодина, Хрисанфов, 2007), б – молодь из бухты Датта (фото В.Н. Кошелева, 2012 г.)

других видов дальневосточных осетровых, например, китайского *A. sinensis* Gray, 1835, зеленого *A. medirostis* Ayres, 1854 осетров, калуги *Huso dauricus* Georgi, 1755, амурского *A. schrenkii* Brandt, 1869 и речного (р. Янцзы) *A. dabryanus* Duméril, 1869 осетров, принадлежащих к разным фаунистическим комплексам. Изначально сахалинского осетра чаще рассматривали как зеленого осетра *Acipenser medirostis* Ayres, 1854, обитающего по обоим побережьям Тихого океана и относящегося к тихоокеанскому фаунистическому комплексу. В дальнейшем его таксономический статус многократно пересматривали на основании новых морфологических, кариологических и генетических данных. Окончательно видовой статус сахалинского осетра как самостоятельного вида *Acipenser mikadoi* Hilgendorf, 1892 закреплен по результатам исследований последних лет (Шедько, 2001; Vasil'ev et al., 2008; 2009; Vasil'eva et al., 2009; Shedko, 2017).

Ранее, на основании данных о высоком содержании ДНК в эритроцитах сахалинского осетра, вдвое превышающем таковое у сибирского осетра, принадлежащего к группе 240-хромосомных видов, сделано предположение, что число хромосом в кариотипе сахалинского осетра должно быть ~500 (Birstein et al., 1993; Omoto et al., 2004). Однако позднее эта гипотеза не подтвердилась. Классическим кариологическим методом и в культуре клеток установлено, что в кариотипе сахалинского осетра 248 хромосом (Вишнякова и др., 2008; Vasil'ev et al., 2008; Vishnyakova et al., 2009), что указывает на его принадлежность к группе 240–270 (условно 250)-хромосомных видов осетровых с числом хромосом 262 ± 4 (Васильев и др., 2008, 2009). Этот результат близок к данным японских исследователей – 265 ± 10 хромосом (Zhou et al., 2009).

Проведен анализ микросателлитных локусов хромосомной и митохондриальной ДНК (Микодина и др., 2011; Shedko, 2017). Анализ микросателлитных локусов хромосомной ДНК у 63 особей из ремонтно-маточного стада Охотского лососевого рыбоводного завода (ЛРЗ (о. Сахалин)) показал применимость метода ПЦР (по 6 локусам) для генетической паспортизации содержащихся на этом заводе производителей (Микодина и др., 2006). Малочисленность выборки не позволила оценить реальные генетические дистанции между американским (*A. medirostris*) и азиатским (*A. mikadoi*) представителями рода *Acipenser*, что не препятствует мероприятиям по сохранению и восстановлению сахалинского осетра с последующей его реинтродукцией в естественную среду обитания. Однако результаты этих исследований позволили создать генетические паспорта культивируемых особей с включением в них номера чипа путем RFID-мечения сахалинского осетра из маточного стада Охотского рыбоводного завода генераций 1991 и 2005 гг. и вылавливаемых в природе диких особей (Микодина и др., 2011).

Шедько (Shedko, 2017) при исследовании полных митохондриальных геномов (митогеномов) установил различия между этими двумя видами. Зарегистрированная величина генетического разнообразия равна "... 0.82, что составляет 93% от максимально возможной величины" (Shedko, 2017, с. 147).

Ареал. Сахалинский осетр, анадромный вид, широко распространен в водах азиатского побережья Тихого океана и Японии. Встречается от Корейского полуострова (г. Вонсан) и о. Хоккайдо на юге до Амурского лимана (Берг, 1948). Ранее заходил в реки Исикари (Ishikari) и Тесио (Teshio) на о. Хоккайдо (Okada, 1955) и в реки о. Хонсю (Линдберг, Легеза, 1965), однако с 1950 г. считается полностью исчезнувшим в реках Японии (Moyle et al., 1994; Соколовская и др., 1998), единичные поимки зафиксированы только в прибрежных морских водах. В водах Корейского полуострова этот осетр встречался по побережьям

Рис. 2. Тихоокеанский (зеленый) осетр *Acipenser medirostris*, пойманный инспекторами рыбоохраны ставными сетями 22 июня 2007 г. в эстуарии р. Хайрюзова, Западная Камчатка (неопубликованное фото инспектора рыбоохраны).

Желтого и Японского морей и непосредственно в Японском море (Берг, 1948; Mori, 1952; McPhail, Lindsey, 1970), но с конца 1980-х годов сведения о его вылове здесь отсутствуют (Tracy, 1990). В китайских водах сахалинский осетр найден на о. Тайвань (Matsubara, 1955). На территории Китайской народной республики вид относится к находящимся под угрозой исчезновения (ODFW, 2000), сведения о его поимке в настоящее время отсутствуют.

В территориальных водах и исключительной экономической зоне Российской Федерации сахалинский осетр распространен в Татарском проливе, в заливах Петра Великого и Уссурийском (Линдберг, Легеза, 1965), в Амурском лимане и впадающих в него реках. В настоящее время осетр встречается в реках Приморского (Максимовка, Барабашевка, Аввакумовка, Великая и Малая Кема, Туманная (Туманган), Партизанская (Сучан), Джигитовка, Раздольная, Киевка) и Хабаровского (р. Тумнин (Датта), Коппи (Копи) краев, в Сахалинской области – в реках Виахту (Микодина и др., 2012а, 2012б), возможно, Поронай (Гриценко, Костюнин, 1979), заливе Анива и оз. Тунайча о. Сахалин (Сафонов, 2002; Микодина, 2006). Имеются сведения о местах поимок этого вида в Камчатском крае: на юго-восточном побережье Пенжинского залива возле устья р. Яма, на юго-западной Камчатке в реках Колпакова и Хайрюзова, на восточном побережье п-ова Камчатка в р. Камчатка, в Олюторском заливе Берингова моря западнее устья р. Апука, а также в северо-западной части Тихого океана на о. Канага из группы Андреяновских островов Алеутской гряды (Андрияшев, Панин, 1953; Александровская и др., 1988; Бугаев, 1995, 2007; Каталог..., 2000; Токранов, Орлов, 2015).

Несмотря на современные поимки сахалинского осетра в реках и заливах Хабаровского и Приморского краев, а также Сахалинской области, в последних изданиях региональных Красных книг Хабаровского и Приморского краев и Сахалинской обл. этот вид упоминается не как сахалинский осетр *Acipenser mikadoi* Ayres, 1854, а как тихоокеанский *Acipenser medirostis* Ayres, 1854, хотя официально это название ныне относится только к тихоокеанскому (зеленому) осетру.

Представители осетровых, пойманные в Олюторском заливе Берингова моря и р. Камчатка (Андрияшев, Панин, 1953; Александровская и др., 1988; Шейко, Федоров, 2000; Бугаев, 2005, 2007), и молодь осетровых из этой реки, обнаруженная сотрудниками Усть-Камчатской инспекции рыбоохраны (устное сообщение, 2004), определены как тихоокеанский (зеленый) осетр *A. medirostris*. Имеются документированные сведения о вылове ставным неводом зеленого осетра *A. medirostris* массой 17.5 кг в лимане р. Хайрюзова, впадающей в Охотское море (рис. 2) (устное сообщение инспекторов рыбоохраны).

Предполагают, что ранее сахалинского осетра отмечали и на тихоокеанской стороне о-ва Сахалин – в реках Тымь и Поронай (Гриценко, Костюнин, 1979). Однако таксономический статус осетров из р. Тымь (центральная часть тихоокеанского побережья о. Сахалин) (Гриценко, Костюнин, 1979), а также осетра, пойманного по

данным опросов у северной части о. Итуруп неизвестен (Микодина и др., 2012б).

Достоверные поимки единичных особей сахалинского осетра в начале второго тысячелетия зарегистрированы только в двух реках: Тумнин и Виахту (Кошелев и др., 2012; Микодина и др., 2012а). Выловленные нами ранее и выпущенные в естественную среду обитания экземпляры сахалинского осетра из этих рек помечены электронными чипами (Микодина и др., 2011; Mikodina, 2014), но повторных поимок на настоящее время пока не отмечено.

Сбор информации о поимке осетровых в исследуемом регионе и их таксономической принадлежности крайне затруднен тем, что вылов этих рыб проводится местным населением нелегально (ИНН-промысел) и тщательно скрывается, а легальное разрешение на вылов краснокнижного объекта ограничивается двумя–тремя особями с обязательным последующим выпуском в среду обитания.

Имеющиеся данные позволяют констатировать, что в настоящее время в морских территориальных водах и исключительной экономической зоне Российской Федерации тихоокеанского бассейна и впадающих в них реках обитают два вида осетров: сахалинский осетр – *A. mikadoi* Hilgendorf, 1892 и тихоокеанский (зеленый) осетр – *A. medirostris* Ayres, 1854 (Klimley et al., 2006), ареалы которых перекрываются (Соколовская и др., 1998; Шедько, 2001). В зону интерградации входят восточная и западная Камчатка, восточный Сахалин, Курильские острова и некоторые острова Алеутской гряды (Микодина, 2006; Zelenina et al., 2009), однако точные границы ареалов этих видов не установлены.

Репродуктивная биология сахалинского осетра. Достоверно нерест осетра установлен только в р. Тумнин при анализе стадий зрелости гонад выловленных особей (Артюхин, 2008; Артюхин, Андронов, 1989, 1990). Однако в начале XXI в. появились новые сведения по его биологии. С 1990 по 2010 гг. в нижнем течении р. Тумнин выловлена 31 половозрелая особь осетра (Микодина и др., 2010). Кроме этого, в 2006 и 2008 гг. в р. Тумнин поймано 7 экз. молоди этого вида, в 2008 г. – в бухте Датта Хабаровского края обнаружено 11 экз. молоди (Кошелев и др., 2012), один половозрелый самец сахалинского осетра выловлен в р. Виахту на западном побережье о. Сахалин (Микодина и др., 2012б).

Горно-предгорная нерестовая р. Тумнин длиной 364 км впадает в Татарский пролив, попадая вначале в чашеобразную бухту Датта, перед которой в нижнем течении сильно меандрирует, образуя рукава и старицы, например, Алексеевскую (10 км от устья), Монгохтинскую (Монгохтинский кривун или старое русло реки), (17 км от устья) старицы, Исааковскую и Кибановскую протоки и другие. Установлено, что мигрирующие на нерест производители сахалинского осетра проходят из бухты Датта по р. Тумнин всего 10–17 км, а затем заходят в мелководные старицы, где производители задерживаются, в том числе во время приливов. В весенний период 2005–2009 гг. температуры воды в русле нижнего течения р. Тумнин и Монгохтинской старице несколько различались. В последней декаде мая в русле температура варьировала от 6.3 до 10.2°C, в более мелководной старице она была на 1–1.5°C выше, чем в русле. Обнаружено вертикальное расслоение воды реки на пресную (верхний горизонт) и соленую (26‰) на глубине 2–4 м, что отражает влияние морской воды приливных течений, pH воды варьировала от 7.1 до 8.2 (Водопьянов, 2010; Микодина и др., 2010).

Вследствие малочисленности и особого природоохранного статуса сахалинского осетра его исследование затруднено крайне ограниченным числом особей (3–5 экз.), разрешенным к отлову при условии их последующего выпуска в водоем, вследствие чего вскрытие рыб и их биологический анализ невозможны.

Несмотря на скудость имеющейся информации, популяция сахалинского осетра и условия его обитания в р. Тумнин могут считаться наиболее изученными. В этой реке сохранилось естественное размножение осетра, о чем свидетельствуют поимки половозрелых особей и разноразмерной молоди и в реке, и в бухте Датта (Микодина и др., 2010; Кошелев и др., 2012). Расположение нерестилищ не выявлено, однако установлено, что они находятся вне зоны распространения соленых приливных вод далее 17 км от устья реки (Микодина и др., 2010). Личинки осетра на этом расстоянии от устья реки не были обнаружены, по-видимому, они задерживаются в реке на большем расстоянии от устья вне зоны влияния соленых приливных вод. Молодь сахалинского осетра остается в р. Тумнин (Датта) до возраста около четырех лет, достигая длины тела 58 см и массы 250–730 г (Артюхин, Андронов, 1990; Кошелев и др., 2012). По другим данным (Kryhtin, Gorbach, 1993), молодь осетра скатывается в море позднее, в возрасте пяти–шести лет. В бухте Датта встречается более крупная молодь длиной тела до 67 см и массой до 2300 г. Неполовозрелые особи осетра, обитающие летом в бухте Датта, осенью совершают зимовальную миграцию в низовья р. Тумнин (Кошелев и др., 2012). Размеры (*TL*) и масса производителей осетра, заходящих на нерест в р. Тумнин в выборке, состоящей из 20 экз. варьировали от 135 до 167 см и от 16 до 34 кг соответственно (Микодина, Хрисанфов, 2008; Микодина и др., 2010; Кошелев и др., 2012). Максимальная известная масса производи-

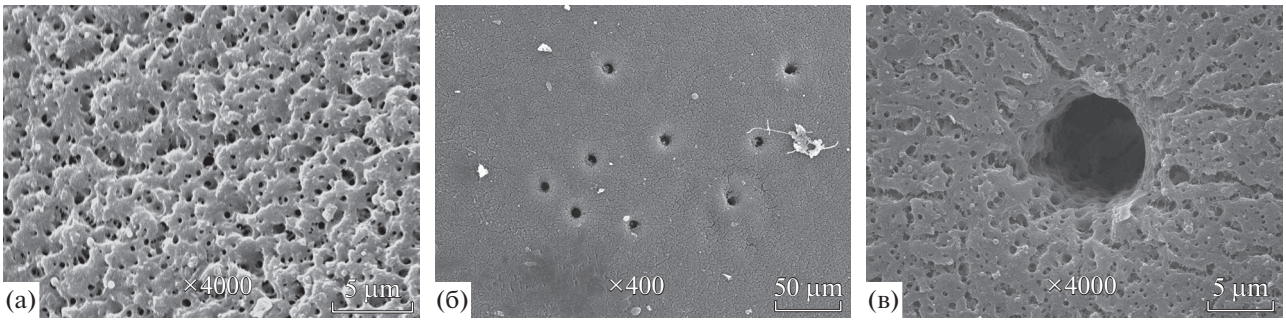

Рис. 3. Ультраструктура поверхности ооцита и микропиле сахалинского осетра: а – поверхность между анимальным и вегетативным полюсом, б – микропилярное поле, в – канал микропиле (по: Микодина, Новосадова, 2011).

телей достигала 60–80 кг. Самки становятся половозрелыми в возрасте 10–12 лет (Shilin, 1995).

Было известно, что нерест сахалинского осетра в р. Тумнин происходит в весенне-летнее время – с середины июня по середину июля (Берг, 1948). По нашим данным (Микодина и др., 2010), половозрелые самки и самцы встречаются в низовье р. Тумнин (Монгохтинский кривун) несколько раньше, в конце мая–начале июня. Южнее, в реках о. Хоккайдо, нерест отмечали в апреле–мае (Okada, 1955). В осенний период размножение сахалинского осетра в нижнем течении р. Тумнин, по-видимому, не происходит, – в это время половозрелые особи в уловах, в отличие от подросшей молоди массой 136–2300 г, не встречались (Микодина и др., 2010).

Индивидуальная абсолютная плодовитость сахалинского осетра в р. Тумнин варьирует от 60 тыс. до 140 тыс. икринок (Артюхин, Андронов, 1990). Его рабочая плодовитость, определенная путем четырех–восьми сцеживаний овулировавшей после индукции нереста в природных условиях, может составлять 140–150 тыс. икринок (Микодина, 2010). По мнению ряда авторов (Shmigirilov et al., 2007), указанная для осетра о. Хоккайдо индивидуальная абсолютная плодовитость 800–2400 тыс. икринок (Okada, 1955) представляется завышенной.

По нашим данным (Микодина, 2010; Микодина, Новосадова, 2011), у мигрирующих на нерест самок сахалинского осетра ооциты, полученные с помощью биопсийных проб, в последней декаде мая окрашены в черный цвет. У самок осетра, выращенных на рыбоводном заводе (Охотском рыбоводном заводе, о. Сахалин) икринки были серые, что, возможно, связано с различиями в питании в естественных и искусственных условиях. Икринки, полученные в естественных условиях в первой декаде мая, имели овальную форму, их средняя ширина 3.2 мм, длина 3.92 мм и масса 17.7 мг, в первой декаде июня они были крупнее – 4.4, 4.6 мм и 27.0 мг соответственно. Вероятно, в нижнем течении р. Тумнин по мере захода самок в реку их гонады переходят из IV стадии зрелости в IV–V стадию с гомогенизацией желтка и гидратацией ооцитов, о чем свидетельствует увеличение массы икринок и изменение их овальной формы на почти округлую.

По данным электронно-микроскопического изучения, структура поверхности зрелого ооцита сахалинского осетра относится к ровному типу, выявленному также у русского *A. guedenstaedtii* и персидского *A. persicus* осетров, шипа *A. nudiventris*, севрюги (*A. stellatus*) и белуги (*Huso huso*) (Воробьева, Марков, 1999; Микодина, Новосадова, 2011), но она видоспецифична. На анимальном полюсе расположено микропилярное поле с 4–17 микропиле, не имеющих воронки и представленных только каналом, средним диаметром 7.3–10.5 мкм. Расстояние между микропиле варьирует от 42.3 до 57.0 мкм (рис. 3).

У дикого самца из р. Тумнин общий объем эякулята за девять сцеживаний в течение 50 ч достигал 500 мл. Подвижность спермиев активированной спермы, по данным Персова (1975), была 3 балла, подвижность сохранялась в течение 90 с, доля подвижных спермиев 50–95%. У стимулированных сурфагоном или глицериновой вытяжкой гипофиза особей сперма продуцируется в 1–5 порции общим объемом 110–720 мл. При температуре воды 11°С высокое качество спермы сохраняется до 14 ч, подвижность по тесту Персова (1975)-составляет пять баллов, доля подвижных спермиев 95–100%, продолжительность поступательного движения 3.5 мин или 210 с (Пресняков и др., 2006, Пресняков, 2010).

Выявленные репродуктивные показатели сахалинского осетра сходны с таковыми у русского осетра *A. gueldenstaedtii* черноморско-азовской популяции (Гинзбург, 1968), за исключением размера зрелых ооцитов, превышающего таковой у белуги (Микодина, Новосадова, 2011). Данные о размерах предличинок сахалинского осетра на стадии вылупления в литературе отсутствуют, однако его крупная икра дает основание предполагать вылупление крупных предличинок, что, ве-

роятно, имеет определенные преимущества в случае относительно коротких покатных миграций молоди, связанные с переходом на внешнее питание. Для осетровых в целом при переходе предличинок на экзогенное питание свойственно потребление бентических организмов, а питание планктоном вынуждено (Рубан, 2020).

