СОДЕРЖАНИЕ

Номер 2, 2021

Водная флора и фауна

Диатомовые водоросли водоемов субарктической тундры

Л. И. Копырина, С. И. Генкал, П. А. Ремигайло 107

Новые находки и виды ручейников (Trichoptera) на юго-востоке Беларуси

А. М. Островский 115

Биология, морфология и систематика гидробионтов

Относительная масса глоточных зубов плотвы *Rutilus rutilus*: связь с биологическими показателями рыб и наследуемыми признаками

Н. И. Комова 124

Морфофункциональный статус монгольского хариуса *Thymallus brevirostris* в горном озере (юг Восточной Сибири)

И. С. Некрасов, Л. А. Шуман, А. Г. Селюков 133

Фитопланктон, фитобентос, фитоперифитон

Анализ состояния биологических сообществ континентального водоема с использованием гидрооптических характеристик

Г. В. Винокурова, И. А. Суторихин, А. А. Коломейцев, И. М. Фроленков 142

Современное трофическое состояние бентали Иваньковского и Угличского водохранилищ по содержанию осадочных пигментов

Л. Е. Сигарева, Н. А. Тимофеева, Р. А. Ложкина 151

Высшая водная растительность

Цветение рясковых (Lemnaceae S.F. Gray) в Сибири: биоэкологическая характеристика

О. А. Капитонова, С. А. Николаенко 160

Ихтиология

Размерно-возрастная структура и рост сиговых рыб (Coregonidae) арктического оз. Иони (Восточная Чукотка)

А. В. Шестаков 171

Сравнительный анализ распределения рыб в лимнических и лотических водных объектах (обзор)

А. Д. Мочек, Д. С. Павлов 179

Генетический скрининг распространения *Rutilus rutilus* и *R. lacustris* (Cyprinidae) в зоне обширного вторичного контакта (бассейн р. Волги)

О. Н. Артаев, О. А. Ермаков, Д. А. Вехов, А. Ф. Коновалов, М. А. Лёвина, И. В. Поздеев, А. Б. Ручин, И. В. Алюшин, В. Ю. Ильин, Б. А. Лёвин 189

Новые сведения о темном горбыле *Sciaena umbra* (Sciaenidae) у черноморских берегов Крыма по результатам подводных наблюдений в режиме апноэ
И. Ю. Тамойкин, О. Н. Кулешова, В. С. Кулешов 191

Экологическая физиология и биохимия гидробионтов

Физиологический механизм выживания динофитовых водорослей в условиях биогенного лимитирования
Л. В. Стельмах, И. М. Мансурова 198

Влияние фенола на активность и температурные характеристики пептидаз личинок хирономид при различных значениях pH
В. В. Кузьмина, Е. Ю. Чорная, В. А. Шептицкий 208

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 2, с. 107–114

ВОДНАЯ ФЛОРА И ФАУНА

УДК 582.26(282.256.6)

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ ВОДОЕМОВ СУБАРКТИЧЕСКОЙ ТУНДРЫ

© 2021 г. Л. И. Копырина[a], С. И. Генкал[b, *], П. А. Ремигайло[a]

[a] *Институт биологических проблем криолитозоны Сибирского отделения Российской академии наук, Якутск, Россия*

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

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

Поступила в редакцию 24.01.2019 г.
После доработки 07.08.2020 г.
Принята к публикации 16.09.2020 г.

Впервые с помощью сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) изучены диатомовые водоросли из небольших водоемов полигонально-валиковой тундры о. Тит-Ары (нижнее течение р. Лена). В фитоперифитоне обнаружено 160 таксонов из 48 родов, 25 семейств, 13 порядков и 3 классов, в том числе 55 новых для флоры бассейна р. Лены, 46 – Якутии и 13 – определенных до рода. Наибольшее разнообразие Bacillariophyta представлено в неглубоком озере на северной оконечности острова, обнаружено >100 видов и разновидностей диатомовых водорослей, из них 29 новых для флоры Якутии. В исследованных водоемах отмечены доминирующие виды *Achnanthidium minutissimum, Caloneis silicula, Cocconeis euglypta, C. pediculus, C. placentula, Cymbella artica, C. neocistula, Eunotia faba, E. praerupta, Gomphonema acuminatum, Hantzschia amphioxys, Navicula cryptocephala, Stauroneis anceps, Tabellaria fenestrata, T. flocculosa, Ulnaria ulna.*

Ключевые слова: Bacillariophyta, фитоперифитон, остров Тит-Ары, р. Лена, Якутия

DOI: 10.31857/S0320965221020091

ВВЕДЕНИЕ

Первые немногочисленные литературные сведения о диатомовых водорослях низовьев р. Лена приводятся в работе Серкиной (1969) – по результатам обследования фитопланктона некоторых участков дельты реки и ее взморья дана общая численность представителей родов *Melosira* и *Asterionella* без подразделения их на виды. Выявлено, что основная роль в фитопланктоне дельты р. Лена и ее взморья принадлежит диатомовым водорослям. Позднее по результатам изучения фитопланктона основных проток дельты (Оленекская, Быковская, Трофимовская, Саардахская и Арангастахская) приведены 74 таксона водорослей, относящихся к семи отделам с преобладанием представителей Bacillariophyta – 29 видов (Васильева, Ризванова, 1976). В исследованных протоках доминировали *Asterionella formosa* Hassal, *A. gracillima* (Hantzsch) Heiberg, *Melosira varians* Agardh, *M. distans* (Ehrenberg) Kützing var. *distans*, *M. distans* var. *alpigena* Grunow, *M. granulata* var. *angustissima* O. Müller, *M. italica* (Ehrenberg) Kützing var. *italica*, *M. italica* var. *tenuissima* (Grunow) O. Müller, *Tabellaria fenestrata* (Lyngbye) Kützing (Васильева, Ризванова, 1976). В водоемах Усть-Ленского заповедника зафиксировано 45 таксонов диатомовых водорослей и сходный состав доминантов (*Melosira distans, M. granulata* (Ehrenberg) Ralfs, *Asterionella formosa, A. gracillima, Tabellaria fenestrata, Navicula radiosa* Kützing) (Ремигайло, 1983). В работе по альгофлоре дельты р. Лена приведен подробный сравнительный флористический анализ водорослей разных участков дельты, преддельтового участка, а также мелких стоячих водоемов, в видовом списке указано 302 вида и разновидности (Васильева, Ризванова, 1976). Основу систематического списка представляли водоросли из отделов диатомовых (от одного до 44 видов), зеленых и синезеленых. Распределение их по отдельным участкам дельты было неоднородным. Во всех исследованных водоемах в бентосе и чаще в обрастаниях встречались виды родов *Cocconeis, Eunotia, Gomphonema, Gyrosigma, Navicula, Pinnularia, Stauroneis, Synedra, Surirella, Tabellaria*. По результатам исследований нижнего участка р. Лены от пос. Жиганск до пос. Джарджан и в дельте реки зарегистрировано 286 таксонов водорослей из семи отделов, из них диатомовых – 174 с доминированием в весеннем планктоне *Melosira italica, M. granulata, M. varians, Fragilaria intermedia* Grunow, *Asterionella formosa, Tabellaria fenestrata* var. *intermedia* Grunow (Ремигайло, 1986). Многолетние исследования фитопланктона среднего и нижнего течения р. Лены выявили 898 таксонов водорослей, в том числе – 393 представителя Bacillariophyta (Ремигайло, 2014). Наиболее часто

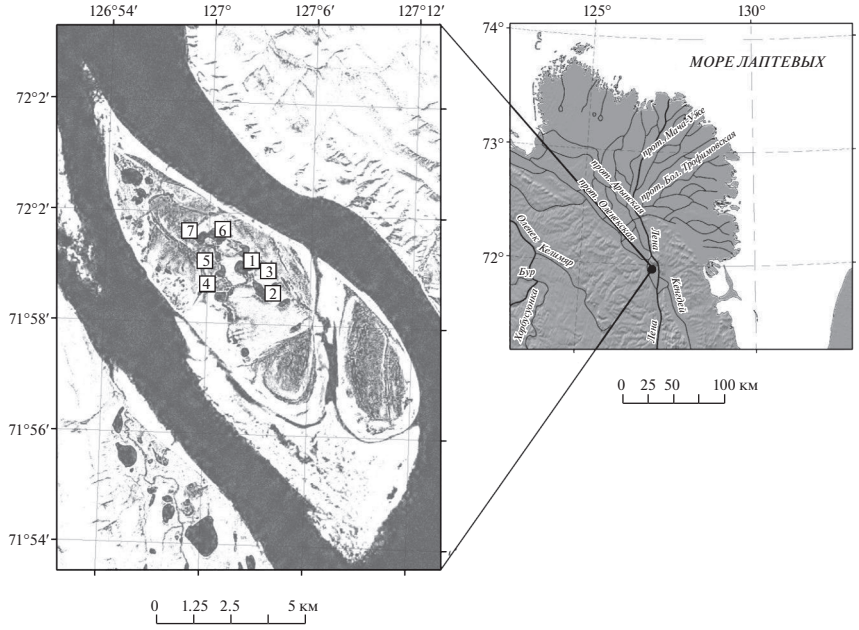

Рис. 1. Карта-схема о. Тит-Ары в низовьях р. Лены. 1–7 – станции отбора проб.

встречались *Melosira varians, Fragilaria intermedia, Synedra acus* Kützing, *S. ulna* (Nitzsch) Ehrenberg, *S. ulna* var. *danica* (Kützing) Grunow, *Asterionella formosa, Hannaea arcus* (Ehrenberg) Patrick, *Navicula reinhardtii* (Grunow) Cleve, *Eunotia praerupta* Ehrenberg, *Cymbella cistula* (Hemprisch) Grunow, *C. tumida* (Brébisson) V. Heurck, *Amphora ovalis* Kützing, *Epithemia turgida* (Ehrenberg) Kützing, *Nitzschia acicularis* W. Smith, *Surirella tenera* Gregory, *Cymatopleura solea* (Brébisson) W. Smith и др. В работе по фитопланктону рек Якутии для р. Лены приведено 393 таксона Bacillariophyta видового и внутривидового ранга из 42 родов (Габышев, Габышева, 2018). В планктоне реки отмечены массовые виды: *Aulacoseira distans*, *A. distans* var. *alpigena*, *A. islandica* (O. Müller) Simonsen, *A. italica*, *Fragilaria virescens* var. *inaequidentata* Lagerstedt, *Hannaea arcus* var. *amphioxys* (Rabenhorst) Patrick, *Diatoma anceps* (Ehrenberg) Kirchner, *D. hiemale* (Lyngbye) Heiberg, *D. hiemale* var. *mesodon* (Ehrenberg) Grunow, *Navicula amphibola* Cleve, *Gyrosigma acuminatum* (Kützing) Rabenhorst, *Eunotia diodon* Ehrenberg, *E. praerupta* var. *praerupta*, *E. praerupta* var. *bidens* (W. Smith) Grunow, *E. praerupta* var. *inflata* Grunow, *Gomphonema ventricosum* Gregory. Все вышеупомянутые исследования были выполнены с использованием световой микроскопии.

Данные по изучению видового состава диатомовых водорослей фитоперифитона нижнего течения р. Лены отсутствуют.

Цель работы – описать видовой состав Bacillariophyta в водоемах о. Тит-Ары (низовье р. Лены) с использованием световой и сканирующей электронной микроскопии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Остров Тит-Ары расположен в преддельтовом участке нижнего течения р. Лены (71°53′ с.ш., 127°09′ в.д. – 72°02′ с.ш., 126°52′ в.д.), где начинается южная вершина дельты, первый узел разветвления простирается далее в северном направлении до о. Столб, в пределах Булкурской протоки с запада и основного русла реки с востока. Территория острова сформирована под влиянием речных наносов и русловой деятельности реки (рис. 1). Основная часть острова сложена аллювиальными отложениями и песками, юго-западная (наиболее высокая) часть о. Тит-Ары – дочетвертичными породами, на которых растет разреженный лиственничный лес. Остров характеризуется большим количеством озер эрозионно-термокарстового и водно-эрозионного происхождения на первых и вторых надпойменных террасах. Его климат обусловлен нахождением в высоких широтах и входит в субарктическую климатическую зону, он полярный и суровый с продолжительной холодной зимой и коротким прохладным летом. Среднегодовая температура воздуха составляет (–13.2)– (–13.4)°С, средняя температура января (–33.3)–(–34.0)°С, июля – 7–8.9°С (Витвицкий, 1965; Егорова, 1965; Исаев и др., 2016).

Материалом для наших исследований послужили пробы фитоперифитона, отобранные со мхов и высших водных растений в литоральной части водоемов (табл. 1) острова (ст. 1–7) в августе 2009 г.

Сбор и обработку материалов проводили по методикам, предложенным в работе С.Ф. Кому-

Таблица 1. Характеристика литоральной части исследуемых водоемов (ст. 1–7) о. Тит-Ары (рис. 1)

Номер станции	Водоем, форма	Размер, м	*P*, м	*t*, °C	Дно	Берег	Описание
1	Пойменное озеро, округлое	60 × 45	≤1.0	9.5	П	ГЗ осоки и арктофилы	Проточное
2	Термокарстовое озеро, овальное	70 × 55	≤1.0	9.2	П/И	ГЗ ивняков	Расположено среди лиственничной редины
3	Морозобойная трещина	>20	≤0.2	8.7	И	–	Заполнена грунтовыми водами, ширина местами 15 см
4	Термокарстовое озеро	35 × 30	≤1.0	9.8	П/И	ГЗ ив, осоки, арктофилы	Расположено на полигоне полигонально-валиковой тундры
5	Озеро-старица, продолговатое	260 × 45	≤1.0	9.4	П/И	Заросли осоки и арктофилы	Расположено среди мелкобугорковой тундры
6	Озеро разнообразно изогнутой формы	180 × 130	≤1.0	10.2	П/И	ГЗ осоки и арктофилы	Неглубокое
7	Озерцо-провал	60 × 45	≤1.0	9.8	П/И	ГЗ осоки и арктофилы	Проточное, расположено в низине между двумя увалами на северной оконечности острова

Примечание: *P* – прозрачность воды; ГЗ – густые заросли; П – песчанное дно, П/И – песчанно-илистое, И – илистое.

лайнена (2004). Для освобождения створок диатомей от органических веществ использовали метод холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты водорослей изучали с помощью светового Axiostarplus Zeiss и сканирующих электронных Phillips 525Мб и Quanta 200 FEI микроскопов центра ультрамикроанализа Лимнологического института РАН. Для идентификации водорослей использовали следующие систематические сводки (Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991a, 1991b; Krammer, 1997a, 1997b, 2000, 2002, 2003; Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Reichardt, 1999; Lange-Bertalot, 2001; Генкал, Вехов, 2007; Levkov, 2009; Генкал и др., 2011, 2015; Lange-Bertalot et al., 2011; Харитонов, Генкал, 2012; Levkov et al., 2013; Харитонов, 2014; Куликовский и др., 2016; Чудаев, Гололобова, 2016), для уточнения названия и систематического положения – международную альгобазу: AlgaeBase (http://www.algaebase.org). Экологическая и географическая характеристики диатомей приведены по (Pantle, Buck, 1955; Sladeček, 1973, 1986; Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988; 1991a, 1991b; Krammer, 1997a, 1997b, 2002, 2003; Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Reichardt, 1999; Lange-Bertalot, 2001; Баринова и др., 2006; Стенина, 2009; Levkov, 2009; Харитонов, Генкал, 2012; Харитонов, 2014).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В исследованных водоемах о. Тит-Ары выявлено 160 таксонов (* – новые для бассейна реки, ** – новые для альгофлоры Якутии). ***Achnantheiopsis*** *oestrupii* (Cleve-Euler) Lange-Bertalot – 4 (здесь и далее указаны номера станций); ***Achnanthidium*** *daonense* (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot, Mounier et Ector – 6; *A. minutissimum* (Kützing) Czarnecki – 2, 5, 6; *A. pusillum* (Grunow) Czarnecki – 2; ***Amphipleura*** *pellucida* (Kützing) Kützing – 2; ***Amphora*** *ovalis* (Kützing) Kützing – 3; ***A. pseudosibirica* Levkov et Pavlov – 6; *Amphora* sp. – 6; ***Aneumastus*** *apiculatus* (Østrup) Lange-Bertalot – 3; ***Asterionella*** *formosa* Hassall – 2; ****Boreozonacola*** *hustedtii* Lange-Bertalot, Kulikovskiy et Witkowski – 4, 5; ***Caloneis*** *silicula* (Ehrenberg) R.T. Cleve – 3, 5; ***Cavinula*** sp. – 7; ***Cocconeis*** *euglypta* Ehrenberg – 3; *C. lineata* Ehrenberg – 3, 6; *C. pediculus* Ehrenberg – 6; *C. placentula* Ehrenberg – 3, 5, 7; ***Craticula*** *cuspidata* (Kützing) D.G. Mann – 6; ***Cymatopleura*** *apiculata* W. Smith – 3; ****Cymbella*** *neocistula* Krammer – 2, 3, 5; ***C. neogena* (Grunow) Krammer– 3, 5; ***Cymbella* cf. *subhelvetica* Krammer – 5; ****Cymbopleura*** *lapponica* (Grunow) Krammer – 6; *C. subcuspidata* (Krammer) Krammer – 5, 6; *C. tynnii* (Krammer) Krammer – 3, 5, 6; ***Denticula*** *elegans* Kützing – 6; ***Diploneis*** *elliptica* (Kützing) P.T. Cleve – 3; ***Discostella*** *pseudostelligera* (Hustedt) Houk et Klee – 3, 6; *Discostella* sp. – 3; ****Encyonema*** *hustedtii* Krammer – 6; ***Encyonema* cf. *lunatum* (W. Smith) Van Heurck – 6; *E.obscurum* (Krasske) D.G. Mann – 6; *E. silesiacum* (Bleisch) Mann – 2, 3, 6; *Encyonema* sp. – 6; ***E. vulgare* Krammer – 6; ***Epithemia*** *adnata* (Kützing) Brébisson – 2, 4, 6; *E. turgida* (Ehrenberg) Kützing – 3, 4, 6; ***Eucocconeis***

flexella (Kützing) Meister – 6; *E. laevis* (Østrup) Lange-Bertalot var. *laevis* – 1, 5; ***E. laevis* var. *diliviana* (Hustedt) Lange-Bertalot – 6; ***Eunotia arcus*** Ehrenberg – 3, 4, 6; *E. bidens* Ehrenberg – 6; *E. bilunaris* (Ehrenberg) Schaarschmidt – 3, 4, 6, 7; ***E. boreotenuis* Nörpel-Schempp et Lange-Bertalot – 6; ***E. botuliformis* Wild, Nörpel et Lange-Bertalot – 3; ***E. curtagrunowii* Nörpel-Schempp et Lange-Bertalot – 3, 4, 6; ***Eunotia* cf. *dorofeyukae* Lange-Bertalot et Kulikovskiy – 6; *E. exigua* (Brébisson ex Kützing) Rabenhorst – 3, 4, 6; *E. faba* (Ehrenberg) Grunow – 1–4, 6; ***E. ferefalcata* Kulikovskiy et Lange-Bertalot – 3, 4; *E. flexuosa* (Brébisson ex Kützing) Kützing – 4; ***E. glacialifalsa* Lange-Bertalot – 6; *E. gracilis* Meister – 6; **E. intermedia* (Krasske ex Hustedt) Nörpel-Schempp et Lange-Bertalot – 6; ***E. metamonodon* Lange-Bertalot – 6; *E. minor* (Kützing) Grunow – 6; *E. monodon* Ehrenberg – 6; ***E. mucophila* (Lange-Bertalot, Nörpel-Schempp et Alles) Lange-Bertalot – 4; ***E. parapraerupta* Lange-Bertalot et Metzeltin – 6; *E. praerupta* Ehrenberg – 3, 4, 6; ***E. pseudoflexuosa* Hustedt – 4; ***E. pseudogroenlandica* Lange-Bertalot et Tagliaventi – 6; **Eunotia* cf. *pseudopectinalis* Hustedt – 3, 6; ***E. scandiorussica* Kulikovskiy, Lange-Bertalot, Genkal – 6; *E. septentrionalis* Østrup – 6; *Eunotia* cf. *soleirolii* (Kützing) Rabenhorst – 6; *Eunotia* sp. 1 – 6; *Eunotia* sp. 2 – 6; *E. subarcuatoides* Alles Nörpel et Lange-Bertalot – 2–4, 6; ***E. superbidens* Lange-Bertalot – 6; **E. tenella* (Grunow) Hustedt – 6; ***E. ursamaioris* Lange-Bertalot et Nörpel-Schempp – 3, 6; *E. valida* Hustedt – 4, 6; ***Fragilaria** capucina* var. *capucina* Desmazieres – 2, 3, 6; ***F. capucina* var. *perminuta* (Grunow) Lange-Bertalot – 6; *Fragilaria* sp. 1 – 6; *Fragilaria* sp. 2 – 6; *F. vaucheriae* (Kützing) Petersen – 2, 3, 6; ***Fragilariforma** virscens* var. *mesolepta* (Rabenhorst) Andresen Stoermer Kreis in Andresen – 3, 6; ***Geissleria** similis* (Krasske) Lange-Bertalot et Metzeltin – 6; ***Gomphonema** acuminatum* Ehrenberg – 2–6; ***G. angusticephalum* E. Reichardt et Lange-Bertalot – 4, 6; ***Gomphonema* cf. *minusculum* Krasske – 6; *G. clavatum* Ehrenberg – 6; *G. gracile* Ehrenberg – 3; *G. micropus* Kützing – 4; *G. parvulum* (Kützing) Kützing – 6; *G. productum* (Grunow) Lange-Bertalot et E. Reichardt – 3; *Gomphonema* sp. 1 – 4, 6; *Gomphonema* sp. 2 – 4, 6; *G. subclavatum* (Grunow) Grunow – 6; *G. truncatum* Ehrenberg – 6; ***Gyrosigma** attenuatum* (Kützing) Rabenhorst – 3, 6; ***Hantzschia** amphioxys* (Ehrenberg) Grunow – 5; ****Humidophila** schmassmanii* (Hustedt) Buczko et Woital emend. Genkal – 6; ***Luticola** mutica* (Kützing) D.G. Mann – 5; ***Melosira** varians* C. Agardh – 3; ***Navicula** cryptocephala* Kützing – 3, 5, 7; *N. exilis* Kützing – 6; *N. gregaria* Donkin – 3; ***Navicula* cf. *pseudotenelloides* Krasske – 7; *N. radiosa* Kützing – 6, 7; ***Navicula* cf. *vaneei* Lange-Bertalot – 6; ***Neidium** bisulcatum* (Lagerstedt) P.T. Cleve – 6; *N.dubium* (Ehrenberg) P.T. Cleve – 6; ***Nitzschia** alpina* Hustedt – 5; *N. microcephala* Grunow – 5; *N. perminuta* (Grunow) M. Peragallo – 5, 6; ****Pinnularia** anglica* Krammer – 6; *P. biceps* Gregory – 1, 4, 6; *P. brevicostata* R.T. Cleve – 1; ***Pinnularia* cf. *bullacostae* Krammer et Lange-Bertalot – 6; ***P. crucifera* Cleve-Euler – 3, 5; *P. major* (Kützing) Cleve – 2; *P. mesolepta* (Ehrenberg) W. Smith – 4; ***P. neomajor* Krammer – 2; ***P. parvulissima* Krammer – 3, 5; ***Pinnularia* cf. *schimanskii* Krammer – 3, 5; ***P. septentrionalis* Krammer – 6; ***P. sinistra* Krammer – 3–6; *Pinnularia* sp. 1 – 5; *Pinnularia* sp. 2 – 5; *Pinnularia* sp. 3 – 3; *P. spitsbergensis* P.T. Cleve – 4; ***P. subcommutata* Krammer – 6; *Pinnularia* cf. *viridis* (Nitzsch) Ehrenberg – 5; ****Placoneis** coloradensis* Kociolek et Thomas – 6; **P. explanata* (Hustedt) Mayama – 6; *Placoneis* cf. *pseudanglica* (Lange-Bertalot) Cox – 6; ***Planothidium** lanceolatum* (Brébisson ex Kützing) Lange-Bertalot – 2; ***Psammothidium** chlidanos* (Hohn et Hellerman) Lange-Bertalot – 6; ***P. daonense* (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot – 6; **Psammothidium* cf. *grischuna* (Wuthrich) Bukhtiyarova et Round – 6; **P. levanderi* (Hustedt) Bukhtiyarova et Round – 6; *Psammothidium* cf. *marginulatum* (Wuthrich) Bukhtiyarova et Round – 6; ***Pseudostaurosira** parasitica* (W. Smith) Morales – 3; ****Punctastriata** ovalis* Williams et Round – 6; ***Rhopalodia** gibba* (Ehrenberg) O. Müller – 3, 6; ***Rossithidium** pusillum* (Grunow) Round et Bukhtiyarova – 6; ***Sellaphora** bacillum* (Ehrenberg) D.G. Mann – 3; **S. laevissima* (Kützing) D.G. Mann – 3; ***Sellaphora* cf. *obesa* D.G. Mann – 3; ***S. parapupula* Lange-Bertalot – 7; *S. pupula* (Kützing) Mereschkowsky – 3, 4, 6; *S. pseudopupula* (Krasske) Lange-Bertalot – 6; ***Stauroneis** anceps* Ehrenberg – 3, 4, 6; *S. phoenicenteron* (Nitzsch) Ehrenberg – 6, 7; ***S. reichardtii* Lange-Bertalot, Cavacini, Tagliaventi et Alfinito – 6; *S. smithii* Grunow – 6; ***Staurosira** elliptica* (Schumann) Williams et Round – 6; *S. venter* (Ehrenberg) Cleve et Möller – 6; **Stephanodiscus* cf. *alpinus* Hustedt – 7; ***S. makarovae* Genkal – 7; *Stephanodiscus* sp. – 3; ***Surirella** angusta* Kützing – 3; *S. brebissonii* Krammer et Lange-Bertalot – 3; ***Tabellaria** fenestrata* (Lyngbye) Kützing – 3–6; *T. flocculosa* (Rotn) Kützing – 2, 4, 6; ***Ulnaria** acus* (Kützing) Aboal – 7; *U. ulna* (Nitzsch) Compére – 3, 7. Иллюстрации некоторых редких для флоры России и новых для Якутии приведены на рис. 2.

Среди исследованных водоемов наибольшее разнообразие Bacillariophyta представлено в водоеме на северной оконечности острова. В неглубоком озере (ст. 6) найдено >100 таксонов видового и внутривидового ранга, из них 29 – новые для флоры Якутии. Под сопкой в заполненной водой морозобойной трещине (ст. 3) выявлен 61 таксон, среди них 11 – новые для региона. В озере-старице (ст. 5) среди мелкобугорковой тундры зарегистрировано 29 видов (8 – новых для Якутии). В термокарстовом озере на полигоне полигонально-валиковой тундры (ст. 4) обнаружено 35 таксонов, из них 7 относятся к новым для региона. В термокарстовом озере (ст. 2) среди лиственнич-

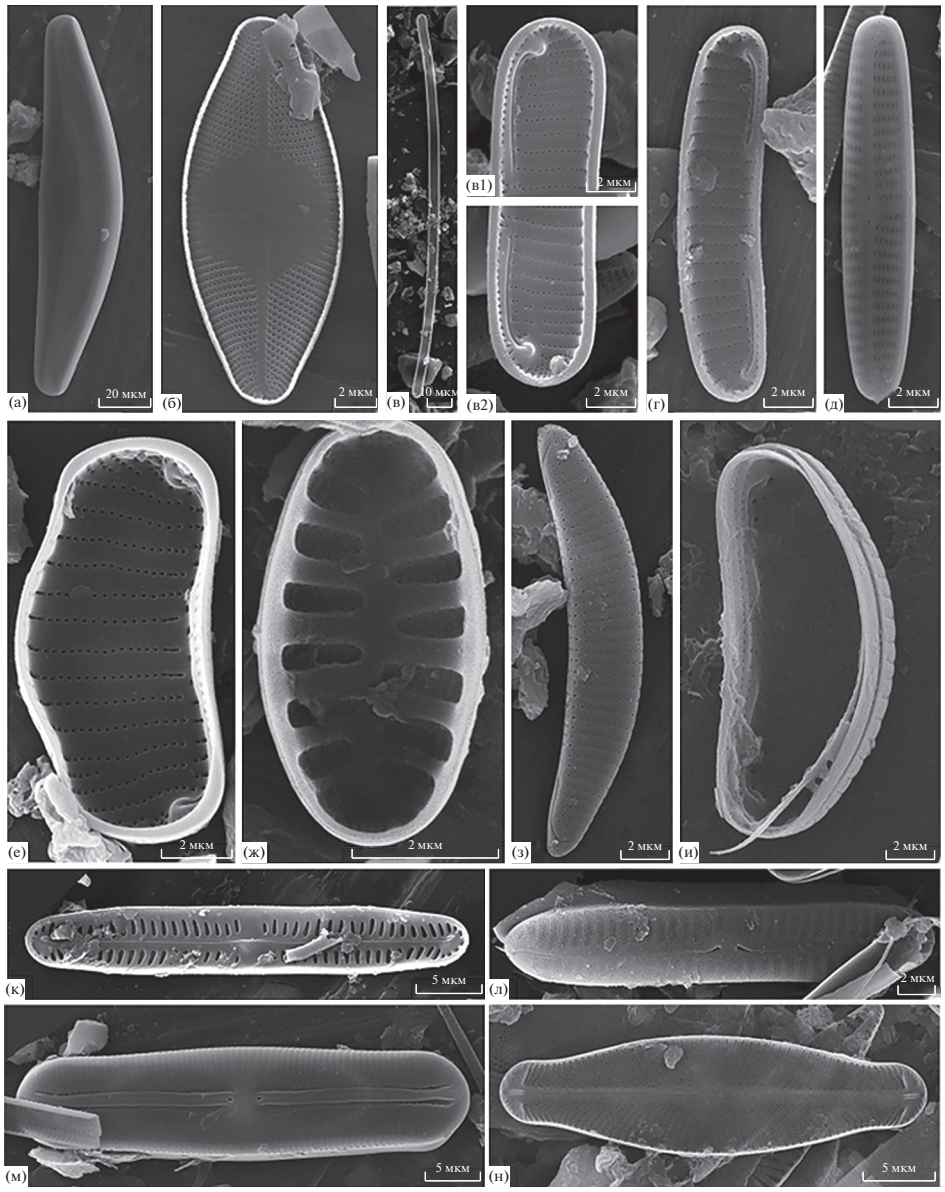

Рис. 2. Электронные микрофотографии створок (СЭМ) с внутренней (б, в, в1, в2, г, е, ж, и, к, н) и с наружной (а, д, з, л, м) поверхности. а – *Cymbella neogena*; б – *Eucocconeis laevis* var. *diliviana*; в, в1, в2 – *Eunotia pseudoflexuosa*; г – *E. botuliformis*; д – *Navicula* cf. *pseudotenelloides*; е – *Eunotia curtagrunowii*; ж – *Punctastriata ovalis*; з – *Eunotia ferefalcata*; и – *E. subarcuatoides*; к – *Pinnularia sinistra*; л – *P.* cf. *schimanskii*; м – *Sellaphora parapupula*; н – *S.* cf. *obesa*.

ной редины отмечено 24 представителя Bacillariophyta (2 – новые для флоры Якутии). В озерце-провал (ст. 7), в низине между двумя увалами на северной оконечности острова найдено 13 видов диатомовых водорослей (3 – новые для республики). В пойменном озере (ст. 1) выявлено минимальное число – 8 видов. В исследованных водоемах в видовом отношении преобладали широко распространенные виды. Среди них лидирующее положение в фитоперифитоне занимали *Asterionella formosa*, *Eunotia bilunaris, E. faba, Fragilaria capucina, Gomphonema acuminatum, Tabellaria fenestrata*.

Для 82 таксонов из 160 диатомей, обнаруженных в водоемах о. Тит-Ары, известно географическое распространение: 58 таксонов (70.8%) – космополиты по 12 таксонов (по 14.6%) – голарктические и бореальные виды. Для 85 таксонов известна приуроченность к местообитанию, среди них доминируют бентосные виды – 68 таксонов (80%), планктонно-бентосных видов – 14 и планктонных – 3.

Выявлено 87 таксонов, для которых известно отношение к pH среды. В период наших исследований отмечено преобладание алкалифилов – 32 таксона (36.8%), среди них наиболее часто в

пробах встречали *Caloneis silicula, Cocconeis placentula, Fragilaria vaucheriae, Gomphonema acuminatum, Gyrosigma attenuatum, Navicula cryptocephala, Ulnaria ulna*. Из группы индифферентов (27 таксонов, или 31%) чаще всего отмечали *Achnanthidium minutissimum, Encyonema silesiacum, Navicula radiosa, Sellaphora pupula, Stauroneis anceps, Tabellaria fenestrata*. Из ацидофилов, представленных 25 таксонами (28.7%), постоянно присутствовали *Eunotia arcus, E. bilunaris, E. exigua, E. faba, E. praerupta, Pinnularia bipes, Tabellaria flocculosa*. Из алкалибионтов обнаружены только 3 вида (3.5%) – часто встречающиеся *Epithemia adnata, E. turgida, Rhopalodia gibba*.

Выявлены таксоны-индикаторы сапробности воды – 81, из них олигосапробионтов – 22, бетасапробионтов – 15, олиго-бетасапробионтов – 10, ксено-олигосапробионтов – 8, олиго-альфа- и ксеносапробионтов – по 6, альфа-бета-, бета-альфа- и бета-олигосапробионтов – по 3, олиго-ксено- и ксено-бетасапробионтов – по 2, альфа-сапробионтов – 1. Легко заметить, что в диатомовой флоре водоемов о. Тит-Ары преобладают олиго- и ксеносапробионты с их вариациями – 59 таксонов, это 72.8% видов-индикаторов сапробности (81) или 51% всех обнаруженных в водоемах о. Тит-Ары таксонов (160), что характеризует водоемы как олиготрофные.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анализ данных электронного и светового микроскопирования позволил впервые охарактеризовать таксономическую структуру диатомовых водорослей водоемов из о. Тит-Ары нижнего течения р. Лена.

Наибольшее таксономическое разнообразие выявлено для родов *Fragilaria* s.l. (9 таксонов), *Eunotia* (33), *Pinnularia* (18), *Achnanthes* (14), *Navicula* s.l. (14), *Cymbella* s.l. (12), *Gomphonema* (12) и 13 родов (~30%) – моновидовые. На долю семи ведущих родов по видовому богатству приходится 112 видов и разновидностей (70% общего количества таксонов).

Такое структурное соотношение между ведущими родами, их ролью в сложении состава флоры, по мнению ряда авторов, – отличительная черта северных флор и отражает высокоширотное положение региона (Гецен, 1985; Васильева, 1989; Комулайнен, 2004; Стенина, 2009). Все найденные виды и разновидности отмечены в планктоне и в обрастаниях высших водных растений, а также на моховых подушках мелких водоемов Субарктики (Ремигайло, 1983, 1986). К сожалению, литературные данные по видовому составу фитоперифитона р. Лены, в том числе низовья реки, отсутствуют. В обобщающей работе по разнообразию растительного мира Якутии для этой реки приводится близкий набор следующих родов: *Pinnularia* (16), *Gomphonema* (21), *Cymbella* (22 таксона), *Nitzschia* (29), *Fragilaria* s.l. (45), *Navicula* (58) (Разнообразие..., 2005; Flora..., 2010). В более поздней работе В.А. Габышева, О.И. Габышевой (2018) по фитопланктону крупных рек Якутии для р. Лена приведено 393 таксонов Bacillariophyta видового и внутривидового рангов из 42 родов, отмечен сходный набор наиболее богатых в таксономическом плане родов: *Eunotia* (27), *Pinnularia* (27), *Gomphonema* (30), *Nitzschia* (32), *Navicula* (43), *Fragilaria* s.l. (48). Состав массовых видов в фитопланктоне реки характеризуется наличием планктонных представителей центрических диатомей рода *Aulacoseira* и бесшовных из родов *Diatoma* и *Fragilaria* (Габышев, Габышева, 2018) и значительно отличается от таковых, выявленных нами в фитоперифитоне. Следовательно, водоросли обрастаний о. Тит-Ары имеют своеобразный состав в условиях низкой температуры, слабого протаивания под ними многолетнемерзлой толщи и короткого вегетационного периода в Арктике.

Выводы. В водоемах о. Тит-Ары выявлено 160 видов и разновидностей диатомовых водорослей, из них 55 таксонов – новые для бассейна р. Лены и 46 таксонов – новые для Якутии, что позволило в значительной степени расширить таксономический спектр водорослей реки и региона. Находки такого числа новых таксонов и форм, определенных только до рода, свидетельствуют о слабой изученности Bacillariophyta р. Лены и региона в целом и необходимости дальнейших альгологических исследований с привлечением современных данных и методов электронной микроскопии. Наибольшее разнообразие Bacillariophyta представлено в неглубоком озере на северной оконечности острова – обнаружено >100 видов и разновидностей диатомовых водорослей, из них 29 новых для флоры Якутии. Наибольшим таксономическим разнообразием характеризуются рода Eunotia (33), Pinnularia (18) и Achnanthes (14). Среди доминирующих видов зафиксированы бентосные и эпифитные представители родов *Achnanthidium, Eunotia, Gomphonema, Tabellaria,*. Полученные данные могут быть использованы для мониторинга тундровых олиготрофных водоемов Арктики.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность за предоставленный материал Л.Н. Порядиной (Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН) и Е.В. Лихошвай (Лимнологический институт СО РАН) за предоставленную возможность работы на сканирующих электронных и световых микроскопах в Центре коллективного пользования “Электронная микроскопия”.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственных заданий Института биологических проблем криолитозоны СО РАН “Фундаментальные и прикладные аспекты изучения разнообразия растительного мира Северной и Центральной Якутии” (0376-2018-0001) (№ АААА-А17-117020110056-0) и Института биологии внутренних вод РАН “Систематика, разнообразие и филогения водных автотрофных организмов России и других регионов мира” (№ АААА-А18-118012690095-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балонов И.М. 1975. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. Москва: Наука. С. 87.

Баринова С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. 2006. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив: Изд-во “Pilies Studio”.

Васильева И.И. 1989. Анализ видового состава и динамики развития водорослей водоемов Якутии. Якутск: Изд-во Якутск. науч. центра СО АН СССР.

Васильева И.И., Ризванова Р.Г. 1976. Водоросли дельты реки Лены // Бюллетень научно-технической информации. Якутск: Якутский научный центр СО АН СССР. С. 8.

Васильева И.И., Ремигайло П.А. 1986. Флора пресноводных водорослей Ленской дельты. Якутск. Деп. в ВИНИТИ. № 2414-В86.

Витвицкий Г.Н. 1965. Климат // Якутия. Москва: Наука. С. 115.

Габышев В.А., Габышева О.И. 2018. Фитопланктон крупных рек Якутии и сопредельных территорий Восточной Сибири. Новосибирск: Изд-во “СибАк”.

Генкал С.И., Вехов Н.В. 2007. Диатомовые водоросли водоемов Русской Арктики. Москва: Наука.

Генкал С.И., Бондаренко Н.А., Щур Л.А. 2011. Диатомовые водоросли озер юга и севера Восточной Сибири. Рыбинск: Дом печати.

Генкал С.И., Чекрыжева Т.А., Комулайнен С.Ф. 2015. Диатомовые водоросли водоемов и водотоков Карелии. Москва: Научный мир.

Гецен М.В. 1985. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. Ленинград: Наука.

Егорова Г.Н. 1965. Природные условия дельты реки Лены и севера Хараулахских гор в пределах проектируемого заповедника // Природа Якутии и ее охрана. Якутск: Кн. изд-во. С. 174.

Исаев А.П., Габышева Л.П., Михалева Л.Г. 2016. Эколого-географические особенности лесного массива на острове Тит-Ары (Дельта реки Лены) // География и природные ресурсы. № 2. С. 53.

Комулайнен С.Ф. 2004. Экология фитоперифитона малых рек Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН.

Куликовский М.С., Глущенко А.М., Генкал С.И., Кузнецова И.В. 2016. Определитель диатомовых водорослей России. Ярославль: Филигрань.

Разнообразие растительного мира Якутии. 2005. Новосибирск: Наука.

Ремигайло П.А. 1983. Альгофлора водоемов проектируемого Усть-Ленского заповедника // Биолого-экономические исследования местной растительности и интродуцируемой флоры Якутии. Якутск: Якутский научный центр СО АН СССР. С. 5.

Ремигайло П.А. 1986. Альгофлора водоемов некоторых участков Нижней Лены // Биологические проблемы Севера: Тез. докл. IX симпозиума. Якутск. Вып. 2. С. 51.

Ремигайло П.А. 2014. Эколого-географическая структура таксономического разнообразия фитопланктона реки Лены // Наука и образование. № 1. С. 90.

Серкина Р.А. 1969. Планктон и бентос р. Лены и ее приморских участков // Тр. Якутск. отд. Сиб. НИИ рыбн. хоз-ва. Вып. 3. С. 118.

Стенина А.С. 2009. Диатомовые водоросли (Bacillariophyta) в озерах востока Большеземельской тундры. Сыктывкар: Коми науч. центр УрО РАН.

Харитонов В.Г. 2014. Диатомовые водоросли Колымы. Магадан: Кордис.

Харитонов В.Г., Генкал С.И. 2012. Диатомовые водоросли озера Эльгыгытгын и его окрестностей (Чукотка). Магадан: Северо-восточный научный центр Дальневосточного отделения РАН.

Чудаев Д.А., Гололобова М.А. 2016. Диатомовые водоросли озера Глубокого (Московская область). Москва: Товарищество науч. изданий КМК.

Flora of Yakutia: Composition and Ecological Structure. 2010. V. 3. Dordrecht: Springer.

Krammer K. 1997a. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 1: Allgemeines und *Encyonema* part // Bibl. Diatomologica. Bd 36. 382 s.

Krammer K. 1997b. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 2: *Encyonema* part., *Encyonopsis* und *Cymbellopsis* // Bibl. Diatomologica. Bd 37. 469 s.

Krammer K. 2000. Diatoms of Europe. V. 1: *Pinnularia*. 703 p.

Krammer K. 2002. Diatoms of Europe. V. 3: *Cymbella*. 584 p.

Krammer K. 2003. Diatoms of Europe. *Cymbopleura, Delicata, Navicymbula, Gomphocymbellopsis, Afrocymbella*. V. 4. 530 p.

Krammer K., Lange-Bertalot H. 1986. Bacillariophyceae. Teil 1: Naviculaceae // Die Süsswasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart. Bd 2/1. 876 s.

Krammer K., Lange-Bertalot H. 1988. Bacillariophyceae. Teil 2. Epithemiaceae, Bacillariaceae, Surirellaceae // Die Süsswasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag. Bd 2/2. 536 s.

Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991a. Bacillariophyceae. Teil. 3: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // Die Süsswasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart; N.Y.: Gustav Fischer Verlag. Bd 2/3. 576 s.

Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991b. Bacillariophyceae. Teil 4: Achnanthaceae, Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) und Gomphonema Gesamtliteraturverzeichnis // Die Süsswasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag. Bd 2/4. 437 s.

Lange-Bertalot H. 2001. Diatoms of Europe. *Navicula* sensu stricto, 10 genera separated from *Navicula* sensu lato // *Frustulia*. V. 2. 1–526 p.

Lange-Bertalot H., Bak M., Witkowski A. 2011. Diatoms of Europe. *Eunotia* and some related genera. V. 6.

Lange-Bertalot H., Genkal S.I. 1999. Diatoms from Siberia. I: Islands in the Arctic Ocean (Yugorsky-Shar Strait) // Iconographia Diatomologica. V. 6.

Levkov Z. 2009. Diatoms of Europe. *Amphora* sensu lato. V. 5.

Levkov Z., Metzeltin D., Pavlov A. 2013. Diatoms of Europe. *Luticola, Luticolopsis*. V. 7.

Pantle R., Buck H. 1955. Biological monitoring of water bodies and the presentation of results // Gas- und Wasserfach. V. 96(18). P. 1–604.

Reichardt E. 1999. Zur revision der gattung *Gomphonema* // Iconographia Diatomologica. V. 8.

Sladeček V. 1973. System of water quality from the biological point of view // Ergebnisse Limnologie. Heft 7. P. 1–218.

Sladeček V. 1986. Diatoms as indicators of organic pollution // Acta hydrochim. et hydrobiol. V. 14(5). P. 555.

Diatom Algae of Waterbodies in the Subarctic Tundra

L. I. Kopyrina[1], S. I. Genkal[2, *], and P. A. Remigailo[1]

[1]*Institute for Biological Problems of Cryolithozone, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Yakutsk, Russia*

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

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

For the first time, diatoms from small waterbodies of polygonal microrelief tundra on the Island of Tit-Ary (the Lower Reaches of the Lena River) are studies using scanning electron microscopy (SEM). A total of 160 taxa below the rank of genus from 48 genera, 25 families, 13 orders and 3 classes are found in phytoperiphyton, including 55 new for the flora of the Lena river basin, 46 new for Yakutia and 13 taxa identified only to the genus. The highest diversity of Bacillariophyta is recorded in a shallow lake at the north end of the island. More than 100 species and varieties of diatoms are detected there, including 29 new for the flora of Yakutia. *Achnanthidium minutissimum, Caloneis silicula, Cocconeis euglypta, C. pediculus, C. placentula, Cymbella artica, C. neocistula, Eunotia faba, E. praerupta, Gomphonema acuminatum, Hantzschia amphioxys, Navicula cryptocephala, Stauroneis anceps, Tabellaria fenestrata, T. flocculosa, Ulnaria ulna* and *Caloneis silicula* are found to be dominant in the waterbodies under study.

Keywords: Bacillariophyta, phytoperiphyton, island Tit-Ary, river Lena, Yakutia

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 2, с. 115–123

ВОДНАЯ ФЛОРА И ФАУНА

УДК 595.745(476.2)

НОВЫЕ НАХОДКИ И ВИДЫ РУЧЕЙНИКОВ (Trichoptera) НА ЮГО-ВОСТОКЕ БЕЛАРУСИ

© 2021 г. А. М. Островский*

Гомельский государственный медицинский университет, Гомель, Республика Беларусь

**e-mail: Arti301989@mail.ru*

Поступила в редакцию 22.05.2020 г.
После доработки 29.05.2020 г.
Принята к публикации 30.07.2020 г.

Приведены новые фаунистические данные о 33 видах ручейников юго-востока Беларуси, из них шесть видов (*Lupe phaeopa*, *Ceraclea fulva*, *Parasetodes respersellus*, *Anabolia laevis*, *Limnephilus fuscicornis, Oligostomis reticulata*) – новые для региона. Даны местонахождение и краткая информация о распространении и эколого-биологических особенностях каждого вида.

Ключевые слова: ручейники, Trichoptera, фауна, юго-восток Беларуси, новые регистрации

DOI: 10.31857/S0320965221020133

ВВЕДЕНИЕ

Ручейники (Trichoptera) – многочисленная и богатая видами группа амфибионтных насекомых, обладающая высокой экологической дифференциацией. Мировая фауна ручейников насчитывает 16267 современных и 521 ископаемых видов и форм (Morse, 2020). В Беларуси в настоящее время выявлен 161 вид (Мороз, Липинская, 2014; Višinskienė et al., 2018). Личинки ручейников населяют почти все типы пресных водоемов и являются постоянными компонентами зообентоса речных экосистем (Гигиняк, 2010). Известно, что видовой состав и численность этой группы подвержены значительным колебаниям в зависимости от различных факторов окружающей среды (Гигиняк, 2005, 2007; Giginyak, 2007). Однако, сведений о последних фаунистических изменениях для отряда Trichoptera гораздо меньше, чем для таких популярных групп насекомых, как, например, чешуекрылые или жесткокрылые (Гигиняк, 2011). Вместе с тем, за последние десятилетия состав и структура трихоптерофауны водоемов и водотоков претерпела существенные изменения. В связи с этим изучение динамики качественного и количественного состава фауны ручейников приобретает существенное значение.

Ранее автором опубликованы предварительные сведения по трихоптерофауне юго-востока Беларуси (Островский, 2014, 2016, 2020). Цель данной работы – внести ряд дополнений к уже опубликованным данным.

Сокращения: ЦПКО – Центральный парк культуры и отдыха им. А.В. Луначарского.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В результате обработки материалов, полученных автором с применением стандартных методик сбора на территории Гомельского (основные исследования), Брагинского и Буда-Кошелёвского районов Гомельской обл., а также в окрестностях г. Бобруйск Могилевской обл. в течение полевых сезонов 2014–2020 гг., появилась возможность представить новые фаунистические сведения о 33 видах ручейников, распространенных в данном регионе. Значком * отмечены виды, впервые обнаруженные на территории Юго-Восточной Беларуси. При этом ряд таксонов имеют международную природоохранную значимость в соответствии с общепринятыми категориями Международного союза охраны природы: CR (находящиеся под глобальной угрозой исчезновения), EN (находящиеся под критической угрозой исчезновения), VU (уязвимые), NT (близкие к первым трем категориям, имеющие неблагоприятные тенденции на окружающих территориях или зависимые от осуществляемых мер охраны), LC (требующие внимания), DD (виды, по которым не имеется данных для оценки статуса угрозы), NE (виды, статус которых не оценен) (IUCN, 2001). Собранный материал хранится в коллекции автора.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Описание видов

Отряд Trichoptera Kirby, 1813.

Подотряд Annulipalpia Martynov, 1924.

Надсемейство Hydropsychoidea Curtis, 1835. Семейство Ecnomidae Ulmer, 1903.

Род *Ecnomus* McLachlan, 1864

Ecnomus tenellus (Rambur, 1842)

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., г. Гомель, ЦПКО, набережная р. Сож, 15.06.2017, 4♂♂, 1♀; там же, 24.07.2018, 1♂.

Распространение. Транспалеарктический вид. Широко распространен во всей Европе, на Кавказе, в Закавказье, Северной Африке, Средней Азии (нижнее течение р. Амударья), на юге Дальнего Востока (Еврейская автономная обл., бассейн залива Петра Великого), в Восточном Китае и Японии (Качалова, 1977; Спурис, 1989; Иванов и др., 2001; Morse et al., 2001; Потиха, Арефина, 2003; Арефина, 2005; Вшивкова и др., 2013).

Замечания. Личинки обитают в различных типах озер, водохранилищах и медленно текущих участках рек среди зарослей макрофитов, проявляют эвритермные и ацидотолерантные свойства (Лепнева, 1964; Czachorowski, 1998; Иванов и др., 2001). Строят сети, являются хищниками, нападают на мелких личинок насекомых и ракообразных (Edington, Hildrew, 1995).

Семейство Hydropsychidae Curtis, 1835

Род *Hydropsyche* Pictet, 1834

Hydropsyche bulgaromanorum Malicky, 1977

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., г. Гомель, ЦПКО, набережная р. Сож, 15.06.2017, 1♀; там же, 28.2017, 1♂, 1♀; там же, 13.05.2018, 1♀.

Распространение Средняя Европа (отсутствует в Испании и на севере Скандинавии) и Южный Урал (Иванов и др., 2001; Бекетов, Крюков, 2004).

Замечания. Личинки предпочитают крупные равнинные реки и каналы, строят ловчие сети (Иванов и др., 2001). Вид включен в Красный список Польши, категория охраны LC (Szczęsny, 2002).

H. contubernalis McLachlan, 1865

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., г. Гомель, ЦПКО, набережная р. Сож, 07.08.2016, 2♂♂; там же, 02.09.2016, 1♂, 1♀; там же, 09.05.2017, 3♀♀; там же, 16.05.2017, 2♂♂, 1♀; там же, 15.06.2017, 1♂, 2♀♀; там же, 25.08.2017, 1♀; там же, 21.05.2019, 1♀; Новобелицкий автомобильный мост через р. Сож, 06.05.2017, 1♂; Могилёвская обл., окр. г. Бобруйск, берег р. Березина, 22.07.2017, 1♂ (роение).

Распространение. Вид широко распространен в Европе, но отсутствует в Испании и Исландии. Отмечен на Урале, Кавказе и в Закавказье (Спурис, 1989; Иванов и др., 2001).

Замечания. Личинки встречаются в реках и ручьях, являются фильтраторами (Иванов и др., 2001).

Семейство Polycentropodidae Ulmer, 1903

Род *Neureclipsis* McLachlan, 1864

Neureclipsis bimaculata (L., 1761)

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., г. Гомель, ЦПКО, набережная р. Сож, 09.08.2016, 1♀; там же, 16.05.2017, 1♂; там же, 25.08.2017, 1♂; там же, 09.05.2019, 1♀.

Распространение. Голарктический вид. Распространен в Средней и Северной Европе, Южном Зауралье, на Дальнем Востоке (Еврейская автономная обл., о-в Сахалин, оз. Ханка) и в Северной Америке (Лепнева, 1964; Спурис, 1989; Вшивкова, Холин, 1996; Czachorowski, 1998; Иванов и др., 2001; Morse et al., 2001; Бекетов, Крюков, 2004; Арефина, 2005).

Замечания. Личинки предпочитают равнинные реки с медленным течением, населяют мезотрофные и эвтрофные озера и заросшие макрофитами старицы рек, строят ловчие сети, являются хищниками (Лепнева, 1964; Edington, Hildrew, 1995; Czachorowski, 1998).

Род *Plectrocnemia* Stephens, 1836

Plectrocnemia conspersa (Curtis, 1834)

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., Гомельский р-н, восточные окр. д. Романовичи, на обрывистом песчаном берегу р. Ипуть, 30.08.2020, 1♀.

Распространение. Вид широко распространен во всей Европе, отмечен в Предкавказье (Иванов и др., 2001).

Замечания. Личинки встречаются в ручьях с чистой водой, а также в олиготрофных озерах, проявляют кренофильные свойства (Лепнева, 1940; Качалова, 1977; Czachorowski, 1998). Строят ловчие сети, являются хищниками (Мороз, Липинская, 2014). Вид включен в Красный список Венгрии (Malicky, 1994).

Семейство Psychomyiidae Walker, 1852

Подсемейство Tinodinae Li et Morse, 1997

Род *Lype* McLachlan, 1878

Lype phaeopa (Stephens, 1836)*

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., Гомельский р-н, северные окр. д. Улуковье, на обрывистом песчаном берегу р. Ипуть, 17.06.2018, 2♀♀.

Распространение. Широко распространен в Европе и европейской части России (Malicky, 2013).

Замечания. Личинки предпочитают большие и малые реки и ручьи, но также встречаются в прудах и озерах, где на затопленных корягах строят галереи из фрагментов древесины и песчаных частиц, скрепленных органическим секре-

том (Качалова, 1977; Иванов и др., 2001). Питаются детритом и водорослями (Wallace et al., 2003).

Подотряд Integripalpia Martynov, 1924

Надсемейство Leptoceroidea Leach, 1815

Семейство Leptoceridae Leach, 1815

Род *Ceraclea* Stephens, 1829

Ceraclea fulva (Rambur, 1842)*

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., г. Гомель, ЦПКО, набережная р. Сож, 15.06.2017, 2♀♀; там же, 25.08.2017, 2♀♀; там же, 27.08.2017, 1♂.

Распространение. Транспалеарктический вид. Широко распространен в Средней и Северной Европе, но отсутствует в Испании и Исландии. Обитает на Урале, Кавказе, в Сибири (Прибайкалье, Минусинский край) и на Дальнем Востоке (Спурис, 1989; Иванов и др., 2001).

Замечания. Личинки предпочитают обитать в олиготрофных озерах, проточных старицах рек и крупных прудах, в своей жизнедеятельности тесно связаны с пресноводными губками (Czachorowski, 1998; Иванов и др., 2001; Wallace et al., 2003). Домик прозрачный и эластичный, конический и слабо изогнутый, состоит из спикул губок, соединенных личиночным секретом (Wallace et al., 2003). Вид включен в Красный список Чехии, категория охраны EN (Chvojka et al., 2005).

C. nigronervosa (Retzius, 1783)

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., г. Гомель, ЦПКО, набережная р. Сож, 09.05.2017, 1♂; Новобелицкий автомобильный мост через р. Сож, 06.05.2017, 2♂♂, 2♀♀.

Распространение. Голарктический вид. Распространен в Средней и Северной Европе, Сибири (Прибайкалье, дельта р. Колыма), на юге Дальнего Востока (о-в Сахалин, оз. Ханка), в Японии (оз. Бива) и на тихоокеанском побережье Северной Америки (Вшивкова, Холин, 1996; Иванов и др., 2001; Morse et al., 2001).

Замечания. Личинки обитают в реках, ручьях и чистых озерах с каменистым субстратом на дне (Иванов и др., 2001; Wallace et al., 2003). Домик состоит из органического секрета и песчаных частиц (Мороз, Липинская, 2014). Вид включен в Красный список Польши, категория охраны LC (Szczęsny, 2002) и Чехии, категория охраны EN (Chvojka et al., 2005).

C. senilis (Burmeister, 1839)

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., г. Гомель, ЦПКО, набережная р. Сож, 15.06.2017, 2♂♂; там же, 25.08.2017, 1♂; ЮВ. окр. г. Гомель, на обрывистом песчаном берегу р. Ипуть, 14.06.2017, 1♂.

Распространение. Широко распространен в Европе, но отсутствует в Испании и Исландии; обитает в Западной Сибири и Средней Азии (Ферганская долина) (Спурис, 1989; Иванов и др., 2001).

Замечания. Личинки живут в эвтрофных озерах и медленно текущих реках (Czachorowski, 1998; Иванов и др., 2001). Домик гибкий и прозрачный, состоит из органического секрета личинки и спикул пресноводных губок, части которых иногда прикрепляются к внешней поверхности домика (Wallace et al., 2003). Вид включен в Красный список Польши, категория охраны NT (Szczęsny, 2002) и Чехии, категория охраны EN (Chvojka et al., 2005).

Род *Leptocerus* Leach, 1815

Leptocerus tineiformis Curtis, 1834

Материал. Республика Беларусь, Могилёвская обл., г. Бобруйск, ул. Бахарева, на подоконнике в жилой квартире, 02.07.2017, 1♂ (погибший); Гомельская обл., Буда-Кошелёвский р-н, г.п. Уваровичи, берег р. Уза, дата сбора неизвестна, 1♀.

Распространение. Вид широко распространен в Европе, но отсутствует в Испании и на севере Скандинавии; отмечен на Кавказе и Южном Урале (Спурис, 1989; Бекетов, Крюков, 2004).

Замечания. Личинки обычны среди зарослей макрофитов в разнообразных стоячих водоемах и медленно текущих участках рек (Качалова, 1977; Иванов и др., 2001). Домик цилиндрический и прямой, прозрачный и эластичный, состоит из личиночного секрета (Wallace et al., 2003). Вид включен в Красный список Норвегии, категория охраны EN (Kjærstad et al., 2010).

Род *Mystacides* Berthold, 1827

Mystacides longicornis (L., 1758)

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., г. Гомель, ЦПКО, набережная р. Сож, 15.06.2017, 1♂, 2♀♀; там же, 23.08.2017, 1♂; там же, 27.08.2017, 1♀; Брагинский р-н, д. Верхние Жары, оз. Любитово, на прибрежной растительности, 16.08.2019, 1♂.

Распространение. Голарктический вид. Широко распространен в Европе (отсутствует в Испании), на Южном Урале, в Сибири, Монголии, на Дальнем Востоке (п-ов Камчатка) и в Северной Америке (Качалова, 1977; Иванов и др., 2001; Бекетов, Крюков, 2004; Заика, 2009).

Замечания. Личинки обитают в зарастающих озерах, крупных прудах и водохранилищах, медленно текущих участках рек и каналов, переносят загрязнение воды (Качалова, 1977; Иванов и др., 2001; Wallace et al., 2003). В отличие от *M. nigra* домик состоит из очень мелких песчаных гранул и более крупных частиц детрита (Мороз, Липинская, 2014).

Mystacides nigra (L., 1758)

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., Гомельский р-н, северные окр. д. Улуковье, р. Ипуть, на прибрежной растительности, 17.06.2018, 1♂; восточные окр. д. Романовичи, р. Ипуть, на прибрежной растительности, 30.08.2020, 1♀.

Распространение. Транспалеарктический вид. Обычен в Средней и Северной Европе, отмечен в Сибири (Ямал) и на Дальнем Востоке (Спурис, 1989; Иванов и др., 2001).

Замечания. Личинки обитают в озерах, водохранилищах, участках рек с медленным течением и крупных ручьях с песчаным дном и макрофитами (Качалова, 1977; Иванов и др., 2001; Wallace et al., 2003). Домик состоит из песчаных частиц и детрита с палочкой, прикрепленной вдоль стенки (Мороз, Липинская, 2014).

Род *Oecetis* McLachlan, 1877

Oecetis furva (Rambur, 1842)

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., г. Гомель, ЦПКО, набережная р. Сож, 25.08.2017, 1♀; там же, 24.07.2018, 1♂, 2♀♀; г. Гомель, пр. Ленина, на свет витрины магазина, 14.08.2017, 1♀.

Распространение. Транспалеарктический вид. Широко распространен в Европе (отсутствует в Испании и на севере Скандинавии), на Урале, Кавказе, в Сибири и на юге Дальнего Востока (Иванов и др., 2001).

Замечания. Личинки обитают среди зарослей макрофитов в прибрежной зоне рек, озер и больших прудов, фитофаги (Czachorowski, 1998; Иванов и др., 2001). Домик конический, состоит из гладко уложенных растительных частиц (Качалова, 1977). Вид включен в Красную книгу Норвегии, категория охраны NT (Kjærstad et al., 2010).

O. lacustris (Pictet, 1834)

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., Гомельский р-н, восточные окр. д. Романовичи, на обрывистом песчаном берегу р. Ипуть, 30.08.2020, 1♂.

Распространение. Транспалеарктический вид. Широко распространен в Европе (отсутствует в Испании); обитает в Сибири, Монголии, на юге Дальнего Востока (оз. Ханка, п-ов Камчатка, о-в Сахалин) и в Китае (Спурис, 1989; Вшивкова, Холин, 1996; Иванов и др., 2001; Morse et al., 2001; Арефина, 2005).

Замечания. Личинки обитают в озерах, прудах, медленно текущих реках и каналах среди зарослей макрофитов (Качалова, 1977; Иванов и др., 2001). Домик гладкий, конический, изогнутый, состоит из частиц песка (Лепнева, 1940).

O. ochracea (Curtis, 1825)

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., г. Гомель, ЦПКО, набережная р. Сож, 29.05.2017, 2♂♂, 1♀.

Распространение. Голарктический вид. Распространен в Европе, на Урале, в Сибири, Средней Азии (реки Сырдарья и Амударья), Монголии, на Дальнем Востоке (п-ова Чукотский и Камчатка, о-в Сахалин) и в Северной Америке (Спурис, 1989; Вшивкова, Холин, 1996; Заика, 2009).

Замечания. Личинки обитают в зарослях макрофитов в эвтрофных озерах и больших прудах с заиленным дном, фитофаги (Czachorowski, 1998; Иванов и др., 2001; Бекетов, Крюков, 2004). Домик гладкий, изогнутый, состоит из песчаных частиц и мелких вкраплений детрита (Качалова, 1977; Wallace et al., 2003).

Род *Parasetodes* McLachlan, 1880

Parasetodes respersellus (Rambur, 1842)*

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., г. Гомель, ЦПКО, набережная р. Сож, 25.08.2017, 1♂, 1♀.

Распространение. Редкий европейский вид. Локально распространен на территории Франции, Греции, Венгрии, Италии, Румынии, России (Калининградская обл.), Украины и Беларуси (Buczyńska et al., 2014; Višinskienė et al., 2018).

Замечания. Личинки предпочитают участки рек с песчаным и песчано-илистым дном. Домик прямой, состоит из небольших перекрывающихся растительных частиц с палочкой, прикрепленной вдоль стенки (Móra et al., 2014).

Семейство Molannidae Wallengren, 1891

Род *Molanna* Curtis, 1834

Molanna angustata Curtis, 1834

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., ЦПКО, набережная р. Сож, 13.05.2018, 1♂; Буда-Кошелёвский р-н, г.п. Уваровичи, берег р. Уза, дата сбора неизвестна, 1♀.

Распространение. Голарктический вид. Распространен в Средней и Северной Европе, на Урале, в Сибири (Хакасия), на Дальнем Востоке, в Японии и Северной Америке (Спурис, 1989; Бекетов, Крюков, 2004). Обычен в европейской части России, но редок в Сибири и на Кавказе (Иванов и др., 2001; Dragan, 2013).

Замечания. Личинки обитают в медленно текущих реках и ручьях, различных типах озер, прудах, предпочитают свободные от макрофитов участки с песчаным дном (Czachorowski, 1998; Wallace et al., 2003). Домик плоский из песчаных частиц (Мороз, Липинская, 2014).

Надсемейство Limnephiloidea Kolenati, 1848

Семейство Brachycentridae Ulmer, 1903

Род *Brachycentrus* Curtis, 1834

Brachycentrus subnubilus Curtis, 1834

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., г. Гомель, ЦПКО, набережная р. Сож, 30.04.2018, 1♀; там же, 01.05.2018, 5♂♂, 5♀♀.

Распространение. Транспалеарктический вид. Широко распространен в Европе, на Кавказе, в Закавказье, Сибири (Хакасия), Средней Азии и на Дальнем Востоке (п-ов Камчатка) (Спурис, 1989; Иванов и др., 2001; Dragan, 2013).

Замечания. Личинки обитают в реках и крупных ручьях, местами достигая значительной численности, редко встречаются в олиготрофных озерах с каменистым дном (Czachorowski, 1998; Wallace et al., 2003). Домик четырехгранной формы из секрета и детрита, иногда из песчинок, прикреплен неподвижно к субстрату (Лепнева, 1966; Качалова, 1977). Вид включен в Красный список Германии, категория охраны VU (Klima, 1998) и Венгрии, категория охраны VU (Malicky, 1994).

Семейство Limnephilidae Kolenati, 1848

Подсемейство Limnephilinae Kolenati, 1848

Триба Limnephilini Kolenati, 1848

Род *Anabolia* Stephens, 1837

Anabolia laevis (Zetterstedt, 1840)*

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., г. Гомель, р. Сож, центральный городской пляж, на прибрежной растительности, 24.09.2016, 1♂; Гомельский р-н, окр. д. Уза, берег р. Уза, на древесно-кустарниковой растительности, 01.10.2016, 9♂♂; восточные окр. д. Старые Дятловичи, р. Сож, на прибрежной растительности, 20.09.2020, 2♂♂.

Распространение. Вид распространен в Средней Европе и на северо-западе европейской части России (Иванов и др., 2001).

Замечания. Личинки обитают в реках, ручьях, прудах и озерах (Иванов и др., 2001). Домик из минеральных частиц и растительных фрагментов (Мороз, Липинская, 2014).

Род *Grammotaulius* Kolenati, 1848

Grammotaulius nitidus (Müller, 1764)

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., юго-восточные окр. г. Гомель, Коренёвское лесничество, микрозаказник аполлона черного, среди тростника на пересохшем лесном болоте, 11.10.2020, 1♀.

Распространение. Европа (редок на юге и севере), Кавказ, Закавказье, Средняя Азия и Сибирь (Спурис, 1989; Иванов и др., 2001).

Замечания. Личинки предпочитают мелкие лесные водоемы, обитают в эвтрофных озерах, старицах рек, среди зарослей макрофитов на дне стоячих водоемов (Czachorowski, 1998). Часто встречаются в заболоченных пересыхающих летом лужах (Wallace et al., 2003). Домик до 50 мм длиной, прямой, почти цилиндрический, сзади слегка суженный, состоит из кусочков тростника, листьев и других растительных остатков, уложенных по спирали и крышеобразно заходящих друг на друга (Лепнева, 1940). Вид включен в Красный список Чехии, категория охраны EN (Chvojka et al., 2005), Норвегии, категория охраны VU (Kjærstad et al., 2010), Германии, категория охраны VU (Klima, 1998) и Венгрии (Malicky, 1994).

Род *Limnephilus* Leach, 1815

Limnephilus auricula Curtis, 1834

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., г. Гомель, ул. Ауэрбаха, на свет окна жилого дома, 15.11.2016, 1♀.

Распространение. Широко распространен в Европе (отсутствует в Испании и на севере Скандинавии); обитает на Кавказе, в Закавказье и Западной Сибири (Спурис, 1989; Czachorowski, 1998; Иванов и др., 2001).

Замечания. Личинки встречаются в мелких, заросших макрофитами лужах и канавах (в том числе временных), эвтрофных озерах и старицах рек. Домик прямой, состоит в основном из растительных частиц (Wallace et al., 2003).

L. extricatus McLachlan, 1875

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., Гомельский р-н, Чёнковское лесничество, под отстающей корой дерева на окраине лесного болота в окр. пос. Чёнки, 20.05.2018, 1♂.

Распространение. Широко распространен в Европе, на Кавказе, в Сибири (на восток до Прибайкалья) и Монголии (Спурис, 1989; Иванов и др., 2001; Заика, 2009; Dragan, 2013).

Замечания. Личинки предпочитают ручьи и реки, иногда встречаются в озерах (Иванов и др., 2001). Домик состоит из песчаных частиц с незначительными органическими включениями изогнутой формы (Wallace et al., 2003).

L. flavicornis (Fabricius, 1787)

Материал. Республика Беларусь, г. Гомель, пер. 2-й Встречный, на свет окна жилого дома, 01.09.2016, 1♀; ЦПКО, набережная р. Сож, 02.09.2016, 1♂; там же, 23.08.2017, 1♂; там же, 12.09.2017, 1♂; Гомельский р-н, поле в окр. д. Уза близ р. Уза, в кроне одиноко стоящего дуба, 16.06.2017, 1♂ (пойман кошением); Чёнковское лесничество, широколиственный лес в окр. садоводческого товарищества “Мотор”, среди подлеска на окраине низинного болота, 20.10.2018, 1♀.

Распространение. Широко распространен в Европе; отмечен в Северной Африке, на Кавказе и в Сибири (на восток до Прибайкалья) (Качалова, 1977; Спурис, 1989; Бекетов, Крюков, 2004; Dragan, 2013). Один из самых обычных видов ручейников фауны Беларуси (Мороз, Липинская, 2014).

Замечания. Личинки обитают во всех типах озер, старицах и участках рек с медленным течением, предпочитают водоемы с грубым детритом на дне, переносят загрязнение, детритофаги (Качалова, 1977; Czachorowski, 1998). Строят характерные домики из растительных остатков, уложенных в поперечной плоскости к центральной оси, иногда из раковин моллюсков (Мороз, Липинская, 2014).

L. fuscicornis (Rambur, 1842)*

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., г. Гомель, ЦПКО, набережная р. Сож, 03.09.2017, 1♂; там же, 09.05.2018, 1♂, 2♀♀; Гомельский р-н, Чёнковское лесничество, под отстающей корой дерева на окраине лесного болота в окр. пос. Чёнки, 20.05.2018, 1♂; северо-западные окр. д. Головинцы, под отстающей корой ивы на берегу мелиоративного канала, 26.05.2018, 2♂♂, 1♀; дачный пос. Клёнки, под отстающей корой сосны на берегу р. Сож, 01.06.2020, 1♀.

Распространение. Северная и Средняя Европа, Сибирь (Хакасия, р. Нижняя Тунгуска, нижнее течение р. Лены) (Спурис, 1989; Иванов и др., 2001; Dragan, 2013).

Замечания. Личинки обитают в ручьях и реках на гравийно-песчаном дне, детритофаги (Czachorowski, 1998; Иванов и др., 2001). Домик гладкий, состоит из однообразных песчаных гранул с редкими вкраплениями растительных частиц, уложенных в поперечной плоскости (Wallace et al., 2003). Вид включен в Красный список Чехии, категория охраны VU (Chvojka et al., 2005) и Венгрии, категория охраны EN (Malicky, 1994).