Исследованиями эмбриогенеза сахалинского осетра (получены фотографические изображения отдельных стадий эмбрионального развития) установлено отсутствие принципиальных морфологических отличий от других видов осетровых рыб (Черняк, 2009; Микодина, 2010). В зависимости от температуры воды продолжительность эмбрионального развития осетра варьирует от 5–6 сут при 14–15°C до 11–12 сут по мере охлаждения воды. Выявлена поведенческая особенность: концентрирование личинок и ранней молоди в темных углах выростных емкостей или около сливных труб бассейнов (Микодина и др., 2012б). По-видимому, в природных условиях они также концентрируются около естественных укрытий.

К сожалению, данные о периодичности нереста в природе отсутствуют по нашим данным, в искусственных условиях она составляет два–три года.

Гематология. Показатели белой крови – важный критерий физиологического состояния организма рыб, его клеточного иммунитета, в частности белой и красной крови. В лейкоцитарном составе периферической крови сахалинского осетра доминируют лимфоциты – в среднем достигая 92.7% (90.7–94.9%). Лимфоидный характер крови характерен для разных видов осетровых рыб (Лукьяненко, 1971; Молдавская и др., 2003; Валедская, 2005; Балабанова, 2009), определяя высокий уровень их клеточного иммунитета. Отмечена также высокая интенсивность эритропоэза. Количество молодых клеток было в среднем 32.7%, у некоторых рыб достигало 47.0%, среднее содержание зрелых форм эритроцитов составляло ~33% (Микодина, Савушкина, 2014).

Паразиты. Исследование зараженности половозрелых особей, молоди и зрелых икринок сахалинского осетра паразитами в нерестовый период 2008 г. позволило обнаружить у половозрелых самок и молоди осетра три вида паразитов: из пресноводных кишечнополостных (тип Coelenterata) – *Polypodium hydriforme* Ussov, 1885 у 70% икринок, амфилин (тип *Plathelminthes,* класс *Amphilinida*) – *Amphilina japonica* Goto et Ishii, 1936, в полости тела одной особи, пиявок (класс Hirudinea) – представители морского рода *Limnotrachelobdella*, на поверхности тела и головы у трех экземпляров (Матишов, Казарникова, 2009). Первые два вида паразитов характеризуются узкой специфичностью именно к осетровым рыбам (Acipenseridae), для которых последние служат дефинитивными хозяевами. Все выявленные паразиты патогенны для рыб.

Оценена возможность паразитарного заражения молоди сахалинского осетра р. Тумнин иными видами паразитов классов Monogenea, Cestoda, Trematoda, Nematoda, Acanthocephala и Crustacea через моллюсков Bivalvia и других рыб (симы *Oncorhynchus masou* (Brevoort, 1856), сахалинского тайменя *Parahuho perryi* (Brevoort, 1856), мелкочешуйную красноперку – угая *Tribolodon bradtii* (Dybowski, 1872), обитающих в реке. Некоторые из этих паразитов встречаются у осетровых рыб Дальнего Востока России и в Уральском регионе (Матишов, Казарникова, 2009).

Кормовая база. Данные о питании сахалинского осетра в естественных условиях Российской Федерации отсутствуют, однако, по мнению Мюге (Mugue, 2017), он, вероятно, бентофаг. Поскольку в р. Тумнин обитают наряду с половозрелыми особями личинки и молодь до возраста четырех или шести лет, о потенциальной кормовой базе молоди вида можно судить по составу зоопланктона и зообентоса нижнего течения реки. Выявлено, что в нижнем течении р. Тумнин (11 км от устья) наиболее массовые виды зоопланктона – каляноиды р. *Acartia* и гарпактикоиды *Tachidius incisipes* Klie, 1913. Также обычны циклопоиды *Oithona similis* Claus, 1866, гарпактикоиды *Ectinosoma*, науплиусы копепод Copepoda. В бентофауне всех исследованных биотопов доминируют многощетинковые черви Polychaeta, их биомасса варьирует от 5 до 15 г/м^2. В пресной воде на мелководье преобладает *Hediste japonica* (Izuka, 1908) (сем. Nereidae), его доли в общей численности и биомассе 15 и 99% соответственно. В солоноводной зоне на малых и больших глубинах доминирует *Marenzelleria arctia* (Chamberlin, 1920) (сем. Spionidae), достигая >93% по численности и ~100% по биомассе. На глубине до 3 м ~80% численности представляют круглые черви (Nematoda). В верхних горизонтах воды многочисленны личинки комаров-звонцов рода *Cryptochironomus*, на глубине 10 м единичны личинки мокрецов (сем. Ceratopogonidae) (Водопьянов, 2010).

Природоохранные мероприятия. Сахалинский осетр включен в Красную книгу РФ со статусом редкости 1 (виды, находящиеся под угрозой исчезновения), категория статуса – угроза исчезновения КР (находящиеся под критической угрозой исчезновения) и категорией степени и первоочередности принимаемых и планируемых к принятию природоохранных мер I (приоритет – требуется незамедлительное принятие комплексных мер, включая разработку и реализацию стратегии по сохранению и/или программы по восстановлению (реинтродукции) объекта животного мира и планов действий) (Приказ Минприроды России от 24.03.2020 г. № 162). В связи с этим в Российской Федерации предприняты превентивные меры. Его генофонд сохраняется в виде 197 замороженных при –40°C образцов тканей (плавни-

ков) в Российской национальной коллекции эталонных генетических материалов (РНКЭГМ) на базе Отдела молекулярной генетики Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), генофондном криобанке спермы рыб Филиала по пресноводному рыбному хозяйству ВНИРО (ВНИИПРХ), а также в виде ремонтно-маточных стад на семи федеральных рыбоводных заводах – Охотском лососевом рыбоводном заводе Сахалинской обл., Анюйском осетровом рыбоводном заводе и Анюйском лососевом рыбоводном заводе Хабаровского края, Конаковском заводе товарного осетроводства Конаковского филиала ВНИИПРХ (Московская обл.), Можайском производственно-экспериментальном рыбоводном заводе "Мосрыбвод", Лужском рыбоводном заводе "Севзапрыбвода (Ленинградская обл.) и трех частных рыбоводных предприятий – Рыботоварная фирма "Диана" в г. Кадуй, Вологодская обл., Алексинский осетроводный цех в Тульской обл., Кармановское рыбоводное хозяйство в Башкортостане, а также за рубежом, в частности, в лаборатории пресных вод университета Хоккайдо (Nanae) на о. Хоккайдо (Zhou et al., 2009). Они могут быть использованы в научных, природоохранных, реституционных и рыбоводных целях (Российская..., 2007; Микодина, 2011). Для получения потомства в искусственных условиях в больших объемах важно наличие запаса криоконсервированной спермы (Цветкова и др., 2002). В коллекции криобанка Филиала по пресноводному рыбному хозяйству ВНИРО (ВНИИПРХ) имеются образцы спермы, полученные от пяти самцов сахалинского осетра в 2015 г. на Анюйском осетровом рыбоводном заводе (Хабаровский край), и образцы, полученные от пяти самцов в 2016–2017 гг. из живой коллекции осетровых рыбоводного цеха федерального казенного предприятия "Алексинский химический комбинат" в Тульской обл. Все образцы получены от самцов, выращенных в искусственных условиях (Ковалев и др., 2020).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сахалинский осетр является валидным видом и принадлежит к группе 240–270 (условно 250)-хромосомных видов осетровых. Будучи анадромным видом, распространенным в водах азиатского побережья Тихого океана и Японии, сахалинский осетр, в отличие от других проходных видов осетровых, заходит лишь в относительно короткие реки, образуя небольшие популяции. Эта особенность вида требует изучения истории его расселения и биологических характеристик, определяющих ареал вида.

В р. Тумнин сохранилось естественное размножение осетра. Его нерестилища расположены вне зоны распространения соленых приливных вод далее 17 км от устья реки. Нерестовые и покатные миграции молоди вида в силу специфики его ареала имеют небольшую протяженность. Крупная икра сахалинского осетра, диаметр которой превышает таковой у белуги, предполагает вылупление крупных предличинок, что, вероятно, дает определенные преимущества в случае относительно коротких покатных миграций молоди. Индивидуальная абсолютная плодовитость сахалинского осетра в р. Тумнин (60–140 тыс. икринок) несколько ниже, чем у русского осетра, по-видимому, из-за его более крупной икры.

В раннем онтогенезе сахалинского осетра отсутствуют принципиальные морфологические отличия от других видов осетровых рыб. Продолжительность его эмбрионального развития варьирует в зависимости от температуры воды от 5–6 сут при температуре воды 14–15°С до 11–12 сут в более холодной воде.

Личинки осетра, вероятно, задерживаются в реке также вне зоны влияния соленых приливных вод. Молодь осетра остается в р. Тумнин до возраста ~4–5 лет.

В лейкоцитарном составе периферической крови сахалинского осетра доминируют лимфоциты – в среднем 92.7% (90.7–94.9%). Отмечена высокая интенсивность эритропоэза. Количество молодых клеток достигало в среднем 32.7% (у некоторых рыб 47.0%), среднее содержание зрелых форм эритроцитов – ~33%.

Сахалинский осетр – малочисленный вид осетровых рыб, образующий очень небольшие популяции, многие из которых уже исчезли, вследствие чего требуются повышенные меры охраны. Для сохранения вида необходимы дальнейшие исследования его современного ареала, мест, сроков и условий размножения, эмбриологии, питания, популяционной структуры, специфики естественного размножения, роста.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа проведена в рамках государственного задания "Экология и биоразнообразие водных сообществ", тема № АААА-А18-118042490059-5

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александровская Т.О., Васильева Е.Д., Орлова В.Ф. 1988. Рыбы, амфибии, рептилии Красной книги СССР: для детей. Москва: Педагогика.

Андрияшев А.П., Панин К.И. 1953. О нахождении тихоокеанского осетра (*Acipenser medirostris* Ayres) в Беринговом море // Зоол. журн. Т. 32. Вып. 5. С. 932.

Артюхин Е.Н. 2008. Осетровые (экология, географическое распространение и филогения). Санкт-Петербург: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та.

Артюхин Е.Н., Андронов А.Е. 1989. О некоторых чертах биологии осетра р. Тумнина // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Тез. докл. Ч. 1. Астрахань. С. 9.

Артюхин Е.Н., Андронов А.Е. 1990. Морфобиологический очерк зеленого осетра – *Acipenser medirostris* (Chondrostei, Acipenseridae) из реки Тумнин (Датта) и некоторые аспекты экологии и зоогеографии осетровых // Зоол. журн. Т. 69. Вып. 12. С. 81.

Балабанова Л.В. 2009. Ультраструктура иммунокомпетентных клеток некоторых видов осетровых рыб // Рыбоводство и рыбное хозяйство. № 1–2. С. 59.

Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. I. Москва: Изд-во АН СССР. С. 63.

Бугаев В.Ф. 2005. О поимке тихоокеанского осетра *Acipenser medirostris* (Ayres, 1854) в р. Камчатке в 1995 г. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. IV науч. конф. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 23.

Бугаев В.Ф. 2007. Рыбы бассейна р. Камчатки (численность, промысел, проблемы). Петропавловск-Камчатский. С. 40.

Валедская О.М. 2005. Состояние иммунитета волжских рыб и его динамика в различных условиях обитания. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ.

Васильев В.П., Васильева Е.Д., Шедько С.В., Новомодный Г.В. 2008. Кариотипы калуги, *Huso dauricus*, и сахалинского осетра, *Acipenser mikadoi* (Acipenseridae, Pisces) // Биоразнообразие и динамика генофондов. Подпрограмма “Динамика генофондов”: Матер. отчетной конф. Москва: РАН. С. 19.

Васильев В.П., Васильева Е.Д., Шедько С.В., Новомодный Г.В. 2009. Уровень плоидности калуги *Huso dauricus* и сахалинского осетра *Acipenser mikadoi* (Acipenseridae, Pisces) // Докл. РАН. Т. 426. № 2. С. 275.

Вишнякова Х.С., Мюге Н.С., Зеленина Д.А. и др. 2008. Культура клеток и кариотип сахалинского осетра *Acipenser mikadoi* // Биол. мембраны. Т. 25. № 6. С. 434.

Водопьянов С.С. 2010. Исследование зоопланктона и бентоса эстуария реки Тумнин (Россия, Хабаровский край): Тез. докл. VIII междунар. конф. по раннему онтогенезу рыб и промысловых беспозвоночных, 19–23 апреля 2010 г., г. Светлогорск (Калининградская обл.). С. 23.

Воробьева Э.И., Марков К.П. 1999. Ультраструктурные особенности икры у представителей Acipenseridae в связи с биологией размножения и филогенией // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 2. С. 197.

Гинзбург А.С. 1968. Оплодотворение у рыб и проблема полиспермии. Москва: Наука.

Гриценко О.Ф., Костюнин Г.М. 1979. Амурский сиг *Coregonus ussuriensis* Berg и калуга *Huso dauricus* (Georgi) в сахалинских водах // Вопр. ихтиологии. Т. 19. Вып. 6(119). С. 1125.

Казарникова А.В., Матишов Г.Г. 2009. К анализу возможного влияния паразитов рыб реки Тумнин на молодь сахалинского осетра (*Acipenser mikadoi* Hilgendorf, 1892) // Докл. РАН. Т. 426. № 6. С. 847.

Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. 2000. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор.

Ковалев К.В., Докина О.Б., Пронина Н.Д., Миленко В.А. 2020. Новейшие генетические технологии для аквакультуры: Матер. Всерос. науч.-практ. конф с межд. участием (Москва, МВЦ “Крокус Экспо”, 29–31 января 2020 г.). Москва: Издательство “Перо”. С. 243.

Кошелев В.Н., Микодина Е.В., Миронова Т.Н. и др. 2012. Новые данные о биологии и распространении сахалинского осетра *Acipenser mikadoi* // Вопр. ихтиологии. № 6. С. 679.

Красная книга Приморского края. 2005. Животные. Т. 1. Владивосток: АВК Апельсин.

Красная книга Хабаровского края. 2008. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Хабаровск: Приамурские ведомости.

Красная книга Сахалинской области. 2016. Животные. Правительство Сахалинской области, Министерство лесного и охотничьего хозяйства Сахалинской обл. Москва: Буки Веди.

Линдберг Г.У., Легеза М.И. 1965. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. II. Teleostomi. XII. Acipenseriformes – XXVIII. Polynemiformes. Москва; Ленинград: Изд-во Наука. С. 31.

Макаров Э.В., Житенева Л.Д., Абросимова Н.А. 2000. Живые ископаемые близки к вымиранию. Ростов-на-Дону: АзНИИРХ.

Матишов Г.Г., Казарникова А.В. 2009. К анализу возможного влияния паразитов рыб р. Тумнин на молодь сахалинского осетра (*Acipenser mikadoi*, Hildendorf, 1892) // Докл. РАН. Общая биология. Т. 426. № 6. С. 1.

Микодина Е.В. 2006. К вопросу об ареале и численности сахалинского осетра в связи с выбором мест для вселения заводской молоди // Аквакультура осетровых рыб: достижения и перспективы развития: Матер. докл. IV междунар. науч.-практ. конф. Астрахань. С. 205.

Микодина Е.В. 2010. Репродуктивный потенциал и эмбриогенез сахалинского осетра *Acipenser mikadoi*: Тез. докл. 8 междунар. конф. по раннему онтогенезу рыб и промысловых беспозвоночных, 19–23 апреля 2010 г., г. Светлогорск (Калининградская обл.). С. 70.

Микодина Е.В. 2011. Аквакультура как источник для инноваций // Аквакультура в центральной и Восточной Европе: настоящее и будущее. II Съезд

НАСИ (Сеть центров аквакультуры в центральной и восточной Европе) и семинар о роли аквакультуры в развитии села. Кишинев, октябрь 17–19. Кишинев: Понтос. С. 170.

Микодина Е.В. 2014. Исчезающие Acipenseriformes в артефактах цивилизации // Рыбохозяйственный водоемы России. Фундаментальные и прикладные исследования: Матер. междунар. науч. конф., посвященной 100-летию ГосНИОРХ. Санкт-Петербург, 6–10 октября 2014 г. Санкт-Петербург: ФГБНУ "Государственный НИИ озерного и речного рыбного хозяйства". С. 71.

Микодина Е.В., Хрисанфов В.Е. 2008. Сахалинский осетр: краткая хронология работ по изучению его биологии, разработке технологии искусственного воспроизводства и реакклиматизации в природном ареале // Результаты и перспективы акклиматизационных работ: Матер. науч.-практ. конф. Клязьма, 10–13 декабря 2007 г. Москва: Изд-во ВНИРО. С. 79.

Микодина Е.В., Новосадова А.В. 2011. Строение зрелых ооцитов сахалинского осетра *Acipenser mikadoi* // Докл. РАН. Т. 440. № 4. С. 557.

Микодина Е.В., Савушкина С.И. 2014. О некоторых показателях крови сахалинского осетра *Acipenser mikadoi* в искусственных условиях // "Современное состояние биоресурсов внутренних вод": Матер. докл. II Всерос. конф. с междунар. участием, 6–9 ноября 2014 г., Борок, Россия. Москва: ПОЛИГРАФ-ПЛЮС. Т. 2. С. 383.

Микодина Е.В., Барминцева А.Е., Волков А.А. и др. 2006. Анализ микросателлитных локусов хромосомной ДНК зеленого сахалинского осетра (*Acipenser mikadoi* Hilgendorf, 1892) // Аквакультура осетровых рыб: достижения и перспективы развития: Матер. докл. IV междунар. науч.-практ. конф. Астрахань, 13–15 марта 2006 г. С. 31.

Микодина Е.В., Хрисанфов В.Е., Пресняков А.В. 2010. Река Тумнин как репродуктивный водоем сахалинского осетра *Acipenser mikadoi*: экология и сопутствующая ихтиофауна // Тр. Всерос. НИИ рыб. хоз-ва и океаногр. Т. 148. С. 68.

Микодина Е.В., Пресняков А.В., Новосадов А.Г. 2011. RFID-Мечение сахалинского осетра *Acipenser mikadoi:* Матер. науч. конф. "Дистанционные методы исследования в зоологии". 28–29 ноября 2011 г. Москва: Ин-т проблем эволюции и экологии РАН. С. 51.

Микодина Е.В., Новосадов А.Г., Самарский В.Г. 2012а. О достоверных и спорных поимках сахалинского осетра на острове Сахалин и азиатском побережье Дальнего Востока России // Рыбоводство и рыбное хозяйство. № 3. С. 9.

Микодина Е.В., Хрисанфов В.Е., Пресняков А.В. и др. 2012б. Морфология, распространение и видовой статус остров *Acipenser mikadoi* Hilgenbore, 1892 и *Acipenser medirostris* Ayres, 1854 в территориальных водах Дальнего Востока Российской Федерации // Рыбное хоз-во. № 4. С. 74.

Молдавская А.А., Журавлева Г.Ф., Врочинский К.К. и др. 2003. Морфофункциональные аспекты проявления токсикоза у рыб (экспериментальные и натурные наблюдения). Астрахань.

Персов Г.М. 1975. Дифференцировка пола у рыб. Ленинград: Изд-во Ленинград. ун-та.

Пресняков А.В., Хрисанфов В.Е., Иванов С.А., Любаев В.Я. 2006. Характеристика спермы диких и заводских самцов сахалинского осетра *Acipenser mikadoi*: Матер. докл. IV Междунар. науч.-практ. конф. "Аквакультура осетровых рыб: достижения и перспективы развития" (13–15 марта 2006 г., Астрахань). Москва: Изд-во ВНИРО. С. 111.

Пресняков А.В. 2010. Особенности продуцирования спермы сахалинским осетром *Acipenser mikadoi*: Тез. докл. VIII междунар. конф. по раннему онтогенезу рыб и промысловых беспозвоночных, 19–23 апреля 2010 г., г. Светлогорск (Калининградская обл.). С. 87.

Приказ Минприроды России от 24.03.2020 № 162 "Об утверждении Перечня объектов животного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации".

Российская национальная коллекция эталонных генетических материалов (РНКЭГМ). Ч. I: "Осетровые рыбы (Acipenseridae)": База данных /В.А. Барминцев, А.Е. Барминцева, А.А. Волков; правообладатель ФГБНУ "ВНИРО"; заявл. 12.09.2006; № заявки 2006620291; опубл. 20.03.2007 / Реестр баз данных, 2007. № 2006620351.

Рубан Г.И., Ходоревская Р.П., Кошелев В.Н. 2015. О состоянии осетровых в России // Астраханский вестник экологического образования. № 1(31). С. 42.

Рубан Г.И. 2020. Экзогенное питание осетровых рыб (Acipenseridae) на ранних стадиях развития // Биология внутр. вод. № 5. С. 487. https://doi.org/10.31857/S0320965220050101

Сафонов С.Н. 2002. Сахалинский или зеленый осетр. Владивосток: Институт биологии моря ДВО РАН. С. 3.

Соколовская Т.Г., Соколовский А.Г., Соболевский Е.И. 1998. Исчезающие виды рыб залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиологии. Т. 38(1). С. 1.

Токранов А.М., Орлов А.М. 2015. Теплолюбивые и восточно-тихоокеанские мигранты в ихтиофауне тихоокеанских вод Северных Курильских островов и Камчатки в XX–XXI веках // Рос. журн. биол. инвазий. № 3. С. 50.

Цветкова Л.И., Докина О.Б., Пронина Н.Д., Миленко В.А. 2002. Криоконсервация спермы рыб: состояние, развитие, перспективы // Избранные труды ВНИИПРХ. Том I–II. Кн. 1. Дмитров: Издательский дом "Север Подмосковья". С. 358.

Черняк А.Л. 2009. Исчезающий реликт // Ихтиосфера отечественных вод. № 2. С. 8.

Шедько С.В. 2001. Список круглоротых и рыб пресных вод побережья Приморья // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 1. С. 229.

Шейко Б.А., Федоров В.В. 2000. Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. С. 16.

IUCN Red List of Threatened Species. 2020. http://www.iucnredlist.org/details/10268/0

Birstein V.J., Poletaev A.I., Goncharov B.F. 1993. DNA content in Eurasian sturgeon species determined by flow cytometry // Cytometry. V. 14(4). C. 377. https://doi.org/10.1002/cyto.990140406

Birstein V.J., Doukakis P., De Salle R. 1999. Molecular phylogeny of Acipenseridae and black caviar species identification // J. Apl. Ichthyol. V. 15. P. 12.

Hilgendorf F. 1892. Uber eine neue Stör-Art aus Nord-Japan (*Acipenser mikadoi*) Sitzungsber // Ges. Naturf. Freunde. Berlin. P. 142.

Klimley A.P., Allen P., Israel J., Kelly J. 2006. The green sturgeon, *Acipenser medirostris*, and its environment. Amsterdam: Kluwer Press.

Kryhtin M.L., Gorbach E.I. 1993. Acipenserids of the Russian Far East // Abstr. Bull. Int. Symp. Sturgeons. Moscow: VNIRO. P. 42.

Matsubara K. 1955. Fish morphology and hierarchy // Ishizaki Shoten. V. 1–3. P. 1605.

McPhail J.D., Lindsey C.C. 1970. Freshwater fishes of northwestern Canada and Alaska. Fisheries Research Board of Fish morphology and hierarchy // Canada Bull. V. 173. P. 60.

Mori T. 1952. Check List of the Fishes of Korea // Mem. Hyogo Univ. Agricult. V. 1. № 3. P. 1.

Mikodina E. 2014. Uściślenie obecnego areału występowania jesiotra sachaliñskiego *Acipenser mikadoi* za pomocą znakowania // Aktualny stan i ochrona naturalnych populacji ryb jesiotrowatych Acipenseridae. Sci. Conf., Ogonki near Giżycko, Polska, April 8–10, 2014. Olsztyn: Instytut Rybactwa Śródłądowego. S. 117.

Moyle P.B., Foley P.J., Yoshiyama R.M. 1994. Status and Biology of the Green Sturgeon, *Acipenser medirostris* // Sturgeon Quarterly, 2.

Mugue N. 2017. *Acipenser mikadoi*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010: e.T241A13045375. http://dx.doi.org/. 2010-1.RLTS.T241A13045375. en. Downloaded on 15 October 2017. https://doi.org/10.2305/IUCN.UK

Nikolaev A.I., Andrianov D.P., Burtsev I.A. et al. 2009. International trade in caviar and business perspectives in Russia // Biology, Conservation and Sustainable Development of Sturgeons. Series: Fish & Fisheries. V. 29. P. 321.

ODFW. Oregon Department of Fish and Wildlife green sturgeon files, 2000. Produced by Steve King, ODFW, in response to an Oregon Public Records Act request.

Okada Y. 1955. Fishes of Japan. Tokyo: Maruzen Co. P. 1.

Omoto N., Maebayashi M., Hara A. et al. 2004. Gonadal maturity in wild sturgeons, *Huso dauricus, Acipenser mikadoi* and *A. schrenckii* caught near Hokkaido, Japan // Environ. Biol. Fishes. V. 70. P. 381. https://doi.org/10.1023/B:EBFI.0000035434.57848.54

Shedko S.V. 2017. The Low Level of Differences between Mitogenomes of the Sakhalin Sturgeon *Acipenser mikadoi* Hilgendorf, 1892 and the Green Sturgeon *A. medirostris* Ayeres, 1854 (Acipenseridae) Indicates their Recent Divergence // Rus. J. Mar. Biol. V. 43. № 2. P. 176. https://doi.org/10.1134/S1063074017020080

Shilin N.I. 1995. Programme for conservation of Acipenser medirostris mikadoi in the Russian Far East. Proceedings of the international sturgeon symposium. Moscow: VNIRO Publishing. P. 262.

Shmigirilov A.P., Mednikova A.A., Israel J.A. 2007. Comparison of biology of the Sakhalin sturgeon, Amur sturgeon, and kaluga from the Amur River, Sea of Okhotsk, and Sea of Japan biogeographic Province // Environ. Biol. Fish. V. 79. P. 383. https://doi.org/10.1007/s10641-006-9050-3

Tracy C. 1990. Memorandum Chuck Tracy. Washington Department of Fisheries. May 25.

Vasil'ev V.P., Vasil'eva E.D., Shedko S.V., Novomodny G.V. 2008. Karyotypes of the Kaluga *Huso dauricus* and Sakhalin Sturgeon *Acipenser mikadoi* (Acipenseridae, Pisces) // Materials of the Account Conference on Biodiversity and Dynamics of Gene Pools (RAS, Moscow, 2008).

Vasil'ev V.P., Vasil'eva E.D., Shedko S.V., Novomodny G.V. 2009. Ploidy Levels in the Kaluga *Huso dauricus* and Sakhalin Sturgeon *Acipenser mikadoi* (Acipenseridae, Pisces) // Dokl. Biol. Sci. V. 426. P. 228. https://doi.org/10.1134/s0012496609030119

Vasil'eva E.D., Vasil'ev V.P., Shedko S.V., Novomodny G.V. 2009. The Validation of Specific Status of the Sakhalin Sturgeon *Acipenser mikadoi* (Acipenseridae) in the Light of Recent Genetic and Morphological Data // J. Ichthyol. V. 49. № 10. P. 868. https://doi.org/10.1134/S003294520910004X

Vishnyakova K.S., Mugue N.S., Zelenina D.A. et al. 2009. Cell Culture and Karyotype of Sakhalin Sturgeon *Acipenser mikadoi* // Biochemistry (Moscow). Suppl. Series A: Membrane and Cell Biology. V. 3. № 1. P. 42. https://doi.org/10.1134/S1990747809010061

Zelenina D.A., Yegorov Y.E., Vishnyakova K.S. et al. 2009. Enigmatic sakhalin sturgeon (*Acipenser mikadoi*, Hilgendorf, 1892): ploidy, cytogenetics, molecular phylogeny // 12th Congress of European Society for Evolutionary Biologists (ESEB), August 24–29 2009, Turin, Italy. P. 288.

Zhou H., Fujimo T., Adachi S. et al. 2009. Diploid and Polyploid Karyotypes Observed in the Progeny of Artificially Propagated Mikado Sturgeon *Acipenser medirostris mikadoi* // 6th International Symposium on Sturgeon, October 25–31, Wuhan, Hubei Province, China. Harmonizing the Relationships between Human Activities and Nature: the Case of Sturgeons. Book of Abstracts. Posters (Wuhan, 2009a). P. 214.

Recent Data on Sakhalin Sturgeon *Acipenser mikadoi* (Acipenseridae, Acipenseriformes) Biology (Review)

E. V. Mikodina[1] and G. I. Ruban[2, *]

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

[2]*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow, Russia*

**e-mail: georgii-ruban@mail.ru*

Data on the taxonomic status, distribution, karyotype, and reproductive biology of the Sakhalin sturgeon *Acipenser mikadoi* Hilgendorf, 1892 are summarized. Sakhalin sturgeon is a few in numbers species of sturgeon of native ichthyofauna, an object of the international (Red List), Russian and regional Red books. Sakhalin sturgeon is a valid species appendant to the group of 240–270 chromosome species (arbitrarily 250) group of sturgeons. It is anadromous inhabiting waters of Pacific seaboard of Asia and Japan but as distinct from other anadromous species of sturgeons it migrates only to relatively small rivers. It forms small populations many of which up today disappeared. The data on ecology and reproductive biology of the Sakhalin sturgeon from the Tumnin River presented. It was shown that fundamental morphological differences of early life stages in Sakhalin sturgeon and other sturgeon species are absent, but some behavioral peculiarities of its juveniles were found while artificial rearing. The conservation of this species requires further research of its current areal, places, terms and conditions of reproduction, embryology, nutrition, population structure, specifics of natural reproduction, growth.

Keywords: Sakhalin sturgeon, distribution, taxonomy, reproductive biology

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 1, с. 82–83

ИХТИОЛОГИЯ

УДК 597

ИЗУЧЕНИЕ ЛИЧИНОК И МОЛОДИ МИГРИРУЮЩИХ РЫБ ВДОЛЬ ПРОДОЛЬНОГО ПРОФИЛЯ РЕКИ С ПОМОЩЬЮ БЕЗОПАСНОГО ПОЛЕВОГО ОТБОРА ПРОБ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ДНК[1)]

© 2022 г. Ф. Араниси[a, b, *], Т. Танака[a]

[a] *Центр проектов по экосистеме рыболовства, Университет Симанэ, Мацуэ, Япония*

[b] *Институт сельскохозяйственных и естественных наук, Университет Симанэ, Мацуэ, Япония*

**e-mail: aranishi@soc.shimane-u.ac.jp*

Поступила в редакцию 02.09.2020 г.
После доработки 16.05.2021 г.
Принята к публикации 07.07.2021 г.

Аю *Plecoglossus altivelis altivelis* – обычная пресноводная рыба сем. Osmeridae, распространенная в Северо-Восточной Азии. Ее многолетний жизненный цикл позволяет выделить две формы: амфидромная, мигрирующая между рекой и морем, и не имеющая выхода к морю, мигрирующая между рекой и озером или зарегулированным водохранилищем. В бассейне р. Кандо на западе Японии аю была одним из важных рыбных ресурсов, однако из-за резкого сокращения в 2000 г. ее вылов остался на низком уровне. Настоящее исследование предпринято для изучения экологической ДНК (эДНК) для определения продольного распределения личинок и молоди аю в р. Кандо на протяжении ~60 км вдоль основного русла. Во время сезона миграции в июне 2019 и 2020 г. эДНК молоди аю обнаружена по всей площади водохранилища Сидзуми в среднем течении реки. Во время нерестового сезона в ноябре 2019 и 2020 гг. эДНК личинок аю обнаружена в ~13 км вверх по течению от места впадения в водохранилище. Эти результаты впервые подтверждают миграцию формы, не имеющей выхода к морю, между водохранилищем и его верхним течением, поскольку плотина блокирует миграцию вниз по течению. Также эДНК личинок аю обнаружена в ~45 км вниз по течению от плотины до устья реки во время нерестового сезона в 2019 и 2020 гг. Это указывает на широкое распространение амфидромной формы в среднем и нижнем течении реки. Кроме того, полученные данные свидетельствуют об успешном размножении обеих форм аю в течение двух лет подряд в р. Кандо.

Ключевые слова: Plecoglossus altivelis altivelis, продольное распространение, амфидромная форма, форма не имеющая выхода к морю, экологическая ДНК

DOI: 10.31857/S0320965222010041

Longitudinal River Survey of Migratory Fish Larvae and Juveniles by Secure Environmental DNA Field Sampling

F. Aranishi[1, 2, *] and T. Tanaka[1]

[1] *Fisheries Ecosystem Project Center, Shimane University, Matsue, Japan*

[2] *Institute of Agricultural and Life Sciences, Shimane University, Matsue, Japan*

**e-mail: aranishi@soc.shimane-u.ac.jp*

Abstract—Ayu *Plecoglossus altivelis altivelis* is a common osmerid freshwater fish distributed in Northeast Asia. Its annual life history allows discriminating 2 forms such as the amphidromous form migrating between river and sea and landlocked form migrating between river and lake or dam reservoir. In the Kando River ba-

[1)] Полный текст статьи опубликован в английской версии журнала *Inland Water Biology*, 2022, Vol. 15, No. 1 и доступен на сайте по ссылке https://www.springer.com/journal/12212.

sin, western Japan, ayu has been one of important fisheries resources, but its catch sustained at a low level after a drastic decline since 2000. This study was undertaken to perform environmental DNA (eDNA) survey for longitudinal distribution of ayu larvae and juveniles in the Kando River along approximately 60 km mainstream length. During the migration season in June 2019 and 2020, ayu juvenile eDNA was detected over the entire area of the Shidzumi Dam Reservoir in the middle reach of the river. During the spawning season in November 2019 and 2020, ayu larva eDNA was detected along approximately 13 km upstream flowing into the dam reservoir. These results first verify the landlocked form migrating between the dam reservoir and its upstream, since the dam blocks downstream migration. Ayu larva eDNA was also detected along approximately 45 km downstream of the dam to river mouth during the spawning season in 2019 and 2020. This result indicates the amphidromous form widely spread in the middle and lower reaches of the river. In addition, our data demonstrate successful reproduction of the both forms of ayu for 2 consecutive years in the Kando River.

Keywords: Plecoglossus altivelis altivelis, longitudinal distribution, amphidromous form, landlocked form, environmental DNA

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 1, с. 84–95

ВОДНАЯ ТОКСИКОЛОГИЯ

УДК 556.555.6-026.86:591.2

ТОКСИЧНОСТЬ ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА ПО МНОГОЛЕТНИМ ДАННЫМ БИОТЕСТИРОВАНИЯ. СООБЩЕНИЕ 2. ТЕРАТОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

© 2022 г. И. И. Томилина[a], *, Л. П. Гребенюк[a], Р. А. Ложкина[a]

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

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

Поступила в редакцию 17.11.2020 г.
После доработки 19.05.2021 г.
Принята к публикации 22.06.2021 г.

Экспериментально подтверждено тератогенное воздействие донных отложений Рыбинского водохранилища на структуру ротового аппарата личинок *Chironomus riparius*, вызывающее возникновение патоморфологических изменений. В среднем за весь период наблюдений по плесам доля личинок хирономид с патоморфологическими нарушениями достигала для Моложского плеса 29.4, Центрального – 24.6, Волжского – 24.0, Шекснинского – 26.2, в контроле – 6.7%. Изменения регистрировали у всех структур ротового аппарата личинок хирономид. Количество деформаций ротового аппарата личинок хирономид может отражать уровень загрязнения донных отложений и служить достоверным биомаркером при проведении мониторинга экологического состояния пресноводных экосистем.

Ключевые слова: донные отложения, хирономиды, морфологические деформации ротовых структур, загрязнение

DOI: 10.31857/S0320965222010132

ВВЕДЕНИЕ

Биотестирование представляет собой комплекс различных подходов для оценки состояния разных организмов, находящихся под воздействием комплекса естественных и антропогенных факторов. Фундаментальным показателем их состояния служит эффективность физиологических процессов, обеспечивающих нормальное развитие организма. Основным тестируемым параметром при установлении токсичности природных сред (воды, водной вытяжки, нативных донных отложений) по-прежнему остается выживаемость организмов, хотя подобные тесты часто позволяют лишь предположить токсичность исследуемых проб. Более перспективным в качестве показателя представляется использование физиологических, а тем более морфологических отклонений от нормы, поскольку этому предшествуют стойкие и долговременные биохимические процессы, которые приводят к изменению физиологического состояния тест-организма, ухудшения качества его потомства или гибели.