L. fuscinervis (Zetterstedt, 1840)

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., г. Гомель, р. Сож, на прибрежной растительности, 30.07.2017, 1♂.

Распространение. Транспалеарктический вид. Обитает в Средней и Северной Европе; отмечен в Сибири (Хакасия, Алтай, Ямал, низовья рек Обь и Иртыш) (Спурис, 1989; Czachorowski, 1998; Иванов и др., 2001; Dragan, 2013).

Замечания. Личинки предпочитают небольшие стоячие водоемы, озера и пруды, встречаются среди осок и тростника (Czachorowski, 1998; Иванов и др., 2001). Домик длинный, состоит из растительных остатков (Мороз, Липинская, 2014). Вид включен в Красный список Германии, категория охраны EN (Klima, 1998) и Польши, категория охраны DD (Szczęsny, 2002).

L. griseus (L., 1758)

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., г. Гомель, ТЦ “Секрет”, 1 этаж, на подоконнике, 06.10.2018, 1♀; Гомельский р-н, пересохший мелиоративный канал у дачного пос. Лисички, среди тростника, 13.10.2019, 1♀.

Распространение. Голарктический вид. Широко распространен во всей Европе, Сибири (Алтай, Саяны, Прибайкалье) и на тихоокеанском побережье Северной Америки (Спурис, 1989; Иванов и др., 2001).

Замечания. Личинки обитают в небольших стоячих водоемах, в том числе во временных весенних лужах, болотах, проявляют ацидотолерантные свойства (Лепнева, 1966; Czachorowski, 1998; Wallace et al., 2003). Домик конической формы, относительно узкий и длинный, слабо изогнутый, с гладкой поверхностью, состоит из частиц песка с частыми органическими включениями (Мороз, Липинская, 2014).

L. nigriceps (Zetterstedt, 1840)

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., Гомельский р-н, окр. д. Уза, берег р. Уза, на древесно-кустарниковой растительности, 01.10.2016, 1♂.

Распространение. Голарктический вид. Распространен в Средней и Северной Европе (отсутствует в Испании), отмечен на Урале, в Средней Азии, Сибири (Хакасия, оз. Байкал), Монголии, на Дальнем Востоке (Чукотский и Хабаровский края, п-ов Камчатка, Северные Курилы) и в Северной Америке (Спурис, 1989; Иванов и др., 2001; Morse et al., 2001; Dragan, 2013; Vshivkova, 2013).

Замечания. Личинки встречаются на участках рек с медленным течением и в озерах на песчаном или песчано-каменистом дне среди водных макрофитов (Качалова, 1977; Иванов и др., 2001; Wallace et al., 2003). Домик состоит из растительных пластин, трехгранный в поперечном сечении (Мороз, Липинская, 2014).

L. politus McLachlan, 1865

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., г. Гомель, ЦПКО, набережная р. Сож, 21.09.2017, 2♂♂; Гомельский р-н, восточные окр. д. Старые Дятловичи, р. Сож, на прибрежной растительности, 20.09.2020, 1♂.

Распространение. Транспалеарктический вид. Обитает в Средней и Северной Европе, на Кавказе, в Западной Азии, Сибири (Алтай, Хакасия, Саяны) и на Дальнем Востоке (Якутия, п-ов Камчатка) (Качалова, 1977; Спурис, 1989; Иванов и др., 2001; Бекетов, Крюков, 2004; Dragan, 2013).

Замечания. Личинки населяют заросшие макрофитами участки стоячих водоемов, канав и участки рек с медленным течением (Качалова, 1977; Иванов и др., 2001). Домик состоит из косо уложенных грубых растительных фрагментов или раковин моллюсков, как у *L. flavicornis* или *L. rhombicus* (Лепнева, 1966).

Триба Stenophylacini Schmid, 1955

Род *Halesus* Stephens, 1836

Halesus tesselatus (Rambur, 1842)

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., Гомельский р-н, поле в окр. д. Уза близ р. Уза, на стволе одиноко стоящего дуба, 02.10.2016, 1♂, 1♀ (во время спаривания).

Распространение. Транспалеарктический вид. Обитает в Средней и Северной Европе, отмечен в Сибири (Алтай, Прибайкалье) (Спурис, 1989; Иванов и др., 2001; Бекетов, 2005).

Замечания. Личинки населяют ручьи и малые чистые реки (Иванов и др., 2001). Домик прямой, состоит из растительных частиц (Мороз, Липинская, 2014).

Надсемейство Phryganeoidea Leach, 1815

Семейство Phryganeidae Leach, 1815

Род *Oligostomis* F. Kolenati, 1848

Oligostomis reticulata (L., 1767)*

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., южные окр. г. Гомель, Ново-Белицкое лесничество, родниково-ручьевой комплекс в смешанном лесу, 28.04.2014, 1♂ (во время лёта).

Распространение. Северная и Средняя Европа, на юге реже (Качалова, 1977; Иванов и др., 2001).

Замечания. Личинки обитают от проточных озер до небыстрых ручьев на заболоченных территориях (Иванов и др., 2001). Домик состоит из растительных частиц, уложенных по спирали (Качалова, 1977). Вид включен в Красный список Чехии, категория охраны VU (Chvojka et al., 2005).

Род *Phryganea* L., 1758

Phryganea bipunctata Retzius, 1783

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., г. Гомель, ЦПКО, набережная р. Сож, 13.05.2018, 1♂.

Распространение. Транспалеарктический вид. Распространен в Средней и Северной Европе, Сибири (Хакасия, оз. Байкал), Монголии (оз. Ховсгол) и на о-ве Сахалин (Вшивкова, Холин, 1996; Czachorowski, 1998; Morse et al., 2001; Иванов и др., 2001; Dragan, 2013).

Замечания. Личинки обитают в стоячих или слабо проточных водоемах среди макрофитов (Иванов и др., 2001). Встречается главным образом в чистых водах (Качалова, 1977). Домик прямой, из растительных частиц, уложенных по спирали (Мороз, Липинская, 2014). Вид включен в Красный список Венгрии, категория охраны EN (Malicky, 1994).

Ph. grandis L., 1761

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., г. Гомель, ЦПКО, набережная р. Сож, 21.05.2019, 1♂; г. Гомель, пр. Космонавтов, на свет лампы, 01.06.2019, 1♀; Буда-Кошелёвский р-н, окр. г.п. Уваровичи, в заброшенной водонапорной башне близ р. Уза, 23.05.2019, 1♀.

Распространение. Вид широко распространен в Европе, на Кавказе, в Закавказье, Сибири и Монголии (Czachorowski, 1998; Иванов и др., 2001; Бекетов, Крюков, 2004; Заика, 2009).

Замечания. Личинки обитают в стоячих или слабо проточных водоемах, заросших макрофитами (Иванов и др., 2001; Бекетов, Крюков, 2004). Домик прямой, из растительных фрагментов, уложенных по спирали (Мороз, Липинская, 2014).

Подотряд Spicipalpia Weaver, 1983

Надсемейство Hydroptiloidea Stephens, 1836

Семейство Hydroptilidae Stephens, 1836

Подсемейство Orthotrichiinae Nielsen, 1948

Род *Orthotrichia* Eaton, 1873

Orthotrichia costalis (Curtis, 1834)

Материал. Республика Беларусь, Гомельская обл., г. Гомель, ЦПКО, набережная р. Сож, 17.06.2017, 1♀; там же, 25.08.2017, 1♂, 1♀.

Распространение. Транспалеарктический вид. Широко распространен в Европе, на Урале, Кавказе, Дальнем Востоке (Хабаровский и Приморский края) и в Японии (Спурис, 1989; Morse et al., 2001; Иванов и др., 2001; Арефина, 2005).

Замечания. Личинки обитают в эвтрофных, заросших макрофитами озерах и на участках рек с медленным течением (Качалова, 1977; Иванов и др., 2001). Домик состоит только из личиночного секрета, плоский и овальный, как бы из двух раковинных створок (Мороз, Липинская, 2014).

Выводы. К настоящему времени достоверно известно 42 вида ручейников, обитающих на территории Юго-Восточной Беларуси, из них 6 видов впервые указываются для данного региона в настоящей статье. В совокупности это составляет лишь 1/4 всех зарегистрированных в республике видов (Мороз, Липинская, 2014). Приведенная цифра свидетельствует о недостаточной изученности трихоптерофауны юго-востока Беларуси и о необходимости проведения дальнейших исследований. Особый интерес представляет обнаружение новых мест обитания редких видов, что позволит подготовить обоснование для их последующего включения в Красную книгу Республики Беларусь.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арефина Т.И. 2005. Фауна ручейников (Insecta, Trichoptera) Еврейской автономной области (Дальний Восток России) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 3. С. 312.

Бекетов М.А. 2005. Видовой состав насекомых водотоков Северо-Восточного Алтая: поденки, ручейники и веснянки (Ephemeroptera, Trichoptera, Plecoptera) // Евразиатский энтомологический журнал. Т. 4. № 2. С. 101.

Бекетов М.А., Крюков В.Ю. 2004. К познанию ручейников Южного Зауралья // Евраз. энтомол. журн. Т. 3. № 3. С. 213.

Вшивкова Т.С., Холин С.К. 1996. Биогеографическая и эколого-фаунистическая характеристика ручейников (Insecta, Trichoptera) о. Сахалин // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 7. С. 57.

Вшивкова Т.С., Флинт О.С., Холзентал Р.В. и др. 2013. Первые данные по фауне ручейников (Insecta, Trichoptera) водотоков и водоемов бассейна залива Восток (залив Петра Великого, Приморский край) // Жизнь пресных вод. Вып. 1. С. 123.

Гигиняк И.Ю. 2005. Ручейники (Trichoptera) как элемент экологического мониторинга водных экосистем // Сахаровские чтения 2005 года: экологические проблемы XXI века: Матер. V международной научной конференции. Ч. 1. Минск: Международный гос. экологический ун-т им. А.Д. Сахарова. С. 189.

Гигиняк И.Ю. 2007. Оценка состояния водных экосистем водоемов и водотоков города Минска // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Матер. III международной научной конференции. Минск: Издательский центр Белорусского гос. ун-та. С. 44.

Гигиняк И.Ю. 2010. Характеристика фауны ручейников (Trichoptera) в разнотипных водоемах Беларуси // Весці НАН Беларусі. Сер. біял. навук. № 1. С. 111.

Гигиняк И.Ю. 2011. Виды ручейников Беларуси, имеющие охранный статус в европейских странах // Красная книга Республики Беларусь: состояние, проблемы, перспективы: Матер. Международной научной конференции. Витебск: Витебск. гос. ун-т им. П.М. Машерова. С. 36.

Заика В.В. 2009. Ручейники (Insecta, Trichoptera) Горного Алтая, Тувы и Северо-Западной Монголии // Евразиатский энтомологический журнал. Т. 8. № 2. С. 245.

Иванов В.Д., Григоренко В.Н., Арефина Т.И. 2001. Trichoptera (Ручейники) // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 5: Высшие насекомые. Санкт-Петербург: Наука. С. 7.

Качалова О.Л. 1977. Отряд ручейники Trichoptera // Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (планктон и бентос). Ленинград: Гидрометеоиздат. С. 477.

Лепнева С.Г. 1940. Ручейники (Trichoptera) // Жизнь пресных вод СССР. Т. I. Москва: Изд-во АН СССР.

Лепнева С.Г. 1964. Ручейники. Личинки и куколки подотряда кольчатощупиковых (Annulipalpia) // Фауна СССР. Т. II. Вып. 1. Москва: Наука.

Лепнева С.Г. 1966. Ручейники. Личинки и куколки подотряда цельнощупиковых (Integripalpia) // Фауна СССР. Т. II. Вып. 2. Москва: Наука.

Мороз М.Д., Липинская Т.П. 2014. Каталог поденок (Ephemeroptera), веснянок (Plecoptera) и ручейников (Trichoptera) Беларуси. Минск: Белорусская наука.

Островский А.М. 2014. Изучение трихоптерофауны реки Уза // Эколого-географические проблемы регионов России: Матер. V всероссийской научно-практической конференции, посвященной 85-летию естественно-географического факультета. Самара: Поволжская гос. социально-гуманитарная академия. С. 33.

Островский А.М. 2016. Эколого-фаунистическое изучение имагинальных фаз развития ручейников (Insecta, Trichoptera) юго-востока Беларуси // Перспективы и проблемы современной гидробиологии: Материалы Всероссийской молодежной гидробиологической конференции. Ярославль: Филигрань. С. 119.

Островский А.М. 2020. Дополнение к фауне поденок (Ephemeroptera), веснянок (Plecoptera) и ручейников (Trichoptera) юго-востока Беларуси // Экология водных беспозвоночных: тезисы Международной конференции, посвященной 110-летию со дня рождения Ф.Д. Мордухай-Болтовского. Ярославль: Филигрань. С. 64.

Потиха Е.В., Арефина Т.И. 2003. Новые находки ручейников (Insecta, Trichoptera) в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 2. С. 1842.

Спурис З.Д. 1989. Конспект фауны ручейников СССР. Рига: Зинатне.

Buczyńska E., Shapoval A.P., Buczyński P. 2014. The northernmost European record of *Parasetodes respersellus* (Trichoptera: Leptoceridae) from the Courish Spit (Russia) with notes on its distribution and imaginal morphology // Turk. J. Zool. V. 38. P. 631.

https://doi.org/10.3906/zoo-1401-1

Giginyak I. 2007. Caddisfly larvae (Trichoptera) from reservoirs of Minsk (Belarus) // XXXVI Miedzynar. seminarium kol naukowych. Olsztyn: Uniwersytet Warmińsko-Mazurski. P. 144.

Chvojka P., Novak K., Sedlak E. 2005. Trichoptera (chrosticі) // Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. Vydání první. Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR. P. 168.

Czachorowski S. 1998. Chruściki (Trichoptera) jezior Polski – charakterystyka rozmieszczenia larw. Olsztyn: Wyd. WSP w Olsztynie.

Dragan S.V. 2013. To the fauna of caddisflies (Insecta, Trichoptera) Abacan River basin // Bulletin Khakas State University. № 5. P. 7.

Edington J.M., Hildrew A.G. 1995. Caseless caddis larvae of Britain Isles // Freshwater Biol. Assoc. № 53.

IUCN. 2001. IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. IUCN Species Survival Commission. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. https://www.iucn.org/content/iucn-red-list-categories-and-criteria-version-31 (accessed 24 October 2020).

Kjærstad G., Andersen T., Brittain J., Olsvik H. 2010. Ephemeroptera, Odonata, Plecoptera, Trichoptera // Norsk rødliste for arter 2010. The 2010 Norwegian Red List for Species. Trondheim: Artstabanken. P. 227.

Klima F. 1998. Rote Liste der Köcherfliegen (Trichoptera) // Rote Liste gefährdeter Tiere Deutschlands. Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz. № 55. P. 112.

Malicky H. 1994. Rote Liste der gefahrdeten Kocherfliegen (Trichoptera) Osterreichs // Rote Liste gefahrdeter Tiere Osterreichs. Im Auftrag des Bundesministeriums fur Gesundheit und Umweltschutz. Wein. P. 149.

Malicky H. 2013. Fauna Europaea: Trichoptera. Fauna Europaea: Version 2.6. http://www.fauna-eu.org (accessed 20 May 2020).

Móra A., Juhász P., Kiss B., Müller Z., Málnás K. 2014. The larva of *Parasetodes respersellus* (Rambur 1841) with notes on its habitat and European distribution (Trichoptera: Leptoceridae) // Zootaxa. V. 3841(4). P. 563. https://doi.org/10.11646/zootaxa.3841.4.6

Morse J.C., Tanida K., Vshivkova T.S. 2001.The caddisfly fauna of four grate Asian lakes: Baikal, Hovsgol, Khanka and Biwa // 21 Century and Aquatic Entomology in East Asia. P. 97.

Morse J.C. 2020. Trichoptera World Checklist. http://entweb.clemson.edu/database/trichopt/index.htm (accessed 24 October 2020).

Szczęsny B. 2002. Chruściki (Trichoptera) // Czerwona lista zwierząt ginących i zagrożonych w Polsce. Krakow: Instytut Ochrony Przyrody PAN. P. 76.

Višinskienė G., Pisanenko A., Švitra G. 2018. New caddisfly (Trichoptera) species for the fauna of Belarus // Bull. Lithuanian Entomol. Soc. V. 2(30). P. 103.

Vshivkova T.S. 2013. Additional data on integripalpian caddisflies (Insecta: Trichoptera, Integripalpia) from Chukotka and adjacent territory // Far Eastern Entomologist. № 257. P. 1.

Wallace I.D., Wallace B., Philipson G.N. 2003. Keys to the Case-bearing Caddis Larvae of Britain and Ireland // Sci. Publ. Freshwater Biol. Assoc. V. 61.

New Finds and Species of Caddisflies (Trichoptera) in the South-Eastern Belarus

A. M. Ostrovsky*

Gomel State Medical University, Gomel, Republic of Belarus

**e-mail: Arti301989@mail.ru*

New faunistic data for 33 caddisfly species from the territory of South-Eastern Belarus are reported. Six caddisfly species of are new for this region: *Lupe phaeopa*, *Ceraclea fulva*, *Parasetodes respersellus*, *Anabolia laevis*, *Limnephilus fuscicornis, Oligostomis reticulata*. The location, distribution and ecologo-faunistic characteristic of every species is given.

Keywords: caddisfly, Trichoptera, fauna, South-Eastern Belarus, new records

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 2, с. 124–132

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.554.3-143:591.471.32

ОТНОСИТЕЛЬНАЯ МАССА ГЛОТОЧНЫХ ЗУБОВ ПЛОТВЫ *Rutilus rutilus*: СВЯЗЬ С БИОЛОГИЧЕСКИМИ ПОКАЗАТЕЛЯМИ РЫБ И НАСЛЕДУЕМЫМИ ПРИЗНАКАМИ

© 2021 г. Н. И. Комова*

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

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

Поступила в редакцию 28.11.2019 г.
После доработки 30.09.2020 г.
Принята к публикации 02.10.2020 г.

Проанализированы масса глоточных зубов (глоточных костей с расположенными на них зубами) и ее доля в массе тела у плотвы *Rutilus rutilus* (L., 1758) Рыбинского водохранилища с разным типом питания. Установлено, что доля массы глоточных зубов достоверно возрастает при увеличении длины тела рыб с 170 до 200 мм, массы тела – с 90 до 200 г и возраста – с 5 до 7 лет. Этот показатель у исследованных особей не зависит от числа зубов на глоточных костях. Абсолютная и относительная массы глоточных зубов не связаны с генетически обусловленными признаками – числом позвонков в позвоночнике и его отделах. Вместе с тем рыбы с большой относительной массой глоточных зубов характеризуются более высоким фенетическим разнообразием по числу фенотипов позвоночника.

Ключевые слова: плотва, глоточные зубы, длина тела, число позвонков, фенотипы позвоночника

DOI: 10.31857/S032096522102008X

ВВЕДЕНИЕ

Морфология глоточных зубов у рыб многообразна (Nakajima, 1987; Hulsey et al., 2008; Kramer et al., 2012 и др.). Как показано для карповых (Tao et al., 2019), видовое разнообразие является следствием пластичности и разнородности глоточного зубного ряда, что способствует адаптивной радиации. В свою очередь, наблюдается и внутривидовая вариация (Касьянов и др., 1981; Hjelm et al., 2003; Hung et al., 2015). Специализация глоточных зубов для захвата и переработки пищевых объектов играет важнейшую роль в трофической адаптации у рыб (Sibbing, 1991; Vandewalle et al., 1994; Wainwright, 2005; Clark, Summers, 2007; Berkovitz, Shellis, 2017).

Плотва *Rutilus rutilus* (L., 1758) широко распространена в европейских пресноводных экосистемах. Для нее характерен один ряд зубов на глоточных костях, чаще всего число зубов 10–12, в большинстве случаев на левой кости по шесть зубов, а на правой по пять, но встречаются и другие варианты (Изюмов, 1981; Komova, 2018 и др.). Для этого показателя характерно изменение в онтогенезе вследствие возрастной смены пищевых объектов. В Рыбинском водохранилище после вселения и распространения дрейссены (*Dreissena polymorpha* Pallas) плотва начала питаться этим высококалорийным кормом, что привело к увеличению ее упитанности, темпа роста (Поддубный, 1966; Комова, Изюмов, 2012; Герасимов и др., 2015) и плодовитости (Володин, 1963).

Цель работы – оценить связь относительной массы глоточных зубов с биологическими показателями (длиной, массой тела, возрастом), а также наследуемыми признаками (числом позвонков в отделах позвоночника).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Плотву отлавливали сетями в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в 2007, 2008, 2010 – 2013 гг. У рыб измеряли длину тела от кончика рыла до конца чешуйного покрова, взвешивали после извлечения гонад и внутренностей (масса тела, г). После полного биологического анализа рыб отваривали, отделяли и очищали позвоночник и глоточные зубы (глоточные кости с расположенными на них зубами) и затем высушивали. Глоточные зубы взвешивали с точностью до 1 мг. При обработке материала отмечено, что у особей, близких по длине и массе тела, глоточные зубы различаются по массе и, напротив, у рыб разных

Сокращения: $И_{глз}$ – индекс глоточных зубов; *V* – позвонки: *V*a – брюшные, *V*i –переходные, *V*c – хвостовые; *V*t – сумма всех позвонков, включая веберовы и преуральные.

размеров могут быть близки по массе. Так, две самки длиной 258 мм, массой 272 и 275 г имели зубы 0.608 и 0.952 г соответственно, а самки длиной 252 и 268 мм, массой 241 и 340 г имели зубы 1.005 и 1.011 г соответственно. Поэтому в работе использовали не только массу, для более корректного анализа проводили сравнения по $И_{глз}$ (‰), который рассчитывали, как долю массы глоточных зубов (г) от массы тела (г). Для морфологической характеристики использовали формулу глоточных зубов (5–5, 6–5 и 6–6) и, соответственно, число зубов на глоточных дужках (10, 11 и 12), *V*a, *V*i, *V*c и *V*t, а также основные фенотипы позвоночника (Касьянов, Изюмов, 1997). Возраст рыб определяли по чешуе и клейтрум (*cleithrum*), дополнительно использовали лобные кости (*frontale*). Для оценки результатов проводили однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), достоверность различий оценивали с помощью LSD-теста, уровень значимости $p < 0.05$. Всего исследовано 785 экз. плотвы.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Проведенный анализ корреляционной зависимости (уровень значимости $p < 0.05$) между признаками всех обследованных рыб показал, что масса глоточных зубов у самок и самцов наиболее тесно связана с массой и длиной тела (коэффициенты корреляции $r = 0.91–0.96$), меньше – с возрастом рыб ($r = 0.86–0.88$). В отличие от массы, $И_{глз}$ связан лишь с возрастом у самцов ($r = 0.43–0.60$). Корреляция с числом позвонков отсутствует во всех случаях ($r = 0.001–0.096$).

В Рыбинском водохранилище плотва начинает питаться дрейссеной при длине 140–180 мм. В 1990-х годах среди особей 180–220 мм встречались рыбы с разным типом питания, в этой группе, по сравнению с другими размерными группами, отмечена наибольшая частота встречаемости всеядной плотвы; среди особей 220–260 мм доля моллюскоядных рыб значительно превышала таковую предыдущей размерной группы, рыбы >260 мм были в основном моллюскоядные (Касьянов, Изюмов, 1997). Мы провели сравнение $И_{глз}$, разделив обследованных рыб на группы: растительноядные (длина тела 130–140 мм), условно растительноядные (длина тела 141–180 мм), со смешанным питанием (181–220 мм), моллюскоядные (221–270 мм) и наиболее крупные самки (271–320 мм).

Средняя масса глоточных зубов в значительной степени возрастает с увеличением длины тела, величины $И_{глз}$ также несколько растут, однако их статистически достоверный рост наблюдается лишь при сравнении групп 141–180 и 181–220 мм и у самцов, и у самок (табл. 1). Достоверное повышение $И_{глз}$ выявлено и между группами рыб с массой тела 40–100 и 170–300 г, возрастными группами 4–5 и 7–9 лет у особей обоих полов. Необходимо отметить значительное перекрывание предельных индивидуальных значений массы глоточных зубов и их индексов между размерно-массовыми и возрастными группами плотвы.

Для всей выборки не обнаружена достоверная связь (при $p < 0.05$) $И_{глз}$ с количеством зубов на глоточных костях ($r = 0.10$ для самок, $r = 0.08$ для самцов). Индивидуальные значения индексов для групп с разным количеством зубов находятся в широких пределах. У мелких и средних самок (141–180 и 181–220 мм) с 10 зубами (формула 5–5) средние значения $И_{глз}$ немного больше, чем у самок с 11 зубами (формула 6–5), у крупных, напротив, меньше, для группы 221–270 мм различия статистически достоверны (рис. 1). У самцов соотношение между этими группами аналогично таковому у самок.

Ранее Изюмов и Касьянов (1995) установили, что *V*a и *V*t у потомства связаны только с таковыми у самок, а *V*i – только с таковым у самцов, поэтому мы рассчитали $И_{глз}$ у особей с разными позвоночными фенами отдельно у самок и самцов (табл. 2). Оказалось, что с увеличением числа позвонков достоверных различий между группами рыб по средним значениям количества зубов на глоточных дужках, их массе, а также по $И_{глз}$, нет. Следует отметить лишь некоторый рост средних значений $И_{глз}$ с увеличением числа *V*a у самок и тенденцию к этому числа *V*i у самцов.

У рыб обоих полов различия средних значений $И_{глз}$ между группами мелких рыб (130–140 и 141–180 мм), а также между более крупными (181–220, 221–270 мм и выше) статистически недостоверны (табл. 1). Поэтому, объединив эти группы, мы проанализировали по два размерных класса для самок и самцов: с длиной тела 130–180 и 181–320 мм.

Согласно положению статистики, что в пределах интервала $x \pm 0.67\sigma$ (где x – средняя арифметическая для данной группы, σ – стандартное отклонение) лежит ~50% вариант вариационного ряда, в каждом из двух размерных классов самок и самцов были выделены группы с разными $И_{глз}$ следующим образом. $И_{глз}$, имеющие величину выше $x + 0.67\sigma$, условно определили, как высокие $И_{глз}$, ниже $x - 0.67\sigma$ – как низкие, находящиеся в пределах $x \pm 0.67\sigma$, – как средние. Расчет числа позвонков в отделах позвоночника групп рыб с разной величиной $И_{глз}$ показал следующее (табл. 3). Достоверные различия отмечены только для *V*c и *V*t, причем у крупных самок происходит снижение среднего числа позвонков с увеличением индекса, а у мелких самцов, напротив, увеличение – от особей группы со средними $И_{глз}$ к группе с высокими.

Изучение изменчивости фенотипов по частоте встречаемости различных комбинаций числа по-

Таблица 1. Масса тела, масса глоточных зубов и $И_{глз}$ плотвы разных размерных групп

Размерная группа, мм	Масса тела, г	Масса глоточных зубов, мг	$И_{глз}$, ‰	*n*
		Самки		
130–140	38.20 ± 1.47*	91.18 ± 5.70* 76–105	2.38 ± 0.07 2.13–2.55	5
141–180	62.46 ± 1.60*	150.42 ± 4.38* 86–36	2.42 ± 0.04* 1.79–3.72	75
181–220	141.20 ± 2.90*	393.93 ± 10.75* 216–608	2.79 ± 0.05* 2.01–4.11	76
221–270	246.39 ± 1.86*	696.45 ± 7.82* 364–1194	2.83 ± 0.02 1.64–4.66	399
271–320	373.55 ± 6.59*	1095.45 ± 24.24* 776–1507	2.95 ± 0.06 2.11–3.95	49
		Самцы		
130–140	41.66 ± 1.55*	74.92 ± 5.23* 58–90	1.80 ± 0.12 1.51–2.09	5
141–180	68.80 ± 2.10*	127.04 ± 5.69* 68–237	1.82 ± 0.04* 1.34–2.62	49
181–220	137.41 ± 3.12*	296.37 ± 8.58* 136–523	2.15 ± 0.03* 1.31–2.78	72
221–270	247.50 ± 5.25*	551.60 ± 16.13* 339–911	2.23 ± 0.04 1.74–3.14	55

Примечание. Даны среднее значение и его ошибка, под чертой – min–max показателей. Здесь и далее *n* – число рыб.
* Статистически достоверные ($p < 0.05$) различия между смежными размерными группами.

Таблица 2. Показатели глоточных зубов у плотвы с разным числом позвонков

Позвонки	Число позвонков, шт.	Число глоточных зубов, шт.	Масса глоточных зубов, мг	$И_{глз}$, ‰	*n*
		Самки			
*V*a	15	10.85 ± 0.09	568.58 ± 77.02	2.59 ± 0.11	20
	16	10.90 ± 0.02	533.60 ± 15.61	2.71 ± 0.03	278
	17	10.88 ± 0.03	528.73 ± 22.16	2.72 ± 0.04	118
*V*t	40	10.86 ± 0.06	528.84 ± 42.74	2.74 ± 0.07	36
	41	10.92 ± 0.02	530.15 ± 16.36	2.70 ± 0.03	261
	42	10.84 ± 0.04	541.90 ± 23.46	2.70 ± 0.04	116
		Самцы			
*V*i	2	10.90 ± 0.04	319.33 ± 21.99	2.13 ± 0.05	49
	3	10.90 ± 0.03	305.32 ± 17.84	2.04 ± 0.03	108
	4	10.79 ± 0.11	374.61 ± 53.48	2.22 ± 0.09	14

Примечание. Обозначения, как в табл. 1.

звонков в отделах позвоночника показало увеличение разнообразия у рыб обоих полов от низких $И_{глз}$ к особям с высокими $И_{глз}$ (табл. 4). Если, сохраняя зафиксированное нами для обследованных рыб соотношение число рыб/число фенотипов, пересчитать для каждой группы число фенотипов при 100 экз. рыб в них, то получим для самок с низкими, средними и высокими $И_{глз}$ число фенотипов у мелких рыб 39, 26 и 54 соответственно, у крупных – 11, 8 и 19, для мелких самцов – 56, 43 и 73, а также 26, 25 и 66 соответственно. При этом у групп со средним $И_{глз}$ оказалось

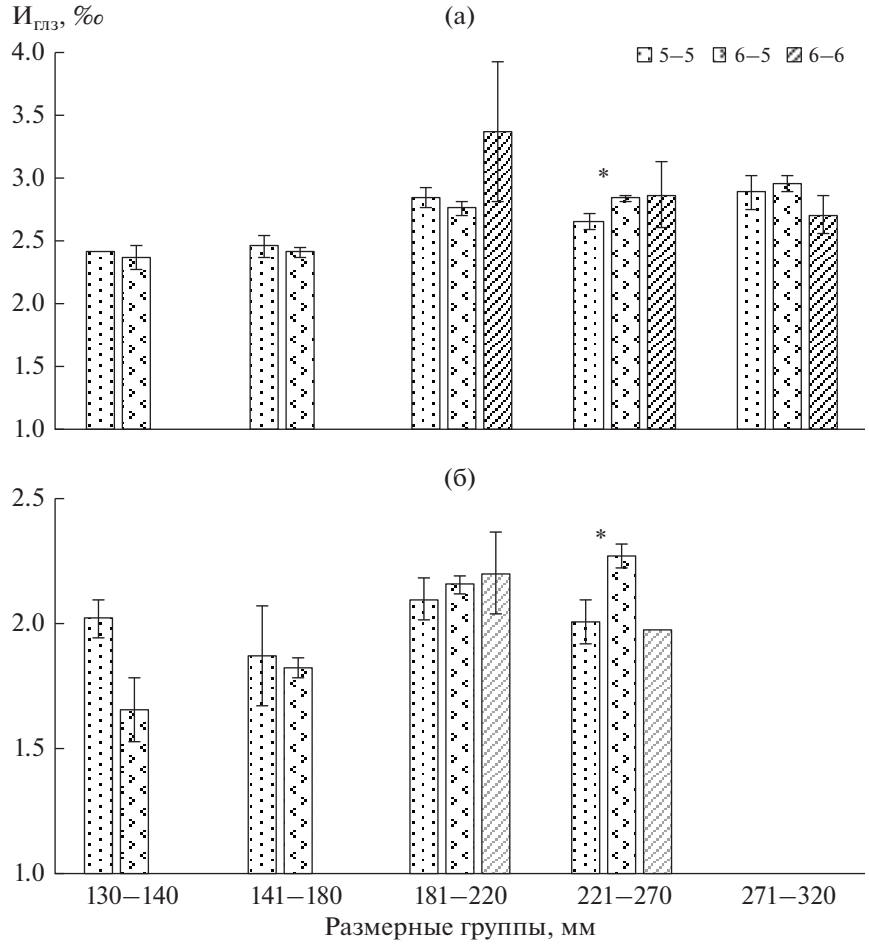

Рис. 1. Средние значения и их ошибка индексов глоточных зубов формул 5–5, 6–5 и 6–6 у плотвы разных размерных групп: а – самки, б – самцы.
* Статистически достоверные различия между соседними столбцами.

минимальное число фенотипов, с высокими – максимальное в обоих размерных классах у самок и самцов. Доля семи основных фенотипов уменьшается в ряду от рыб с низким И$_{глз}$ к рыбам с высоким И$_{глз}$ у мелких самок и крупных самцов. Однако у крупных самок и мелких самцов с высоким И$_{глз}$ этот показатель был немного выше по сравнению с имеющими средний И$_{глз}$. Наиболее часто во всех группах встречается фенотип 16–3–15. Его частота ниже у особей с высоким И$_{глз}$, чем с низким (за исключением мелких самцов). Наименее встречаемый фенотип среди семи основных – 17–3–14, у рыб длиной 130–180 мм он отмечен лишь у самок со средним И$_{глз}$, у самцов не зафиксирован.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Масса глоточных зубов в значительной степени обусловлена размерами плотвы, корреляция с массой тела, длиной и возрастом тесная и положительная, однако изменения с ростом биологических показателей происходят неравномерно. Выявлено заметное увеличение массы глоточных зубов при повышении длины тела с 170 до 200 мм, массы тела – с 90 до 200 г и возраста – с 5 до 7 лет. Связь индивидуальных значений массы глоточных зубов с длиной тела лучше всего отражают уравнения экспоненциальной регрессии, а связь с массой тела и возрастом – линейной регрессии (рис. 2, 3).

Увеличение массы глоточных зубов с размерами рыб отмечено у черного амура *Mylopharyngodon piceus* Richardson, также оказалось, что у особей, питавшихся мягкой пищей, их масса достигала лишь 50.7% массы зубов рыб того же размера, питавшихся твердой пищей (Hung et al., 2015). Морфологические изменения пищевого аппарата и даже формы тела, связанные с изменениями функциональной морфологии в онтогенезе, когда при размерах >200 мм происходит переход на питание бентосными макробеспозвоночными, описаны для плотвы из шведского оз. Касшё (Kassjo) (Hjelm et al., 2003). Согласно данным этих

Таблица 3. Число ($x \pm m_x$) позвонков у плотвы с разным значением $И_{глз}$

Размерный класс, мм	Группа $И_{глз}$	$И_{глз}$, ‰	*V*a	*V*i	*V*c	*V*t	*n*
			Самки				
130–180	Н	1.74–2.18	16.22 ± 0.13	2.83 ± 0.12	15.06 ± 0.10	41.11 ± 0.11	18
	Ср	2.19–2.63	16.22 ± 0.08	2.78 ± 0.08	15.13 ± 0.09	41.13 ± 0.08	46
	В	2.64–3.08	16.08 ± 0.14	2.92 ± 0.18	15.15 ± 0.10	41.15 ± 0.19	13
181–320	Н	1.92–2.52	16.26 ± 0.04	2.76 ± 0.04	**15.31 ± 0.05***	41.33 ± 0.05*	140
	Ср	2.53–3.13	16.28 ± 0.04	2.81 ± 0.03	15.10 ± 0.04*	41.19 ± 0.04*	263
	В	3.14–3.74	16.32 ± 0.08	2.77 ± 0.06	**15.07 ± 0.06**	41.16 ± 0.08	90
			Самцы				
130–180	Н	1.23–1.62	16.17 ± 0.15	2.72 ± 0.16	15.17 ± 0.17	41.06 ± 0.17	18
	Ср	1.63–2.02	15.96 ± 012	2.83 ± 0.12	15.04 ± 0.08*	40.78 ± 0.14*	23
	В	2.03–2.41	16.09 ± 0.28	2.73 ± 0.19	15.45 ± 0.16*	41.27 ± 0.19*	11
181–320	Н	1.58–1.98	16.35 ± 0.10	2.79 ± 0.08	15.06 ± 0.10	41.21 ± 0.10	34
	Ср	1.99–2.38	16.27 ± 0.07	2.70 ± 0.08	15.12 ± 0.09	41.10 ± 0.08	60
	В	2.39–2.79	16.21 ± 0.17	2.86 ± 0.15	15.21 ± 0.13	41.28 ± 0.20	29

Примечание. Н – низкий $И_{глз}$, Ср – средний $И_{глз}$, В – высокий $И_{глз}$. Жирным шрифтом отмечены статистически достоверные различия ($p < 0.05$). Остальные обозначения как в табл. 1.

Таблица 4. Частота встречаемости (в долях от 1) основных позвонковых фенотипов у плотвы в группах с низким (Н), средним (Ср) и высоким (В) $И_{глз}$

Фенотип	Размерный класс					
	130–180 мм			181–320 мм		
	Н	Ср	В	Н	Ср	В
			Самки			
16–3–14	0.056	0.043	–	0.036	0.053	0.044
16–3–15	0.500	0.457	0.462	0.393	0.373	0.389
16–3–16	0.056	0.109	0.077	0.179	0.087	0.067
17–2–15	0.167	0.109	0.077	0.107	0.114	0.133
17–2–16	–	0.087	0.077	0.107	0.065	0.111
17–3–14	–	0.043	–	–	0.042	0.033
17–3–15	0.111	0.022	–	0.050	0.091	0.067
Всего фенотипов, шт.	7	12	7	15	21	17
Доля 7 основных фенотипов, %	88.89	86.96	69.23	87.14	82.51	84.44
n	18	46	13	140	263	90
			Самцы			
16–3–14	0.167	0.043	–	0.088	0.050	0.034
16–3–15	0.167	0.348	0.273	0.441	0.317	0.207
16–3–16	0.167	0.043	0.091	0.088	0.083	0.069
17–2–15	0.167	0.043	0.182	0.118	0.117	0.034
17–2–16	–	–	0.091	0.088	0.050	0.103
17–3–14	–	–	–	0.059	0.100	–
17–3–15	0.056	0.087	–	0.059	0.033	0.069
Всего фенотипов, шт.	10	10	8	9	15	19
Доля 7 основных фенотипов, %	72.22	56.52	63.64	94.12	75.00	51.72
n	18	23	11	34	60	29

Примечание. "–" – отсутствие рыб с данным фенотипом. Остальные обозначения, как в табл. 1 и 3.

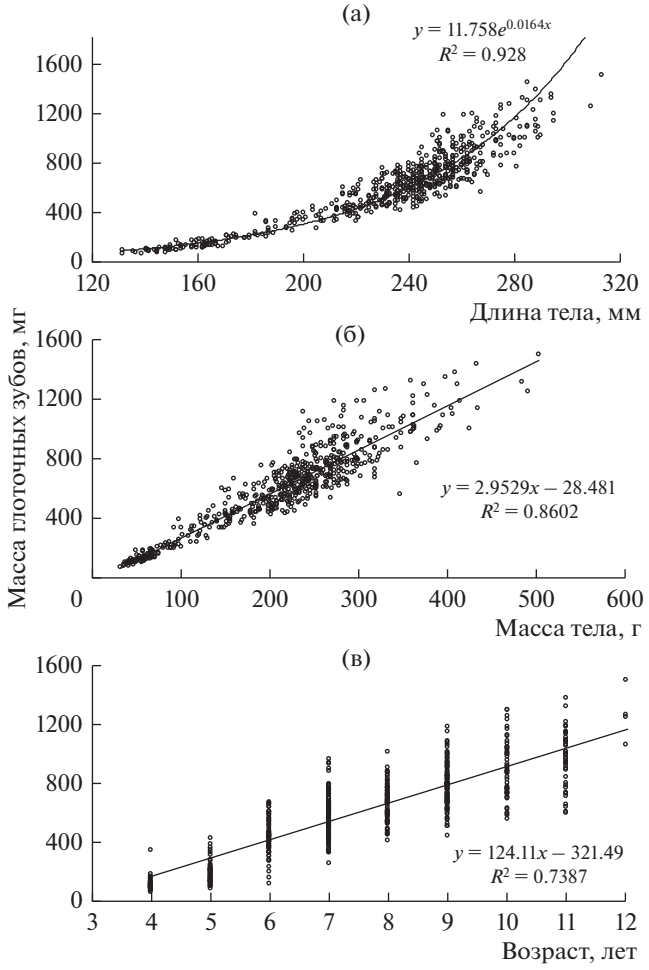

Рис. 2. Изменение массы глоточных зубов у самок плотвы разной длины (а), массы тела (б) и возраста (в).

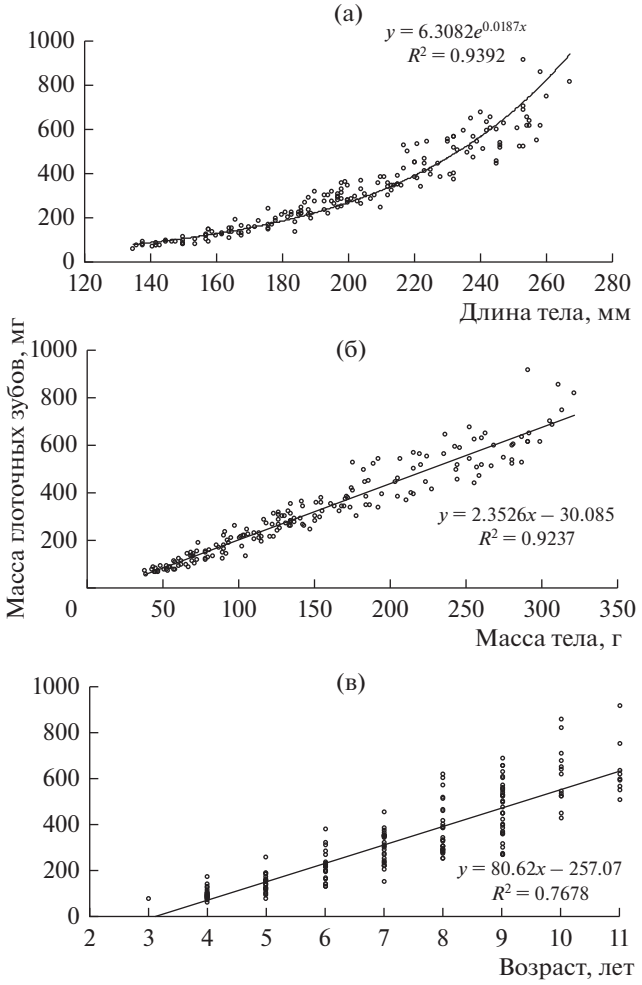

Рис. 3. Изменение массы глоточных зубов у самцов плотвы разной длины (а), массы тела (б) и возраста (в).

авторов, изменения массы глоточных зубов взаимосвязаны с изменением питания и особенностями физиологического обмена рыб в онтогенезе. Для исключения фактора обусловленности массы глоточных зубов от размерно-массовых характеристик особей, в настоящей работе нами был использован $И_{глз}$. Его корреляция с размерно-массовыми характеристиками и возрастом оказалась средней у самцов и слабой у самок.

Nagelkerke, Sibbing (1996) сравнили эффективность питания дрейссеной леща (*Abramis brama* L.), густеры (*Blicca bjoerkna* L.) и плотвы. Зафиксировано, что отношение массы глоточной кости к массе тела наибольшее у плотвы, это способствует раздавливанию раковин моллюсков. Максимальные и оптимальные размеры добычи тоже были самыми высокими у плотвы, для которой характерны и высокие индивидуальные значения эффективности питания. Потребление дрейссены приводит к увеличению упитанности и темпа роста. В частности, отмечено повышение темпа роста плотвы в оз. Плещеево после вселения и распространения *Dreissena polymorpha* (Касьянов, Изюмов, 1995). Анализ генетической дифференцировки моллюскоядной и растительноядной плотвы озера наряду с данными остеометрии глоточных зубов позволил сделать вывод скорее об экологической, но не генетической, обусловленности различий между этими экологическими формами (Кодухова, Карабанов, 2017).

Показано, что у моллюскоядной плотвы выше частота глоточных зубов формулы 6–5 и ниже – 5–5 (Изюмов, 1981; Касьянов и др., 1981). Предположение о том, что с увеличением количества зубов на глоточных костях может возрасти их общая масса, не подтвердилось. Оказалось, что только у крупных рыб (221–270 мм) обоих полов средние значения $И_{глз}$ особей, имеющих 11 зубов (формула 6–5), статистически достоверно выше, чем у особей с 10 зубами (формула 5–5), тогда как у мелких и средних рыб нет достоверных различий по этому показателю (рис. 1).

На примере некоторых видов рыб установлено, что полиморфизм глоточных зубов обусловлен в основном генетическими факторами, но зависит и от экологических (Nzau Matondo et al., 2008; Pasco-Viel et al., 2014; Hulsey et al., 2017). Отмечено влияние тиреоидных гормонов и температуры в период развития икры на варьирование формулы глоточных зубов африканского усача *Barbus intermedius* complex sensu Banister (1973) (Shkil et al., 2010). У плотвы действие этих гормонов привело к появлению формул 5–4 и 4–4 (Bolotovskiy, Levin, 2011), а электромагнитного поля – формулы 7–5 (Chebotareva et al., 2009). Число позвонков у рыб также в основном наследуется потомством (Кирпичников, 1987; Изюмов, Касьянов, 1995). По этой причине число позвонков и формулу глоточных зубов наряду молекулярным статусом видов используют в филогенетических исследованиях (Roudbar et al., 2016). Однако воздействие на ранних стадиях онтогенеза некоторых факторов окружающей среды, токсикантов или гормонов, может вызвать не только аномалии позвонков, но и изменение их числа (Chebotareva, 2009; Bolotovskiy, Levin, 2018).

В результате изучения связи между этими в значительной степени наследуемыми признаками обнаружено, что на уровне всей выборки отсутствует корреляция массы глоточных зубов и их индексов с числом позвонков. У рыб с разным числом позвонков в отделах и в целом позвоночнике нет статистически достоверных различий по массе глоточных зубов и $И_{глз}$ (табл. 2). Сравнение рыб двух размерных классов с разными $И_{глз}$ по *V*a и *V*t у самок, *V*i – у самцов не показало четкой связи, почти все различия между средними значениями статистически недостоверны (табл. 3). Для самок и самцов с высоким $И_{глз}$ характерна наибольшая изменчивость, т.е. у них обнаружено максимальное число позвонковых фенотипов, для рыб со средним $И_{глз}$ – наименьшая (табл. 4). Не удалось выявить какой-либо корреляции величин $И_{глз}$ и частот встречаемости наиболее массового во всех группах фенотипа 16–3–15. Полученные результаты не позволяют говорить о существовании четкой связи между $И_{глз}$ и числом позвонков, а также – $И_{глз}$ и разнообразием фенотипов.

Проведенная нами ранее (Komova, 2016) оценка изменений уровня плодовитости самок плотвы показала статистически достоверные приросты индивидуальной абсолютной плодовитости и относительной плодовитости от четырехлетних особей к шестилетним, затем – к особям 9–10 лет. Установлено также значительное увеличение диаметра и массы икринок у крупных самок по сравнению с мелкими. Существенный рост индивидуальной абсолютной плодовитости у самок тех же возрастов и у рыб длиной 200–220 мм описан В.М. Володиным (1963) для плотвы Рыбинского водохранилища. Увеличение индивидуальной абсолютной плодовитости у шестилетних рыб (по сравнению с пятилетними) отмечено у плотвы Запорожского водохранилища и каспийской воблы (*Rutilus rutilus caspicus* L.) из заливов р. Терек (Шихшабеков и др., 2013). Анализ наличия связи генеративных показателей с относительной массой глоточных зубов у самок плотвы свидетельствовал о той же направленности прироста величин $И_{глз}$, как и плодовитости, – от молодых, впервые созревающих самок к рыбам среднего возраста (Комова, Комова, 2018). Отмечено, что описанная тенденция роста плодовитости вызвана не повышением $И_{глз}$, а увеличением размеров самок, т.е. прирост плодовитости не зависит напрямую от величины глоточных зубов, а обусловлен интенсификацией генеративного обмена от впервые созревших рыб к более крупным особям среднего возраста, имеющим наиболее высокий его уровень.

Таким образом, с одной стороны, более мощные глоточные зубы у рыб, достигших определенной длины, позволяют им потреблять более калорийный корм, с другой, это приводит к улучшению роста, и, соответственно, увеличению глоточных зубов, усилению жиронакопления и генеративного обмена.

Выводы. На уровне всей выборки масса глоточных зубов плотвы положительно коррелирует с массой тела, длиной и возрастом, для $И_{глз}$ связь с этими показателями средняя у самцов и слабая у самок. Значения $И_{глз}$ у рыб обоих полов статистически достоверно возрастают при увеличении длины тела с 170 до 200 мм, массы тела – с 90 до 150 г и возраста – с 5 до 7 лет, когда плотва переходит на питание более калорийной пищей (моллюском дрейссеной) и возрастает темп роста. Относительная масса глоточных зубов у исследованных рыб не зависит от числа зубов. У крупных рыб (>220 мм) средние значения $И_{глз}$ особей, имеющих 11 зубов (формула 6–5), статистически достоверно выше, чем у особей с 10 зубами (формула 5–5). У мелких и средних особей достоверных различий $И_{глз}$ между группами особей с разными формулами зубов не наблюдается. Масса глоточных зубов и $И_{глз}$ не связаны с генетически обусловленными признаками: числом позвонков в позвоночнике и его отделах. Вместе с тем, у рыб с высоким $И_{глз}$ обнаружено максимальное число позвонковых фенотипов, что свидетельствует о более высокой фенотипической изменчивости этой группы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания, тема № АААА-А18-118012690222-4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Володин В.М. 1963. Плодовитость плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в Рыбинском водохранилище // Вопр. ихтиол. Т. 3. Вып. 2(27). С. 266.

Герасимов Ю.В., Столбунов И.А., Лёвин Б.А. и др. 2015. Плотва // Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. Ярославль: Филигрань. С. 263.

Изюмов Ю.Г. 1981. Экологические морфы плотвы *Rutilus rutilus* L. в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Ленинград: Наука. № 50. С. 65.

Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. 1995. О наследственной обусловленности числа позвонков у плотвы *Rutilus rutilus* // Вопр. ихтиол. Т. 35. № 5. С. 594.

Кирпичников В.С. 1987. Генетика и селекция рыб. Ленинград: Наука.

Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г. 1995. К изучению роста и морфологии плотвы *Rutilus rutilus* (L.) оз. Плещеево в связи с вселением дрейссены // Вопр. ихтиол. Т. 35. № 4. С. 546.

Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г. 1997. Изменчивость плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в Рыбинском водохранилище // Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль: Ин-т биол. внутр. вод РАН. С. 132.

Касьянов А.Н., Яковлев В.Н., Изюмов Ю.Г., Жгарева Н.Н. 1981. Изменчивость глоточных зубов плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в зависимости от типа питания // Вопр. ихтиол. Т. 21. № 4. С. 595.

Кодухова Ю.В., Карабанов Д.П. 2017. Морфологические изменения в популяции плотвы (*Rutilus rutilus*, Cyprinidae) озера Плещеево в результате вселения моллюска *Dreissena polymorpha* (Bivalvia) // Зоол. журн. Т. 96. № 9. С. 1069. https://doi.org/10.7868/S0044513417090100

Комова Н.И., Изюмов Ю.Г. 2012. Линейный рост плотвы *Rutilus rutilus* (L.) Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Ярославл. пед. вестник, III (Естественные науки). № 2. С. 70.

Комова Н.И., Комова А.В. 2018. О возможной связи плодовитости с массой глоточных зубов у плотвы *Rutilus rutilus* (L., 1758) (Cyprinidae, Cypriniformes) // Тр. Инст. биол. внутр. вод. Вып. 84(87). С. 85. https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-10021

Поддубный А.Г. 1966. Об адаптивном ответе популяции плотвы на изменение условий обитания // Тр. Инст. биол. внутр. вод. Вып. 10(13). Москва: Наука. С. 131.

Шихшабеков М.М., Рабазанов Н.И., Федоненко Е.В. и др. 2013. Особенности воспроизводства рыб рода *Rutilus* в водоемах южных широт // Биол. вестник Мелитопольского гос. пед. ун-та им. Б. Хмельницкого. № 3(3). С. 203. https://doi.org/10.7905/bbmspu.v0i3(6).544

Berkovitz B., Shellis P. 2017. Chapter 4. Osteichthyes // The teeth of non-mammalian vertebrates. Amsterdam: Academic Press. P. 43. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-802850-6.00004-7

Bolotovskiy A.A., Levin B.A. 2011. Effect of thyroid hormones on the development of pharyngeal dentition in roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae, Cypriniformes) // J. Ichthyol. V. 51. P. 474. https://doi.org/10.1134/S0032945211040035

Bolotovskiy A.A., Levin B.A. 2018. Effects of thyroid hormones on vertebral numbers in two cyprinid fish species: *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) and *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) // J. Appl. Ichthyol. V. 34. P. 449. https://doi.org/10.1111/jai.13659

Chebotareva Yu.V. 2009. Anomalies in the backbone structure in roach (*Rutilus rutilus*) (Cyprinidae, Cypriniformes) underyearlings following toxic impacts during early developmental stages // J. Ichthyol. V. 49. P. 96. https://doi.org/10.1134/S0032945209010123

Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu.G., Krylov V.V. 2009. The effect of an alternating electromagnetic field upon early development in roach *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae, Cypriniformes) // J. Ichthyol. V. 49. P. 409. https://doi.org/10.1134/S0032945209050075

Clark A.J., Summers A.P. 2007. Morphology and kinematics of feeding in hagfish: possible functional advantages of jaws // J. Exp. Biol. V. 210. P. 3897. https://doi.org/10.1242/jeb.006940

Hjelm J., van de Weerd G.H., Sibbing F.A. 2003. Functional link between foraging performance, functional morphology, and diet shift in roach (*Rutilus rutilus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 60. P. 700. https://doi.org/10.1139/F03-058

Hulsey C.D., Roberts R.J., Lin A.S.P. et al. 2008. Convergence in a mechanically complex phenotype: detecting structural adaptations for crushing in cichlid fish // Evolution. V. 62. Is.7. P. 1587. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00384.x

Hulsey C.D., Machado-Schiaffino G., Keicher L. et al. 2017. The integrated genomic architecture and evolution of dental divergence in East African Cichlid Fishes (*Haplochromis chilotes* × *H. nyererei*) // G3: Genes, Genomes, Genetics. V. 7. Is. 9. P. 3195. https://doi.org/10.1534/g3.117.300083

Hung N.M., Ryan T.M., Stauffer J.R., Madsen H. 2015. Does hardness of food affect the development of pharyngeal teeth of the black carp, *Mylopharyngodon piceus* (Pisces: Cyprinidae)? // Biological Control. V. 80. P. 156. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2014.10.001

Komova N.I. 2016. Comparative analysis of generative parameters of the Roach *Rutilus rutilus* (L., 1758) in the Volga reach of the Rybinsk Reservoir // Inl. Water Biol. V. 9. № 3. P. 289. https://doi.org/10.1134/S1995082916030093

Komova N.I. 2018. Morphological variability of roach *Rutilus rutilus* (L.) from the Volga Reach of Rybinsk Reservoir // Inl. Water Biol. V. 11. № 3. P. 371. https://doi.org/10.1134/S1995082918030069

Kramer A., Kovačić M., Patzner R.A. 2012. Dentition of eight species of Mediterranean Sea Gobiidae: do dentition characters of gobies reflect phylogenetic relationships? // J. Fish Biology. V. 80. Is. 1. P. 29. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.03137.x

Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A. 1996. Efficiency of feeding on zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) by common bream (*Abramis brama*), white bream (*Blicca bjoerkna*), and roach (*Rutilus rutilus*): the effects of morphology and behavior // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 53. № 12.

P. 2847.
https://doi.org/10.1139/f96-229

Nakajima T. 1987. Development of pharyngeal dentition in the cobitid fishes, *Misgurnus anguillicaudatus* and *Cobitis biwae*, with a consideration of evolution of cypriniform dentitions // Copeia. V. 1987. № 1. P. 208.
https://doi.org/10.2307/1446055

Nzau Matondo B., Ovidio M., Poncin P. et al. 2008. Morphological recognition artificial F1 hybrids between three common European cyprinid species: *Rutilus rutilus, Blicca bjoerkna* and *Abramis brama* // Acta Zool. Sin. V. 54. № 1. P. 144.

Pasco-Viel E., Yang L., Veran M. et al. 2014. Stability versus diversity of the dentition during evolutionary radiation in cyprinine fish // Proceedings of the Royal Society // Biological Sciences. V. 281: 20132688. P. 1.
https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2688

Roudbar A.J., Eagderi S., Esmaeili H.R. et al. 2016. A molecular approach to the genus *Alburnoides* using COI sequences data set and the description of a new species, *A. damghani*, from the Damghan River system (the Dasht-e Kavir Basin, Iran) (Actinopterygii, Cyprinidae) // ZooKeys. V. 579. P. 157.
https://doi.org/10.3897/zookeys.579.7665

Shkil F., Levin B., Abdissa B., Smirnov S.V. 2010. Variability in the number of tooth rows in the pharyngeal dentition of *Barbus intermedius* (Teleostei; Cyprinidae): Genetic, hormonal and environmental factors // J. Appl. Ichthyol. V. 26. P. 315.
https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01428.x

Sibbing F.A. 1991. Food capture and oral processing // Cyprinid Fishes. Fish and Fisheries Series. V. 3. Dordrecht: Springer. P. 377.
https://doi.org/10.1007/978-94-011-3092-9_13

Tao W., Yang L., Mayden R.L., He S. 2019. Phylogenetic relationships of Cypriniformes and plasticity of pharyngeal teeth in the adaptive radiation of cyprinids // Sci. China Life Sci. V. 62. № 4. P. 553.
https://doi.org/10.1007/s11427-019-9480-3

Vandewalle P., Huyssene A., Aerts P., Veraes W. 1994. The pharyngeal apparatus in teleost feeding // Biomechanics of Feeding in Vertebrates. Berlin: Springer. P. 59.

Wainwright P.C. 2005. Functional morphology of the pharyngeal jaw apparatus // Fish Physiology: Fish Biomechanics. V. 23. P. 77.
https://doi.org/10.1016/S1546-5098(05)23003-0

Relative Mass of Pharyngeal Teeth in Roach *Rutilus rutilus*: the Correlation With the Biologic Indicators of Fish and Genetically Determined Characteristics

N. I. Komova*

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

The mass of the pharyngeal teeth (pharyngeal jaws with teeth located on them) and their relative share in body mass in Rybinsk reservoir roach *Rutilus rutilus* (L., 1758) with different nutrition types have been analyzed. The relative share of pharyngeal teeth in body mass reliably increases with body length increase from 170 to 200 mm, body mass (from 90 to 200 g) and age (from 5 to 7 years). This indicator of pharyngeal teeth in the studied fish does not depend on the number of teeth on the pharyngeal jaws. The measured and relative mass of pharyngeal teeth are not connected with the genetically determined characteristics (the number of vertebrae in the axial skeleton and its regions). At the same time, fish with the high relative mass of pharyngeal teeth demonstrate the significant phenetic diversity in the amount of axial skeleton phenotypes.

Keywords: roach, pharyngeal teeth, body length, number of vertebrae, axial skeleton phenotypes

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 2, с. 133–141

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.5:591.8:574.24

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ СТАТУС МОНГОЛЬСКОГО ХАРИУСА *Thymallus brevirostris* В ГОРНОМ ОЗЕРЕ (ЮГ ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ)

© 2021 г. И. С. Некрасов[a], *, Л. А. Шуман[a], А. Г. Селюков[a]

[a] *Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия*

**e-mail: i.s.nekrasov@utmn.ru*

Поступила в редакцию 13.12.2019 г.
После доработки 10.06.2020 г.
Принята к публикации 29.10.2020 г.

Проведен гистологический анализ внутренних органов озерной (бентосоядной) формы монгольского хариуса *Thymallus brevirostris* (Kessler, 1879) в горном холодноводном оз. Хиндиктиг-Холь (Тува) в летний период. Установлено, что самки созревают в возрасте 4+, а пик нерестовой активности наблюдается в 5+. Самцы созревают на год раньше самок. В яичниках половозрелых рыб в летний период старшая генерация половых клеток представлена ооцитами фазы вакуолизации цитоплазмы, очередные генерации – многочисленными превителлогенными ооцитами. В семенниках проходит волна сперматогенеза. В эпителии жабр выявлены значительные патоморфологические изменения, что угнетает респираторную функцию. Зарегистрированные слабая гиперемия печени и умеренная базофилия гепатоцитов свидетельствуют о ее нормальном функционировании у хариуса в этот период.

Ключевые слова: гистологический анализ, монгольский хариус, горное озеро, гонады, жабры, печень

DOI: 10.31857/S0320965221020121

ВВЕДЕНИЕ

Исследования сем. хариусовых Thymallidae проводятся уже более двух столетий (Kessler, 1879; Boulenger, 1898; Световидов, 1936; Берг, 1948; Тугарина, Дашидоржи, 1972; Pivnicka, Hensel, 1978; Северин, Зиновьев, 1982; Михеев, Мазникова, 2016). В ряде водоемов ареала хариусовые имеют важное значение в структуре рыбного населения литорали, являясь доминирующими видами среди остальных компонентов ихтиоценоза. Происхождение этой группы лососевидных рыб приурочено к водоемам Алтая и Монголии, где отмечено их наибольшее видовое разнообразие (Pallas, 1776; Световидов, 1936; Берг, 1948; Баасанжав и др., 1988; Travers, 1989; Koskinen et al., 2002; Weiss, 2007; Книжин и др., 2008). Однако, если европейский и сибирский хариусы широко распространены, и их биология достаточно хорошо исследована, то наименее изученным представителем семейства является монгольский хариус *Thymallus brevirostris* (Kessler, 1879).

Монгольский хариус распространен во внутренних водоемах Северо-Западной Монголии, в бассейнах рек Кобдо и Дзабхан и в ряде озер (Гундризер, 1966; Тугарина, Дашидоржи, 1972), некоторые из которых находятся в горных регионах и характеризуются экстремальными гидрологическими условиями. В настоящее время считается (Книжин и др., 2008; Слынько и др., 2010), что монгольский хариус бассейна р. Кобдо представлен крупной (хищной) и мелкой (бентосоядной) формами. Генетическое единство крупной и мелкой форм, однородность по меристическим признакам, сходство в характере варьирования окраски чешуйного покрова и рисунка на спинном плавнике свидетельствуют об их принадлежности к одному виду. Водоемы Центрально-Азиатского бассейна также населяют популяции монгольского хариуса со смешанным типом питания и признаками внешнего строения, в разной степени свойственными обеим формам.

Цель работы – исследовать размерно-возрастной состав и гистофизиологическое состояние гонад, жаберного аппарата и печени монгольского хариуса в оз. Хиндиктиг-Холь (Тува) для оценки состояния этого вида при низких среднегодовых температурах воды в период их максимальных значений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Озеро Хиндиктиг-Холь моренно-подпрудного происхождения, расположено в пределах высокогорной тундры на высоте 2306 м над уровнем мо-

ря. Площадь озера 6700 га, питание смешанное, в основном ледниковое. В западной части из него вытекает р. Моген-Бурен, приток р. Кобдо (бассейн Больших Бессточных озер Монголии). Преобладающие глубины в северной части озера 20–25 м, в восточной – >35 м. Сход льда наблюдается в конце июня. По температурному режиму считается самым холодноводным среди основных промысловых водоемов Тувы. Температура воды в конце июня у поверхности – до 5.7°С, в конце июля – 11–12°С. Вода слабоминерализованная (до 30 мг/л), относится к гидрокарбонатному классу, группе натрия. Прозрачность воды по стандартному диску Секки 16 м. По биомассе (0.2 г/м^3) и доминирующему комплексу зоопланктона (Calanoida) озеро характеризуется как олиготрофный водоем. В среднем по водоему численность зоопланктона 8.0 тыс. экз./м^3, биомасса – 0.2 г/м^3. Преобладание мелких форм зоопланктона связано с тем, что младшие возрастные группы хариуса питаются преимущественно зоопланктоном. Биомасса зообентоса в литорали в среднем 2.9 г/м^2, в профундали – 1.9 г/м^2. По биомассе в литорали доминируют моллюски, хирономиды и гаммарусы, в профундали – хирономиды. Из рыб в оз. Хиндиктиг-Холь обитает только монгольский хариус.

Монгольского хариуса отлавливали с 12 по 20 июля 2010 г. В ходе исследования рыб измеряли и взвешивали, их гонады, жабры и печень фиксировали в смеси Буэна. Гистологический анализ проводили по стандартным методикам (Микодина и др., 2009). Серийные парафиновые срезы толщиной 5 мкм готовили на автоматизированном ротационном микротоме HM 335S (“MICROM”), препараты окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну, заключали в среду Bio Mount (“Bio Optica”) и анализировали на микроскопе AxioImager A1 (“Zeiss”).

С использованием программного обеспечения AxioVision 4.7.1 (“Zeiss”) на срезах яичников измеряли диаметр ооцитов и их ядер, подсчитывали число ооцитов разных фаз развития. На препаратах семенников у каждой особи произвольно выбирали по 3 среза, на которых выделяли по семь областей площадью 80 мкм^2 каждая, на этих участках подсчитывали число сперматогониев А- и Б-типов, сперматоцитов I и II порядков.

В жабрах, в пределах исследованной зоны, измеряли ширину респираторных ламелл (проксимальный, медиальный, дистальный участки), число слоев клеток вставочного эпителия, количество слизистых клеток в 1 мм^2. Учитывали патоморфологические изменения (цитолиз, утолщение, десквамация, слияние и деструкция респираторных ламелл и др.) и измеряли их площадь. Вычисляли индекс патологии органа, который рассчитывали из суммы долей каждой патологии, помноженной на так называемый коэффициент значимости (Bernet et al., 1999). Коэффициент значимости присваивали каждой патологии в зависимости от ее опасности для здоровья рыбы и респираторной функции жабр (Шуман, 2015).

При оценке состояния печени на гистологических срезах органа учитывали наличие ряда отклонений адаптационного характера (гиперемия, васкуляризация, базофилия цитоплазмы гепатоцитов) и патологических изменений – жировая дистрофия, разрушение печеночной ткани и появление каверн. У каждой особи анализировали по пять срезов печени, на которых в произвольном порядке измеряли площади гепатоцитов, их ядер и липидных включений. Препараты фотографировали камерой AxioCam MRc5 (“Zeiss”).

Всего исследовано 52 экз. монгольского хариуса, 50 из них изучено с применением гистологических методов, приготовлено 50 препаратов гонад, 47 – жабр и 44 – печени. Все расчеты проводили с помощью программ MS Excel 2007.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В уловах преобладали особи в возрасте 4+...5+, по размерным показателям соответствующие литературным данным (Книжин и др., 2008), что свидетельствует о нормальном развитии этого вида в холодноводном оз. Хиндиктиг-Холь (табл. 1). Тем не менее, вследствие устойчиво низких температур воды в течение года, метаболизм у рыб должен быть понижен и сопровождаться замедлением полового созревания, низкой плодовитостью и неежегодным нерестом.

Гонады. Яичники у большинства самок монгольского хариуса в оз. Хиндиктиг-Холь находились на III стадии зрелости, в которой старшей генерацией половых клеток были вителлогенные ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы (рис. 1а). Очередное поколение половых клеток представлено превителлогенными ооцитами (рис. 2). Они же в большом количестве (до 77%) присутствовали у отнерестившихся особей (рис. 1б). У части рыб в возрастных группах 4+...7+, по сравнению с трех- и четырехлетними особями, число вителлогенных ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы значительно возрастало (рис. 1в). Существенное различие соотношения ооцитов разных фаз в старших возрастных группах может свидетельствовать, что в оз. Хиндиктиг-Холь хариус созревает в возрасте 4+ и старше. У самок в возрасте 5+...7+ некоторые вителлогенные ооциты начинали резорбироваться, тогда как другие вступали в период накопления желтка при одновременно проходящей дегенерации постовуляторных фолликулов (рис. 1г). Следовательно, такие самки отнерестились в текущем году и готовятся к нересту в следующем.

Таблица 1. Размерно-массовые показатели монгольского хариуса в оз. Хиндиктиг-Холь

Возраст, лет	Длина по Смитту, мм		Масса, г	
	самки	самцы	самки	самцы
2+...3+	218.0 ± 3.4 208–230 (*n* = 7)	218.4 ± 9.9 190–247 (*n* = 5)	86.0 ± 5.0 70–110 (*n* = 7)	88.4 ± 11.0 54–106 (*n* = 5)
4+	250.4 ± 6.5 215–270 (*n* = 9)	248.8 ± 4.4 235–260 (*n* = 5)	126.2 ± 8.6 82–160 (*n* = 9)	128.8 ± 5.8 110–142 (*n* = 5)
5+	273.6 ± 3.3 256–300 (*n* = 11)	274.1 ± 4.9 255–292 (*n* = 9)	159.5 ± 5.8 124–196 (*n* = 11)	156.7 ± 7.8 122–192 (*n* = 9)
6+	285.0 ± 10.2 265–323 (*n* = 5)	286 (*n* = 1)	190.8 ± 20.5 142–266 (*n* = 5)	202 (*n* = 1)

Примечание. Здесь и в табл. 2–4 над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – min–max, *n* – число исследованных рыб.

Таблица 2. Генеративные показатели у разновозрастных групп монгольского хариуса

Половые клетки	Диаметр ооцитов, мкм	Диаметр ядер, мкм	Ядерно-цитоплазматическое соотношение, %
	2+...3+, лет		
Превителлогенные ооциты	258.2 ± 7.6 240–273	105.3 ± 1.7 101–109	68.93
Вителлогенные ооциты			
фаза вакуолизации цитоплазмы	494.9 ± 10.3 485–505	179.7 ± 13.5 166–193	57.03
	6+...7+, лет		
Превителлогенные ооциты	271.4 ± 2.1 266–275	107.3 ± 2.5 103–112	65.40
Вителлогенные ооциты			
фаза вакуолизации цитоплазмы	454.2 ± 31.6 423–486	151.0 ± 6.8 144–158	49.80
фаза накопления желтка	638.8 ± 47.1 533–745	200.4 ± 9.4 184–226	45.71

Примечание. Число исследованных рыб каждой возрастной группы *n* = 4.

Анализ половых клеток на разных стадиях оогенеза показал (табл. 2), что у разновозрастных самок размеры ооцитов сходных фаз достоверно не различались ($p > 0.05$) или варьировали незначительно.