Комары-звонцы (Diptera, Chironomidae) – массовые и повсеместно распространенные в природе двукрылые насекомые, которые широко используются в качестве биоиндикаторов и тест-организмов в экотоксикологических исследованиях (Зинченко, 2005; Di Veroli et al., 2012; Corbi et al., 2019). В настоящее время опубликовано большое количество работ по исследованию тератогенного эффекта при воздействии различных токсикантов на хирономид в полевых и лабораторных условиях (Meregalli et al., 2000; Martinez et al., 2003; Di Veroli et al., 2014). Патоморфологические изменения структур ротового аппарата личинок хирономид возникают в условиях загрязнения среды обитания тяжелыми металлами и токсическими органическими соединениями (Bhattacharyay et al., 2006; MacDonald, Taylor, 2006; Al-Shami et al., 2010; Deliberalli et al., 2018). В водоемах, загрязненных Zn, Cu, Ni, Cr, As, Mo, Co, у личинок хирономид

Сокращения: ДО – донные отложения; ЗВ – загрязняющие вещества; ПХБ – полихлорированные бефинилы; 3-ХБ, 4-ХБ – низкохлорированные и 5-ХБ, 6-ХБ – высокохлорированные конгенеры ПХБ; РЗЭ – редкоземельные элементы; СОЗ – стойкие органические загрязняющие вещества; ISAD – индекс тяжести антеннальной деформации (Index of Severity of Antennal Deformation); ISMMD – индекс тяжести сильнохитинизированных структур (Index of Severity of Mandibular and Mentum Deformations).

рода *Chironomus* встречались тяжелые деформации зубцов ментума и мандибул (Janssens de Bisthoven et al., 1998), в загрязненных ртутью – деформации антенн (Di Veroli et al., 2014).

Экспериментально доказано, что ЗВ органической природы – хлорорганические пестициды (Madden et al., 1992), сырая нефть (Cushman, 1984), ксилол (Janssens de Bisthoven et al., 1997), мевинфос (Гребенюк, Томилина, 2006) – оказывают тератогенное действие на личинок хирономид. Обнаружена связь между дефектами антенн и концентрацией дихлордифенилдихлорэтана (Hamillton, Saether, 1971).

Возникновение и тяжесть мальформаций структур ротового аппарата личинок хирономид можно использовать для оценки воздействия ЗВ на пресноводные экосистемы. Водоем считается чистым, если доля личинок хирономид с аномалиями изменяется от 3–5 (Warwick, 1985) до 8–10% (Wiederholm, 1984). В популяции *Chironomus riparius* Meigen, 1804 при разведении в лабораторной культуре, доля деформированных личинок выше, чем в природных популяциях, и может достигать 10–14% (Гребенюк, Томилина, 2006).

Цель работы – изучить связь токсичности донных отложений Рыбинского водохранилища с возникновением морфологических деформаций структур ротового аппарата личинок хирономид.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили на личинках комара-звонца *Ch. riparius* Meigen, 1804, культивируемых в лаборатории на незагрязненном грунте (фоновым контролем служили ДО устья р. Сутка, притока Рыбинского водохранилища) и отстоянной артезианской воде. Личинок хирономид первой стадии на следующие сутки после вылупления в количестве 30 шт. помещали индивидуально в чашки Петри с ДО (Ingersoll, Nelson, 1990). Продолжительность эксперимента ~20 сут (до достижения 80% личинок стадии IV возраста). Животных в ходе опытов кормили суспензией кормовых дрожжей из расчета 0.25 мг/личинку, корм добавляли в ДО по мере выедания.

Исследовали три группы структур ротового аппарата: сильнохитинизированные (ментум, мандибулы), комплекс верхней губы (премандибулы, эпифарингс, верхнегубной гребень) и антенны (Warwick, 1985). Деформированными считали те части ротового аппарата, в которых обнаруживали любую морфологическую аномалию. Механические повреждения в результате абразии и слома деформациями не считали (Saether, 1980). Изучение проводили на постоянных препаратах головных капсул, изготовленных по общепринятой методике с использованием жидкости Фора–Берлезе (Шилова, 1976). Препараты просматривали под микроскопом “МБИ-3” (×200, ×280, ×400) и фотографировали на цифровом микроскопе “KEYENCE VHX-1000”, объектив VH-Z250R. Рассчитывали относительную численность личинок с деформациями, долю личинок с деформациями отдельных структур ротового аппарата, индексы ISAD (Warwick, 1985) и ISMMD (Warwick, 1991; Гребенюк, Томилина, 2014). Значения этих индексов у контрольных личинок находятся в пределах $0.25 \leq ISAD \leq 0.55$ и $0.03 \leq ISMMD \leq 0.20$ (Гребенюк, Томилина, 2014).

Для сравнения доли деформированных личинок в природных популяциях и при биотестировании ДО в лабораторных условиях на некоторых станциях однократно отбирали пробы бентоса, из которых извлекали личинок *Ch. plumosus* Linnaeus, 1758 и проводили биотестирование этих же проб с использованием личинок *Ch. riparius*.

Общее количество исследованных личинок *Ch. riparius* 2200 экз. (Волжский плес – 133, Главный – 1408, Шекснинский – 545, Моложский – 144), *Ch. plumosus* – 154 (Волжский плес – 16, Главный – 105, Шекснинский – 33).

Данные представляли в виде средних значений и их ошибок ($x \pm SE$). Статистическую значимость различий оценивали методом дисперсионного анализа (ANOVA, LSD-тест) при $p = 0.05$ (Sokal, Rohlf, 1995). Если значения параметров не имели нормального распределения (Shapiro–Wilktest), использовали непараметрический коэффициент Спирмена (r_s, $p < 0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

При биотестировании ДО Рыбинского водохранилища доля личинок хирономид с патоморфологическими изменениями структур ротового аппарата за период наблюдений в среднем достигала 27.8%, что значительно выше установленных контрольных (табл. 1) и фоновых значений, указанных в работе (Warwick, 1985). Максимальная доля личинок с мальформациями отмечена при биотестировании ДО Моложского плеса (представленных одной станцией Противье), отобранных в 2008 г. – 52.5 ± 9.6, в остальные годы – 20.5–23.8%. Достоверных различий среднего количества личинок с деформациями между годами и плесами не зарегистрировано. В среднем доля личинок хирономид с патоморфологическими нарушениями по плесам за весь период наблюдений была: для Моложского плеса – 29.4 (без учета данных 2008 г. – 21.7), Центрального – 24.6, Волжского – 24.0, Шекснинского – 26.2 (контроль – 6.7%).

Изменения регистрировали для всех структур ротового аппарата личинок хирономид. Большая часть деформаций приходилась на антенны (29.6–71.1%) (табл. 1). Аномальные отклонения в

Таблица 1. Средние значения морфологических показателей личинок *Chironomus riparius* при биотестировании донных отложений Рыбинского водохранилища за период 2006–2013 гг.

Плес (число станций)	Доля личинок с деформациями общего числа личинок, %	Доля деформированных структур общего количества деформаций, %			Доля личинок IV возраста общего числа личинок, %
		ментум, мандибулы	комплекс верхней губы	антенны	
		2006 г.			
Центральный (3)	15.9 ± 3.7	28.3 ± 10.8	20.2 ± 5.7	29.6 ± 14.8	–
Шекснинский (3)	**30.6 ± 5.6**	40.6 ± 3.5	18.4 ± 6.4	41.1 ± 3.5	–
Контроль	6.6 ± 0.1	10.6 ± 0.6	20.6 ± 9.3	68.9 ± 8.9	–
		2008 г.			
Моложский (1)	**52.5 ± 9.6**	**12.2 ± 8.6**	**20.3 ± 1.5**	**67.5 ± 7.1**	100 ± 0
Центральный (11)	**37.45 ± 2.39**	4.8 ± 1.05	25.3 ± 1.62	**71.1 ± 1.6**	99.2 ± 0.40
Волжский (2)	**33.9 ± 9.2**	1.3 ± 1.25	26.75 ± 2.15	**69.4 ± 1.7**	100 ± 0
Шекснинский (4)	**32.28 ± 2.81**	5.9 ± 0.42	28.25 ± 3.16	**65.9 ± 3.5**	94.5 ± 2.27
Контроль	8.3 ± 0.9	7.0 ± 2.5	51.0 ± 8.1	42.0 ± 5.6	100 ± 0
		2010 г.			
Моложский (1)	20.5 ± 12.8	3.2 ± 3.2	40.2 ± 1.2	56.7 ± 2.0	100 ± 0
Центральный (7)	**23.2 ± 1.5**	7.3 ± 1.1	37.7 ± 1.6	55.0 ± 1.1	98.6 ± 1.56
Волжский (3)	20.7 ± 8.8	9.3 ± 9.3	43.6 ± 8.0	47.2 ± 4.1	100 ± 0
Шекснинский (5)	**28.6 ± 3.5**	10.1 ± 2.9	**34.7 ± 0.8**	55.2 ± 3.1	86.8 ± 6.20
Контроль	4.8 ± 4.8	3.0 ± 3.0	48.4 ± 4.6	48.8 ± 7.6	100 ± 0
		2012 г.			
Моложский (1)	20.8 ± 7.8	10.0 ± 3.2	**41.5 ± 0.6**	**48.5 ± 3.8**	100 ± 0
Центральный (7)	**20.2 ± 2.8**	7.6 ± 1.2	36.1 ± 1.7	**56.3 ± 1.5**	99.5 ± 0.37
Волжский (1)	17.5 ± 1.4	11.0 ± 1.0	**41.0 ± 1.0**	**48.0 ± 2.0**	100 ± 0
Шекснинский (2)	15.8 ± 1.7	6.6 ± 1.5	**41.3 ± 1.1**	**52.2 ± 2.5**	100 ± 0
Контроль	7.0 ± 0.7	2.7 ± 2.7	19.7 ± 3.9	77.8 ± 1.3	100 ± 0
		2013 г.			
Моложский (2)	23.8 ± 4.3	14.9 ± 5.2	26.8 ± 5.1	**58.5 ± 0.1**	96.9 ± 1.01
Центральный (4)	**26.4 ± 1.3**	13.4 ± 2.2	28.8 ± 2.7	**57.9 ± 1.0**	95.9 ± 1.79
Шекснинский (3)	23.9 ± 7.3	9.8 ± 1.9	29.3 ± 3.2	**60.9 ± 3.5**	97.5 ± 0.15
Контроль	6.7 ± 1.7	7.8 ± 2.2	13.8 ± 3.0	78.9 ± 1.1	100 ± 0

Примечание. Выделены достоверные различия (при $p = 0.05$), "–" – данные отсутствуют.

строении жестких структур, мандибул и ментума, встречались постоянно за весь период наблюдений, хотя и не достигали высокого количественного уровня (3.2–14.9%). Исключение составили исследования 2006 г., когда мальформации ментума и мандибул при биотестировании ДО Центрального плеса достигали 28.3, Шекснинского – 40.6% (табл. 1). В ряде случаев относительная численность личинок с деформациями сильнохитинизированных структур равнялась или превышала таковую с деформациями антенн. Патоморфологические нарушения в строении структур комплекса верхней губы варьировали от 18.4 до 41.5% (табл. 1).

Доля личинок хирономид, достигших IV возраста за время эксперимента, достоверно не отличалась от контрольных значений, хотя в отдельных случаях была <100% (табл. 1).

Значения ISAD для всех плесов в 2008 и 2010 гг. достоверно превышали в 3–8 раз таковые в контроле, не различаясь между собой (рис. 1а). Максимальное значение 4.8 ± 0.1 зафиксировано для Моложского плеса в 2008 г., в контроле – 0.6 ± 0.1. Начиная с 2008 г., наблюдается тенденция снижения ISAD для всех плесов, за исключением Шекснинского.

Величины ISMMD, биологического показателя загрязнения ДО органическими веществами, для Шекснинского плеса в 2006 и 2010, Моложского в 2008 и Центрального в 2013 гг. достоверно превышали в 6.5–8 раз таковые контрольных значений (рис. 1б).

При анализе патоморфологических отклонений в строении ментума зафиксированы все типы деформаций: срединные (аномалии в строении срединного трехраздельного зубца), латеральные (уродливые боковые зубцы), смешанные (в той

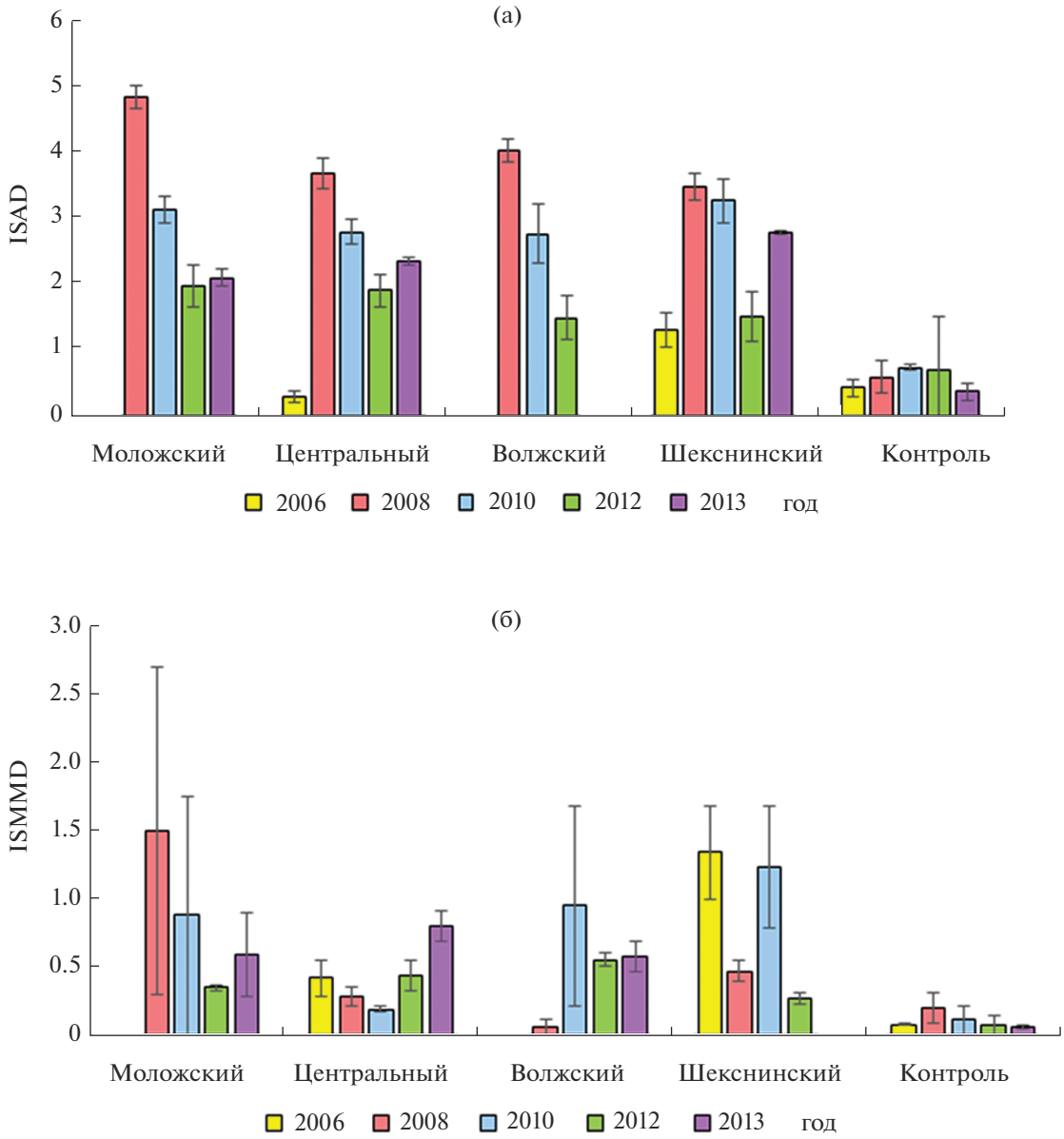

Рис. 1. Долговременные изменения ISAD (а) и ISMMD (б) *Chironomus riparius* в различных плесах Рыбинского водохранилища.

или иной степени деформированы срединный и латеральные зубцы) (рис. 2). Среди латеральных деформаций отмечены раздвоенный первый латеральный зубец (рис. 2в), дополнительный зубчик между четвертым и пятым латеральными зубцами (рис. 2д). Среди смешанных деформаций наблюдали число латеральных зубцов меньше обычного: отсутствовал первый латеральный слева и дополнительный зубец основного, имелась выемка с депигментированным основанием (рис. 2г). Неоднократно отмечали глубокую выемку между дополнительным и первым латеральным зубцами (рис. 2б).

Уродства мандибулы представлены большим разнообразием (рис. 3): увеличение (рис. 3б) или уменьшение числа зубцов (рис. 3в, 3г, 3е), частичная их депигментация, выемка на месте редуцированного зубца (рис. 3в, 3е), искривление дорсальной части от незначительного до очень сильного (рис. 3д).