Семенники у основной массы самцов находились на II стадии зрелости, половые клетки были представлены сперматогониями (рис. 3а). У части особей появлялись цисты со сперматоцитами (рис. 3в). В гонадах большинства самцов присутствовали все типы клеток, но количество сперматоцитов II порядка с возрастом увеличивалось. У рыб в возрасте 2+...4+ в семенниках преобладали сперматоциты II порядка и сперматогонии Б-типа. (рис. 3б). В меньшем количестве присутствовали сперматоциты I порядка и сперматогонии А-типа. В возрасте 5+ и старше наибольшую долю половых клеток составляли сперматоциты II

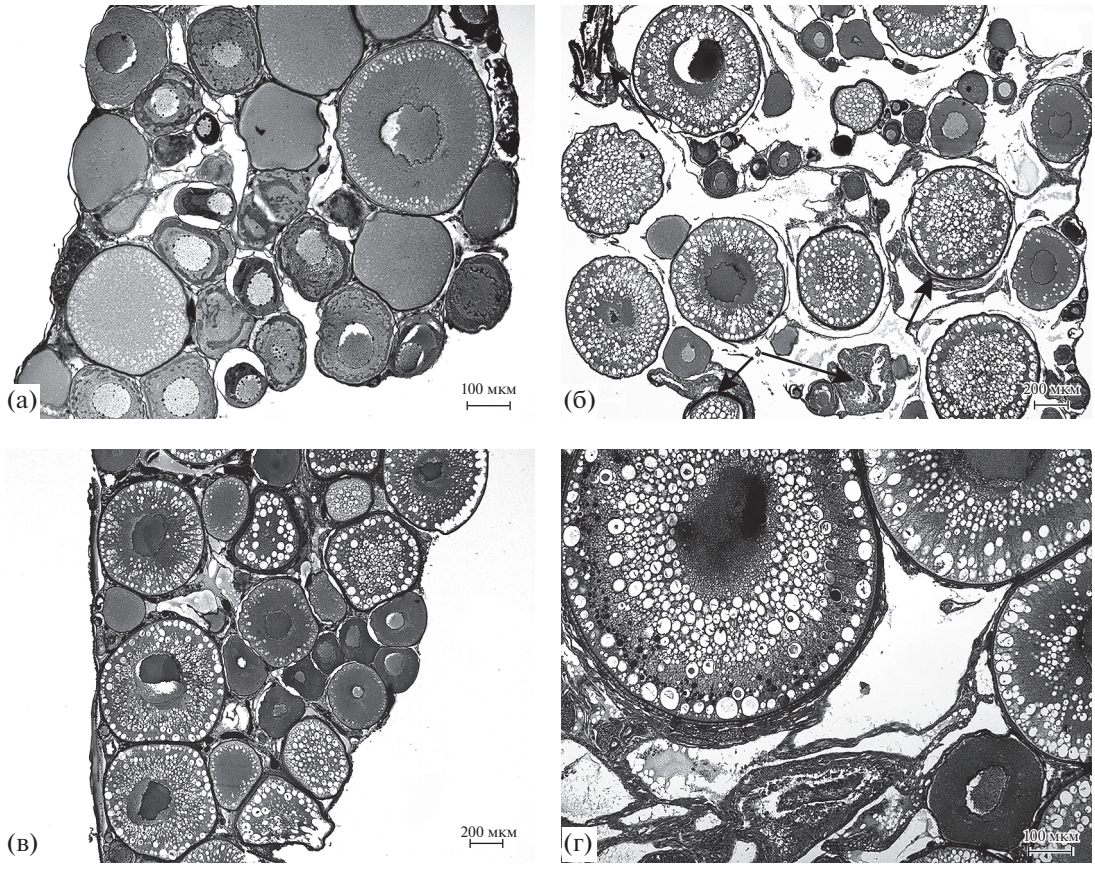

Рис. 1. Яичники монгольского хариуса на разных стадиях зрелости: а – в ооцитах старшей генерации начинается фаза вакуолизации цитоплазмы (×100), б – среди ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы видны дегенерирующие постовуляторные фолликулы (×40), в – участок яичника IIIб стадии зрелости с большим количеством ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы (×40), г – начало накопления желтка в ооците, можно видеть дегенерацию постовуляторного фолликула (×400).

порядка (рис. 4), в семенных канальцах присутствовали группы остаточных спермиев от прошедшего нереста (рис. 3г).

Жабры. Воды оз. Хиндиктиг-Холь, находящегося в природной зоне, исключающей химическое загрязнение, могут считаться вполне приемлемыми для монгольского хариуса, поэтому мы не предполагали выявление каких-либо серьезных отклонений в состоянии его жаберного аппарата. Для части особей данное предположение оказалось справедливым (рис. 5а), но у большинства изученных рыб нами установлены различные по характеру и глубине патологии. Аномалии в строении жаберного аппарата монгольского хариуса проявлялись в плазмолизе и частичном (рис. 5б) или полном слиянии респираторных ламелл, охватывающем отдельные участки жабр (рис. 5в) с последующей деструкцией респираторного и вставочного эпителиев (рис. 5г). Разнообразие и частота встречаемости нарушений увеличивались с возрастом, что нашло свое отражение в индексе патологии (табл. 3). При этом число слоев клеток вставочного эпителия у половозрелых особей несколько снижалось. Наблюдаемый высокий индекс патологий в жабрах рыб старшевозрастной группы при достоверно меньшем количестве слизистых клеток и сходном числе клеток вставочного эпителия расходятся с проведенными на форели исследованиями В.Е. Матей (1987). В соответствии с ними, барьер, создаваемый жаберным эпителием между внешней средой и кровью, возрастает при стрессе или в неблагоприятных условиях (закисление, различные виды загрязнений).

Можно утверждать, что значимые отклонения в состоянии жаберного аппарата у монгольского хариуса в оз. Хиндиктиг-Холь вызваны влиянием некоего неблагоприятного фактора(ов).

Печень. При изучении печени установлено, что у самок и самцов хариуса этот орган гиперемирован, но каких-либо существенных отклонений в его состоянии ни на макро-, ни на микроскопическом уровне не отмечено. Размеры гепатоцитов у рыб разных возраста и пола (табл. 4) почти не различались ($p > 0.05$). Цитоплазма гепатоцитов была умеренно базофильна. Сами клетки печени имели немногочисленные липидные кап-

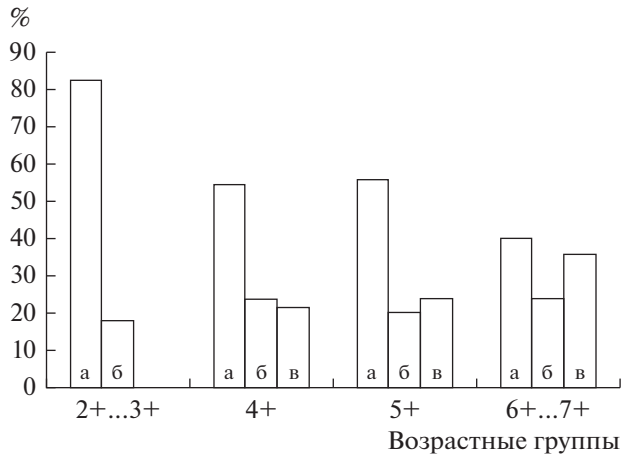

Рис. 2. Соотношение (%) фаз ооцитов у разных возрастных групп монгольского хариуса: а – превителлогенные ооциты, б, в – вителлогенные ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы и фазы накопления желтка соответственно.

ли, количество которых варьировало незначительно (рис. 6а). Наибольшее количество и вариабельность липидных капель были свойственны гепатоцитам неполовозрелых особей обоего пола в возрасте 2+...3+ (рис. 6б). Повышенная степень базофилии клеток печени отмечена у созревающих особей с гонадами III стадии зрелости: вителлогенными ооцитами у самок и сперматоцитами II порядка у самцов.

Таким образом, у подавляющего большинства особей монгольского хариуса в горном холодноводном оз. Хиндиктиг-Холь отмечен типичный для этого вида темп роста с некоторой задержкой полового созревания, возможно, вызванной снижением морфофункционального состояния жаберного аппарата; у большинства самок при достижении половой зрелости – ежегодный нерест.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Согласно ранее проведенным исследованиям (Книжин и др., 2008; Слынько и др., 2010), размерные показатели “бентосоядной” формы монгольского хариуса из оз. Хиндиктиг-Холь вполне сопоставимы с показателями этого вида из других водоемов (Тугарина, Дашидоржи, 1972; Шатуновский, 1983).

Нами показано, что у большинства самок старшая генерация половых клеток в период активного посленерестового нагула находилась в

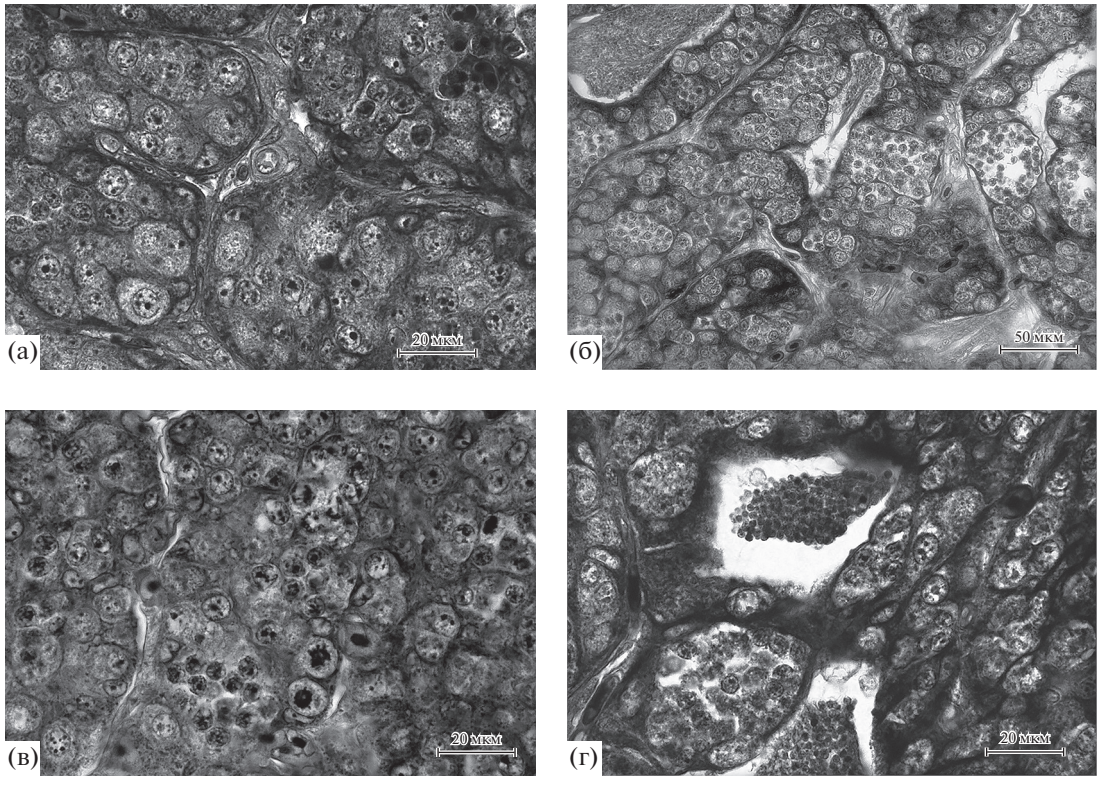

Рис. 3. Состояние семенников монгольского хариуса: а – II стадия зрелости, половые клетки представлены сперматогониями (×1000), б – массы сперматоцитов I и II порядков в семеннике III стадии зрелости (×400), в – преобладание сперматогониев Б-типа в семеннике II стадии зрелости (×1000), г – сперматоциты в окружении цист сперматогониев Б-типа, в просвете семенного канальца – резорбирующиеся остаточные спермии (×1000).

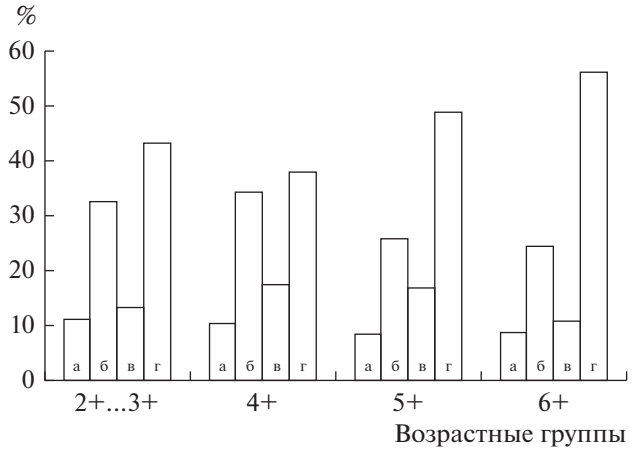

Рис. 4. Соотношение (%) половых клеток в семенниках монгольского хариуса разных возрастных групп: а – сперматогонии А-типа, б – сперматогонии В-типа, в – сперматоциты I порядка, г – сперматоциты II порядка.

фазе вакуолизации цитоплазмы. Очередной пул клеток у рыб всех возрастных групп был представлен превителлогенными ооцитами, и они же в своем большинстве присутствовали у отнерестившихся особей. У части самок в возрастных группах 4+...7+, по сравнению с трех- и четырехлетними особями, число вителлогенных ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы значительно возрастало. Существенное различие соотношения ооцитов разных фаз в разных возрастных группах может свидетельствовать о том, что в этом озере хариус созревает в возрасте 4+ и старше. У самок в возрасте 5+...7+ некоторые вителлогенные ооциты начинали резорбироваться, но основная масса половых клеток приступала к накоплению желтка. В размерных характеристиках ооцитов монгольского хариуса из оз. Хиндиктиг-Холь явных различий с ооцитами байкальского хариуса (Зайцева и др., 2010) не выявлено. Отсутствие пропускающих предстоящий нерестовой сезон самок и наличие в яичниках хариуса следов прошедшего нереста в виде опустевших фолликулов свидетельствуют об экологической пластичности его репродуктивной системы, что можно соотнести с состоянием репродуктивной системы сиговых рыб Обь-Иртышского бассейна (Селюков, 2002а, 2002б, 2012; Селюков и др., 2012). Таким образом, самки “бентосоядной” формы монгольского хариуса в олиготрофном оз. Хиндиктиг-

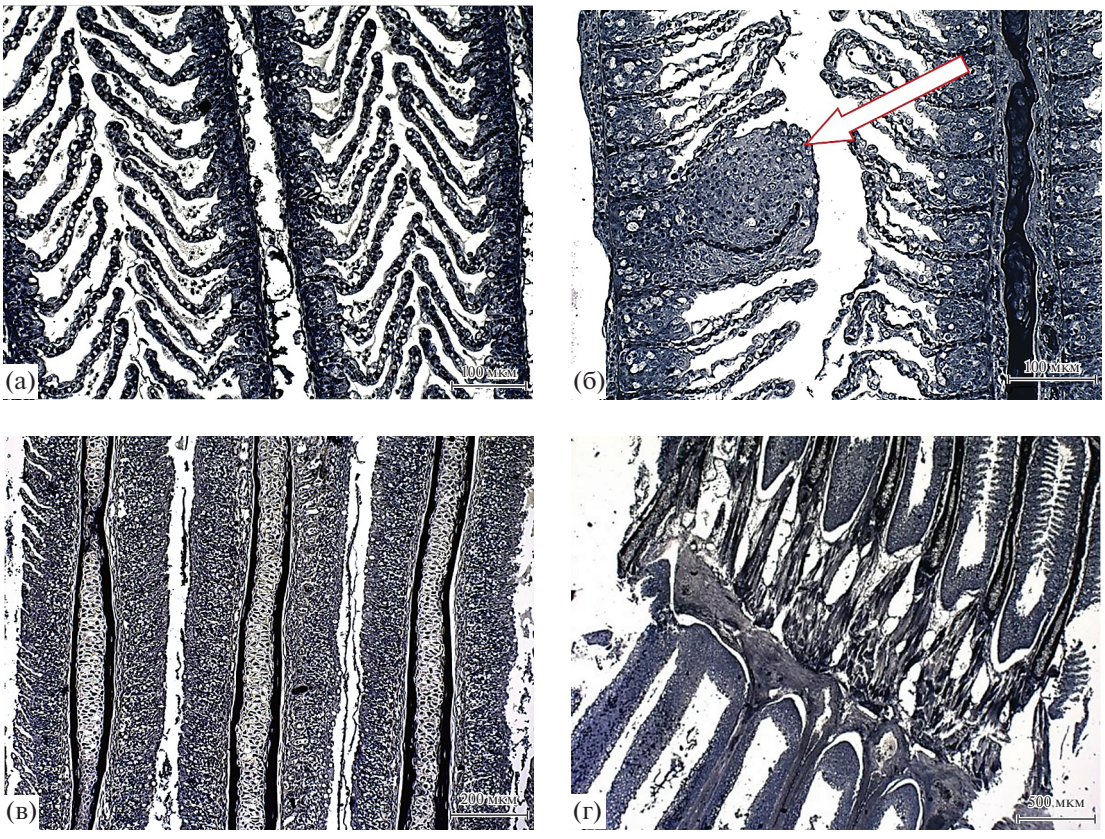

Рис. 5. Жаберный аппарат монгольского хариуса из оз. Хиндиктиг-Холь: а – нормальное состояние жаберного эпителия (×200), б – утолщение (стрелка) и плазмолиз респираторных ламелл (×200), в – слияние респираторных ламелл (×100), г – слияние филаментов и разрушение респираторных ламелл (×40).

Таблица 3. Характеристики жаберного эпителия у монгольского хариуса в оз. Хиндиктиг-Холь (июль 2010 г.)

Показатель	Возраст		
	3+ (n = 4)	4+ (n = 5)	5+ (n = 9)
Число слоев клеток вставочного эпителия	4.0 ± 0.4 3.3–5.0	3.5 ± 0.6 2.5–5.6	3.5 ± 0.3 2.7–5.3
Ширина респираторных ламелл, мкм	17.6 ± 0.7 16.2–19.2	19.6 ± 2.4 16.5–29.1	19.6 ± 1.5 14.5–30.1
Количество слизистых клеток в 1 мм^2	168.6 ± 51.8 104.4–322.0	174.4 ± 25.1 132.6–219.5	122.4 ± 15.3 65.5–199.8
Индекс патологии, %	1.0 ± 0.4 0.2–1.9	1.2 ± 0.4 0.6–1.9	1.3 ± 0.2 0.2–2.3

Холь созревают в возрасте 4+, а пик нерестовой активности наблюдается в возрасте 5+.

У большей части самцов половые клетки представлены сперматогониями. В семенниках остальных рыб присутствовали все типы клеток. В возрастной группе 2+...3+ наблюдалось преобладание сперматоцитов II-го порядка и сперматогониев B-типа, что свидетельствовало о высокой вероятности участия этих особей в следующем нерестовом сезоне, т.е. самцы созревали на год раньше самок. В семенниках некоторых мужских особей старших возрастных групп, находящихся в посленерестовом состоянии и готовящихся к очередному нересту, в просветах семенных канальцев наблюдались остаточные спермии. В целом, в развитии гонад какие-либо существенные отклонения отсутствовали.

Анализ состояния жаберного аппарата рыб часто используют для оценки их морфофункционального статуса (Матей, 1990), у монгольского хариуса в оз. Хиндиктиг-Холь оно находится в крайне угнетенном состоянии. Причины подобных аномалий, очевидно, вызваны гидрохимическим режимом, обусловленным аэрогенными переносами и/или рудогенными факторами, слагающими горный массив.

Нарушений в состоянии печени исследуемого вида, в отличии от сиговых рыб Северной Сосьвы (Некрасов и др., 2014), не было установлено, в гепатоцитах неполовозрелых особей обоего пола (2+...3+) отмечен значительный объем липидных включений в сравнении с печеночными клетками рыб старших возрастных групп. В печени созревающих самок липидные включения исчезают, что свидетельствует об энергетических затратах организма на синтез вителлогенина.

Состояние внутренних органов у монгольского хариуса данной популяции несет отчетливые признаки токсического стресса, касающиеся преимущественно респираторной системы. В отношении печени и половых желез аналогичные утверждения пока преждевременны, однако нарушение ключевой системы жизнедеятельности неизбежно ведет к угнетению остальных функций организма.

Выводы. Размерно-массовые показатели у “бентосоядной” формы монгольского хариуса из оз. Хиндиктиг-Холь соответствуют приведенным в литературе из других водоемов, что свидетельствует о достаточной кормовой базе, обеспечивающей рост хариуса даже в условиях низких среднегодовых температур, в уловах преобладали пяти–шестилетние особи обоего пола. Самки хариуса созревают на пятом году жизни, самцы – на год раньше. В яичниках половозрелых особей присутствовали дегенерирующие опустевшие фолликулы от прошлогоднего нереста, отмечен ежегодный нерест самок и самцов. Существенные отклонения в жаберном эпителии как важнейшем биомаркере качества окружающей среды свидетельствуют о наличии некоего фактора (ов), угнетающего респираторную функцию этого вида в оз. Хиндиктиг-Холь. Печень у всех исследованных рыб не имела аномалий, выявленные различия в размерах клеток и наличии липидных включений отра-

Таблица 4. Размерные плоказатели гепатоцитов монгольского хариуса в оз. Хиндиктиг-Холь

Показатель	Возраст, лет		
	3+ (n = 5)	4+ (n = 4)	5+ (n = 7)
Диаметр гепатоцитов, мкм	6.0 ± 0.18 5.4–6.4	5.7 ± 0.07 5.5–5.8	5.8 ± 0.07 5.5–5.9
Диаметр ядер гепатоцитов, мкм	2.1 ± 0.06 1.9–2.3	2.0 ± 0.07 1.8–2.1	2.0 ± 0.06 1.9–2.3
Ядерно-цитоплазматическое соотношение, %	54.3	53.9	52.6

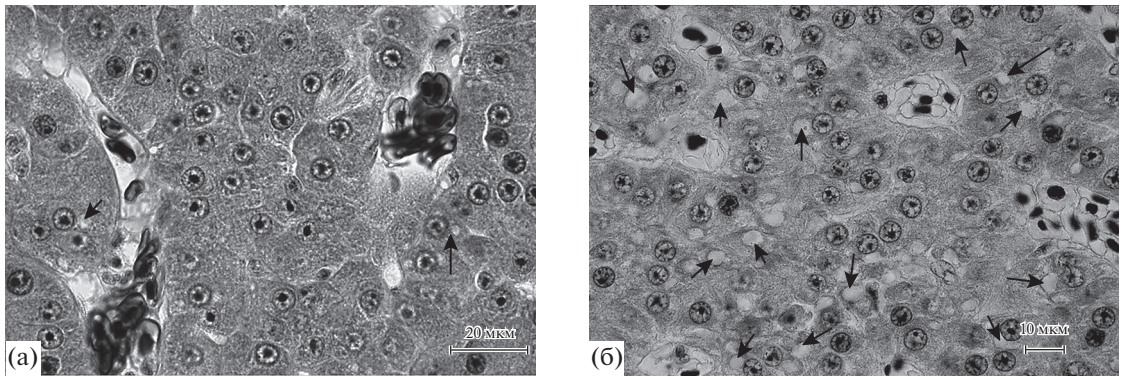

Рис. 6. Печень монгольского хариуса разных возрастных групп: а – в цитоплазме гепатоцитов половозрелых рыб липидные капли присутствуют в незначительном количестве (×1000), б – многочисленные липидные капли в гепатоцитах неполовозрелых особей (×1000). Стрелками указаны липидные капли.

жают полоспецифические особенности физиологического состояния разновозрастных особей.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа проведена на личные средства авторов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Материалы по гидробиологическим показателям и характеру питания монгольского хариуса были предоставлены А.Н. Гадиновым (НИИ экологии рыбохозяйственных водоемов, г. Красноярск).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баасанжав Г., Дгебуадзе Ю.Ю., Лапин В.И. 1988. К изучению хариусов водоемов реки Кобдо // Природные условия, растительный покров и животный мир Монголии. Пущино: Научный центр биологических исследований РАН. С. 319.

Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Москва: Изд-во АН СССР. Ч. 1.

Гундризер А.Н. 1966. О нахождении монгольского хариуса *Thymallus brevirostris* Kessler в водоемах СССР // Вопр. ихтиологии. Т. 6. Вып. 4. С. 638.

Зайцева А.Н., Смирнова-Залуми Н.С., Захарова Н.И. 2010. Сравнительный анализ роста ооцитов у двух форм байкальского хариуса *Thymallus baicalensis* (Thymallidae) // Вопр. ихтиол. Т. 50. № 4. С. 541.

Книжин И.Б., Вайс С.Д., Богданов Б.Э. и др. 2008. Харисусы (Thymallidae) водоемов западной Монголии: морфологическое и генетическое разнообразие // Вопр. ихтиол. Т. 48. № 6. С. 745.

Матей В.Е. 1987. Ультраструктура жаберного эпителия ручьевой форели в норме и при закислении воды // Цитология. Т. 29. № 10. С. 1120.

Матей В.Е. 1990. Функциональная морфология жаберного эпителия пресноводных костистых рыб // Физиология, биохимия и токсикология пресноводных животных. Ленинград: Наука. С. 104.

Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д.А. и др. 2009. Гистология для ихтиологов: Опыт и советы. Москва: Всерос. научно-исследовательский ин-т рыб. хоз-ва и океанографии.

Михеев П.Б., Мазникова О.А. 2016. Сравнительный анализ двух видов амурских хариусов *Thymallus* (Salmoniformes; Thymallidae) в зоне их симпатрии по ряду остеологических и морфологических признаков // Биология внутренних вод. № 1, С. 62. https://doi.org/10.7868/S0320965216010137

Некрасов И.С., Пашина Л.С., Селюков А.Г. 2014. Морфофункциональные изменения печени сиговых рыб в условиях реки Северная Сосьва в период летнего нагула // Вестник Тюменского государственного университета. Экология и природопользование. № 12. С. 114.

Световидов А.Н. 1936. Европейско-азиатские хариусы (genus *Thymallus* Cuvier) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 3. С. 183.

Северин С.О., Зиновьев Е.А. 1982. Кариотипы изолированных популяций *Thymallus arcticus* (Pallas) бассейна реки Оби // Вопр. ихтиол. Т. 22. Вып. 1. С. 27.

Селюков А.Г. 2002а. Репродуктивная система сиговых рыб (Coregonidae, Salmoniformes) как индикатор состояния экосистемы Оби. I. Половые циклы пеляди *Coregonus peled* // Вопр. ихтиол. Т. 42. № 1. С. 85.

Селюков А.Г. 2002б. Репродуктивная система сиговых рыб (Coregonidae, Salmoniformes) как индикатор состояния экосистемы Оби. II. Половые циклы муксуна *Coregonus muksun* // Вопр. ихтиол. Т. 42. № 2. С. 225.

Селюков А.Г. 2012. Морфофункциональные изменения рыб бассейна Средней и Нижней Оби в условиях возрастающего антропогенного влияния // Вопр. ихтиол. Т. 52. № 5. С. 581.

Селюков А.Г., Шуман Л.А., Некрасов И.С. 2012. Состояние гонад у лососевидных рыб в субарктических озерах Ямала и Гыдана // Вестник Тюменского государственного университета. Экология и природопользование. № 6. С. 31.

Слынько Ю.В., Мендсайхан Б., Касьянов А.Н. 2010. К вопросу о внутривидовых формах монгольского хариуса (*Thymallus brevirostris* Kessl.) озера Хотон Нур

(Западная Монголия) // Вопр. ихтиол. Т. 50. № 1. С. 32.

Тугарина П.Я., Дашидоржи А. 1972. Монгольский хариус *Thymallus brevirostris* Kessler бассейна р. Дзабхан // Вопр. ихтиол. Т. 12. Вып. 5. С. 843.

Шатуновский М.И. 1983. Рыбы Монгольской Народной Республики. Москва: Наука.

Шуман Л.А. 2015. Гистопатологические изменения и репродукционный потенциал у рыб в водоемах Обь-Иртышского бассейна с различной антропогенной нагрузкой: Дис. ... канд. биол. наук. Москва: Всерос. научно-исследовательский ин-т рыб. хоз-ва и океанографии.

Bernet D., Schmidt H., Meier W. et al. 1999. Histopathology in fish: Proposal for a protocol to assess aquatic pollution // J. Fish Diseases. № 22. P. 25. https://doi.org/10.1046/j.1365-2761.1999.00134.x

Boulenger G.A. 1898. On a new genus of salmonoid fishes from the Altai Mountains // Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 7. V. I. № 4. P. 329.

Kessler K. 1879. Beitrage zur Ichthyologie von Central-Asien // Melanges diol. Tires Bull. Acad. St.-Petersb. V. 10. S. 233.

Koskinen M.T., Knizhin I., Primmer C.R. et al. 2002. Mitochondrial and nuclear DNA phylogeography of *Thymallus* spp. (grayling) provides evidence of ice-age mediated environmental perturbations in the world's oldest body of freshwater, Lake Baikal // Mol. Ecol. V. 11. P. 2599. https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01642.x

Pallas P.S. 1776. Reise durch verschiedene Provincen des Russischen Reiches. Th. 3. St.- Petersburg: Kaiserl. Acad. Der Wiss.

Pivnicka K., Hensel K. 1978. Morphological variation in the genus *Thymallus* Cuvier, 1829 and recognition of the species and subspecies // Acta Univ. Carolinae-Biologica 1975–1976. V. 4. P. 37.

Travers R.A. 1989. Systematic account of a collection of fishes from the Mongolia People"s Republic: with a review of the hydrobiology of the major Mongolian drainage basins // Bull. Brit. Mus. Natur. Hist. (Zool.). V. 55. № 2. P. 173.

Weiss S., Knizhin I., Romanov V., Kopun T. 2007. Secondary contact between two divergent lineages of grayling *Thymallus* in the lower Enisey basin and its taxonomic implications // J. Fish Biol. V. 71. Suppl. C. P. 371. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01662.x

Morphofunctional Status of the Mongolian Grayling *Thymallus brevirostris* in the Mountain Lake of South of Eastern Siberia

I. S. Nekrasov[1], *, L. A. Shuman[1], and A. G. Selyukov[1]

[1]Tyumen State University, Tyumen, Russia

**e-mail: i.s.nekrasov@utmn.ru*

The aim of the study was to analyze the histological peculiarities of the internal organs of the lake form of Mongolian grayling *Thymallus brevirostris* (Kessler, 1879) caught in the mining coldwater pond Tuva during the summer period. We show that the maturation period of females begins at the age of 4+ and the peak of their spawning activity is at the age of 5+ years. Males reach maturity one year earlier than females. In the ovaries of mature fish in the summer, the older generation of germ cells is represented by oocytes phase of the cytoplasm vacuolization; younger cells generation is presented by numerous previtellogenous oocytes. In the testes wave of spermatogenesis was observed. In the epithelium of the gills, significant pathomorphological changes were revealed, which inhibit respiratory function. Weak liver congestion and moderate basophilic hepatocytes indicate the normal condition in this lake.

Keywords: histological analysis, Mongolian grayling, mountain Lake, gonads, gills, liver

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 2, с. 142–150

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС, ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 574.52+574.58+535.341

АНАЛИЗ СОСТОЯНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ КОНТИНЕНТАЛЬНОГО ВОДОЕМА С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ГИДРООПТИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК

© 2021 г. Г. В. Винокурова[a], *, И. А. Суторихин[a], А. А. Коломейцев[a], И. М. Фроленков[a]

[a] *Институт водных и экологических проблем, Сибирское отделение Российской академии наук, Барнаул, Россия*

**e-mail: kimg@iwep.ru*

Поступила в редакцию 05.12.2018 г.
После доработки 20.11.2019 г.
Принята к публикации 05.03.2020 г.

В марте, августе 2017 г. и феврале 2018 г. исследованы состав, развитие, распределение фитопланктона и гидрооптические характеристики мезотрофного бессточного оз. Красиловское (Алтайский край, Россия). В составе ФП обнаружено 147 таксонов рангом ниже рода. Зимой при высоте снежного покрова 0.13–0.34 м, толщине льда 0.56–0.70 м и температуре воды 0.1–4.5°С численность фитопланктона составила 0.03–1.06 млн кл./л, биомасса 0.2–12.2 г/м^3, содержание Хл *a* 1.8–24.1 мг/м^3. Летний фитопланктон характеризовался более высокими показателями развития (0.11–1.74 млн кл./л, 0.6–18.2 г/м^3, 27.5–83.4 мг/м^3 Хл *a*). Выявлена связь коэффициентов поглощения света в диапазоне 400–460 и 670–800 нм с содержанием Хл *a*, в диапазоне 520–580 нм – с общей численностью фитопланктона, что свидетельствует об активном фотосинтезе водорослей не только в летний, но и в подледный период.

Ключевые слова: летний и зимний фитопланктон, хлорофилл *a*, коэффициент поглощения света, оз. Красиловское

DOI: 10.31857/S0320965221010162

ВВЕДЕНИЕ

Экология ФП континентальных водоемов в период открытой воды считается одним из наиболее изученных аспектов функционирования водных экосистем (Wetzel, 2001). Значительно меньше сведений относится к подледному периоду, хотя водоемы северного полушария покрыты льдом 2–8 месяцев в году. Интенсивное развитие водорослей планктона и криофитона под слоем льда и снега выявлено в водоемах умеренных и арктических широт (Wright, 1964; Foy, Gibson, 1982; Терешенкова, 1983; Ермолаев, Науменко, 1992; Науменко, Нечаева, 2000; Phillips, Fawley, 2002; Бондаренко, 2009; Оглы, 2009; Корякина, 2009; Veillette et al., 2010; Кутько, 2012; Dokulil et al., 2014; Баженова, Михайлов, 2015; Лабунская, Бухарицин, 2015; Халиуллина, Яковлев, 2015; Ривьер, 2016). Однако динамика структуры ФП в толще воды в период ледостава остается мало изученной (Vanderploeg et al., 1992; Pasztaleniec, Lenard, 2008; Могильникова и др., 2009; Ташлыкова, 2011; Bertilsson et al., 2013). При исследовании морских арктических и антарктических акваторий широко используют гидрооптические методы. Получаемые *in situ* в реальном масштабе времени первичные гидрооптические характеристики используют для анализа биооптической структуры водной толщи и состояния биологических сообществ (Шоларь, Ли, 2018). На континентальных водоемах эти методы распространены в меньшей степени, в связи с чем очевидна необходимость их апробации при исследовании функционального состояния пресноводного фитопланктона. В качестве модельного водоема выбрано оз. Красиловское, на берегу которого располагается учебно-научная база Алтайского государственного университета. Поскольку озеро бессточное, вынос или привнесение аллохтонных видов водорослей сведены к минимуму, и состояние ФП полностью зависит от внутриводоемных процессов.

Цель работы – исследование структуры, обилия и функционального состояния ФП оз. Красиловское в периоды летней и зимней межени с использованием альгологических и гидрооптических методов.

Сокращения: ФП – фитопланктон, Хл *a* – хлорофилл *a*, ε – коэффициент поглощения света, ПО – перманганатная окисляемость.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Наблюдения проводили 14 марта, 2 августа 2017 г. и 20 февраля 2018 г. на станции глубиной 6 м. Пробы отбирали батометром Руттнера от поверхности до дна с интервалом 1 м. Фитопланктон концентрировали прямой фильтрацией через мембранные фильтры Владипор МФАС-ОС-3 с диаметром пор 0.8 мкм и фиксировали 4%-ным формалином. Подсчет клеток водорослей проводили под световым микроскопом (×650) в камере Нажотта объемом 0.01 мл (Руководство..., 1992). В доминирующий комплекс включены виды с численностью и биомассой ≥10% общей численности и/или биомассы. Таксономия водорослей приведена в соответствии с современной международной номенклатурой (Guiry, Guiry, 2018). Для оценки сходства качественного состава водорослей использовали коэффициент Серенсена, для оценки видового разнообразия – индекс Шеннона, рассчитанный по численности (Леонтьев, 2008), экологические и географические характеристики водорослей взяты из работы (Баринова и др., 2006).

Содержание Хл *a* определяли стандартным спектрофотометрическим методом (SCOR-UNESCO, 1966), температуру воды – прибором ДИТЦ–10/05 (Зуев и др., 2014), прозрачность – по диску Секки. Коэффициент поглощения света (ε) измеряли на спектрофотометре ПЭ-5400УФ в 1-см кварцевых кюветах в диапазоне длин волн 400–800 нм и рассчитывали по формуле

$$\varepsilon_\lambda = (1/L)\ln (I_{0\lambda}/I_\lambda),$$

где L – длина кюветы, $I_{0\lambda}$ и I_λ – интенсивность светового потока, прошедшего соответственно через дистиллированную и природную воду, при длине волны λ.

Оз. Красиловское (53°18′13″ с.ш., 83°36′16″ в.д.) расположено на надпойменной террасе правого берега р. Обь на высоте 220 м над у.м. Площадь водосбора составляет 46.1 км^2, площадь водного зеркала 0.8 км^2, средняя глубина – 2.7 м, максимальная – 6.5 м (Суторихин и др., 2016). Дно покрыто мощным слоем бурого ила (Малолетко, 2006). Вода озера гидрокарбонатно-кальциевая с минерализацией 31.6–55.4 мг/дм^3, pH 7.15–8.72, ПО 6.65–9.16 мг O/дм^3. Низкая минерализация поддерживается за счет обильных атмосферных осадков (в среднем 500 мм/год) и значительной доли подземных вод в питании озера (Модина, Сухова, 2007). Содержание фосфора фосфатов (0.01–0.08 мг P/дм^3) в подледный период выше, чем летом. Содержание нитритного, нитратного и аммонийного азота составляет соответственно 0.006–0.062, 0.09–0.12 и 0.18–0.71 мг N/дм^3 (Долматова, 2016). Трофический статус озера варьирует от мезотрофного до эвтрофного.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Летом при прямой термической стратификации температура воды в озере снижалась от 24.2°C у поверхности до 13.6°C у дна, а в подледный период при обратной стратификации соответственно увеличивалась от 0.1–0.3 до 4.1–4.5°C (рис. 1). Высота снежного покрова составляла 0.34 м в феврале и 0.13 м в марте, толщина льда – 0.56 м и 0.70 м. При прозрачности воды 1.25 м в августе фотический слой не превышал 3.0–3.5 м.

При ослаблении светового потока толщей воды коэффициент поглощения световых волн увеличивался с глубиной в 3.5–4.1 раза. Свет в синей области спектра поглощался озерной водой более интенсивно, чем в желто-зеленой и красной. Величины ε для различных участков спектра незначительно различались в августе и марте, но существенно увеличивались в феврале (рис. 2, табл. 1).

В составе фитопланктона оз. Красиловское обнаружено 147 таксонов рангом ниже рода, относящиеся к семи отделам. Ведущую позицию занимают зеленые водоросли Chlorophyta (51.1% общего видового состава), далее следуют Cyanoprocaryota (18.4%), Bacillariophyta (12.8%), Euglenophyta (9.2%), Ochrophyta (3.5%), Cryptophyta (2.8%) и Dinophyta (Miozoa) (2.1%). Наибольшее число видов (более 100) встречено в августе, вдвое меньшее – в феврале и марте (56 и 52). Индекс видового разнообразия соответственно снижался от 3.79 до 3.20 и 2.10 бит/экз. Большинство таксонов с известным географическим распространением – космополиты (46.0% общего состава), 4.1% – бореальные виды, географическая приуроченность остальных видов не выявлена.

В летний период разнообразно представлены зеленые водоросли из родов *Scenedesmus* (16 видов и разновидностей), *Monoraphidium* (6), *Raphidocelis* (3), *Staurodesmus* (3 вида), многие из которых достигали массового развития (табл. 2). В состав доминирующего комплекса входили также цианопрокариоты *Microcystis aeruginosa* и неидентифицированные мелкие формы с диаметром клеток 1–3 мкм. *Chroomonas coerulea* из криптофитовых отмечен в большом количестве на глубине 4 м. В состав доминирующих по биомассе видов входила редко встречающаяся крупноклеточная *Euglena hemichromata*. Подвижные жгутиковые водоросли (*Chlamydomonas*, *Euglena*, *Lepocinclis*, *Trachelomonas*, *Phacus*, *Glenodinium*, *Cryptomonas*, *Chroomonas*) и подвижные нитчатые цианопрокариоты (*Spirulina*, *Chrysosporum*, *Oscillatoria*, *Lyngbya*) встречаются во всей толще воды от поверхности до дна. Их состав наиболее разнообразен на глубине 2–5 м (10–14 видов), а в верхних слоях и у дна число подвижных водорослей примерно в два раза меньше (5–8 видов).

Численность водорослей увеличивалась с глубиной, достигая максимальной у дна за счет зеле-

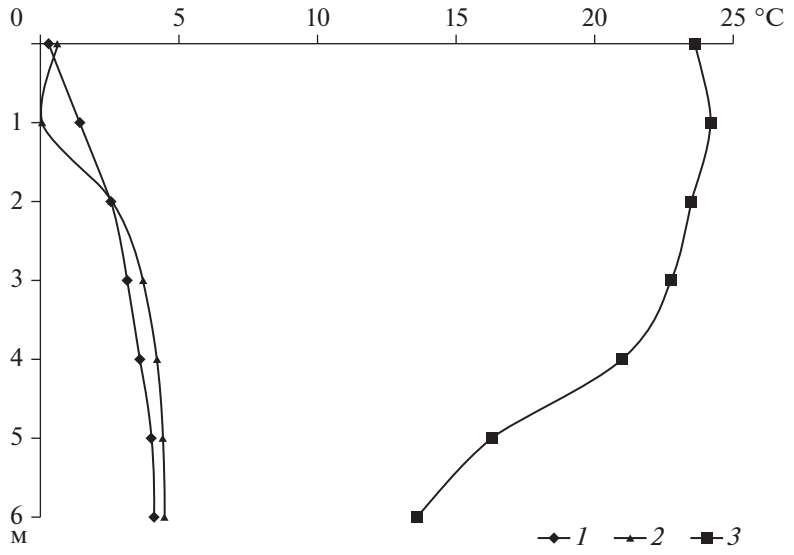

Рис. 1. Вертикальное распределение температуры воды в оз. Красиловское в периоды исследования. По оси ординат – глубина, по оси абсцисс – температура. *1* – февраль, *2* – март, *3* – август.

ных, криптофитовых водорослей и цианопрокариот. Высокая биомасса отмечена на глубине 3 и 6 м. Содержание Хл *a* также увеличивалось с глубиной, но не совпадало с пиками численности и биомассы (табл. 2, рис. 3). Среднеценотический объем клеток составил 2261 мкм^3.

В зимнем фитопланктоне наиболее разнообразно представлен род *Scenedesmus* – 9 таксонов в феврале и 7 в марте. В феврале в состав доминирующего комплекса входили цианопрокариоты, зеленые, эвгленовые, диатомовые, золотистые и криптофитовые водоросли (табл. 2). Крупноклеточные *Chlamydomonas* sp. и *Trachelomonas* sp. доминировали по биомассе в верхних слоях. В пробах обнаружены пустые створки диатомовых (11 из 16 видов) и пустые клеточные оболочки зеленых водорослей *Scenedesmus*, *Tetraëdron, Pediastrum*, количество которых увеличивалось ко дну. Присутствовали также водоросли из разных отделов, которые не удалось идентифицировать до вида. В феврале их численность была максимальной. Часть клеток находилась в стадии покоя в виде

Таблица 1. Обилие ФП и гидрооптические показатели воды оз. Красиловское в периоды наблюдения (над чертой пределы, под чертой среднее)

Показатель	Август	Февраль	Март
Численность, тыс. кл./л	65.3–738 / 278	48.8–141 / 95.3	26.4–1056 / 328
Биомасса, г/м^3	0.6–18.2 / 5.6	0.2–5.3 / 1.7	0.8–12.2 / 3.4
Хл *a*, мг/м^3	0.6–18.2 / 5.6	1.8–6.8 / 4.7	3.1–24.1 / 9.0
Объем клетки, мкм^3	$1.8–126\times10^4$ / 2261	$0.5–33.5\times10^4$ / 1716	$0.5–22.1\times10^4$ / 1058
$\varepsilon_{400–460}$, м$^{-1}$	4.3–19.0 / 8.7	6.1–33.8 / 20.7	2.0–19.8 / 7.5
$\varepsilon_{520–580}$, м$^{-1}$	2.5–9.4 / 5.0	5.5–33.4 / 16.5	0.9–10.9 / 4.6
$\varepsilon_{670–800}$, м$^{-1}$	1.8–6.2 / 3.8	6.7–26.9 / 14.1	0.8–7.5 / 4.3

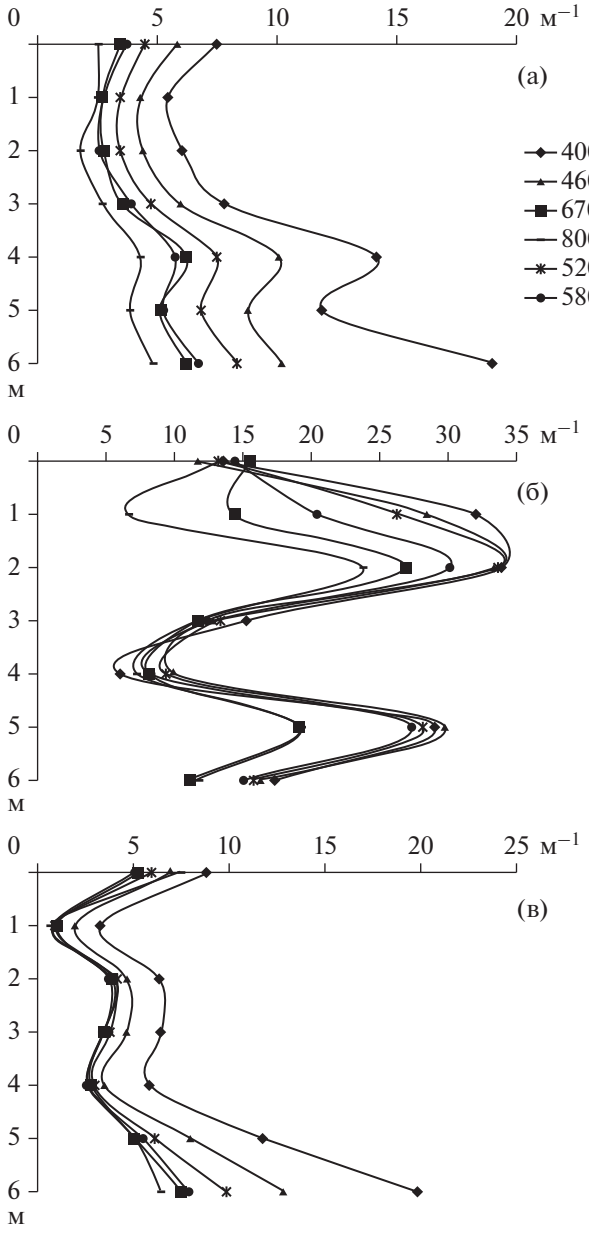

Рис. 2. Вертикальное распределение коэффициента поглощения световых волн (ε) разной длины в оз. Красиловское в августе (а), феврале (б) и марте (в). По оси ординат – глубина, по оси абсцисс – ε.

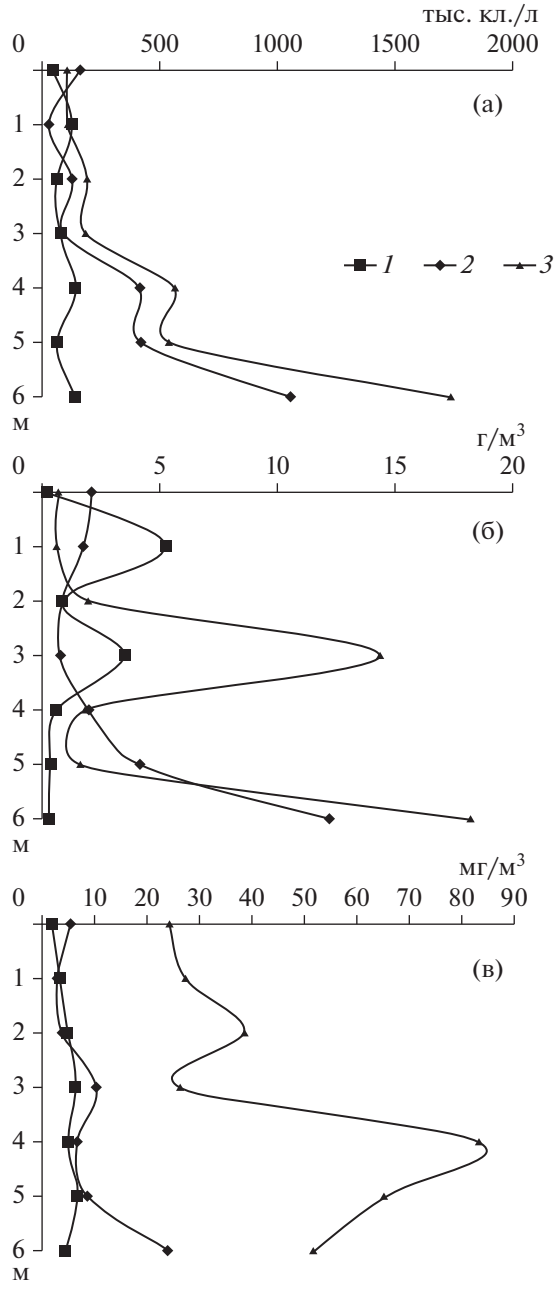

Рис. 3. Вертикальное распределение численности (а), биомассы фитопланктона (б) и содержания Хл *a* (в) в оз. Красиловское в феврале (*1*), марте (*2*) и августе (*3*). По оси ординат – глубина, по оси абсцисс – показатели обилия.

цист. Во всей толще воды встречались подвижные жгутиковые водоросли (*Chlamydomonas* sp., *Lepocinclis acus* (O.F. Müller) B. Marin & Melkonian, *Euglena deses* Ehr., *Trachelomonas* sp., *T. volvocina* (Ehr.) и нитчатые цианопрокариоты (*Spirulina* sp., *Anabaena* sp.). Подвижные криптофитовые и золотистые водоросли отмечены ниже глубины 2 м. В марте во всей толще воды доминировали цианопрокариоты. Жгутиковые *Euglena deses*, *Trachelomonas hispida* (Perty) F. Stein, *T. conica* Playfair встречались подо льдом до глубины 2 м, а подвижные нитчатые *Spirulina* sp. *Oscillatoria* sp., *Anabaena macrospora* Klebahn – на глубине 3–6 м. У дна отмечены и те, и другие виды.

Зимний фитопланктон озера сформирован более мелкими формами, чем летний, со среднеценотическим объемом клеток 1716 и 1058 мкм^3 в феврале и в марте. Показатели развития подледного фитопланктона были ниже, чем летом. Ми-

Таблица 2. Структура доминирующего комплекса фитопланктона оз. Красиловское в зимний и летний период (в скобках % общей численности/биомассы)

Глубина, м	Доминирующие виды	
	по численности	по биомассе
	Февраль 2018 г.	
0	*Anabaena* sp. (34), *Achnanthes* sp. (15)	*Chlamydomonas* sp. (30), *Trachelomonas* sp. (23)
1	*Microcystis pulverea* (H.C. Wood) Forti. (64)	*M. pulverea* (90)
2	НИД мелкие цианобактерии (20), *Microcystis* sp. (14), *Gloeocapsa* sp. (10), *Trachelomonas* sp. (10)	*M. pulverea* (48), *Trachelomonas* sp. (11)
3	*M. pulverea*, *Cyanothece aeruginosa* (Näg.) Kom. (18), *Monoraphidium komarkovae* Nygaard (11)	*M. pulverea* (51), *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz. (42)
4	*Hyaloraphidium contortum* Pascher & Korshikov in Korshikov (15), *M. komarkovae* (14)	НИД золотистые (22), НИД криптофитовые (15), цисты зеленых (11), *Fragilaria* sp. (9)
5	*M. aeruginosa*, *Scenedesmus caudato-aculeolatus* var. *spinosus* (Deduss.) Pankow (15), *Dictyosphaerium subsolitarium* Van Goor (15), *H. contortum* (14), *M. komarkovae* (13)	*M. aeruginosa* (30), НИД динофитовые (29), *Pseudopediastrum boryanum* (Turpin) E. Hegewald (10)
6	*M. aeruginosa* (39), *Chroococcus vacuolatus* Skuja (37)	*Microcystis* sp. (58), *M. aeruginosa* (12)
	Март 2017 г.	
0	*Gomphosphaeria lacustris* Chodat (97)	*G. lacustris* (57), *Cyanodictyon reticulatum* (Lemmermann) Geitler (40)
1	*G. lacustris* (99)	*G. lacustris* (97)
2	*M. pulverea* (47), *G. lacustris* (46)	*M. pulverea* (57), *G. lacustris* (31)
3	*G. lacustris* (82), *M. pulverea* (17)	*M. pulverea* (92)
4	*G. lacustris* (83), *M. pulverea* (16)	*M. pulverea* (95)
5	*G. lacustris* (59), *M. pulverea* (40)	*M. pulverea* (94)
6	*G. lacustris* (74), *M. pulverea* (24)	*G. lacustris* (56), *M. pulverea* (41)
	Август 2017 г.	
0	НИД мелкие цианобактерии (17), *Scenedesmus caudate-aculeolatus* var. *spinosus* (12), *Coelastrum astroideum* De Notaris (10)	*Euglena hemichromata* Skuja (16), *M. pulverea* (16), *Staurastrum saltator* Grönblad (10), *Pediastrum duplex* Meyen (9)
1	*P. duplex* (25), *Mucidosphaerium pulchellum* (H.C. Wood) C. Bock, Proschold & Krienitz (23), *C. astroideum* (10)	*P. duplex* (24), НИД динофитовые (22)
2	*M. aeruginosa* (11), *Chlamydomonas proboscigera* var. *conferta* (Korshikov) Ettl (9), *S. saltator* (9)	*M. aeruginosa* (33), *S. saltator* (9), *C. proboscigera* var. *conferta* (8)
3	*P. duplex* (11), НИД мелкие цианобактерии (9), *M. aeruginosa* (8)	*M. aeruginosa* (89)
4	*Chroomonas coerulea* (Geitler) Skuja (16), *Enallax costatus* (Schmidle) Pascher (8), *Desmodesmus magnus* (Meyen) Tsarenko (8), *Dictyosphaerium granulatum* Hindák (8)	*M. aeruginosa* (47), *Euglena hemichromata* (33), *Chroomonas coerulea* (5)
5	*M. aeruginosa* (30), *D. granulatum* (27), *Desmodesmus denticulatus* (5)	*M. aeruginosa* (26), *D. denticulatus* (15), *D. granulatum* (8)
6	*M. aeruginosa* (66), *D. granulatum* (8)	*M. aeruginosa* (93)

Примечание. НИД – неидентифицированные.

нимальные величины получены в феврале, когда лед покрыт более толстым слоем снега. Численность, биомасса и содержание хлорофилла увеличивались с глубиной, но изменялись не синхронно (рис. 3). При микроскопических исследованиях мартовских проб обнаружено, что окраска хлоропластов зеленых водорослей с глубиной становилась более интенсивной.

Биомасса водорослей не зависела от температуры воды, но достоверная отрицательная корреляция была выявлена между температурой и со-

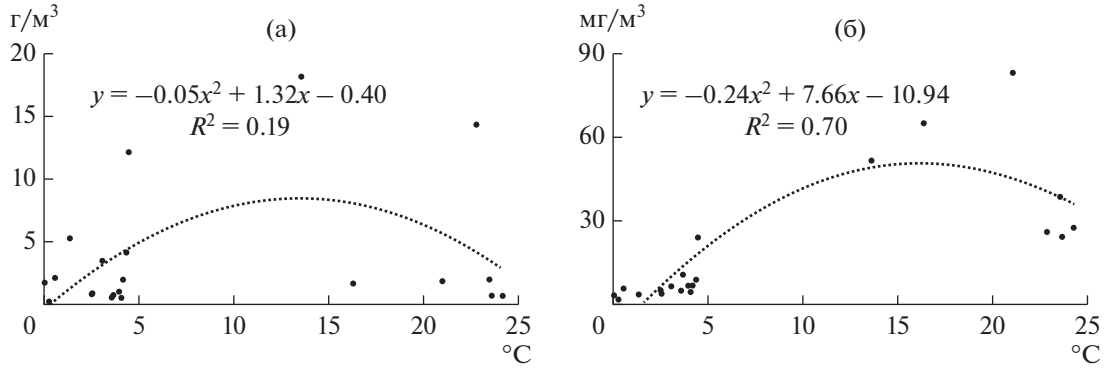

Рис. 4. Связь биомассы фитопланктона (а) и концентрации Хл *a* (б) с температурой воды. По оси ординат – показатели обилия, по оси абсцисс – температура.

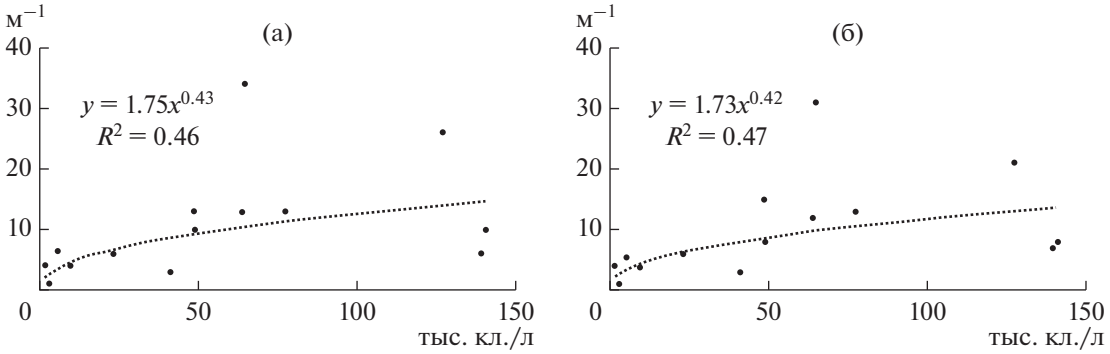

Рис. 5. Связь между общей численностью фитопланктона и коэффициентами поглощения света с длиной волны 520 нм (а) и 580 нм (б). По оси ординат – ε, по оси абсцисс – численность.

держанием Хл *a* (рис. 4). С показателями поглощения света в синей (400–460 нм) и красной (670–800 нм) области спектра положительно связана концентрация Хл *a*, а в желто-зеленой области (520 и 580 нм) – общая численность фитопланктона (рис. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Состав, структура и обилие ФП, представленного в оз. Красиловское главным образом видами-космополитами, типичны для мелководных мезотрофных и слабо эвтрофных водоемов умеренных широт. Численность, биомасса, содержание Хл *a* и пределы их варьирования в толще воды максимальны в августе, снижаются в марте и минимальны в феврале, когда лед покрыт толстым слоем снега. Отрицательного действия низкой температуры воды на обилие водорослей не отмечено. Все обнаруженные в подледный период виды вегетировали и летом, но поскольку зимой видовое разнообразие снижалось вдвое, то коэффициент видового сходства зимнего и летнего ФП невысокий – 41.6%. В летнем ФП отмечены как крупные, так и мелкоклеточные виды. В зимнем планктоне размер клеток редко превышал 10 мкм; обильно развивались мелкие (<5 мкм) коккоидные и веретеновидной формы с шипиками и длинными отростками; колонии цианопрокариот имели мощную слизистую оболочку. Все эти особенности позволяют водорослям находиться в толще воды при отсутствии перемешивания (Phillips, Fawley, 2002; Bondarenko et al., 2006; Somogyi et al., 2009). Именно мелкоклеточные формы – пикопланктон достигают высокого обилия подо льдом (Doculil, 2009; Veillette et al., 2010; Bondarenko et al., 2012). Жгутиковые подвижные виды, способные перемещаться к поверхности в более благоприятные по освещенности условия или, не оседая, находиться в толще воды, представлены единичными экземплярами и, в отличие от других озер (Костерина, 2018; Doculil, 2009; Dokulil et al., 2014), распределены в толще воды достаточно равномерно. В подледном фитопланктоне оз. Красиловское встречены подвижные нитчатые цианопрокариоты *Aphanizomenon*, *Lyngbya*, *Oscillatoria*, *Spirulina*, *Anabaena*, сведения о которых в цитируемой литературе отсутствуют.

Удержанию в толще воды и выносу клеток к поверхности способствуют не только морфологические особенности и жизненные стратегии водорослей, но также гидрологические и гидрохимические условия (Phillips, Fawley, 2002; Dokulil et al., 2014). Это могут быть восходящие токи воды с меньшей плотностью, которые образуются за счет нагрева воды при окислении илов (Malm et al., 1997; Terzhevik et al., 2009; Bertilsson et al., 2013) или за счет более низкого содержания минеральных веществ по сравнению с подледным слоем (Granin et al., 2000).

Подледный фитопланктон может находиться в различном физиологическом состоянии. При низкой температуре снижается интенсивность метаболизма (Bertilsson et al., 2013) и в морфологии клеток не проявляются видоспецифичные черты. Именно поэтому в оз. Красиловское зимой в большом количестве встречены не идентифицированные водоросли из разных отделов, численность которых максимальна в феврале при большой высоте снежного покрова. Часть клеток находилась в стадии покоя в виде цист.

При низкой освещенности водоросли могут переходить на гетеротрофное или миксотрофное питание (Vanderploeg et al., 1992; Mencfel, Pasztaleniec, 2004; Pasztaleniec, Lenard, 2008; Игошкина, 2014; Dokulil et al., 2014). О такой возможности свидетельствуют высокие значения ПО в воде оз. Красиловское, указывающие на присутствие доступного легко окисляемого органического вещества.

Насыщенная окраска хлоропластов, довольно высокое содержание Хл *a* и его связь с показателями ослабления света свидетельствуют об активном фотосинтезе водорослей. Известно, что через слой льда и снега проникает до 70% солнечной энергии (Wright, 1964; Vanderploeg et al., 1992; Wetzel, 2001; Pasztaleniec, Lenard, 2008; Dokulil et al., 2014; Brabdao et al., 2017), а прозрачность воды зимой увеличивается из-за осаждения взвешенных веществ (Оглы, 2009; Dokulil et al., 2014). В результате первичная продукция подледного фитопланктона может достигать 0.55–1.90 г С/(м^2 · сут) (Foy, Gibson, 1982; Корякина, 2009; Dokulil et al., 2014). Поскольку фотосинтез в синей части спектра идет более интенсивно, чем в красной (Шифрин, 1983; Brabdao et al., 2017), то коэффициенты поглощения света $\varepsilon_{400-460}$ в оз. Красиловское выше, чем $\varepsilon_{670-800}$.

Показатели поглощения света увеличиваются с ростом концентрации Хл *a*, но теснота связи между ними не велика. Одной из причин может быть присутствие в воде фотосинтезирующих бактерий, микроскопических водных грибов зеленоватого и коричнево-бурого цвета, остатков высших растений. Механизмом приспособления самих водорослей к обитанию в условиях низкой температуры и освещенности служит световая и хроматическая адаптация – увеличение количества дополнительных пигментов, расширяющих спектр поглощаемых волн (Wright, 1964; Brabdao et al., 2017); увеличение общего содержания пигментов и эффективности фотосинтетической единицы (Михеева, 1977; Foy, Gibson, 1982; Dokulil et al., 2014). Вероятно, этим объясняются максимальные показатели поглощения, полученные в феврале при самых низких концентрациях Хл *a*.

Положительная корреляция между поглощением желто-зеленого света и общей численностью ФП объяснима доминированием в оз. Красиловское цианопрокариот, в клетках которых содержатся фикобилины: фикоэритрин, поглощающий свет в диапазоне 495–565 нм, и фикоцианин (550–615 нм) (Wright, 1964; Doculil, 2009). Эффективность работы этих пигментов также увеличивается при низкой подводной освещенности в феврале.

Выводы. В составе фитопланктона оз. Красиловское в летнюю межень обнаружено более 100 видов водорослей при массовом развитии зеленых, криптофитовых, эвгленовых и цианопрокариот. В период ледостава таксономическое разнообразие вдвое ниже, но специфических зимних видов не выявлено, в массе развивались цианопрокариоты и зеленые водоросли, фитопланктон сформирован более мелкими формами, чем летом. Минимальные показатели развития фитопланктона отмечены в феврале при высоком снежном покрове. Численность, биомасса фитопланктона и содержание хлорофилла во все сезоны увеличивались от поверхности к придонному слою. Насыщенная окраска хлоропластов, высокое содержание Хл *a* и его закономерная связь с показателями ослабления света в синей и красной областях спектра свидетельствуют о заметной фотосинтетической активности подледного фитопланктона.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках госзадания АААА-А17-117041210244-5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баженова О.П., Михайлов В.В. 2015. Особенности существования *Arthrospira fusiformis* в озере соленом (г. Омск) в зимний период // Вестник ОГАУ. № 1. С. 36.

Баринова С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. 2006. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Телль-Авив: Ин-т эволюции ун-та Хайфы. 498 с.

Бондаренко Н.А. 2009. Экология и таксономическое разнообразие планктонных водорослей в озерах

горных областей Восточной Сибири: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Борок.

Долматова Л.А. 2016. Особенности гидрохимического режима оз. Красиловское (бассейн Верхней Оби) // Вода. Химия и экология. № 7. С. 9.

Ермолаев В.И., Науменко Ю.В. 1992. Фитопланктон озера Убинское в подледный период // Сиб. биол. журн. № 3. С. 29.

Зуев В.В., Кураков С.А., Суторихин И.А. и др. 2014. Автономный многоканальный измерительный комплекс для регистрации метеорологических и гидрофизических параметров // Измерение, контроль, информатизация – 2014: Матер. XV междунар. науч.-техн. конф. Барнаул: Изд-во АлтГТУ. С. 186.

Игошкина И.Ю. 2014. Оценка экологического состояния водоема природного парка "Птичья Гавань" (г. Омск) по показателям развития фитопланктона: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Омск.

Корякина Е.А. 2009. Региональная особенность первичной продукции озера Арахлей (Забайкалье): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.

Костерина Л.И. Состав и вертикальное распределение фитопланктона в оз. Светлояр в 2010–2011 гг. Электрон. ресурс. Режим доступа http://olimp.bspu.ru/data/olimp/1/41/doc/work_4806_4334_hff-pzegv.pdf. Дата обращения 10.10.2018.

Кутько П.И., Стародубова А.А., Зыбина А.Р. и др. 2012. Фитопланктон Салтовского водохранилища (Харьковская область) в зимний период // Biologia. Электрон. ресурс] / Режим доступа http://www.rusnauka.com/27_SSN_2012/Biologia/6_117347.doc.htm

Лабунская Е.Н., Бухарицин П.И. 2015. Особенности распределения фитопланктона в центральных районах Северного Каспия в зимних условиях // Междунар. журн. эксперимент. образования. № 2. Ч. 3. С. 433.

Леонтьев Д.В. 2008. Флористический анализ в микологии. Харьков: Ранок-НТ. 110 с.

Малолетко А.М. 2006. Эоловые процессы как фактор речных перехватов в Верхнем Приобье // География и природопользование Сибири. Барнаул: Изд-во Алт. ун-та. Вып. 8. С. 108.

Михеева Т.М. 1977. О показателях удельной активности и некоторых причинах их определяющих // Гидробиол. журн. № 3. С. 11.

Могильникова Т.А., Полтева А.В., Латковская Е.М. и др. 2009. Микроводоросли и гетеротрофные бактерии льда и подледной воды: условия их развития в прибрежных акваториях острова Сахалин // Морская биология и экология. № 1. С. 129.

Модина Т.Д., Сухова М.Г. 2007. Климат и агроклиматические ресурсы Алтая. Новосибирск: Унив. кн. изд-во. 180 с.

Науменко Ю.В., Нечаева В.С. 2000. Видовой состав зимнего фитопланктона Новосибирского водохранилища // Сиб. экол. журн. № 2. С. 173.

Оглы З.П. 2009. Показатели продуктивности фитопланктона в водоемах Забайкальского края // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 11. № 1(3). С. 327.

Ривьер И.К. 2016. Особенности планктоценозов озер в разные экологические периоды (подледный и открытой воды) // Труды ИБВВ РАН. Вып. 74(77). С. 59.

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. 1992. Санкт-Петербург: Гидрометеоиздат.

Суторихин И.А., Букатый В.И., Харламова Н.Ф. и др. 2016. Климатические условия и гидрооптические характеристики пресноводных озер Алтайского края. Новосибирск: Изд-во СО РАН.

Ташлыкова Н.А. 2011. Фитопланктон озера Арахлей в подледный период // Biol. [Электрон. ресурс] / Режим доступа http://www.rusnauka.com/16_ADEN_2011/Biologia/3_88990.doc.htm. Дата обращения 10.10.2018.

Терешенкова Т.В. 1983. Вертикальное распределение фитопланктона в подледный период в малых озерах Ленинградской области // Изв. ГОСНИОРХ. № 132. С. 34.

Халиуллина Л.Ю., Яковлев В.А. 2015. Фитопланктон мелководий в верховьях Куйбышевского водохранилища. Казань: Изд-во Академии наук РТ.

Шифрин К.С. 1983. Введение в оптику океана. Ленинград: Гидрометеоиздат. 278 с.

Шоларь С.А., Ли М.Е. 2018. Оптические контактные методы мониторинга гидросферы и их возможное использование в новых научных направлениях // Системы контроля окружающей среды. № 14(34). С. 17.

Bertilsson S., Burgin A., Carey C. et al. 2013. The under-ice microbiome of seasonally frozen lakes // Limnol., Oceanogr. V. 58. № 6. P. 1998.

Bondarenko N.A., Timoshkin O.A., Ropstorf P. et al. 2006. The under-ice and bottom periods in the life cycle of *Aulacoseira baicalensis* (K. Meyer) Simonsen, a principal Lake Baikal alga // Hydrobiol. V. 568 (S). P. 107.

Bondarenko N.A., Belykh O.I., Golobokova L.P. et al. 2012. Stratified distribution of nutrients and extremophile biota within freshwater ice covering the surface of Lake Baikal // J. Microbiol. V. 50. № 1. P. 8.

Brabdao L., Brighenti L., Staehr P.A. et al. 2017. Partitioning of the diffuse attenuation coefficient for photosynthetically available irradiance in a deep dendritic tropical lake // Anais da Academia Brasileira de Ciências. V. 89. № 1. P. 469.

Doculil M.T. 2009. An analysis of long-term winter data on phytoplankton and zooplankton in Neusiedler See, a shallow temperate lake, Austria // Aquat. Ecol. V. 553. P. 293.

Dokulil M.T., Herziga A., Somogyib B. et al. 2014. Winter conditions in six European shallow lakes: a comparative synopsis // Eston. J. Ecol. V. 63. № 3. P. 111.

Foy R.H., Gibson C.E. 1982. Photosynthetic characteristics of planktonic blue-green algae: changes in photosynthetic capacity and pigmentation of *Oscillatoria redekei* Van Goor under high and low light // Brit. Phycol. J. V. 17. P. 183.

Granin N.G., Jewson D.H., Gnatovsky R.Yu. et al. 2000. Turbulent mixing under ice and the growth of diatoms in Lake Baikal // Verh. Internat. Verein. Limnol. V. 27. № 5. P. 2812.

Guiry M.D., Guiry G.M. 2018. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. http://www.algaebase.org; searched on [Electronic resource]. (Дата обращения 30.10.2018).

Malm J., Terzhevik A., Bengtsson L. et al. 1997. Temperature and salt content regimes in three shallow ice- covered lakes // Nord. Hydrol. V. 28. № 2. P. 129.

Mencfel R., Pasztaleniec A. 2004. Characteristics of the winter phytoplankton in Rogózno Lake // Annales Universitatis Mariae Curie-Sklodowska, Sectio C, Biologia. V. 59. P. 1.

Pasztaleniec A., Lenard T. 2008. Winter phytoplankton communities in different depths of three mesotrophic lakes (Leczna-Wlodava Lakeland, Eastern Poland) // Biol. V. 63. № 3. P. 294.

Phillips K.A., Fawley M.W. 2002. Winter phytoplankton blooms under ice associated with elevated oxygen levels // J. Phycol. V. 38. № 6. P. 1068.

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

Somogyi B., Felföldi T., Vanyovszki J. et al. 2009. Winter bloom of picoeukaryotes in Hungarian shallow turbid soda pans and the role of light and temperature // Aquat. Ecol. V. 43. № 3. P. 735.