Деформации комплекса верхней губы представлены отклонениями в строении его элементов: сокращение, увеличение или частичное слияние зубцов эпифарингса, аномальные формы многочисленных щетинок, составляющих вооружение верхней губы. Многочисленные морфологические отклонения отмечены и в строении ан-

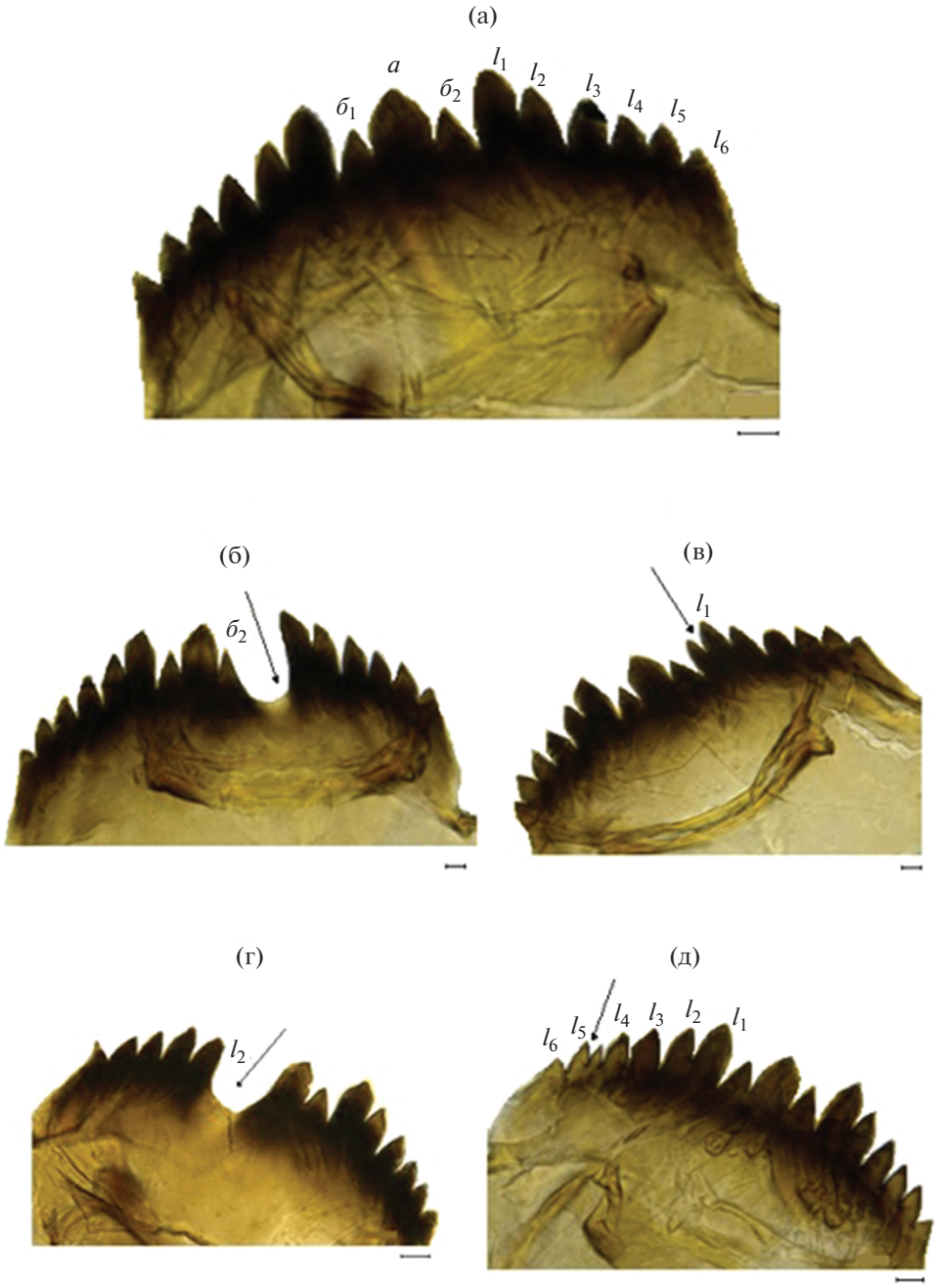

Рис. 2. Ментум личинок *Chironomus riparius*: а – нормальное строение, б–д – деформации ментума: *а* – основной зубец срединного трехзубчатого зубца, $б_1$, $б_2$ – добавочные; l_1–l_6 – латеральные (боковые) зубцы. Масштаб 1 мкм. Здесь и на рис. 3, рис. 4 стрелками указаны выявленные нарушения.

тенн. На участке между II и III члениками, где расположен комплекс чувствительных сенсилл, чаще всего наблюдали их смещение, изменение формы, увеличение или уменьшение в размерах. Сами членики антенны были подвержены разнообразным изменениям.

Виды деформаций, встречаемые при биотестировании ДО Рыбинского водохранилища на *Ch. riparius*, отмечены и у личинок *Ch. plumosus* из природных популяций в местах отбора проб. Относительная численность личинок *Ch. plumosus* с деформациями колебалась от 30 до 67% (в среднем 57.5%) (табл. 2) и была выше таковой *Ch. riparius,* зарегистрированной при биотестировании ДО на этих же станциях. Доля личинок с деформациями сильнохитинизированных структур *Ch. plumosus* в 5.4 раза превышала таковую у *Ch. riparius.* Значения ISAD были выше для *Ch. riparius*,

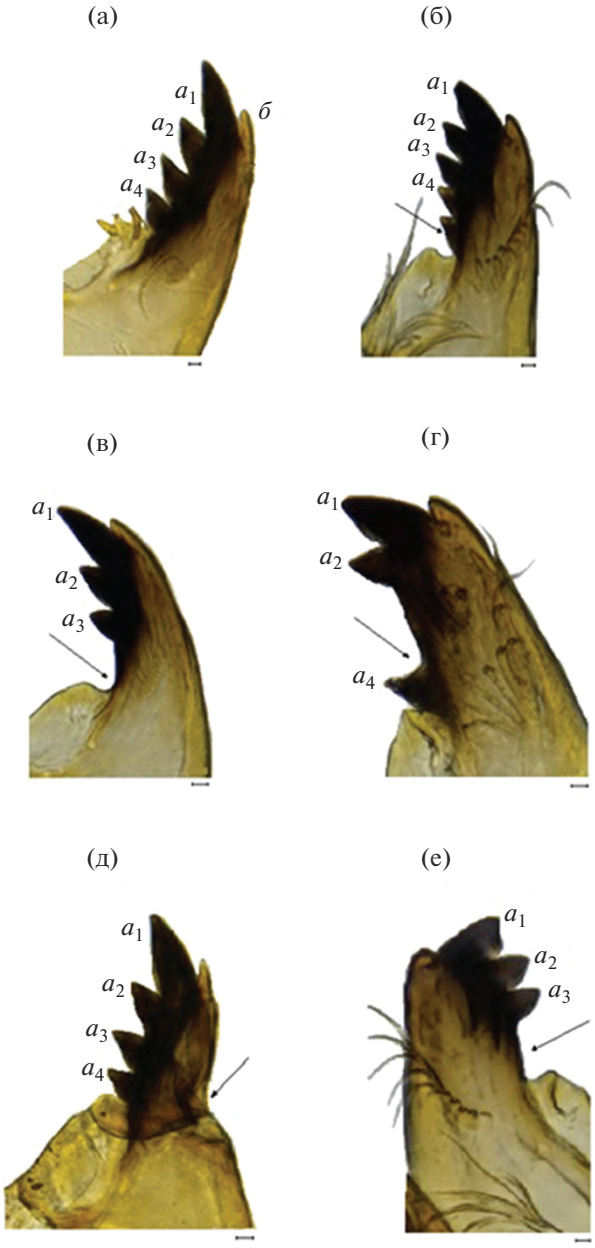

Рис. 3. Мандибулы личинок *Chironomus riparius*: а – нормальное строение, б–е – деформированные мандибулы; a_1–a_4 – нижние (наружные) пигментированные зубцы, *б* – верхние (внутренние) непигментированные зубцы.

за исключением станции Мякса Шеснинского плеса, ISMMD – *Ch. plumosus* (в среднем в 1.7 раза) (табл. 2).

У личинок *Ch. plumosus* представлены все типы деформаций ментума: срединные (аномалии в строении срединного трехраздельного зубца) (рис. 4а), латеральные (уродливые боковые зубцы), смешанные (в той или иной степени деформированы срединный и латеральные зубцы). Имело место и раздвоение основного зубца (рис. 4б). Наиболее часто встречаемые отклонения в строении мандибул – это прогиб дорсальной части мандибулы.

Неоднократно отмечены случаи аномального строения двух жестких структур одновременно у одной личинки (рис. 4в).

Кроме морфологических деформаций обнаружены и другие нарушения нормальной структуры головной капсулы личинок *Ch. riparius* и *Ch. plumosus* – нарушения пигментации.

Результаты корреляционного анализа показали, что повышение концентрации в ДО Cr, Ni, Cu, Zn, Pb, Mo и Cd влияли на возникновение мальформаций структур ротового аппарата личинок хирономид (табл. 3). Количество деформированных сильнохитинизированных структур (ментума и мандибул) зависело от присутствия в ДО низкохлорированных (3-ХБ, 4-ХБ) и высокохлорированнных (5-ХБ, 6-ХБ) конгенеров ПХБ. Отмечено, что содержание РЗЭ в ДО влияло на прохождение метаморфоза личинками хирономид, т.е. доля личинок, достигших IV возраста, зависела от концентрации РЗЭ в ДО (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Морфологические деформации структур ротового аппарата, особенно ментума, личинок сем. Chironomidae считаются индикаторами раннего предупреждения ухудшения состояния ДО (Janssens de Bisthoven, 1992; Ochieng et al., 2008). Оценка фонового уровня деформаций сложный процесс и трудно установить градацию между “легким” и “тяжелым (серьезным)” токсическим эффектом. Для анализа уровня загрязнения проб разработаны пороговые значения количества деформаций (от общего количества обследованных личинок): критерий 1 – >8%, критерий 2 – >16%, критерий 3 – >32%, соответствующие хорошему, удовлетворительному и неблагополучному состоянию популяции хирономид (Deckere et al., 2000). Согласно этим критериям пробы ДО, отобранные в 2008 г. на всех плесах, следует отнести к сильнозагрязненным (табл. 1). В остальные даты наблюдений исследованные ДО по количеству морфологических деформаций структур ротового аппарата личинок хирономид относились к относительно загрязненным.

Частота встречаемости деформаций антенн, как правило, выше, чем ментума и мандибул. В настоящем исследовании на деформированные антенны приходилось 29.6–71.1% общего числа деформаций, ментум и мандибулы – 1.3–40.6% (табл. 1). Возможно, такие сенсорные структуры, как антенны, начиная с определенных концентраций токсических веществ, перестают на них реагировать, и деформации начинают проявляться на более жестких морфологических структурах (Bhattacharyay et al., 2006; Vermeulen et al., 2000).

Таблица 2. Относительная численность личинок рода *Chironomus* с деформациями в природных и экспериментальных популяциях (2008 г.)

Станция	Природная популяция (*Ch. plumosus*) $n = 154$				Экспериментальная популяция (*Ch. riparius*) $n = 292$			
	доля личинок с деформациями общего числа личинок, %	доля личинок с деформациями сильнохитинизированных структур (ментум, мандибулы) общего числа личинок с деформациями, %	ISAD	ISMMD	доля личинок с деформациями общего числа личинок, %	доля личинок с деформациями сильнохитинизированных структур (ментум, мандибулы) общего числа личинок с деформациями, %	ISAD	ISMMD
Центральный плес								
Волково	41.3	57.1	2.02	0.78	37.7 ± 10.7	15.4 ± 5.4	3.38 ± 0.2	0.21 ± 0.2
Милюшино	66.7	100.0	2.00	2.67	37.0 ± 4.9	5.5 ± 5.5	3.93 ± 0.1	0.04 ± 0.04
Устье р. Согожа	57.1	31.3	2.93	0.93	41.1 ± 1.8	42.1 ± 11.3	3.04 ± 0.6	0.80 ± 0.2
Ягорба	55.6	60.0	3.03	2.44	41.3 ± 4.3	11.7 ± 1.7	3.02 ± 0.9	0.27 ± 0.0
Брейтово	61.1	45.5	2.28	1.22	40.4 ± 16.0	19.2 ± 8.1	3.51 ± 1.2	0.34 ± 0.3
Молога	30.0	33.3	2.86	0.40	49.3 ± 2.4	6.3 ± 6.3	4.64 ± 0.2	0.24 ± 0.2
Среднее	52.0 ± 5.6	54.5 ± 10.3	2.5 ± 0.2	1.4 ± 0.4	41.1 ± 1.8	16.7 ± 5.5	3.6 ± 0.3	0.3 ± 0.1
Волжский плес								
Шумаровские о-ва	66.7	100.0	3.17	1.33	24.7 ± 1.6	0	3.35 ± 0.2	0
Шекснинский плес								
Мякса	53.8	57.1	4.38	2.46	29.5 ± 5.2	22.2 ± 0	3.06 ± 0.3	0.24 ± 0.09

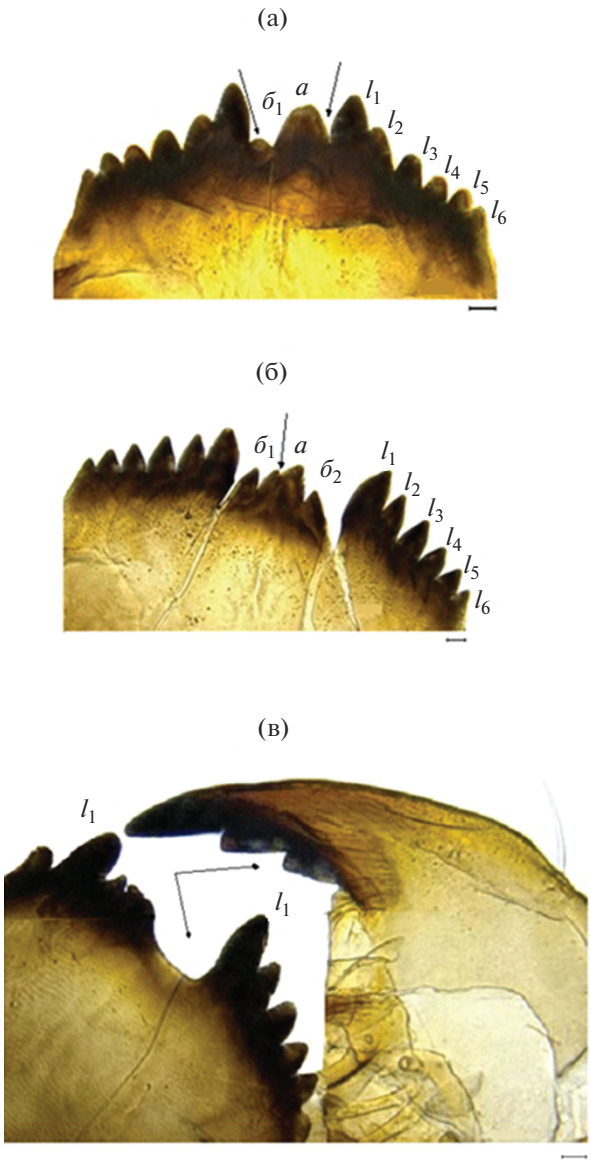

Рис. 4. Деформированные ментум и мандибулы личинок *Chironomus plumosus*: а, б – деформации ментума, в – аномальное строение ментума и мандибул у одной личинки: *а* – основной зубец срединного трехзубчатого зубца, $б_1$, $б_2$ – добавочные; l_1–l_6 – латеральные (боковые) зубцы.

При высоких концентрациях токсикантов число деформированных антенн не увеличивается, а число деформаций ментума и мандибул – возрастает (Odume et al., 2012).

Преобладание деформированных антенн в общем количестве аномальных структур ротового аппарата личинок и высокие значения ISAD, зарегистрированные нами, могут служить основанием для предположения, что тяжелые металлы влияют на наблюдаемый тератогенный эффект. Косвенное подтверждение этого – корреляционные зависимости доли деформированных личинок от содержания тяжелых металлов в ДО (табл. 3). Почти все металлы, с которыми установлены корреляционные связи (за исключением кадмия, его биологическая роль на настоящий момент неясна), активно участвуют в биологических процессах, входят в состав многих ферментов и в микроколичествах необходимы для организма. Однако в концентрациях, превышающих предельно-допустимые, они становятся биологически опасными. В экотоксикологическом отношении требуют внимания металлы, максимально загрязняющие водоемы ввиду значительного использования в производственной деятельности и опасные вследствие их биологической активности и токсических свойств. Ранее отмечено, что ДО водохранилища не отвечают стандартам, принятым в европейских странах. Зарегистрировано превышение нормативных концентраций по Cd, Cr, Cu, Ni, Pb и Zn. Максимальная кратность превышения отмечена для Cd – 5.8, Cu – 2.2, Cr – 1.94, Pb – 1.4 и Zn – 3.6 раз (Томилина и др., 2018).

Доля деформированных сильнохитинизированных структур зависела от содержания в ДО различных конгенеров ПХБ (табл. 3). Рыбинское водохранилище активно подвергается постоянному антропогенному химическому загрязнению стойкими органическими веществами за счет водного транспорта, диффузного склонового стока с прилегающих сельскохозяйственных территорий, поступления коммунально-промышленных сточных вод из находящихся на его побережье населенных пунктов и атмосферных выпадений (Chuiko et al., 2010). Наиболее высокие уровни загрязнения наблюдаются в Шекснинском плесе в черте г. Череповец, в остальной части водохранилища они находятся в фоновых количествах. Среди СОЗ количественно преобладают ПХБ (Чуйко, Подгорная, 2018). СОЗ аккумулируются в организмах гидробионтов в более высоких концентрациях, чем ионы тяжелых металлов, накоплению которых препятствуют различные адаптивные биохимические механизмы, переводящие их в неактивную форму (Canfield et al., 1999). Можно предположить, что и негативное действие СОЗ будет более сильным, что приводит к патоморфологическим изменениям “устойчивых” жестких структур ротового аппарата личинок. Подтверждением этому служит увеличение уродств ментума и мандибул при биотестировании грунтов природных водоемов, подвергающихся длительному действию индустриальных и сельскохозяйственных стоков, в настоящем исследовании и ранее (Томилина и др., 2011) и в экспериментах с дозированным внесением органических токсикантов (Гребенюк, Томилина, 2006). Зависимость индекса ISMMD (показателя, отражающего уровень воздействия органических загрязняющих веществ на личинок хирономид) от содержания конгенеров ПХБ подтверждает данное заключение. Органические ЗВ (хлор- и фосфорсодержащие) сильнее неорганических действуют на морфогенез животных, приводя к аномальным из-

Таблица 3. Корреляции между морфологическими параметрами *Chironomus riparius* и концентрациями химических элементов в донных отложениях Рыбинского водохранилища*

Параметр	Химический элемент (коэффициент корреляции по Спирмену при $p < 0.5$)
Доля личинок с деформациями, %	Cr (–0.485), Ni (–0.511), Cu (–0.566), Zn (–0.573), Sr (–0.557), Mo (–0.570), Cd (–0.563), Pb (–0.522)
Доля деформированных сильнохитинизированных структур (ментум, мандибулы) общего числа деформаций	3-ХБ (0.588), 4-ХБ (0.596), 5-ХБ (0.611), 6-ХБ (0.427), Ce (–0.403)
ISAD	Ge (–0.609)
ISMMD	3-ХБ (0.394), 4-ХБ (0.520), 5-ХБ (0.571), 6-ХБ (0.497), Ce (–0.394), U (–0.379)
Доля личинок IV возраста, %	Mn (0.537), Sm (0.388), Eu (0.396), Gd (0.380), Dy (0.406), Ho (0.387)

* По (Томилина и др., 2018; Чуйко и др., 2010).

менениям “устойчивых” сильнохитинизированных структур и вызывая необычные формы патоморфологических отклонений.