Terzhevik A., Golosov S., Palshin N. et al. 2009. Some features of the thermal and dissolved oxygen structure in boreal, shallow ice-covered Lake Vendyurskoe, Russia // Aquat. Ecol. V. 43. № 3. P. 617.

Vanderploeg H.A., Bolsenga S.J., Fahnenstiel G.L. et al. 1992. Plankton ecology in an ice-covered bay of Lake Michigan: utilization of a winter phytoplankton bloom by reproducing copepods // Hydrobiol. V. 243. P. 175.

Veillette J., Martineau M.-J., Antoniades D. et al. 2010. Effects of loss of perennial lake ice on mixing and phytoplankton dynamics: insights from High Arctic Canada // Annals Glaciol. V. 51. № 56. P. 57.

Wetzel R. 2001. Lymnology. Lake and river ecosystems. San Diego: Acad. Press.

Wright R.T. 1964. Dynamic of a phytoplankton community in an ice-covered lake // Limnol., Oceanogr. V. 9. № 2. P. 163.

Analysis of the State of Biological Communities in a Continental Reservoir Using Hydro-Optical Characteristics

G. V. Vinokurova[a], *, I. A. Sutorikhin[a], A. A. Kolomeytsev[a], and I. M. Frolenkov[a]

[a] *Institute for Water and Environmental Problems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Barnaul, Russia*

**e-mail: kimg@iwep.ru*

Phytoplankton composition, development, and distribution as well as hydrooptical characteristics were studied in the mesotrophic drainless Lake Krasilovskoe (Altai Territory, Russia) in March, August 2017, and February 2018. Phytoplankton includes 147 taxa with a rank below the genus. In winter, with a snow depth of 0.13–0.34 m, ice thickness of 0.56–0.70 m, and water temperature of 0.1–4.5°C, the phytoplankton number was 0.03–1.06 mln cells/L, biomass 0.2–12.2 g/m^3, Chl *a* content 1.8–24.1 mg/m^3. Summer phytoplankton was characterized by higher development indices (0.11–1.74 mln cells/L, 0.6–18.2 g/m^3, 27.5–83.4 mg/m^3 Chl *a*). A positive relationship between the light absorption coefficient in the range of 400–460 and 670–800 nm with the Chl *a* content, the light absorption coefficient in the range 520–580 nm with the winter phytoplankton total number has been revealed. This indicates the active algae photosynthesis not only in summer, but also in the ice period.

Keywords: winter and summer phytoplankton, chlorophyll *a*, light absorption coefficients, Lake Krasilovskoe

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 2, с. 151–159

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС, ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 581.132.1+556.555

СОВРЕМЕННОЕ ТРОФИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ БЕНТАЛИ ИВАНЬКОВСКОГО И УГЛИЧСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ ПО СОДЕРЖАНИЮ ОСАДОЧНЫХ ПИГМЕНТОВ

© 2021 г. Л. Е. Сигарева[a], *, Н. А. Тимофеева[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: sigareva@ibiw.ru*

Поступила в редакцию 20.08.2020 г.
После доработки 18.09.2020 г.
Принята к публикации 28.10.2020 г.

Приведены новые данные по содержанию хлорофилла *a* с феопигментами в донных отложениях Иваньковского и Угличского водохранилищ Верхней Волги (Россия), полученные в 2019 г. Проанализированы связи пигментов с характеристиками грунтов и глубиной. Установлено, что в настоящее время средние концентрации суммы хлорофилла *a* и феопигментов достигают в Иваньковском водохранилище 156, Угличском – 105 мкг/г сухого осадка (с.о.), которые превышают значения, полученные 20 лет назад (126 и 79 мкг/г с.о. соответственно). Повышение концентрации осадочных пигментов отмечено преимущественно в зонах илонакопления. Средневзвешенное содержание осадочных пигментов, рассчитанное с учетом площадей разнотипных грунтов, позволяет оценить трофический статус бентали в Иваньковском водохранилище (125 мкг/г с.о.) как начальную стадию гипертрофии, в Угличском (52.8 мкг/г с.о.) – как конечный этап мезотрофии. В обоих водоемах трофическое состояние бентали соответствует эвтрофному статусу пелагиали.

Ключевые слова: хлорофилл *a*, феопигменты, донные отложения, трофическое состояние, Иваньковское и Угличское водохранилища

DOI: 10.31857/S0320965221020145

ВВЕДЕНИЕ

Исследования трофического состояния водоемов актуальны в условиях глобального потепления климата – одного из главных факторов эвтрофирования (Девяткин, 1975; Пырина и др., 1975; Даценко, 2007; Мартынова, 2010; Литвинов и др., 2014; Alimov, Golubkov, 2014).

Однако механизм действия повышенной температуры на гидробионтов в масштабе водоема изучен недостаточно. В одних работах сообщается о гибели организмов непосредственно в период усиления прогрева воды, в других – об отсутствии явного эффекта или об отдаленных последствиях (Девяткин, 1975; Лазарева, Соколова, 2013; Mineeva, 2019; Kopylov et al., 2020).

Среди показателей трофии особое место занимают фотосинтетические пигменты как универсальные маркеры продукционных и деструкционных процессов (Винберг, 1960; Пырина, 1966; Möller, Scharf, 1986; Leavitt, 1993; Jiménez et al., 2015; Mineeva, 2019). Для изучения трофии информативны данные о распределении растительных пигментов в водной толще и ДО. Растительные пигменты в ДО – индикаторы продуктивности экосистемы за многие годы (Szymczak-Żyła, Kowalewska, 2009; Reuss et al., 2010; Szymczak-Żyła et al., 2011; Sigareva et al., 2020). Особенности абиотических условий в пелагиали и бентали могут быть причиной различий компонентов экосистемы по трофии (Сигарева, 2012; Минеева и др., 2020). При изучении формирования трофического состояния динамичных экосистем водохранилищ необходимо учитывать пространственно-временное распределение показателей функционирования первичного звена (Пырина, 1966; Даценко, 2007; Мартынова, 2010; Лазарева, Соколова, 2013; Alimov, Golubkov, 2014; Jeppesen et al., 2015; Jiménez et al., 2015; Tse et al., 2015; Boulion, 2020; Kopylov et al., 2020). Вопросы трофии водохранилищ изучаются многопланово, но в основном на фитопланктоне.

Цель работы – анализ содержания растительных пигментов в ДО для оценки современного

Сокращения: ДО – донные отложения; с.о. – сухой осадок; T – температура; Ф – феопигменты; Хл *a* – хлорофилл *a*; Хл + Ф – в сумме хлорофилл *a* с феопигментами; C_v – коэффициент вариации; E – оптическая плотность ацетонового экстракта пигментов; R^2 – коэффициент детерминации; Z – прозрачность.

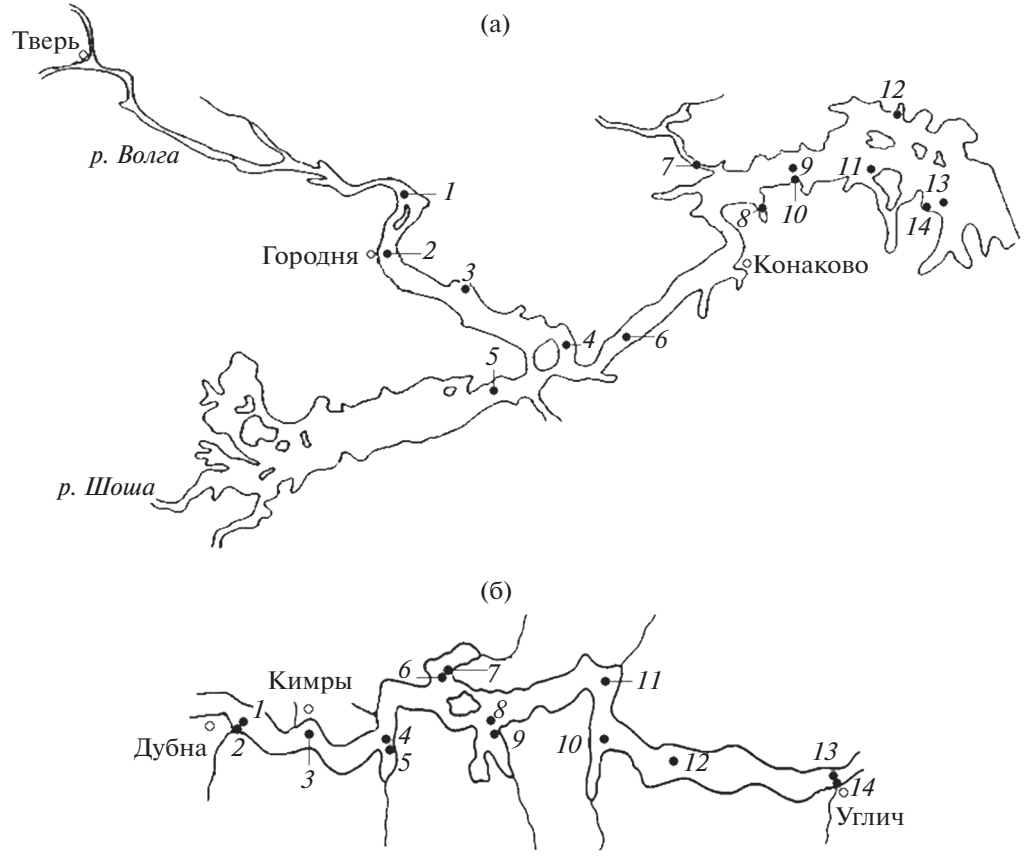

Рис. 1. Схемы расположения станций (*1–14*) в Иваньковском (а) и Угличском (б) водохранилищах.

трофического состояния бентали Иваньковского и Угличского водохранилищ, различающихся по продуктивности фитопланктона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собирали в комплексной экспедиции ИБВВ РАН в августе 2019 г. на 14 станциях в Иваньковском водохранилище и 14 станциях – в Угличском (рис. 1). Пробы донных отложений отбирали модифицированным дночерпателем Экмана-Берджа (ДАК-250, Россия) из верхнего 5-сантиметрового слоя. Для анализа пигментов использовали спектрофотометрический метод в общем ацетоновом экстракте (Сигарева, 2012). Концентрации Хл + Ф рассчитывали по уравнениям Лоренцена (Lorenzen, 1967). В качестве показателя соотношения между концентрациями каротиноидов и хлорофилла использовали индексы – отношение оптических плотностей экстракта до (E_{480}/E_{665}) и после подкисления ($E_{480}/1.7E_{665к}$). Второй индекс учитывает наличие феопигментов, что в исследованиях сильно разрушенного фонда растительных пигментов в донных отложениях особенно важно. Влажность образцов грунта и абиотические показатели водной среды (глубина, прозрачность, температура) определяли общепринятыми методами. Воздушно-сухую объемную массу грунта рассчитывали по формуле для донных отложений волжских водохранилищ (Сигарева, 2012).

Иваньковское и Угличское водохранилища расположены в зоне умеренно-континентального климата и подвергаются антропогенному влиянию (Иваньковское..., 1978; Григорьева и др., 2000; Экологические..., 2001). По морфологической классификации Иваньковское водохранилище относится к сложным котловинно-долинным с большой площадью мелководий (58%), Угличское – к простым долинным руслового типа (Edelstein, 1995). Площадь Иваньковского и Угличского водохранилищ – 327 и 249 км^2, коэффицинт водообмена – 10.6 и 10.1 год$^{-1}$, средняя глубина – 3.4 и 5.0 м, площадь зарослей – 23 и 5% соответственно (Экологические..., 2001; Poddubnyi et al., 2017). Первичная продукция органического вещества в Угличском водохранилище создается в основном за счет фитопланктона, в Иваньковском – фитопланктона и макрофитов. Наибольшей продуктивностью планктонных водорослей в Иваньковском водохранилище выделяется неглубокий, сильно зарастающий высшей водной расти-

Таблица 1. Характеристики воды и донных отложений на станциях в Иваньковском водохранилище (2019 г.)

Номер станции	Расположение	Глубина, м	Вода		Донные отложения		
			Z, м	T, °C	влажность, %	объемная масса, г/см^3	тип
			Волжский плес				
1	У дер. Лисицы	8.0	1.1	19.4	26.2	1.38	Илистый песок
2	У с. Городня	11.0	1.2	19.2	46.4	0.81	Песчанистый ил
3	Затопленное оз. Видогощь	18.0	1.5	17.8	84.4	0.17	Черный глинистый ил
			Шошинский плес				
4	Выше устья р. Шоша	10.0	1.1	17.6	66.6	0.42	Песчанистый ил с растительными остатками
5	Шошинский залив	2.8	0.5	16.5	76.5	0.28	Песчанистый ил
			Иваньковский плес				
6	У п. Свердлово	10.0	1.1	17.8	72.9	0.33	Песчанистый ил
7	Выше устья р. Созь	2.5	1.2	17.4	71.1	0.35	То же
8	Мошковичский залив	4.0	0.7	28.1	31.3	1.21	Илистый песок
9	Против Корчевского залива, русло	11.0	1.2	18.8	63.9	0.47	Песчанистый ил
10	То же, прибрежье	2.0	0.9	18.6	78.9	0.24	Глинистый ил
11	У о. Уходово	11.0	1.0	17.7	59.9	0.54	Песчанистый ил
12	Перетрусовский залив	2.8	0.9	17.4	59.7	0.54	То же
13	У о. Липня, русло	15.0	1.0	17.2	85.4	0.16	Глинистый ил
14	То же, прибрежье	1.1	0.9	16.7	41.1	0.94	Илистый песок

тельностью Шошинский плес, в Угличском – средний участок (Калязинский плес) с площадью мелководий 40%, низкой скоростью течения (<0.1 м/с) и значительной боковой приточностью (Иваньковское..., 1978; Пырина, Ляшенко, 2005; Законнов и др., 2016; Законнов и др., 2018; Mineeva, 2019). По данным последней грунтовой съемки, в Иваньковском водохранилище трансформированные грунты составляли 15, крупнодисперсные наносы – 47, тонкодисперсные отложения – 38% площади, в Угличском – 18, 57 и 25% соответственно. Скорость осадконакопления в расчете на площадь при НПУ в Иваньковском – 1.7, Угличском – 1.8 мм/год, скорость илонакопления – 3.0 и 4.0 мм/год соответственно (Законнов и др., 2016, 2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В августе 2019 г. отмечена пониженная температура воды по сравнению с характерными величинами для этого месяца (табл. 1, 2). Однако предшествующие периоды (зима, весна и начало лета) были аномально теплыми, максимальная температура воздуха достигала 31.2°С. Прозрачность воды варьировала от 0.5 до 1.5 м в Иваньковском и от 0.8 до 1.7 м в Угличском водохранилищах (табл. 1, 2). Утроенные значения прозрачности, характеризующие нижнюю границу фотосинтезирующей зоны, как правило, были меньше глубины на станции, что свидетельствует об отсутствии благоприятных световых условий для активного развития микрофитобентоса. Исключение составляли несколько прибрежных станций. Среди типов грунта в исследуемых образцах отмечены илистый песок, песчанистый и глинистый илы. В песчанистых грунтах встречались осколки раковин моллюсков (табл. 1, 2). В котловинно-долинном Иваньковском водохранилище содержание Хл + Ф в ДО изменялось от 10.3 до 710 мкг/г сухого грунта (C_v = 115%). В русловом Угличском водохранилище диапазон концентраций был меньше (11.8–214.4 мкг/г сухого грунта) и распределение более равномерное (C_v = = 62%) (табл. 3, 4). Распределение пигментов по станциям согласуется с водно-физическими свойствами донных отложений. Низкие концентрации Хл + Ф приурочены к песчаным грунтам с небольшой влажностью и высокой воздушно-сухой объемной массой (ст. 8 в Иваньковском, ст. 3 и 7 в Угличском).

Максимальные концентрации Хл + Ф отмечены на глубоководных станциях в глинистых илах: в Иваньковском водохранилище в Волжском плесе (ст. 3 – затопленное оз. Видогощь, 18 м), в Угличском на среднем участке (ст. 10 – у г. Каля-

Таблица 2. Характеристики воды и донных отложений на станциях в Угличском водохранилище в 2019 г.

Номер станции	Расположение	Глубина, м	Вода		Донные отложения		
			Z, м	T, °C	влажность, %	объемная масса, г/см^3	тип
Верхний участок							
1	Ниже устья р. Дубна, русло	4.5	1.3	17.1	60.2	0.53	Песчанистый ил с растительными остатками
2	То же, у берега	4.0	1.2	16.2	54.6	0.64	Песчанистый ил
3	У г. Кимры	8.5	1.3	17.8	27.8	1.33	Илистый песок
4	У пос. Белый городок, русло	11.0	1.2	17.7	67.4	0.41	Песчанистый ил
5	То же, прибрежье	4.0	0.9	17.7	70.4	0.36	То же
Средний участок							
6	Устье р. Медведица, русло	9.0	1.2	17.4	59.7	0.54	Песчанистый ил
7	То же, прибрежье	2.1	1.0	16.9	33.9	1.14	Илистый песок с раковинами моллюсков
8	Ниже устья р. Нерль	13.0	1.1	16.9	70.7	0.36	Песчанистый ил
9	То же, прибрежье	1.5	0.8	15.6	74.7	0.30	То же
10	У г. Калязин	14.0	1.0	14.7	82.4	0.20	Глинистый ил
11	Ниже устья р. Кашинка	10.0	1.1	17.1	77.1	0.27	Песчанистый ил
Нижний участок							
12	Ниже с. Прилуки	16.0	1.2	16.7	82.1	0.20	Песчанистый ил
13	Против Грехова ручья, русло	14.0	1.4	16.6	82.1	0.20	Глинистый ил
14	То же, прибрежье	3.0	1.7	15.3	79.4	0.24	Песчанистый ил с раковинами моллюсков

Таблица 3. Пигментные показатели донных отложений Иваньковского водохранилища в 2019 г.

Номер станции	Хл + Ф		Ф, %	E_{480}/E_{665}	$E_{480}/1.7E_{665к}$	Трофическое состояние
	мкг/г с.о.	мг/(м^2 мм)				
1	12.2	16.9	69.6	1.82	1.30	о
2	223.9	182.4	76.9	1.95	1.34	г
3	710.0	123.0	61.2	1.79	1.34	г
4	112.7	47.8	70.3	2.01	1.43	э
5	155.9	43.0	75.2	2.28	1.58	г
6	127.0	41.5	75.3	2.24	1.54	г
7	72.1	25.5	80.9	2.17	1.44	э
8	10.3	12.5	74.4	2.37	1.65	о
9	94.7	44.3	68.1	2.00	1.44	э
10	198.7	48.4	78.2	2.35	1.59	г
11	99.5	53.5	67.0	1.90	1.37	э
12	41.9	22.6	87.6	2.68	1.72	м
13	295.6	47.4	71.2	2.14	1.51	г
14	35.3	33.2	47.2	1.30	1.05	м

Примечание. Здесь и в табл. 4: о – олиготрофное, м – мезотрофное, э – эвтрофное, г – гипертрофное.

Таблица 4. Пигментные показатели донных отложений Угличского водохранилища в 2019 г.

Номер станции	Хл + Ф		Ф, %	E_{480}/E_{665}	$E_{480}/1.7E_{665к}$	Трофическое состояние
	мкг/г с.о.	мг/(м^2 мм)				
1	58.3	37.1	88.3	3.70	2.35	м
2	71.2	37.8	70.8	2.65	1.88	э
3	11.9	15.9	81.2	2.26	1.50	о
4	96.6	39.7	76.7	2.61	1.79	э
5	99.7	36.4	79.1	2.49	1.68	э
6	49.6	26.9	76.5	2.25	1.54	м
7	11.8	13.4	73.8	1.85	1.29	о
8	122.4	44.0	72.3	2.24	1.57	г
9	202.9	61.0	68.8	1.93	1.38	г
10	214.4	42.5	77.0	2.09	1.42	г
11	146.7	39.2	78.3	2.26	1.53	г
12	171.3	34.6	78.1	2.28	1.55	г
13	156.3	31.5	78.8	2.09	1.41	г
14	62.8	14.9	73.1	1.96	1.37	э

Таблица 5. Средние значения пигментных характеристик, влажности и воздушно-сухой объемной массы разнотипных грунтов в Иваньковском и Угличском водохранилищах в 2019 г.

Показатель	Илистый песок	Песчанистый ил	Глинистый ил
Хл + Ф, мкг/г с.о.	$\frac{19.3 \pm 8.0}{11.9 \pm 0.1}$	$\frac{116 \pm 19.7}{108 \pm 16.4}$	$\frac{401 \pm 157}{185 \pm 29}$
Хл + Ф, мг/(м^2 мм)	$\frac{20.9 \pm 6.3}{14.6 \pm 1.2}$	$\frac{57.6 \pm 18.2}{37.1 \pm 3.7}$	$\frac{72.9 \pm 25.0}{37.0 \pm 5.5}$
Ф, %	$\frac{63.8 \pm 8.4}{77.5 \pm 3.7}$	$\frac{75.1 \pm 2.4}{76.2 \pm 1.7}$	$\frac{70.2 \pm 4.9}{77.9 \pm 0.9}$
E_{480}/E_{665}	$\frac{1.8 \pm 0.3}{2.1 \pm 0.2}$	$\frac{2.2 \pm 0.1}{2.4 \pm 0.2}$	$\frac{2.1 \pm 0.2}{2.1 \pm 0.0}$
$E_{480}/1.7E_{665к}$	$\frac{1.3 \pm 0.2}{1.4 \pm 0.1}$	$\frac{1.5 \pm 0.04}{1.7 \pm 0.1}$	$\frac{1.5 \pm 0.1}{1.4 \pm 0.0}$
Влажность, %	$\frac{32.9 \pm 4.4}{30.8 \pm 3.1}$	$\frac{64.6 \pm 3.4}{69.6 \pm 2.9}$	$\frac{82.9 \pm 2.0}{82.2 \pm 0.1}$
Объемная масса, г/см^3	$\frac{1.2 \pm 0.1}{1.2 \pm 0.1}$	$\frac{0.5 \pm 0.1}{0.4 \pm 0.0}$	$\frac{0.2 \pm 0.0}{0.2 \pm 0.0}$

Примечание. Над чертой – Иваньковское водохранилище, под чертой – Угличское.

зин, 14 м). Группировка данных по типу грунта показала повышение содержания Хл + Ф от песков к илам (табл. 5). Величины в 2019 г. в целом превышали полученные ранее (Сигарева, Тимофеева, 2001). Так, в 1996–1998 гг. в Иваньковском водохранилище средние концентрации Хл + Ф в илистом песке были 21.7 ± 0.0, глинистом иле – 160 ± 24.0; в Угличском – 14.8 ± 3.4 и 86.3 ± ± 15.6 мкг/г с.о. соответственно.

Участки с проникновением солнечной радиации до дна (ст. 7, 10, 14 в Иваньковском и ст. 5, 7, 14 в Угличском водохранилищах) не выделялись четкими признаками развития микрофитобентоса, и в целом пигментный фонд в донных отложениях находился в сильно деградированном виде. В сумме Хл + Ф в основном преобладали феопигменты: 47–88% в Иваньковском и 69–88% в Угличском (табл. 3, 4). Другой показатель состояния пигментного фонда – соотношение каротиноиз-

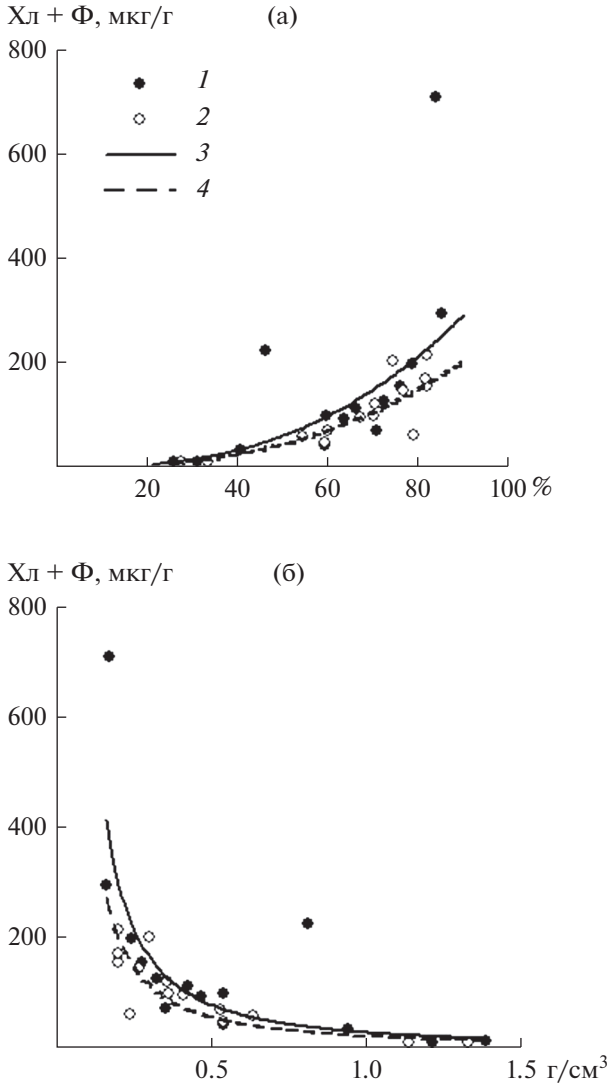

Рис. 2. Зависимости концентрации Хл *a* с феопигментами в донных отложениях от влажности (а) и воздушно-сухой объемной массы (б) грунта в Иваньковском (*1, 3*) и Угличском (*2, 4*) водохранилищах.

дов и хлорофилла – тоже отражал высокую степень деградации, поскольку соответствующие индексы (E_{480}/E_{665} и $E_{480}/1.7E_{665к}$) были существенно больше величин, отмеченных для фитопланктона водохранилищ (Mineeva, 2019).

Зависимости между биотическими и абиотическими параметрами экосистем прослеживали по связям концентрации пигментов с характеристиками грунтов и глубиной водной толщи. Нелинейный тип связи выявлен между Хл + Ф и влажностью при высоких коэффициентах детерминации R^2 (0.71 в Иваньковском, 0.88 в Угличском) (рис. 2а), а также с воздушно-сухой объемной массой (0.71 в Иваньковском, 0.83 в Угличском) (рис. 2б). Более тесная связь между исследованными показателями в Угличском водохранилище согласуется с меньшей изменчивостью концентраций Хл + Ф по площади дна по сравнению с Иваньковским.

Связь содержания осадочных пигментов с глубиной наиболее четко выражена в Иваньковском водохранилище. Прямая зависимость Хл + Ф от глубины в Иваньковском водохранилище выявлена при коэффициенте детерминации 0.46, в Угличском – 0.22 в (рис. 3а). Связь Хл + Ф с отношением глубины к прозрачности воды характеризуется положительными значениями при коэффициенте детерминации 0.29 в обоих водохранилищах (рис. 3б). Эти связи осадочных пигментов отражают усиление накопления тонкодисперсной взвеси и улучшение сохранения пигментов в более глубоких местах водоемов.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Динамичные экосистемы волжских водохранилищ сложны для интерпретации трофического состояния, поскольку параметры потенциальной (концентрация биогенных элементов в воде) и реализованной (первичная продукция и содержание Хл фитопланктона) продуктивности их экосистем не совпадают (Экологические..., 2001). Полевые наблюдения выявили тенденцию повышения продуктивности верхневолжских водохранилищ в многолетнем аспекте. Концентрации Хл *a* в воде в Угличском водохранилище заметно возросли с конца XX в. к настоящему времени от мезотрофных до эвтрофных значений (Mineeva, 2019). Эвтрофный статус Иваньковского водохранилища сохраняется на протяжении последних 50 лет (Иваньковское..., 1978; Пырина, Ляшенко, 2005; Mineeva, 2019).

Градиент гидрологических характеристик, особенности морфометрии участков водоема обусловливают разнообразие трофических условий в бентали. По данным настоящей работы, в соответствии с градацией водоемов по содержанию Хл + Ф в ДО (Möller, Scharf, 1986), трофическое состояние бентали на отдельных участках изменяется от олиготрофного до гипертрофного. Олиготрофные условия свойственны участкам с песчаными наносами, мезо-, эв-, гипертрофные – с разнотипными илами (табл. 5). По средней арифметической концентрации пигментов Иваньковское относится к гипертрофной категории, Угличское – к эвтрофной (табл. 6). Средние концентрации осадочных пигментов в 2019 г. возросли на 29% в Иваньковском и 33% в Угличском водохранилищах по сравнению с 1996–1998 гг. (Сигарева, Тимофеева, 2001). В этот же период средневзвешенное содержание Хл + Ф, рассчитанное с учетом площадей песчаных наносов и илистых отложений, увеличилось в Иваньковском от 48.2 до 125, Угличском водохранилище – от 36.4 до 52.8 мкг/г с.о. Согласно средневзвешенным концентрациям,

трофическое состояние бентали обоих водоемов 20 лет назад было мезотрофным, в настоящее время Иваньковское водохранилище находится в начальной стадии гипертрофного, а Угличское – конечной стадии мезотрофного.

Следовательно, трофический статус бентали водохранилищ близок к эвтрофному, отмечаемому в настоящее время по хлорофиллу фитопланктона. Во все годы наблюдений уровень трофии нижнего яруса экосистемы Иваньковского водохранилища превышает таковой в Угличском.

Одна из причин повышения продукционных показателей экосистем исследованных водохранилищ – потепление климата, характеризующееся повышенными значениями температуры воздуха (преимущественно зимой и весной), резкой сменой погодных условий в короткие промежутки времени и аномальными природными явлениями. Потепление климата стали регистрировать в районе Верхней Волги (Рыбинское водохранилище) после 1976 г. (Литвинов, и др., 2014; Законнова, Литвинов, 2016). Показана положительная связь продукционных характеристик волжского фитопланктона с температурой воды как с одним из гидрофизических факторов (Пырина, 1966; Девяткин, 1975; Пырина и др., 1975; Девяткин и др., 2000). При аномально высокой температуре воды отмечен значительный рост биомассы фитопланктона, бактериопланктона, простейших и зоопланктона (Лазарева, Соколова, 2013; Kopylov et al., 2020). Увеличение продуктивности сообществ планктонных организмов приводит к возрастанию седиментации детрита и обогащению ДО органическим веществом, содержащим растительные пигменты.

Данные по пигментам в фитопланктоне и ДО позволяют предположить, что экосистемы Иваньковского и Угличского водохранилищ подвергаются тепловому эвтрофированию за счет возрастания доступности биогенных элементов для растительных организмов. Более высокая продуктивность экосистемы Иваньковского водохранилища обусловлена интенсивным развитием как фитопланктона, так и высшей водной растительности (Пырина, Ляшенко, 2005; Mineeva, 2019). Эвтрофирование слабо заросшего макрофитами Угличского водохранилища происходит преимущественно за счет фитопланктона.

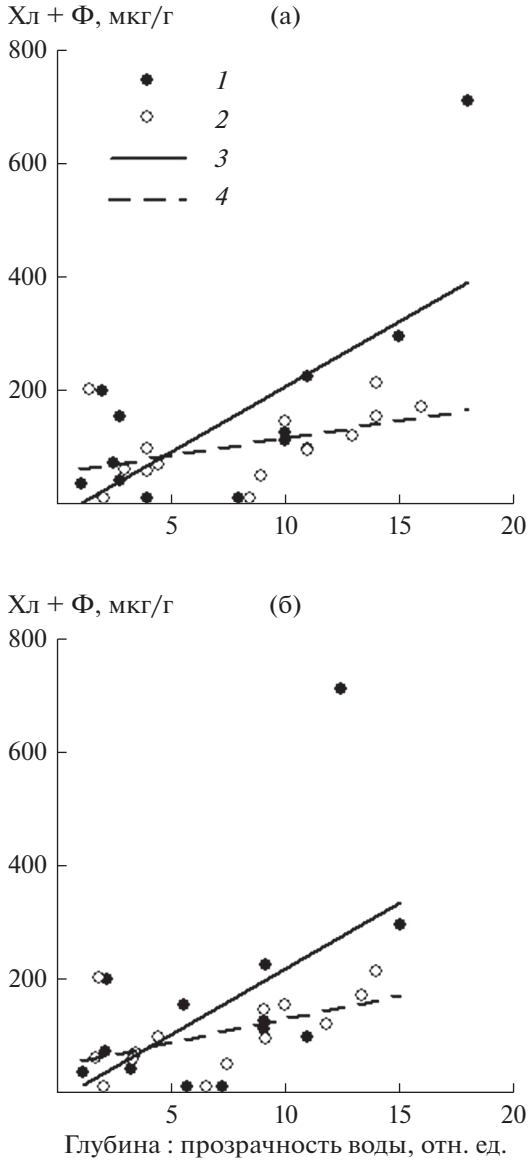

Рис. 3. Связь концентрации Хл *a* с феопигментами в донных отложениях с глубиной (а) и отношением глубина : прозрачность (б) в Иваньковском (*1, 3*) и Угличском (*2, 4*) водохранилищах.

Выводы. Распределение осадочных пигментов зависит от водно-физических свойств ДО, что отражает взаимосвязанные изменения пространственно-временной структуры грунтов с гидрохимическими и биологическими показателями функционирования экосистем водохранилищ. В настоящее время концентрации растительных пигментов в ДО котловинно-долинного Иваньковского и руслового долинного Угличского водохранилищ характеризуются более высокими значениями, чем 20 лет назад. Свойственная водохранилищам динамичность гидрологических условий способствует формированию зон с разной потенциальной продуктивностью – от олиготрофных до гиперэвтрофных. Учет соотношения грунтов разного типа позволяет оценить современное трофическое состояние бентали в Иваньковском водохранилище как начальную стадию гипертрофии, в Угличском – конечную стадию мезотрофии. Полученные результаты могут быть использованы при оценке и прогнозировании биопродуктивности водоемов.

Таблица 6. Показатели содержания растительных пигментов в донных отложениях Иваньковского и Угличского водохранилищ в 2019 г.

Показатель	Иваньковское водохранилище		Угличское водохранилище	
	среднее ± ошибка	C_v	среднее ± ошибка	C_v
Хл, мкг/г с.о.	47.6 ± 18.5	145	25.3 ± 4.7	70
Хл + Ф, мкг/г с.о.	156.5 ± 48.0	115	105.4 ± 17.6	62
Хл + Ф, мг/(м^2 мм)	53.0 ± 12.2	86	33.9 ± 3.4	38
Ф, %	71.6 ± 2.6	13	76.6 ± 1.3	6
E_{480}/E_{665}	2.07 ± 0.09	16	2.33 ± 0.12	20
$E_{480}/E_{665к}$	1.45 ± 0.05	12	1.59 ± 0.07	17

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме № АААА-А18-118012690096-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Григорьева И.Л., Ланцова И.В., Тулякова Г.В. 2000. Геоэкология Иваньковского водохранилища и его водосбора. Конаково: Издательский дом “Булат”.

Даценко Ю.С. 2007. Эвтрофирование водохранилищ. Гидролого-гидрохимические аспекты. Москва: ГЕОС.

Девяткин В.Г. 1975. Влияние подогретых вод на фитопланктон Иваньковского водохранилища // Экология организмов водохранилищ-охладителей. Ленинград: Наука. С. 143.

Девяткин В.Г., Метелева Н.Ю., Митропольская И.В. 2000. Гидрофизические факторы продуктивности литорального фитопланктона: влияние гидрофизических факторов на динамику фотосинтеза фитопланктона // Биология внутренних вод. № 1. С. 45.

Законнов В.В., Гершевский П., Законнова А.В., Кашубский М. 2016. Пространственно-временная трансформация грунтового комплекса водохранилищ Волги. Сообщение 3. Оценка изменения морфометрических характеристик в результате накопления донных отложений в Угличском водохранилище // Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. № 6. С. 61.

Законнов В.В., Григорьева И.Л., Законнова А.В. 2018. Пространственно-временная трансформация грунтового комплекса водохранилищ Волги. Сообщение 5. Донные отложения и качество воды Иваньковского водохранилища // Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. № 3. С. 35.

Законнова А.В., Литвинов А.С. 2016. Многолетние изменения гидроклиматического режима Рыбинского водохранилища // Тр. Института биол. внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 75(78). С. 16.