Присутствие РЗЭ в воде и ДО влияет на изменение биологических параметров гидробионтов: стимуляция и ингибирование роста тест-организмов, стабилизация и дестабилизация цитоскелета, изменение антиоксидантной активности, блокировка нервной передачи и т.д. (Баренбойм и др., 2014). Корреляционная связь изменения линейных размеров личинок хирономид от содержания РЗЭ в донных отложениях косвенно свидетельствует об этом (Томилина и др., 2021). Доказана связь хромосомных аберраций у *Allium cepa* L., 1753 и частота доминантных летальных мутаций (генных, хромосомных и геномных) у *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 при действии ДО, загрязненных РЗЭ (Соловых и др., 2012). Один из основных факторов, определяющих экологическую опасность РЗЭ – их биодоступность. Механизм поглощения лантана и некоторых других РЗЭ в биологических системах сходен с таковым для кальция, что может приводить к нарушению нормального течения процесса линьки гидробионтов (Das et al., 1988). Корреляционная связь доли личинок IV возраста от содержания РЗЭ в ДО может служить подтверждением этого (табл. 3).

При сравнении доли деформированных личинок в природных популяциях и при биотестировании ДО в лабораторных условиях установлено, что относительная численность личинок с деформациями в природных популяциях выше в 1.3–2.7 раз (табл. 2). Доля личинок с деформациями сильнохитинизированных структур *Chironomus plumosus* превышает таковую у *Ch. riparius* в 5.4 раза. Это можно объяснить несколькими причинами.

У популяций хирономид, длительно живущих в условиях антропогенного загрязнения, мальформации могут накапливаться. Выявлена связь между концентрацией кадмия и частотой возникновения аномалий структур ротового аппарата при его воздействии на яйца и личинок *Ch. riparius* на протяжении 7–10 поколений. При этом частота появления деформаций ментума возрастала в последних четырех поколениях и коррелировала с уровнем смертности личинок (Janssens de Bisthoven et al., 1992). В эксперименте отмечена более высокая частота встречаемости деформаций зубцов в седьмом–девятом поколениях личинок *Ch. riparius* при действии 9 мкг Cd/л (Janssens de Bisthoven et al., 2001).

Несмотря на то, что случаи возникновения деформаций среди родов подсемейства Chironomidae встречаются чаще, чем в других подсемействах (Bhattacharyay et al., 2006; Ochieng et al., 2008), сравнительные исследования по чувствительности различных видов хирономид к воздействию загрязняющих веществ немногочисленны. Показано, что токсичность может варьировать в зависимости от выбора тестируемых видов и характера загрязняющего вещества. Так, $LC_{50\text{-}48}$ кадмия для личинок *Ch. riparius* составила 2.62 мкг/л, для *Ch. tentans* Fabricius, 1805 – 9.34 мкг/л. При увеличении экспозиции до 240 ч значения выравнивались – 0.70 и 0.74 мкг/л соответственно (Watts, Pascoe, 2000). В сравнительных исследованиях по влиянию загрязненных нефтепродуктами ДО установлено, что наибольшую устойчивость к их действию проявили личинки *Ch. riparius*. По мере уменьшения чувствительности используемые в эксперименте виды хирономид располагались в следующем порядке: *Ch. plumosus* > *Ch. riparius* > *Ch. dorsalis* Meigen, 1818 (Томилина и др., 2003).

Тем не менее, патоморфологические отклонения в строении ротовых структур личинок этого рода тождественны. Личинки рода *Chironomus* имеют единый план строения и очень сходную морфологию. Все это дает основания экстраполировать полученные количественные показатели по деформациям жестких структур *Ch. riparius* на личинок всего рода.

Искусственно вызванные деформации чаще всего слабее и количество их меньше, чем в при-

родных популяциях из загрязненных мест (Janssens de Bisthoven et al., 1992). При этом высокий уровень смертности в большинстве экспериментов по индукции мальформаций показывает, что это нельзя объяснить снижением биодоступности ЗВ для тест-объектов (Назарова, 2002).

Важную роль в индукции деформаций может играть комбинация физических, химических и биологических параметров среды (Dickman et al., 1992). Возможно, факторы, непосредственно не связанные с загрязнением (тип донных отложений, хищничество, конкуренция за пищевой ресурс), также могут влиять на возникновение мальформаций (Bird et al., 2011). Отмечены высокие корреляции между случаями возникновения деформаций ментума и концентрациями растворенного кислорода и неорганического азота, электропроводностью и мутностью (Servia et al., 2000).

Время отбора проб также может влиять на общую картину частоты обнаружения деформаций. Если пробы отбирали после вылета хирономид, количественная оценка популяции может быть занижена. Оставшиеся особи могут представлять физиологически ослабленных членов популяции с замедленным метаморфозом, или тех, которые не способны его завершить (Назарова, 2002).

Механизм возникновения деформаций структур ротового аппарата личинок хирономид при загрязнении ДО изучен недостаточно. По некоторым данным, патоморфологические изменения структур, вероятно, являются следствием взаимодействия разрушающих эндокринную систему химических веществ, с гормонами, структурно связанными с эстрогеном, такими как экдизон. Экдизоны – гормоны, относящиеся к группе стероидов, стимулирующие линьку и метаморфоз членистоногих (He et al., 2010). Следовательно, “измененный” экдизон может влиять на процессы линьки в развитии личинок, и вызывать мальформации у хирономид (Vermeulen et al., 2000).

Тест-организмы подвергаются воздействию широкого спектра химических загрязнений в водной среде. Возможно, слишком упрощенно было бы приписывать влияние на возникновение мальформаций той или иной группе химических веществ, поскольку загрязняющие вещества находятся в природной среде не только в чистом состоянии, но и в побочных продуктах их деградации, синергетических и антагонистических процессов (Warwick, 1991). Тем не менее, морфологические деформации структур ротового аппарата личинок хирономид являются специфическим ответом на различные загрязняющие вещества и могут служить показателем для оценки степени тяжести и характера антропогенного воздействия.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экспериментально подтверждено тератогенное действие ДО Рыбинского водохранилища на возникновение патоморфологических изменений структур ротового аппарата личинок *Chironomus riparius*. Максимальная доля личинок с мальформациями отмечена при биотестировании ДО Моложского плеса, отобранных в 2008 г. – 52.5 ± 9.6%. В среднем доля личинок хирономид с патоморфологическими нарушениями по плесам за весь период наблюдений была для Моложского плеса – 29.4, Центрального – 24.6, Волжского – 24.0, Шекснинского – 26.2 (контроль – 6.7%).

Изменения регистрировали для всех структур ротового аппарата личинок хирономид. Большая часть деформаций приходилась на антенны (29.6–71.1%). Наиболее часто встречаемые отклонения в строении мандибул – это прогиб дорсальной части мандибулы, в строении ментума – срединные и латеральные деформации, в строении антенн – деформации в области “жгута” антенны (II–V члеников).

При невозможности измерить аналитическими методами содержание всех химических веществ, аккумулированных в ДО, количество деформаций ротового аппарата личинок хирономид может свидетельствовать о потенциальной опасности загрязнения ДО и тератогенного эффекта при проведении мониторинга экологического состояния пресноводных экосистем.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственных заданий № 121050500046-8 и 121051100109-1, при частичной поддержке Программы РАН “Биоразнообразие природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга”.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баренбойм Г.М., Авандеева О.П., Коркина Д.А. 2014. Редкоземельные элементы в водных объектах (Экологические аспекты) // Вода: химия и экология. № 5. С. 42.

Гребенюк Л.П., Томилина И.И. 2006. Изменение физиологических и морфологических показателей личинок *Chironomus riparius* Meigen (Diptera: Chironomidae) при действии токсических веществ различной природы // Биол. внутр. вод. № 3. С. 81. https://doi.org/10.7868/S0320965214030097

Гребенюк Л.П., Томилина И.И. 2014. Морфологические деформации сильнохитинизированных структур ротового аппарата личинок рода Chironomus (Diptera, Chironomidae) как показатель органического загрязнения пресных водоемов // Биол. внутр. вод. № 3. С. 79.

Зинченко Т.Д. 2005. Биоиндикация как поиск информативных компонентов водных экосистем (на примере хирономид – Diptera, Chironomidae) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 3. С. 338.

Назарова Л.Б. 2002. Морфологические деформации комаров-звонцов Diptera, Chironomidae в связи с загрязнением водоемов // Успехи соврем. биол. Т. 122. № 5. С. 516–523.

Соловых Г.Н., Голинская Л.В., Кануникова Е.А. 2012. Редкоземельные металлы как один из факторов мутагенности // Гигиена и санитария. № 3. С. 23.

Томилина И.И., Гребенюк Л.П., Чуйко Г.М. 2011. Токсикологическая и тератогенная оценка донных отложений Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод. № 3. С. 78.

Томилина И.И., Гапеева М.В., Ложкина Р.А. 2018. Экотоксикологическая оценка качества воды и донных отложений // Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. Москва: РАН. С. 371. https://doi.org/10.31857/S9785907036185000001

Томилина И.И., Ложкина Р.А., Гапеева М.В. 2021. Токсичность донных отложений Рыбинского водохранилища по многолетним данным биотестирования. Сообщение 1. Токсикологические исследования // Биол. внутр. вод. № 6. С. 640–650. https://doi.org/10.31857/S0320965221060188

Томилина И.И., Михайлова Л.В., Гребенюк Л.П. и др. 2003. Влияние нефтепродуктов на личинок комаров рода *Chironomus* (Diptera, Chironomidae) // Биол. внутр. вод. № 2. С. 100.

Шилова А.И. 1976. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Ленинград: Наука.

Чуйко Г.М., Подгорная В.А. 2018. Пространственное распределение органических загрязняющих веществ в экосистеме водохранилища (ретроспективный аналитический обзор) // Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. Москва: РАН. С. 357. https://doi.org/10.31857/S9785907036185000001

Чуйко Г.М., Законнов В.В., Морозов А.А. и др. 2010. Пространственное распределение и качественный состав полтхлорированных бифенилов (ПХБ) и хлорорганических пестицидов (ХОП) в донных отложениях и леще (*Abramis brama* L.) Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод. № 2. С. 98.

Al-Shami S., Rawi C.S., Nor S.A. et al. 2010. Morphological deformities in *Chironomus* spp. (Diptera: Chironomidae) larvae as a tool for impact assessment of anthropogenic and environmental stresses on three rivers in the Juru river system, Penang, Malaysia // Environmental Entomology. V. 39(1). P. 210. https://doi.org/10.1603/EN09109

Bird G.A., Rosentreter M.J., Schwartz W.J. 2011. Deformities in the menta of chironomid larvae from the experimental lakes area Ontario // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 52. P. 2290. https://doi.org/10.1139/f95-819

Bhattacharyay G., Sadhu A.M., Majumdar U. et al. 2006. Assessment of impact of heavy metals on the communities and morphological deformities of Chironomidae larvae in the River Damodar (India, West Bengal) // Supplementa and Acta Hydrobiologica. V. 8. P. 21.

Canfield T.J., Kemble N.E., Brumbaugh W.G. et al. 1994. Use of benthic in invertebrate community, structure and the sediment quality triad to evaluate metal–contaminated sediment in the upper Clark River, Montana // Environ. Toxicol. Chem. V. 13. № 12. P. 1999.

Corbi J.J., Bernegossi A.C., Moura L. et al. 2019. *Chironomus sancticaroli* (Diptera, Chironomidae) as a sensitive test species: Can we rely on its use after repeated generations, under laboratory conditions? // Bull. Environ. Contam. Toxicol. V. 103. P. 213. https://doi.org/0.1007/s00128-019-02644-8

Cushman R.M. 1984. Chironomid deformities as indicators of pollution from a synthetic, coal-derived oil // Freshwater Biol. V. 14. P. 179.

Das T., Sharma A., Talukder G. 1988. Effects of lanthanum in cellular systems // Biological Trace Element Research. V. 18(1). P. 201. https://doi.org/10.1007/BF02917504

Deckere E., Cooman W., Florus M., Devroede-Vander Linder M.P. 2000. Characterizing the sediments of Flemish watercourses: a manual produced by TRIAD. Brussels: AMINAL-Department Water.

Dickman M., Brindle I., Benson M. 1992. Evidence of teratogens in sediments of the Niagara River Watershed as reflected by chironomid (Diptera: Chironomidae) deformities // J. Great Lakes Res. V. 18. P. 467.

Deliberalli W., Cansan R.L., Pereira A.A.M. et al. 2018. The effects of heavy metals on the incidence of morphological deformities in Chironomidae (Diptera) // Zoologia. V. 35. P. 1. https://doi.org/10.3897/zoologia.35.e12947

Di Veroli A., Goretti E., Leon Paumen M. et al. 2012. Mouthpart deformities in *Chironomus riparius* larvae exposed to toxicants // Environ. Pollut. V. 166. P. 212.

Di Veroli A., Santoro F., Pallottini M. et al. 2014. Deformities of Chironomid larvae and heavy metal pollution: From laboratory to field studies // Chemosphere. V. 11. № 2. P. 9. https://doi.org/. 2014.03.053 https://doi.org/10.1016/j.chemosphere

Janssens de Bisthoven L., Huysmans C., Goemans G. et al. 1997. Field and experimental morphological response of Chironomus larvae to xylene and toluene // Neth. J. Zool. V. 47. P. 227.

Janssens de Bisthoven L., Postma J.F., Parren P. et al. 1998. Relations between heavy metals in aquatic sediments and in *Chironomus* larvae of Belgian lowland rivers and their morphological deformities // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 55. P. 688. https://doi.org/10.1139/f97-265

Janssens de Bisthoven L.G., Timmermans K.R., Ollevier F. 1992. The concentration of cadmium, lead, copper and zinc in *Chironomus* gr. *thummi* larvae (Diptera, Chironomidae) with deformed versus normal menta // Hydrobiologia. V. 239. P. 141. https://doi.org/10.1007/BF00007671

Janssens de Bisthoven L.G., Postma J.F., Vermeulen A. et al. 2001. Morphological deformities in *Chironomus riparius* Meigen larvae after exposure to cadmium over several generations // Water, Air, and Soil Pollution. V. 129. P. 167.

Ingersoll C.G., Nelson M.K. 1990. Testing sediment toxicity with *Hyalella azteca* (Amphipoda) and *Chironomus riparius* (Diptera) // Aquat. Toxicol. and Risk Assessment. Philadelphia: Amer. Soc. Test. and Mater. V. 13. P. 93. https://doi.org/10.1520/STP20101S

Hamillton A.C., Saether O.A. 1971. The occurrence of characteristic deformities in chironomid larvae of several Canadian lakes // Can. Entomol. V. 103. P. 363.

https://doi.org/10.4039/Ent103363-3

He H., Xi G., Lu X. 2010. Molecular cloning, characterization, and expression analysis of an ecdysone receptorhomolog in *Teleogryllus emma* (Orthoptera: Gryllidae) // J. Insect Sci. V. 10(188). P. 1. https://doi.org/10.1673/031.010.18801

Madden C.P., Suter P.J., Nicolson B.C., Austin A.D. 1992. Deformities in chironomid larvae as indicators of pollution (pesticide) stress // Neth. J. Aquat. Ecol. V. 26. № 2–4. P. 551. https://doi.org/10.1007/BF02255289

Martinez E.A., Moore B., Schaumloffel J., Dasgupta N. 2003. Morphological abnormalities in *Chironomus tentans* exposed to cadmium and copper spiked sediments // Ecotoxicol. Environ. Safety. V. 55. P. 204.

https://doi.org/10.1016/S0147-6513(02)00136-7

Meregalli G., Vermeulen A.C., Ollevier F. 2000. The Use of Chironomid Deformation in an *in situ* Test for Sediment Toxicity // Ecotoxicol. Environ. Safety. V. 47. P. 231. https://doi.org/10.1006/eesa.2000.1981

MacDonald E.E., Taylor B.R. 2006. Incidence of mentum deformities in midge larvae (Diptera: Chironomidae) from Northern Nova Scotia, Canada // Hydrobiologia. V. 563. P. 277. https://doi.org/10.1007/s10750-006-0012-8

Ochieng H., de Ruyter van Steveninck E.D., Wanda F.M. 2008. Mouthpart deformities in Chironomidae (Diptera) as indicators of heavy metal pollution in northern Lake Victoria, Uganda // Afr. J. Aquat. Sci. № 33(2). P. 135. https://doi.org/10.2989/AJAS.2008.33.2.4.501

Odume O.N., Muller W.J., Palmer C.G., Arimoro F.O. 2012. Mentum deformities in Chironomidae communities as indicators of anthropogenic impacts in Swartkops River // Physics and Chemistry of the Earth. V. 50–52. P. 140.

https://doi.org/10.1016/j.pce.2012.08.005

Saether O.A. 1980. Glossary of chironomid morphology terminology (Diptera: Chironomidae) // Entomol. Scand. Suppl. № 14. P. 1.

Servia M., Coba F., Gonzalez M.A. 2000. Seasonal and inter annual variation in the frequency and severity of deformities in larvae of *Chironomus riparius* (Meigen, 1804) and *Prodiamesa olivacea* (Meigen, 1818) (Diptera, Chironomidae) collected in polluted site // Environ. Monit. Assess. V. 64. № 3. P. 617.

https://doi.org/10.1023/A:1006333808107

Sokal R.R., Rohlf F.J. 1995. Biometry. The principals and practice of statistics in biological research. New York: W.H. Freeman and Co.

Vermeulen A.C., Liberloo G., Dumont P. et al. 2000. Exposure of *Chironomus riparius* larvae (Diptera) to lead, mercury and beta-sitosterol: effects on mouthpart deformation and moulting // Chemosphere. V. 41. P. 1581.

https://doi.org/10.1016/S0045-6535(00)00033-3

Warwick W.F. 1985. Morphological abnormalities in Chironomidae (Diptera) larvae as measures of toxic stress in freshwater ecosystems: indexing antennal deformities in *Chironomus meigen* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 42. P. 1881. https://doi.org/10.1139/f85-236

Warwick W.F. 1991. Indexing deformities in ligula and antennae of Procladius larvae (Diptera: Chironomidae): application to contaminant stressed environments // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 48. P. 1151. https://doi.org/10.1139/f91-139

Watts M.M., Pascoe D.A. 2000. Comparative Study of *Chironomus riparius* Meigen and *Chironomus tentans* Fabricius (Diptera: Chironomidae) in Aquatic Toxicity Tests // Arch. Environ. Contam. Toxicol. V. 39. P. 299. https://doi.org/10.1007/s002440010108

Wiederholm T. 1984. Incidence of deformed chironomid larvae (Diptera: Chironomidae) in Swedish lakes // Hydrobiologia. V. 109. P. 243. https://doi.org/10.1007/BF00007742

Toxicity of Bottom Sediments of the Rybinsk Reservoir according to Long-Term Biotesting Data. Part 2. Teratological Studies

I. I. Tomilina[1], *, L. P. Grebenyuk[1], and R. A. Lozhkina[1]

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

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

The teratogenic effect of bottom sediments of the Rybinsk reservoir on the occurrence of pathomorphological changes of the mouthpart structures of *Chironomus riparius* larvae has been experimentally confirmed. On average, the proportion of chironomid larvae with pathomorphological deformities in the reaches for the entire observation period was: for the Molozhsky reach – 29.4, the Central – 24.6, the Volzhsky – 24.0, the Sheksninsky – 26.2 (control – 6.7%). Changes were recorded for all structures of the mouthpart of chironomid larvae. The number of deformations of the mouthpart of chironomid larvae may reflect the potential danger of contaminated sediments and serve as a good biomarker when monitoring the ecological state of freshwater ecosystems.

Keywords: bottom sediments, chironomids, morphological deformations of mouthpart structures, pollution

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 1, с. 96–100

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 595.324:576.81+504.054:54

Памяти Я.И. Старобогатова

ПОДТВЕРЖДЕНИЕ СУЖДЕНИЯ О ПОВЫШЕННОЙ УСТОЙЧИВОСТИ ПАЛЕОЛИМНИЧЕСКИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ К АНТРОПОГЕННОМУ ЗАГРЯЗНЕНИЮ ВОДЫ

© 2022 г.
А. В. Макрушин[a], *, Е. В. Кузьмин[a], Е. А. Соколова[a], А. С. Васильев[a], Э. В. Гарин[a]

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

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

Поступила в редакцию 29.06.2020 г.
После доработки 24.08.2021 г.
Принята к публикации 03.09.2021 г.

Проведено сравнение чувствительности к антропогенному загрязнению видов Cladocera (Crustacea) и сделана попытка объяснить различия их чувствительности. Исследовались пробы планктона, собранные в июне–августе 2010–2013 и 2019 гг. на шести станциях Рыбинского водохранилища. При сравнении доли пораженных токсикозом особей у самых ранних вселенцев из моря в континентальные воды палеолимнических видов рода *Daphnia* с таковой у позже вселившихся в континентальные воды мезолимнических видов *Leptodora kindti* и *Limnosida frontosa* (Cladocera (Crustacea)) было выявлено, что у мезолимнических видов она выше, чем у палеолимнических. Это подтвердило взгляды Я.И. Старобогатова о меньшей устойчивости мезолимнических беспозвоночных к антропогенному загрязнению воды, чем палеолимнических.

Ключевые слова: Cladocera, токсикозы, эволюция

DOI: 10.31857/S0320965222010077

Полученные авторами результаты можно объяснить, если принять точку зрения Я.И. Старобогатова (1970) – советского и российского зоолога, малаколога, профессора, доктора биологических наук, главного научного сотрудника Зоологического института РАН. Первичноводных беспозвоночных континентальных вод он делил по давности вселения их предков из моря в континентальные воды на нео-, мезо- и палеолимнические. Неолимнические беспозвоночные – недавние вселенцы и поэтому имеют близких морских родичей. Они еще мало приспособлены ко всему разнообразию условий жизни в континентальных водах, требовательны к содержанию в воде кислорода, не переносят резких колебаний температуры и поэтому населяют лишь крупные водоемы, режим которых относительно стабилен. Число видов в неолимнических родах мало, а ареалы их узкие. В мезолимнических родах число видов тоже невелико. Их предки вселились в континентальные воды раньше неолимнических, и поэтому у них приспособления к жизни в континентальных водах совершеннее, чем у неолимнических видов, а ареалы шире. Но и они населяют только крупные водоемы. Наиболее приспособлены ко всему разнообразию условий жизни в континентальных водах палеолимнические беспозвоночные, самые древние вселенцы. Их роды, в отличие от нео- и мезолимнических родов, часто содержат много видов, а семейства – много родов. Видовое их разнообразие – результат адаптивной радиации, произошедшей за долгое время жизни в континентальных водах. Близких морских родичей у них нет. Населяют они не только крупные водоемы, но и пруды, и лужи, а также осолоненные водоемы. Их ареалы широкие. Вселяясь из моря в континентальные воды, предки каждой группы становились сначала неолимническими, затем мезолимническими и потом палеолимническими. Палеолимнические беспозвоночные задолго до появления на Земле человека приобретали устойчивость к естественному загрязнению воды, т.е. к сапробности, к изменениям степени минерализованности воды, к насыщению ее гуминовыми и

фульвокислотами, к выделениям макрофитов и водорослей и к другим изменениям ее химического состава. Поэтому, по мнению Я.И. Старобогатова, которое он устно сообщил в беседе с первым автором этой статьи, они менее чувствительны к антропогенному загрязнению, чем нео- и мезолимнические беспозвоночные. Прав ли он был? Авторы попытались ответить на этот вопрос.

Проверка утверждения Я.И. Старобогатова проводилась на представителях трех родов Cladocera – *Leptodora, Daphnia* и *Limnosida*. Среди Cladocera, по Я.И. Старобогатову (1970), неолимнических видов нет. Haplopoda, Onychopoda и с некоторым сомнением Holopedidae он относил к мезолимническим видам, а Anomopoda и Sididae – к палеолимническим. Таким образом, по Я.И. Старобогатову, *Leptodora kindti* (Focke, 1844) (Haplopoda) – мезолимнический вид, род *Daphnia* (Anomopoda) и вид *Limnosida frontosa* Sars, 1862 (Sididae) – палеолимнические. Отнесение Я.И. Старобогатовым всех Sididae к палеолимническим группам встречает возражение. В этом семействе палеолимнический род лишь *Diaphanosoma*. В нем 30 видов, которые встречаются во всех типах континентальных водоемов (Коровчинский, 2004). Род *Penilia* (Sididae) не палеолимнический, а вторично-морской. Род *Limnosida* (Sididae) тоже не палеолимнический, а мезолимнический. Мезолимническим его следует считать в соответствии с критерием давности заселения предками континентальных вод (Старобогатов, 1970). Этот род включает только один вид – *Limnosida frontosa*, который обитает лишь в крупных водоемах. Проблема неодновременности вселения предков Cladocera из моря в континентальные воды вскользь обсуждается Я.И. Старобогатовым в монографии, посвященной моллюскам (Старобогатов, 1970). Деление этих рачков на мезо- и палеолимнические он рассматривал лишь как возможное, из-за неполноты своих знаний. По нашему мнению, объяснить наличие в сем. Sididae столь различающихся по давности вселения в пресные воды родов *Diaphanosoma*, *Penilia* и *Limnosida* можно либо тем, что это семейство произошло от разных предков, либо, что входящие в него виды эволюционировали в разных направлениях и с разной скоростью. В настоящей работе чувствительность к загрязнению двух мезолимнических видов *Leptodora kindti* и *Limnosida frontosa* сравнивали с таковой палеолимнических видов *Daphnia* (всех оказавшихся в пробах представителей этого рода).

Пробы собирали на двух плесах Рыбинского водохранилища: Волжском (ст. 1) и Главном (ст. 5) с судна в 2010–2013 гг. дважды в месяц с июня по август. Использовали планктонную сеть с газом № 76 размером ячеи 0.082 мм. В такую сеть *L. kindti* попадалась редко. В 2019 г. для увеличения количества обследованных рачков этого вида также применяли сеть с газом № 7 размером ячеи 1.093 и с бóльшим диаметром входного отверстия (~1 м). Пробы собирали 18 июня, 9, 25 июля и 19 августа на тех же станциях, что и в 2010–2013 гг. Рачков фиксировали в 4%-ном формалине. Просмотрены 220 проб (сборы 2010–2013 гг.) и 34 пробы (сборы 2019 г.). В пробах, собранных в 2010–2013 гг., сравнивали чувствительность к загрязнению *Limnosida frontosa* с таковой видов рода *Daphnia* (*Leptodora kindti* была очень малочисленна). В пробах 2019 г. сравнивали чувствительность к загрязнению *L. kindti* с таковой видов рода *Daphnia*. Пробы просматривали в камере Богорова под микроскопом МБС-9. Фотографии сделаны на цифровом микроскопе “VHX-1000E” (Япония). Перед фотографированием пробы окрашивали жидкостью Буэна. Содержащаяся в ней пикриновая кислота иногда окрашивала содержащуюся в отеках жидкость в желтый цвет и делала отеки выводковой сумки рачков более заметными.

За меру чувствительности вида к загрязнению воды принимали соотношение в пробах особей, имеющих отек выводковой сумки, и особей без видимых признаков этого токсикоза. Оценку достоверности различия проводили при помощи критерия χ^2-квадрат Пирсона (Лакин, 1980; Животовский, 1991). Полученные значения этого критерия сравнивали с критическими для 5%-ного уровня значимости и соответствующего числа степеней свободы. Эти соотношения в 2010–2013 гг., за редким исключением, достоверно различались между собой, поэтому сравнивали долю особей *Limnosida frontosa* и видов рода *Daphnia* за каждый из 2010–2013 гг. по отдельности.

Отек – избыточное накопление жидкости во внеклеточном пространстве организма. У Cladocera отекает наружная стенка выводковой сумки (раковина) и внутренняя ее стенка (дно выводковой сумки, т.е. дорсальная сторона туловища) (Макрушин и др., 2014). Отек дна выводковой сумки наблюдали только у видов рода *Daphnia*. У *Limnosida frontosa* и *Leptodora kindti* отекала только раковина. У обследованных Cladocera раковина состоит из двух слоев гиподермы. Оба они выстланы хитином и соединены протоплазматическими мостиками. Отек на раковине возникает вследствие разрушения мостиков, расслоения раковины и заполнения пространства между разошедшимися слоями ее гиподермы жидкостью. На дне выводковой сумки отек образуется вслед-

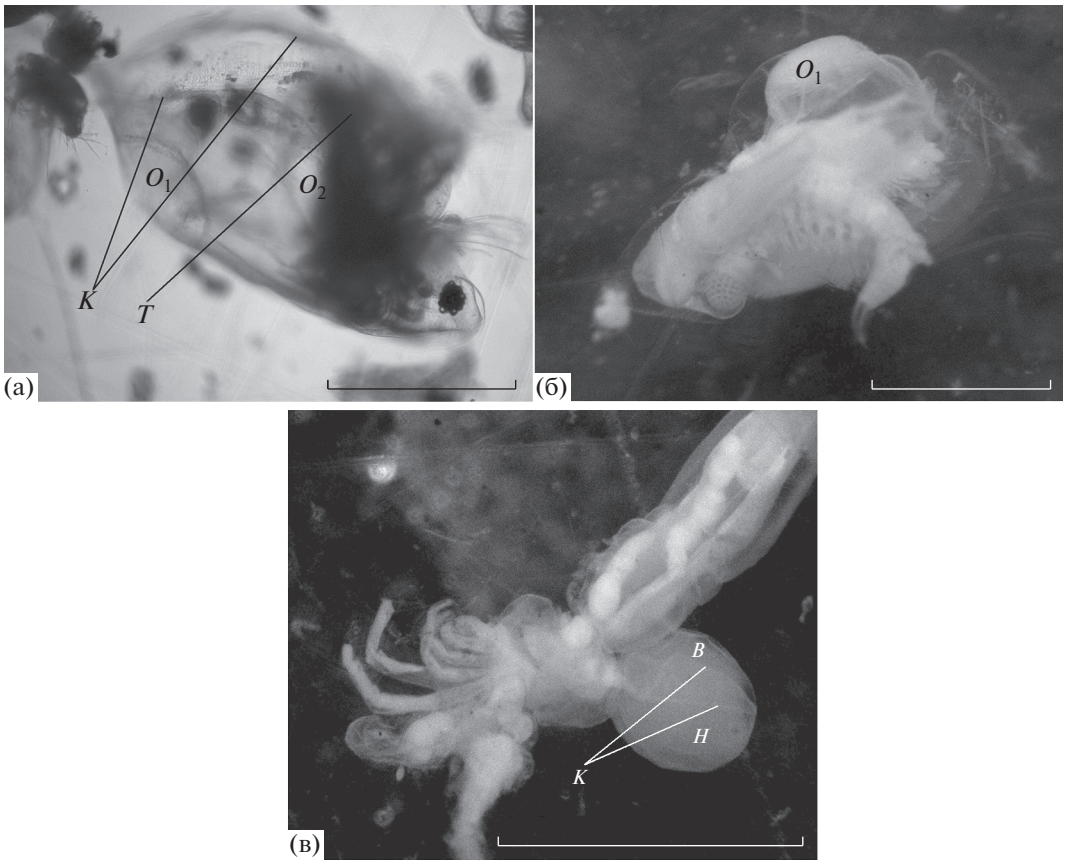

Рис. 1. Ветвистоусые рачки с отечной выводковой сумкой: а – *Daphnia* sp., б – *Limnosida frontosa*, в – *Leptodora kindti*. *T* – туловище; *K* – прежние края раковины, место соединения наружного (*H*) и внутреннего (*B*) листков гиподермы. O_1 – отек раковины, O_2 – отек дна выводковой сумки. Масштаб 500 мкм.

ствие отслоения от туловища гиподермы и накопления под ней жидкости. Отек имеет вид пузыря, наполненного прозрачной жидкостью.

У видов рода *Daphnia* наружный листок гиподермы раковины гораздо менее гибкий, чем внутренний. Внутренний ее листок у видов этого рода очень тонкий и очень прозрачный. Рассмотреть его в случае его отслоения от наружного листка и образования отека удавалось редко. У находящихся в зафиксированных пробах особей видов рода *Daphnia* он обычно был разорван, а содержащаяся под ним жидкость отека разлита. Но о том, что отек прежде присутствовал и что он давил на туловище живого рачка, свидетельствовало отогнутое положение его туловища (рис. 1а). На рис. 1а видно, что отек раковины у *Daphnia* sp. еще не достиг больших размеров. Вероятно, поэтому внутренний листок гиподермы, ограждающий отек изнутри, не поврежден. Он выпячивается внутрь выводковой сумки и немного похож на эфиппий. Наружной стенкой ему служит наружный листок гиподермы раковины, внутренней – внутренний ее листок. Из-за отека раковины и отека дна выводковой сумки пространство выводковой сумки у рачка уменьшилось, и его туловище выступает из створок раковины наружу (рис. 1а), а не находится, как у здоровых особей, между створками раковины.

У *Leptodora kindti* и у *Limnosida frontosa*, в отличие от *Daphnia*, оба листка гиподермы раковины одинаково гибкие. На рис. 1б у *L. frontosa* часть раковины расслоена. При отеке раковины этого вида наружный слой гиподермы выгибается наружу, внутренний – внутрь выводковой сумки. Жидкость, находящаяся между слоями гиподермы, окрашена пикриновой кислотой и поэтому не прозрачная, а мутная.

У *Leptodora kindti* раковина имеет форму ложки. Она не охватывает туловище рачка с боков, как у *Limnosida frontosa* и у видов рода *Daphnia*, а прижимается к дорсальной стороне туловища. Между раковиной и туловищем у *Leptodora kindti*

Таблица 1. Доля особей с отечной выводковой сумкой

Год	*N*	Рачки с отечной выводковой сумкой	
		число	доля, %
Виды рода *Daphnia*			
2010	882	268	30
2011	993	259	26
2012	560	102	18
2013	489	131	27
2019	1158	19	2
Limnosida frontosa			
2010	45	27	60
2011	96	62	65
2012	146	69	47
2013	91	76	86
Leptodora kindti			
2019	126	7	6

Примечание. *N* – количество рачков в пробе.

Таблица 2. Температура (°C) поверхностного слоя воды Рыбинского водохранилища в летний период

Год	Июнь	Июль	Август	Среднелетняя
2010	18.4 ± 2.1	26.2 ± 0.8	22.5 ± 2.4	22.3 ± 1.4
2011	17.0 ± 0.6	23.1 ± 0.6	21.2 ± 0.2	20.5 ± 0.9
2012	17.8 ± 0.9	21.3 ± 0.5	17.6 ± 0.5	19.9 ± 0.4
2013	20.2 ± 1.0	21.7 ± 1.1	19.8 ± 0.3	20.6 ± 0.5
2019	18.1 ± 0.9	18.5 ± 0.6	16.8 ± 0.8	18.0 ± 0.5

Примечание. Даны средние значения и их ошибка (по наблюдениям лаборатории гидрологии и гидрохимии Института биологии внутренних вод РАН).

расположено пространство выводковой сумки, в ней самка вынашивает партеногенетических зародышей. При небольшом отеке раковины, т.е. при отслоении части внутреннего листка гиподермы от наружного, на раковине *L. kindti*, как и у *Limnosida frontosa*, возникает пузырь. Он уменьшает пространство выводковой сумки и снижает плодовитость самки. При обширном отеке у *Leptodora kindti* расслаивается не часть, как у *Limnosida frontosa*, а вся раковина, и раковина приобретает форму вытянутого шара (рис. 1в). Поскольку пространство выводковой сумки у такой самки перестает существовать, при овуляции она вынуждена сбрасывать яйца в воду, где они, вероятно, погибают.

Вызывает вопрос низкая доля с отеком выводковой сумки особей рода *Daphnia* в 2019 г. – лишь 2% (табл. 1). Возможно, это связано с тем, что лето 2019 г. было холодным (табл. 2). С понижением температуры негативное действие загрязнения на Cladocera, по-видимому, снижается. Вероятно, среди *Leptodora kindti* доля пораженных токсикозом особей летом 2019 г. тоже была ниже, чем в 2010–2013 гг. Доля представителей рода *Daphnia* с отечной выводковой сумкой за период 2010–2013 гг. была значительно ниже, чем доля *Limnosida frontosa*, пораженных этим токсикозом. Статистическая проверка показала достоверность различий: в 2010 г. $\chi^2_{ф} = 18.40 \gg \chi^2_{ст} = 3.84$, в 2011 г. $\chi^2_{ф} = 63.88 \gg \chi^2_{ст} = 3.84$, в 2012 г. $\chi^2_{ф} = 54.67 \gg \chi^2_{ст} = 3.84$, в 2013 г. $\chi^2_{ф} = 198.37 \gg \chi^2_{ст} = 3.84$. Достоверные различия в доле заболевших особей зарегистрированы и в 2019 г. между видами рода *Daphnia* и *Leptodora kindti*: $\chi^2_{ф} = 6.17 > \chi^2_{ст} = 3.84$. Следовательно, *L. kindti* и *Limnosida frontosa* более чувствительны к антропогенному загрязнению Рыбинского водохранилища, чем представители рода *Daphnia*.

Выводы. Проведенное исследование подтверждает мнение Я.И. Старобогатова о большей чувствительности к антропогенному загрязнению мезолимнических беспозвоночных по сравнению с палеолимническими.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Животовский Л.А. 1991. Популяционная биометрия. Москва: Наука.

Коровчинский Н.М. 2004. Ветвистоусые ракообразные отряда Ctenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). Москва: Товарищество науч. изданий КМК.

Котов А.А. 2013. Морфология и филогения Anomopoda (Cladocera, Crustacea). Москва: Тов-во науч. изд. КМК.

Лакин Г.Ф. 1980. Биометрия. Москва: Высш. шк.

Макрушин А.В., Семенова А.С., Дубовская О.П. и др. 2014. Географическое распространение отека раковинки у Cladocera (Crustacea) // Вода, химия и экология. № 10. С. 69.

Старобогатов Я.И. 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. Ленинград: Наука.

Confirmation of the Judgment on Increased Resistance of Paleolimnic Invertebrates to Anthropogenic Water Pollution

A. V. Makrushin[1, *], E. V. Kuzmin[1], E. A. Sokolova[1], A. S. Vasil'ev[1], and E. V. Garin[1]

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

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

The plankton samples collected in June–August 2010–2013 and 2019 at six stations in the Rybinsk reservoir were studied. The proportion of specimens affected by toxicosis in the earliest invaders the paleolimnic species of the genus *Daphnia* from the sea into the continental waters was compared with that of the mesolimnic species *Leptodora kindti* and *Limnosida frontosa* (Cladocera Crustacea) that later penetrated to the continental waters. It found that this proportion is higher in mesolimnic species than in paleolimnic ones. This confirms the opinion of Starobogatov that mesolimnic invertebrates are less resistant to anthropogenic water pollution than paleolimnic invertebrates.

Keywords: Cladocera, toxicoses, evolution

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2022, № 1, с. 101–104

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597-19

ЭКЗОТИЧЕСКИЕ ВИДЫ РЫБ В БАССЕЙНЕ оз. БАЛХАШ (КАЗАХСТАН)

© 2022 г. Н. Ш. Мамилов[a], *, Т. Г. Конысбаев[a], А. И. Беляев[b], **, Е. Д. Васильева[c], *

[a] *Казахский национальный университет им. Аль-Фараби, Алматы, Республика Казахстан*

[b] *Талдыкорганская противочумная станция, Талдыкорган, Республика Казахстан*

[c] *Зоологический музей Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия*

**e-mail: mamilov@gmail.com*

***e-mail: belyaev.ai58@gmail.com*

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

Поступила в редакцию 18.03.2021 г.
После доработки 05.08.2021 г.
Принята к публикации 11.08.2021 г.

Впервые для ихтиофауны Республики Казахстан отмечен экзотический вид – канальный сомик *Ictalurus punctatus*, особи которого выловлены в р. Или выше Капчагайского водохранилища в октябре 2020 г. На основе повторных находок в р. Борохудзир (приток р. Или) нильской тиляпии *Oreochromis niloticus* и ее мальков сделан вывод о возникновении здесь самовоспроизводящейся популяции. Обсуждается возможность натурализации в Балхашском бассейне канального сомика, которая создает угрозу остаткам аборигенной илийской ихтиофауны.

Ключевые слова: чужеродные виды, *Ictalurus punctatus*, *Oreochromis niloticus*, р. Или, бассейн оз. Балхаш

DOI: 10.31857/S0320965222010090

Расселение животных за пределы их исторических ареалов не только создает угрозу сохранению естественного биологического разнообразия, но и оказывает существенное воздействие на экосистемы в целом, их абиотические условия, а также имеет социальные последствия (Gutiérrez et al., 2014; Heink et al., 2018). Бассейн оз. Балхаш, второго по величине непересыхающего соленого озера в Казахстане (после Каспийского моря), – крупная изолированная водная система, расположенная в центре Азии. В XX в. ихтиофауна озера и всех впадающих в него рек подверглась кардинальным изменениям в результате акклиматизации большого числа чужеродных видов рыб из бассейнов р. Амур, Каспийского и Аральского морей, Камчатки (Дукравец, Митрофанов, 1992; Терещенко, Стрельников, 1995).

Вселение новых видов продолжается и в настоящее время. Особый интерес среди биологических инвазий представляет вселение экзотических видов с других континентов. В настоящей работе сообщается о таких видах, обнаруженных в р. Или в 2019–2020 гг. Отлов рыб произведен в соответствии с законом Республики Казахстан “Об охране и воспроизводстве животного мира”. Все измерения проведены на уснувшей и охлажденной на льду рыбе. Для подтверждения идентификации использованы диагностические ключи и видовые диагнозы в работах: Eccles, 1992; Boschung, Mayden, 2004; Kottelat, Freyhof, 2007; Genner et al., 2018.

Сокращения: *SL* – стандартная длина тела, *TL* – общая длина тела.

Канальный сомик *Ictalurus punctatus* (Rafinesque, 1818)

Канальный сомик отловлен выше Капчагайского водохранилища 19 октября 2020 г. (43°48′34″ с.ш., 78°04′38″ в.д.). Самка в возрасте 3+ (*TL* 562 мм, *SL* 477 мм, полная масса тела 2151 г, масса без внутренностей 2072 г) с икрой на стадии зрелости III–IV (икринки видны, но плохо отделяются друг от друга) характеризовалась следующим набором признаков. Тело голое; имеется жировой плавник; на верхней челюсти 9 неровных рядов мелких зубов, на нижней челюсти – 8–9 неровных рядов, разделенных промежутком в области симфиза; 4 пары усиков (1 пара носовых, 1 пара верхнечелюстных и 2 пары подбородочных); в спинном плавнике 1 сильный колючий луч и 6 ветвистых лучей; в грудном плавнике сильный колючий луч с 19 зубчиками по заднему краю и 9 ветвистых лучей; в анальном плавнике 25 лучей; хвостовой плавник с глубокой выемкой; цвет тела темный, стального оттенка (рис. 1). Представленное описание соответствует диагностическим характеристикам канального сомика (Boschung, Mayden, 2004; Kottelat, Freyhof, 2007).

Рис. 1. Канальный сомик *Ictalurus punctatus* из р. Или, *SL* 477 мм.

У изученной особи 50 позвонков, из них 32 в хвостовом отделе; на первой жаберной дуге 13 тычинок; спинной плавник расположен ближе к голове (антедорсальное расстояние 34.8% *SL*), антеанальное расстояние 62.5% *SL*, длина хвостового стебля 11.9% *SL*, длина головы 24.3% *SL*; боковая линия начинается под началом спинного плавника и тянется до хвоста примерно по середине бока, слабо выгибаясь к спине; брюшина черная. В желудке и кишечнике обнаружены только личинки стрекоз; полостной жир отсутствовал.

В течение двух следующих дней недалеко от места первого обнаружения канального сомика рыбаки-промысловики отловили еще два экземпляра: самца массой >4 кг (сохранилось видео целой рыбы, подтверждающее правильность видовой идентификации) и молодую рыбу длиной ~25–30 см, сохраняющую активность и выпущенную в воду как несоответствующую установленной промысловой мере.

Сем. Ictaluridae, к которому относится канальный сомик, считается эндемичным для Северной и Центральной Америки. Естественный ареал сомика, по-видимому, охватывал бóльшую часть водных систем от южной Канады до северной Мексики (Boschung, Mayden, 2004). К настоящему времени он расселен по всей Северной Америке, как объект аквакультуры интродуцировался в ряде стран Европы и Азии (Froese, Pauly, 2020). В Европе самовоспроизводящиеся популяции образовались в р. Эбро (Испания), некоторых реках на севере Италии, в России – в притоках рек Кубань и Дон (Kottelat, Freyhof, 2007).

В Республику Казахстан из Северной Америки в 1970-е гг. для рыбоводных работ завозили лишь представителя чукучановых рыб (Catostomidae) – большеротого буффало *Ictiobus cyprinellus* (Valenciennes, 1844). Один половозрелый экземпляр этого вида пойман в Капчагайском водохранилище на р. Или в 1997 г. (Дукравец и др., 2017). Канальный сомик до сих пор не упоминался в составе ихтиофауны Казахстана, не отмечен он и в водах Китая, среди соседних с Казахстаном стран интродукция вида указана только для России и Узбекистана (Froese, Pauly, 2020). Таким образом, источник появления канального сомика в Балхашском бассейне остается неизвестным. Однако здесь имеются все условия для успешной акклиматизации этого вида, населяющего теплые равнинные реки, крупные ручьи, пруды, озера и водохранилища, где он обычно держится на слабом течении, а также солоноватые эстуарии и заливы с соленостью ≤15‰ (Boschung, Mayden, 2004; Kottelat, Freyhof, 2007). Помимо достаточной экологической пластичности, всеядность, преимущественно ночной образ жизни и выраженная забота о потомстве (Kottelat, Freyhof, 2007) обеспечивают канальному сомику явные преимущества в конкуренции с нативными видами в новом регионе. Все это вызывает серьезные опасения в связи с обнаруженной нами натурализацией в бассейне оз. Балхаш еще одного экзотического вида.

Нильская тиляпия *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758)

Естественный ареал нильской тиляпии ограничен водоемами западной и восточной Африки и Израиля (Kottelat, Freyhof, 2007). Благодаря быстрому росту и половому созреванию, относительной неприхотливости в кормах и качестве воды, этот вид получил широкое распространение по всему миру как объект аквакультуры. К началу XXI в. он интродуцирован в 85 странах, включая Северную Америку, где в 58% случаев произошла его натурализация, а отрицательный эффект на окружающую среду выявлен уже в 14% водоемов (Vicente, Fonseca-Alves, 2013; Cassemiro et al., 2018). В Капчагайском водохранилище тиляпию впервые обнаружили в 2009 г. (Исбеков, Жаркенов, 2014). В марте 2019 г. найдена тиляпия в р. Борохудзир и чуть ниже ее впадения в р. Или. Исследование морфологических особенностей половозрелого самца в возрасте 1+, *SL* 136 мм подтвердило правильность видовой идентификации (Мамилов и др., 2021).

Осенью 2019 г. в р. Борохудзир наблюдались стайки рыб по 3–20 штук с большим спинным плавником. Длина особей колебалась от 2–3 см до 10–15 см, отдельные экземпляры достигали *TL* 20 см. У отловленных рыб в спинном плавнике было 16–17 неветвистых и 14–16 ветвистых лучей, в анальном плавнике – 3 и 9, в грудном – 2 и 15 лучей соответственно, в хвостовом плавнике 17–19 лучей; тело высокое, сжато с боков; с каждой стороны тела по две неполных боковых линии, вдоль середины тела 25–28 рядов чешуй и еще – 2–4 ряда заходят на хвостовой плавник; жаберных тычинок на первой жаберной дуге 26–29; на спинном и хвостовом плавниках черные и белые полосы. Наряду с рыбами с типичной серо-голубой окраской, почти черной на спине и светлеющей к брюху, в осенних уловах встречались особи с окраской, варьирующей от серебристой до красной.

Тиляпия в р. Борохудзир обнаружена при слиянии ее со стоками горячей скважины (43°58′23″ с.ш., 79°39′01″ в.д.), воду которой в течение нескольких лет использовало хозяйство по разведению тиляпии в специальных бассейнах, располагавшихся на берегу реки недалеко от впадения ее в р. Или. Сброс воды хозяйством осуществляли непосредственно в р. Борохудзир, температура воды при впадении колебалась от +20 до +50°С в зависимости от технологического процесса. Очевидно, из этого хозяйства тиляпия попадала в р. Борохудзир, где стайки рыб наблюдали на расстоянии 2.5 км вниз по течению от впадения термальных вод. В конце октября 2019 г. рыбоводное хозяйство было ликвидировано, а бассейны осушены.

При повторном посещении этих мест 11 октября 2020 г. тиляпии в реке оставались многочисленными, окраска их по-прежнему варьировала. Также обнаружены мальки длиной 1.5–2 см, что свидетельствует о натурализации вида. В районе наблюдений р. Борохудзир – небольшая извилистая речка шириной 1.5–10 м, глубиной 50–70 см, с отдельными ямами до 1.5 м, и с густыми колючими зарослями прибрежной древесно-кустарниковой растительности из лоха узколистного, тальника, барбариса илийского и шиповника, местами сводом, закрывающего реку почти на всю ширину. Цапли и зимородки охотятся здесь на рыб, однако тиляпиям удается избежать полного уничтожения.

Результаты настоящей работы показывают, что список чужеродных рыб в р. Или продолжает расширяться, несмотря на принятый в Республике Казахстан запрет на вселение новых видов. Очевидно, появлению вселенцев способствует ряд факторов. Во-первых, в Республике Казахстан существует большой спрос на рыбную продукцию, что стимулирует рыболовство, ведущее к регулярному изъятию нативной фауны, и развитие аквакультуры, сопровождающееся появлением экзотических видов. Во-вторых, закон о малом предпринимательстве запрещает какие-либо проверки хозяйствующих субъектов в течение первых трех лет, и успешные хозяйства после этого срока часто формально закрываются и вновь открываются как новые. В-третьих, интенсивный промысел в естественных водоемах приводит к ослаблению межвидовой конкуренции нативной фауны и инвазионных видов.

Тем не менее, следует отметить, что широкому расселению тиляпии за пределы самовоспроизводящейся популяции в р. Борохудзир будет препятствовать низкая температура воды в зимний период в большинстве водоемов Балхашского бассейна, однако, абиотические условия в самой р. Или и ее притоках вполне подходят для натурализации канального сомика. Это вызывает большую обеспокоенность, поскольку именно здесь сохраняются остатки аборигенной илийской ихтиофауны.

Выводы. Впервые обнаруженный в р. Или выше Капчагайского водохранилища (Казахстан) канальный сомик *Ictalurus punctatus* имеет здесь все условия для успешной натурализации. Нильская тиляпия *Oreochromis niloticus* к настоящему времени натурализовалась в р. Борохудзир (приток р. Или, бассейн оз. Балхаш, Казахстан). Широкому расселению вида по всему бассейну оз. Балхаш будет препятствовать низкая температура воды в зимний период в большинстве водоемов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Таксономические исследования рыб проведены Е.Д. Васильевой в рамках государственного задания Московского университета № 121032300105-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дукравец Г.М., Митрофанов В.П. 1992. История акклиматизации рыб в Казахстане // Рыбы Казахстана. Алма-Ата: Гылым. Т. 5. С. 6.

Дукравец Г.М., Мамилов Н.Ш., Митрофанов И.В. 2017. Рыбы Казахстана: аннотированный список, исправленный и дополненный по состоянию на 30 декабря 2016 г. // Selevinia. С. 47.

Исбеков К.Б., Жаркенов Д.К. 2014. Чужеродные виды рыб в водоемах бассейна реки Или и проблема биологических инвазий // Изв. НАН РК. Сер. биол. и медицинская. № 1. С. 12.

Мамилов Н.Ш., Конысбаев Т.Г., Магда И.Н., Васильева Е.Д. 2021. Таксономический статус четырех редких чужеродных видов рыб Капчагайского водохранилища (Балхашский бассейн, Центральная Азия) // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 3. С. 1. https://doi.org/10.31857/S0042875221030085

Терещенко В.Г., Стрельников А.С. 1995. Анализ перестроек в рыбной части сообщества озера Балхаш в результате интродукции новых видов рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 35. Вып. 1. С. 71.

Boschung H.T., Mayden R.L. 2004. Fishes of Alabama. Washington: Smithsonian books.

Cassemiro F.A.S., Bailly D., Júnio da Graça W., Agostinho A.A. 2018. The invasive potential of tilapias (Osteichthyes, Cichlidae) in the Americas // Hydrobiologia. V. 817. P.133. https://doi.org/10.1007/s10750-017-3471-1

Eccles D.H. 1992. FAO species identification sheets for fishery purposes. Field guide to the freshwater fishes of Tanzania. Rome: FAO.

Froese R., Pauly D. 2020. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (12/2020).

Genner M.J., Turner G.F., Ngatunga B.P. 2018. A guide to the tilapia fishes of Tanzania. https://martingenner.weebly.com/uploads/1/6/2/5/16250078/tanzania_tilapia_guide_edition1_2018. pdf. (Accessed December 20, 2018).

Gutiérrez J.L., Jones C.G., Sousa R. 2014. Toward an integrated ecosystem perspective of invasive species impacts // Acta Oecol. V. 54. P. 131. https://doi.org/10.1016/j.actao.2013.10.003

Heink U., Van Herzele A., Bela G. et al. 2018. Different arguments, same conclusions: how is action against invasive alien species justified in the context of European policy? // Biodivers. Conserv. V. 27. P. 1659. https://doi.org/10.1007/s10531-016-1170-2

Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Cornol; Switzerland; Berlin, Germany: Kottelat and Freyhof.

Vicente I.S.T., Fonseca-Alves C.E. 2013. Impact of introduced Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) on non-native aquatic ecosystems // Pakistan J. Biological Sciences. V. 16. № 3. P. 121. https://doi.org/10.3923/pjbs.2013.121.126

Exotic Fish Species in the Lake Balkhash Basin (Kazakhstan)

N. Sh. Mamilov[1, *], T. G. Konysbaev[1], A. I. Belyaev[2, **], and E. D. Vasil'eva[3, *]**

[1]*Al-Farabi Kazakh National University, Almaty, Republic of Kazakhstan*

[2]*Taldykorgan Antiplague Station, Taldykorgan, Republic of Kazakhstan*

[3]*Zoological Museum of the Moscow State University, Moscow, Russia*

**e-mail: mamilov@gmail.com*

***e-mail: belyaev.ai58@gmail.com*

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

An exotic species, the channel catfish *Ictalurus punctatus*, is first recorded for the ichthyofauna of the Republic of Kazakhstan. Its specimens were caught in the Ili River upstream the Kapchagai Reservoir in October 2020. Based on repeated findings in the Borokhudzir River (a tributary of the Ili River) of the Nile tilapia *Oreochromis niloticus* and its fries, it was concluded that a self-reproducing population emerged here. The possibility of naturalization in the Balkhash basin of the channel catfish is discussed.

Keywords: alien species, *Ictalurus punctatus*, *Oreochromis niloticus*, Ili River, Lake Balkhash basin