Иваньковское водохранилище и его жизнь. 1978. Ленинград: Наука.

Лазарева В.И., Соколова Е.А. 2013. Динамика и фенология зоопланктона крупного равнинного водохранилища: отклик на изменение климата // Успехи современной биологии. Т. 133. № 6. С. 564.

Литвинов А.С., Пырина И.Л., Законнова А.В. 2014. Термический режим и продуктивность фитопланктона Рыбинского водохранилища в условиях изменения климата // Вода: химия и экология. № 12. С. 108.

Мартынова М.В. 2010. Донные отложения как составляющая лимнических экосистем. Москва: Наука.

Пырина И.Л. 1966. Первичная продукция фитопланктона в Иваньковском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах в зависимости от некоторых факторов // Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. Москва: Изд-во АН СССР. С. 249.

Пырина И.Л., Девяткин В.Г., Елизарова В.А. 1975. Экспериментальное изучение влияния подогрева на развитие и фотосинтез фитопланктона // Антропогенные факторы в жизни водоемов. Труды ИБВВ АН СССР. Вып. 30(33). Ленинград: Наука. С. 67.

Пырина И.Л., Ляшенко Г.Ф. 2005. Многолетняя динамика продуктивности фитопланктона и высшей водной растительности и их роль в продуцировании органического вещества в зарастающем Иваньковском водохранилище // Биология внутренних вод. № 3. С. 48.

Пырина И.Л., Литвинов А.С., Кучай Л.А. и др. 2006. Многолетние изменения первичной продукции фитопланктона Рыбинского водохранилища в связи с действием климатических факторов // Состояние и проблемы продукционной гидробиологии. Москва: Товарищество науч. изданий КМК. С. 38.

Сигарева Л.Е. 2012. Хлорофилл в донных отложениях волжских водоемов. Москва: Тов-во науч. изданий КМК.

Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А. 2001. Растительные пигменты в донных отложениях как показатели трофического состояния водохранилищ Верхней Волги // Проблемы региональной экологии. № 2. С. 23.

Экологические проблемы Верхней Волги. 2001. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та.

Alimov A.F., Golubkov M.S. 2014. Lake eutrophication and community structure // Inl. Water Biol. V. 7. № 3. P. 185. https://doi.org/10.1134/S1995082914030031

Boulion V.V. 2020. A system for assessing and forecasting the bioproductivity of lacustrine-type ecosystems // Water

Resour. V. 47. № 3. P. 459.
https://doi.org/10.1134/S0097807820030021

Edelstein K.K. 1995. Hydrology peculiarities of valley reservoirs // Int. Rev. Gesamten Hydrobiol. V. 80. № 1. P. 27.
https://doi.org/10.1002/iroh.19950800105

Jeppesen E., Brucet S., Naselli-Flores L. et al. 2015. Ecological impacts of global warming and water abstraction on lakes and reservoirs due to changes in water level and related changes in salinity // Hydrobiologia. V. 750. № 1. P. 201.
https://doi.org/10.1007/s10750-014-2169-x

Jiménez L., Romero-Viana L., Conde-Porcuna J.M., Pérez-Martínez C. 2015. Sedimentary photosynthetic pigments as indicators of climate and watershed perturbations in an alpine lake in southern Spain // Limnetica. V. 34. № 2. P. 439. https://www.researchgate.net/publication/289532907

Kopylov A.I., Lazareva V.I., Mineeva N.M., Zabotkina E.A. 2020. Planktonic community of a large eutrophic reservoir during a period of anomalously high water temperature // Inland Water Biol. V. 13. № 3. P. 339.
https://doi.org/10.1134/S1995082920030086

Leavitt P.R. 1993. A review of factors that regulate carotenoid and chlorophyll deposition and fossil pigment abundance // J. Paleolimnol. № 9. P. 109.
https://doi.org/10.1007/BF00677513

Lorenzen C.J. 1967. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations // Limnol., Oceanogr. V. 12. № 2. P. 343.
https://doi.org/10.4319/lo.1967.12.2.0343

Mineeva N.M. 2019. Content of photosynthetic pigments in the Upper Volga reservoirs (2005–2016) // Inland Water Biol. V. 12. № 2. P. 161.
https://doi.org/10.1134/S199508291902010X

Möller W.A.A., Scharf B.W. 1986. The content of chlorophyll in the sediment of the volcahic maar lakes in the Eifel region (Germany) as an indicator for eutrophication // Hydrobiologia. V. 143. № 1. P. 327.
https://doi.org/10.1007/BF00026678

Poddubnyi S.A., Papchenkov V.G., Chemeris E.V., Bobrov A.A. 2017. Overgrowing of protected shallow waters in the Upper Volga reservoirs in relation to their morphometry // Inland Water Biol. V. 10. № 1. P. 64.
https://doi.org/10.1134/S199508291701014X

Reuss N., Leavitt P.R., Hall R.I. et al. 2010. Development and application of sedimentary pigments for assessing effects of climatic and environmental changes on subarctic lakes in northern Sweden // J. Paleolimnol. V. 43. № 1. P. 149.
https://doi.org/10.1007/s10933-009-9323-x

Sigareva L.E., Perova S.N., Timofeeva N.A. 2020. Long-term dynamics of the macrozoobenthos and plant pigments in bottom sediments of Rybinsk Reservoir // Biol. Bull. V. 47. № 1. P. 80.
https://doi.org/10.1134/S1062359020010136

Szymczak-Żyła M., Kowalewska G. 2009. Chloropigments *a* in sediments of the Gulf of Gdansk deposited during the last 4000 years as indicators of eutrophication and climate change // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. V. 284. № 3–4. P. 283.
https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2009.10.007

Szymczak-Żyła M., Kowalewska G., Louda J.W. 2011. Chlorophyll-*a* and derivatives in recent sediments as indicators of productivity and depositional conditions // Mar. Chem. V. 125. № 1–4. P. 39.
https://doi.org/10.1016/j.marchem.2011.02.002

Tse T.J., Doig L.E., Leavitt P.R. et al. 2015. Long-term spatial trends in sedimentary algal pigments in a narrow river-valley reservoir, Lake Diefenbaker, Canada // J. Great Lakes Res. V. 41. Suppl. 2. P. 56.
https://doi.org/10.1016/j.jglr.2015.08.002

Modern Trophic State of Benthal in Ivankovo and Uglich Reservoirs on the Content of Sedimentary Pigments

L. E. Sigareva[1, *], N. A. Timofeeva[1], and R. A. Lozhkina[1]

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

New data on the content of chlorophyll *a* with pheopigments (Chl + Ph) in bottom sediments (BSs) of the Ivankovo and Uglich reservoirs of the Upper Volga (Russia) obtained in 2019 are given. The relationships between pigment concentrations and characteristics of bottom sediments and depth are analyzed. It was established that at present the average concentration of Chl + Ph was 156 μg/g dry sediment in the Ivankovo and 105 in the Uglich reservoirs and exceeded the values of 20 years ago (126 and 79 μg/g dry sediment respectively). An increase in the concentration of sedimentary pigments was noted mainly in zones of silt accumulation. The average content of sedimentary pigments calculated taking into account the areas of different types of sediments gives grounds to estimate the trophic state of benthal in the Ivankovo reservoir (125 μg/g of dry sediment) as the initial stage of hypertrophy and in Uglich reservoir (52.8 μg/g of dry sediment) as the final stage of mesotrophy. The trophic state of benthal in both water bodies is consistent with the eutrophic status of the pelagial.

Keywords: chlorophyll *a*, pheopigments, bottom sediments, trophic state, Ivankovo reservoir, Uglich reservoir

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 2, с. 160–170

ВЫСШАЯ ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

УДК 581.92:582.547.21(571.1/.5)

ЦВЕТЕНИЕ РЯСКОВЫХ (Lemnaceae S.F. Gray) В СИБИРИ: БИОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

© 2021 г. О. А. Капитонова[a, b, *], С. А. Николаенко[c]

[a] *Тобольская комплексная научная станция Уральского отделения Российской академии наук, Тобольск, Россия*

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

[c] *Институт проблем освоения Севера Федерального исследовательского центра Тюменский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук, Тюмень, Россия*

**e-mail: kapoa.tkns@gmail.com*

Поступила в редакцию 04.03.2020 г.
После доработки 26.05.2020 г.
Принята к публикации 12.11.2020 г.

На территории Сибири известно произрастание пяти видов сем. Lemnaceae: *Lemna gibba*, *L. minor*, *L. trisulca*, *L. turionifera*, *Spirodela polyrhiza*. Дана характеристика их распространения в регионе и биоэкологических особенностей, приведены факты цветения и плодоношения. Показано, что генеративное размножение рясковых – нередкое явление и характерно для всех видов семейства, известных на территории региона. Наиболее часто цветение наблюдается у *Lemna trisulca* и *L. turionifera*, единичные случаи известны для *Spirodela polyrhiza*. Почти все выявленные в Сибири популяции *Lemna gibba* содержали цветущие и плодоносящие растения. *L. minor* имеет ограниченное распространение в Сибири, случаи ее цветения редки. Генеративное размножение рясковых зафиксировано лишь в пресноводных водоемах (соленость 0.1–0.7‰) глубиной 0.1–0.7 м, с температурой поверхностного слоя воды +20–+33 °С, pH 5.96–9.30, не затененных древесно-кустарниковой и высокотравной растительностью.

Ключевые слова: Lemna, *Spirodela*, ряска, многокоренник, ароидные, гидрофильные растения, генеративное размножение

DOI: 10.31857/S0320965221020066

ВВЕДЕНИЕ

Lemnaceae S.F. Gray – полностью гидрофильное семейство, объединяющее в своем составе погруженные в воду или свободноплавающие на ее поверхности травянистые растения (Landolt, 1986). Согласно современным представлениям, семейство содержит 38 видов, объединенных в пять родов, что подтверждено данными молекулярно-генетических исследований (Les et al., 2002). На территории России известно произрастание 10 видов рясковых, объединенных в три рода (Черепанов, 1995; Лисицына, Папченков, 2000; Щербаков, 2010). В пределах Сибири выявлено пять видов этого семейства: *Lemna gibba* L., *L. minor* L., *L. trisulca* L., *L. turionifera* Landolt, *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid. (Власова, 2005; Капитонова, 2019).

Представители семейства являются самыми маленькими в мире цветковыми растениями, достигшими в результате гидрофильной эволюции крайней степени редукции всех своих органов. Их считают неотеническими формами, произошедшими от предков современного тропического рода *Pistia* (Ростовцев, 1905; Тахтаджян, 1966), который имеет монофилетическое происхождение с Lemnaceae и представляет собой сестринскую группу по отношению к этому семейству (Stockey et al., 1997). Установленное близкое родство рясковых с ароидными (Rothwell et al., 2004; Cabrera et al., 2008) дает основание рассматривать их как подсемейство Lemnoideae в составе сем. Araceae Juss. (Les et al., 2002), что реализовано в рамках последнего варианта системы классификации цветковых растений APG IV (Chase et al., 2016).

Известно, что ряски способны чрезвычайно быстро размножаться вегетативно за счет дочерних

Сокращения: ед. – единично, л. – левый кармашек, м. – мало, об. – обильно, пл. – плоды, пр. – правый кармашек, цв. – цветки, "?" – образцы, для которых не отмечена локализация генеративных органов, ОПП – общее проективное покрытие в пределах сообщества; TK – гербарий им. П.Н. Крылова Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск), TMN – гербарий Института проблем освоения Севера (г. Тюмень), ТКНС – гербарий Тобольской комплексной научной станции Уральского отделения Российской академии наук (г. Тобольск), *t* – температура воды, *S* – соленость воды, *D* – глубина воды.

фрондов (листецов). Так, время удвоения по сухому веществу для ряски малой составляет 5–6 сут, по количеству листецов 2–3 сут (Лукина, 1977). В то же время сведений о генеративном способе размножения рясковых очень мало. Считалось, что цветение рясковых – явление крайне редкое (Иванова, 1970; Иконников, 1979; Цвелев, 1996; Azer, 2013) и такие случаи специально регистрировали (Иванова, 1970; Жмылёв и др., 1995). По мере накопления данных об этом (Матвеев, 1977; Лукина, 1984; Landolt, 1986; Капитонова, 2000) стало очевидным, что генеративное размножение рясок – "явление обычное, хотя и не ежегодное в пределах одной популяции" (Кузнецов, Заиченко, 1979, с. 28). Однако, если для территории Европы, в том числе европейской части России, случаи цветения этих растений уже описаны, то для азиатской части нашей страны это явление все еще относится к категории малоизученных.

Первые сведения о цветении Lemnaceae на территории Сибири, вероятно, следует отнести к данным П.Н. Крылова (1929), который указывал на один наблюдаемый им случай цветения *L. minor* и один случай цветения *L. trisulca*, однако в обоих случаях без указания местонахождения. В отношении *Spirodela polyrhiza* автор отмечает, что "с цветами не наблюдалось" (Крылов, 1929, с. 542). В работе В.Ф. Тарасевич (1990) имеются сведения об найденном ею в гербарии Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН образце *Lemna gibba*, собранном П.П. Грищенко в устье р. Тавда (Тюменская обл.) в августе 1985 г. и содержащем цветущие экземпляры ряски горбатой. Н.И. Науменко (2008) отмечает неоднократное и обильное цветение *L. minor* и *L. trisulca* в озерах Курганской обл. и Северного Казахстана, однако без указания конкретных местонахождений. В июне 1998 г. им найдена "цветущая *L. turionifera* на юге Тюменской обл." (Науменко, 2008, с. 234). В результате специально проведенных в 2012 г. исследований распространения *L. turionifera* и *L. gibba* на территории Ханты-Мансийского автономного округа – Югры (ХМАО-Югра) Н.Л. Панкова (2013) обнаружила в одном из водоемов цветущие растения ряски горбатой, однако вновь без указания конкретного места.

Таким образом, к настоящему времени о цветении рясковых на территории Сибири имеются немногочисленные и в основном не конкретизированные сведения. Изучение этого явления в указанном регионе не имело систематического характера, нет никаких сведений о плодоношении видов Lemnaceae на этой территории, не выяснены факторы, способствующие генеративному размножению рясковых.

Цель работы – выявить и изучить случаи цветения и плодоношения представителей сем. Lemnaceae на территории Сибири и выяснить эколого-фитоценотические условия этих явлений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основным материалом для исследования послужили сборы рясок и геоботанические описания авторов на территории Тюменской обл. (включая автономные округа) за 2016–2019 гг. Также изучены гербарные коллекции, охватывающие районы Восточной и Западной Сибири, Северного Казахстана, Средней Азии (TK, TMN, ряд частных гербариев). Всего изучено свыше 175 гербарных образцов рясковых.

При проведении полевых исследований в местах сбора образцов рясок геоботанические описания проводили по общепринятым методам (Миркин и др., 2002). В пределах описываемого фитоценоза измеряли ряд физико-химических параметров биотопа: температуру и pH воды с помощью портативного pH-метра ИТ-1101 в комплекте с электродом ЭКС-10609/7-К80.12, концентрацию растворенных солей – солемером ST 20S, глубину воды – деревянной рейкой с делениями через 5 см. В полевых условиях ряски предварительно просматривали под лупой при увеличении ×10.

В лабораторных условиях свежие сборы рясок, а также гербарные образцы изучали с помощью микроскопа МСП-1 (вариант 22). При обнаружении цветущих или плодоносящих растений определяли расположение генеративных органов относительно продольной оси фронда (в левом или правом почечном (боковом) кармашке), подсчитывали количество семян в плоде. Для четырех изученных образцов расположение генеративных органов нами не зафиксировано, отмечен лишь факт цветения или плодоношения растений; эти образцы в цитируемых гербарных этикетках отмечены знаком вопроса. Еще один образец со знаком вопроса – сбор П.П. Грищенко, процитированный в работе В.Ф. Тарасевич (1990) без уточнения расположения генеративных органов рясок. Цветущие и плодоносящие экземпляры рясок фотографировали с помощью цифровой камеры Levenhuk M800 PLUS.

Гербарный материал хранится в Институте проблем освоения Севера Тюменского научного центра СО РАН (TMN) и гербарии Тобольской комплексной научной станции Уральского отделения РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Из всего количества изученных гербарных образцов рясковых в 41 из них (примерно в каждом четвертом образце) обнаружены цветущие и плодоносящие растения разных видов рясок, причем на одном гербарном листе могло присутствовать сразу несколько видов сем. Lemnaceae, находящихся в состоянии бутонизации, цветения или плодоношения. В это число не входят сведения из литературных источников, в которых отсутствуют точные данные о местонахождении цветущих растений рясковых. Ниже приведен перечень образцов с данными о их местонахождении, полу-

ченными с этикеток сборов (также см. Сокращения).

1. *Lemna minor* L. Около Аркатьевой. 21.07.1886 г. П.Н. Крылов; TK (2 гербарных листа), переопределено на *L. turionifera* Landolt, цв. (?).

2. *L. minor.* Ишимск. окр. Около дер. Афонькиной, 55.5° с.ш. и 39° в.д., болото. 21.07.1927 г. П. Крылов и Л. Сергиевская; TK, переопределено на *L. turionifera*, цв. (?).

3. *L. minor.* Бурятская АССР, Селенгинский р-н, окр. оз. Щучье, в болотце. 02.08.1958. Л.П. Сергиевская и З.Г. Шункова"; TK, переопределен на *L. turionifera*, цв. (?).

4. *L. gibba* L. Тюменская обл., устье р. Тавда, 19.08.1985, П.П. Грищенко; MHA (Тарасевич, 1990), цв. (?).

5. *L. turionifera* + *L. trisulca* L. Тюменская обл., Исетский р-н, окр. с. Ботники, болото, 06.06.1998. Хозяинова Н.В., Глазунов В.А., Науменко Н.И.; TMN, *L. turionifera*: цв. (л., пр.), м., *L. trisulca*: цв. (л.), ед.

6. *L. turionifera*. Новосибирская обл., Карасукский р-н, оз. Кротово, 23.08.2015. Максимова А.Ю., опр. Капитонова О.А.; гербарий А.Ю. Максимовой, пл. (?).

7. *L. turionifera*. Тюменская обл., Уватский р-н, 6 км к ЮЗ от с. Горнослинкино, 58.7217° с.ш., 68.6981° в.д., мелководье р. Иртыш, 16.06.2016. Капитонова О.А.; ТКНС, цв. (л.), м.

8. *L. turionifera* + *L. trisulca*. Тюменская обл., г. Тобольск, 58.1946° с.ш., 68.2331° в.д., водоем возле паромной переправы, 05.07.2016. Капитонова О.А.; ТКНС, *L. turionifera*: цв. (л., пр.), пл. (л., пр.), м., *L. trisulca*: цв. (л., пр.), пл. (л., пр.), об., ОПП 100%.

9. *L. gibba*. Тюменская обл., Уватский р-н, окр. с. Горнослинкино, 58.7720° с.ш., 68.7642° в.д., мелководье р. Иртыш, 05.07.2017. Капитонова О.А.; ТКНС, цв. (л., пр.), пл. (л., пр.), об.

10. *L. gibba*. ХМАО-Югра, Ханты-Мансийский р-н, правый берег р. Иртыш, карьер, 60.6397° с.ш., 69.8930° в.д., 08.07.2016. Николаенко С.А.; TMN, пл. (л., пр.), м.

11. *L. gibba*. ХМАО-Югра, Октябрьский р-н, пос. Мал. Атлым, левый берег р. Тошманки, 62.2144° с.ш., 67.0027° в.д., 14.07.2016. Николаенко С.А.; TMN, цв. (л., пр.), пл. (л., пр.), об.; *t* 24°C, *D* 0.3–0.5 м.

12. *L. turionifera*. ХМАО-Югра, Октябрьский р-н, о-в напротив пос. Мал. Атлым, пойменное озеро, 62.2036° с.ш., 66.8227° в.д., 13.07.2016. Николаенко С.А.; TMN, цв. (л., пр.), пл. (л., пр.), м.; *t* 26 °C, *D* 0.1–0.4.

13. *L. minor.* Тюменская обл., Упоровский р-н, 2.5 км к СВ от д. Черная, 56.3524° с.ш., 66.3670° в.д., торфяник, 01.08.2017. Капитонова О.А.; ТКНС, цв. (л.), ед., ОПП 60%.

14. *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid. Тюменская обл., окр. г. Тюмень, оз. Кыртыма, 56.9936° с.ш., 65.8329° в.д., 08.08.2017. Николаенко С.А.; TMN, цв. (л., пр.), об.; *t* 30°C, *D* 0.2–0.7 м.

15. *L. turionifera*. Тюменская обл., Вагайский р-н, в 0.5 км к югу от пос. Первомайский, 57.3951° с.ш., 69.0564° в.д., пруд, 14.08.2017. Капитонова О.А.; ТКНС, цв. (л., пр.), ед., ОПП 90%.

16. *L. trisulca.* Тюменская обл., Сладковский р-н, в 0.5 км к югу от дер. Таволжан, 55.3361° с.ш., 70.1517° в.д., обводненная выемка, 20.06.2018. Капитонова О.А.; ТКНС, цв. (л., пр.), об.; pH 8.36, *t* 22°C, *S* 0.3‰, *D* 0.3 м, ОПП 30%.

17. *L. trisulca.* Тюменская обл., Бердюжский р-н, в 4 км к ЮВ от с. Зарослое, 55.4444° с.ш., 68.6412° в.д., придорожный водоем, 11.07.2018. Капитонова О.А.; ТКНС, цв. (л., пр.), пл. (л., пр.), об. ОПП 100%.

18. *L. trisulca.* Тюменская обл., Казанский р-н, в 3.5 км к СЗ от д. Новоалександровка, 55.4147° с.ш., 68.8158° в.д., восточный берег оз. Сиверга, протока, 13.07.2018. Капитонова О.А.; ТКНС, цв. (пр.), м.; pH 8.14, *t* 23°C, *S* 0.7‰, *D* 0.25 м, ОПП 95%.

19. *L. turionifera* + *L. trisulca*. Тюменская обл., г. Тобольск, 58.1611° с.ш., 68.2597° в.д., 17.07.2018. Капитонова О.А.; ТКНС, *L. turionifera*: цв. (л., пр.), м., *L. trisulca*: цв. (л., пр.), м.; pH 6.72, *t* 33°C, *S* 0.1‰, *D* 0.4 м, ОПП 100%.

20. *L. minor* + *L. turionifera* + *L. trisulca*. Тюменская обл., г. Тобольск, 58.1620° с. ш., 68.2596° в. д., 17.07.2018. Капитонова О.А.; ТКНС, *L. minor*: цв. (л., пр.), об.; *L. turionifera*: цв. (л., пр.), пл. (л.), м.; *L. trisulca*: цв. (л.), пл. (пр.), м.; pH 5.96, *t* 31°C, *S* 0.2‰, *D* 0.3 м, ОПП 100%.

21. *L. minor* + *L. turionifera* + *L. trisulca* + *S. polyrhiza.* Тюменская обл., г. Тобольск, 58.1626° с.ш., 68.2601° в.д., 17.07.2018. Капитонова О.А.; ТКНС, *L. minor*: цв. (л., пр.), м.; *L. turionifera*: цв. (л., пр.), пл. (л.), м.; *L. trisulca*: цв. (л.), пл. (л., пр.), м., *S. polyrhiza*: цв. (л., пр.), пл. (л., пр.), ед.; pH 5.86, *t* 31°C, *S* 0.1‰, *D* 0.5 м, ОПП 100%.

22. *L. minor* + *L. turionifera* + *L. trisulca* + *S. polyrhiza*. Тюменская обл., г. Тобольск, 58.1770° с.ш., 68.2210° в.д., 18.07.2018. Капитонова О.А.; ТКНС, *L. minor*: цв. (пр.), м.; *L. turionifera*: цв. (пр.), м.; *L. trisulca*: цв. (пр.), м., *S. polyrhiza*: цв. (л.), ед.; pH 6.24, *t* 32°C, *S* 0.2‰, *D* 0.2 м, ОПП 100%.

23. *L. turionifera*. Тюменская обл., Тобольский р-н, в 8 км к северу от с. Абалак, 58.2084° с.ш., 68.5861° в.д., пруд, 19.07.2018. Капитонов В.И., Капитонова О.А.; ТКНС, цв. (л., пр.), м.

24. *L. minor* + *L. turionifera* + *S. polyrhiza*. Тюменская обл., Тобольский р-н, дер. Савина, 58.2090° с.ш., 68.2164° в.д., 21.07.2018. Капитонова О.А.; ТКНС, *L. minor*: цв. (л., пр.), м.; *L. turionifera*: цв. (л., пр.), м.; *S. polyrhiza*: цв. (пр.), ед.; pH 8.15, *t* 24°C, *S* 0.2‰, *D* 0.5 м, ОПП 95%.

25. *L. minor* + *L. turionifera* + *L. trisulca*. Тюменская обл., Тобольский р-н, дер. Савина, 58.2145° с.ш., 68.2150° в.д., 21.07.2018. Капитонова О.А.; ТКНС, *L. minor*: цв. (л., пр.), м.; *L. turionifera*: цв. (пр.), м.; *L. trisulca*: цв. (пр.), пл. (л.), м.; pH 6.18, *t* 23°C, *S* 0.2‰, *D* 0.5 м, ОПП 100%.

26. *L. minor* L. Тюменская обл., Тобольский р-н, дер. Савина, старица, 21.07.2018. Капитонова О.А.; ТКНС, цв. (пр.), м.; pH 9.30, *t* 25°C, *S* 0.2‰, *D* 0.3 м, ОПП 70%.

27. *L. turionifera* + *L. trisulca*. Тюменская обл., г. Тобольск, 58.1830° с.ш., 68.2243° в.д., старица, 24.07.2018. Капитонова О.А.; ТКНС, *L. turionifera*: цв. (л., пр.), м.; *L. trisulca*: цв. (л., пр.), пл. (л., пр.), м.; *D* 0.3 м, ОПП 100%.

28. *L. minor* + *L. trisulca*. Тюменская обл., г. Тобольск, 58.1650° с.ш., 68.2369° в.д., озеро, 24.07.2018. Капитонова О.А.; ТКНС, *L. minor*: цв. (л., пр.), м.; *L. trisulca*: цв. (л., пр.), пл. (л., пр.), м.; pH 6.34, *t* 25°C, *S* 0.3‰, *D* 0.3 м, ОПП 100%.

29. *L. turionifera* + *L. trisulca*. Тюменская обл., с. Уват, 59.1493° с.ш., 68.9093° в.д., старица, 01.08.2018. Капитонова О.А.; ТКНС, *L. turionifera*: цв. (л., пр.), м.; *L. trisulca*: цв. (л., пр.), пл. (л., пр.), м, ОПП 100%.

30. *L. trisulca*. Тюменская обл., Сладковский р-н, в 0.5 км к югу от дер. Таволжан, 55.3361° с.ш., 70.1517° в.д., копань, 08.08.2018. Капитонова О.А.; ТКНС, пл. (л., пр.), ед.; pH 8.46, *t* 27°C, *S* 0.3‰, *D* 0.2 м, ОПП 95%.

31. *L. trisulca*. Тюменская обл., Сладковский р-н, в 0.2 км к северу от дер. Михайловка, 55.2691° с.ш., 70.0874° в.д., пруд, 08.08.2018. Капитонова О.А.; ТКНС, пл. (л., пр.), ед.; pH 8.48, *t* 24°C, *S* 0.4‰, *D* 0.1 м, ОПП 100%.

32. *L. trisulca*. Тюменская обл., Ярковский р-н, водоем на берегу оз. Тамырлы, 57.4825° с.ш., 67.4604° в.д., 17.06.2019. Капитонов В.И., Капитонова О.А.; ТКНС, цв. (пр.), пл. (пр.), м.

33. *L. trisulca*. Тюменская обл., Вагайский р-н, в 600 м к северу от дер. Доронина, 58.0285° с.ш., 69.2827° в.д., 27.06.2019. Капитонова О.А.; ТКНС, цв. (пр.), пл. (пр.), м., ОПП 75%.

34. *L. trisulca*. Тюменская обл., Вагайский р-н, в 2.5 км к востоку от дер. Бегишево, 58.0477° с.ш., 69.1432° в.д., 27.06.2019. Капитонов В.И., Капитонова О.А.; ТКНС, цв. (пр.), пл. (пр.), м.

35. *L. turionifera* + *L. trisulca*. Тюменская обл., Тобольский р-н, в 0.4 км к югу от дер. Байгара, 58.0236° с.ш., 68.8439° в.д., 03.07.2019. Капитонова О.А.; ТКНС, *L. turionifera*: цв. (л., пр.), м.; *L. trisulca*: цв. (л., пр.), пл. (л., пр.), м.; *t* 20°C, *S* 0.2‰, *D* 0.4 м, ОПП 95%.

36. *L. turionifera* + *L. trisulca*. Тюменская обл., Тобольский р-н, в 0.3 км к югу от дер. Байгара, 58.0245° с.ш., 68.8442° в.д., 03.07.2019. Капитонова О.А.; ТКНС, *L. turionifera*: цв. (л., пр.), м.; *L. trisulca*: цв. (л., пр.), пл. (л., пр.), об.; *t* 20 °C, *S* 0.2‰, *D* 0.2 м, ОПП 100%.

37. *L. turionifera* + *L. trisulca*. Тюменская обл., Тобольский р-н, в 1.1 км к ЮЗ от дер. Байгара, 58.0216° с.ш., 68.8277° в.д., 03.07.2019. Капитонова О.А.; ТКНС, *L. turionifera*: цв. (л., пр.), м.; *L. trisulca*: цв. (л., пр.), пл. (л., пр.); ОПП 90%.

38. *L. turionifera*. Тюменская обл., г. Тобольск, мелиоративный канал, 19.07.2019. Капитонова О.А.; ТКНС, цв. (л.), ед.; ОПП 60%.

39. *L. trisulca*. Тюменская обл., Тобольский р-н, окр. пос. Прииртышский, озеро, 21.07.2019. Капитонова О.А.; ТКНС, цв. (л., пр.), пл. (л., пр.), м.; ОПП 90%.

40. *L. turionifera*. Тюменская обл., Ярковский р-н, окр. с. Аксарина, 57.7534° с.ш., 67.2687° в.д., копань, 23.07.2019. Николаенко С.А.; TMN, цв. (л., пр.), об.; *t* 24°C, *D* 0.1–0.4 м.

41. *L. turionifera* + *S. polyrhiza*. Тюменская обл., Уватский р-н, окр. с. Тугалово, 59.7657° с.ш., 69.7208° в.д., 06.08.2019. Николаенко С.А.; TMN, *L. turionifera*: цв. (л.), м.; *t* 23°C, *D* 0.4–0.6 м.

Наибольшее число образцов с цветущими растениями выявлено для *L. turionifera* и *L. trisulca*, плодоносящих – для *L. trisulca* (табл. 1). В целом, выявлено 84 случая генеративного размножения всех пяти видов рясковых, известных в Сибири, образцов с плодоносящими растениями оказалось в 2 раза меньше, чем с цветущими. В некоторых гербарных образцах зафиксировано цветение сразу нескольких видов рясковых. Так, в трех пойменных водоемах г. Тобольск (образцы под № 20, 24 и 25) в состоянии генеративного размножения отмечено сразу три вида этого семейства, в двух образцах (№ 21 и 22), также собранных в пойме р. Иртыш в пределах г. Тобольск, – четыре вида; еще девять образцов содержали по два вида, находящихся в состоянии цветения или плодоношения.

Цветки или плоды рясковых обнаружены и в левых, и в правых кармашках фрондов. Для многих образцов в расположении генеративных органов не выявлено какой-либо закономерности – с равной вероятностью они были сосредоточены в обоих кармашках. Часто в одном сборе обнаруживали растения и в цветущем, и в плодоносящем состоянии.

Генеративное размножение рясковых выявлено в южных лесостепных, подтаежных и в северных таежных районах Сибири (рис. 1). Наиболее северный пункт, где было зафиксировано цветение рясковых, – окрестности пос. Мал. Атлым (Октябрьский р-н, ХМАО-Югра), чуть севернее 62° с.ш., где обнаружены цветущие растения *L. turionifera* и *L. gibba* (Глазунов, Николаенко, 2018). Окрестности оз. Щучье в Селенгинском р-не Бурятии (51.4° с.ш., 106.5° в.д.), где Л.П. Сергиевской и З.Г. Шунковой собрана цветущая *L. turionifera* (гербарий ТК), являются наиболее восточным пунктом, где обнаружены цветущие рясковые.

Значения физико-химических параметров экотопов в местах произрастания цветущих рясковых варьировали в широких пределах. Глубина воды в таких водоемах, как правило, была 0.1–0.7 м и хорошо прогревалась в летний период. Значения pH находились в пределах 5.96–9.30. Температура воды под цветущими растениями (в момент отбора проб) колебалась от 20 до 33°C. Цветение рясковых всегда наблюдали на открытых участках водоемов, не затененных прибрежной древесно-кустарниковой или высокотравной растительностью.

Таблица 1. Число гербарных образцов с цветущими и плодоносящими растениями сем. Lemnaceae и локализация их генеративных органов

Вид	Генеративные органы и их локализация										Всего случаев цветения и плодоношения
	цветки					плоды					
	л.	пр.	л., пр.	?	всего	л.	пр.	л., пр.	?	всего	
Lemna minor	1	2	5	0	8	0	0	0	0	0	8
L. turionifera	3	2	15	3	23	2	0	2	1	5	28
L. gibba	0	0	2	1	3	0	0	3	0	3	6
L. trisulca	3	6	11	0	20	1	4	12	0	17	37
Spirodela polyrhiza	1	1	2	0	4	0	0	1	0	1	5
Всего	8	11	35	4	58	3	4	18	1	26	84

Примечание. л. – левый почечный кармашек, пр. – правый почечный кармашек, "?"– локализация генеративных органов не отмечена.

Все цветущие и плодоносящие растения произрастали в пресных водах (концентрация растворенных солей была ≤0.7‰). Так, 20 июня и 8 августа 2018 г. в обводненной копани с пресной водой (соленость 0.3‰), находящейся на берегу оз. Соленое (Сладковский р-н, окр. дер. Таволжан), мы наблюдали цветение *L. trisulca*, однако в 200 м от копани, в оз. Соленое с соленостью воды 6.1‰, этот вид, имея такое же высокое проективное покрытие (95–100%), не цвел.

В основном цветение рясковых наблюдали в составе маловидовых сообществ водных растений с доминированием разных видов рясок и их высоким обилием. Кроме них в составе фитоценозов присутствовали еще один–шесть видов гидрофитов с проективным покрытием ≤25%, но в ряде случаев достигающим 40–60%, иногда 80% (сообщества с доминированием *Stratiotes aloides* L. и *Utricularia vulgaris* L.).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Явление цветения и плодоношения рясковых издавна привлекало к себе внимание исследователей, и к настоящему времени генеративная сфера этих растений хорошо изучена. Согласно мнению многих авторов, она представлена крайне редуцированным соцветием ароидных, которое состоит из двух мужских и одного женского цветков, развивающихся в боковых кармашках фронда (Ростовцев, 1905; Иванова, 1970; Landolt, 1986). Соцветие окружено пленчатой спатой – редуцированным покрывалом ароидных. Плод может содержать от одного до нескольких семян, на поверхности которых отчетливо видны 10–18 продольных ребер (Landolt, 1986; Жмылёв и др., 1995). Считается, что соцветия развиваются лишь в одном из боковых кармашков фронда, чаще всего в левом (Леонова, 1982), реже – в обоих кармашках одновременно (Жмылёв и др., 1995), а в расположении цветоносных кармашков может наблюдаться как зеркальная, так и перевернутая симметрия (Иванова, 1970).

Изученные нами образцы показали, что в пределах одной популяции соцветия с равной вероятностью формировались как в левом, так и в правом кармашке, при этом не удалось выявить какую-либо закономерность в локализации генеративных органов рясковых. У всех рясок к моменту цветения фронды становились значительно мельче, особенно это было заметно у *Lemna trisulca*. У *L. gibba* нами зафиксированы случаи одновременного развития в одном кармашке и дочернего фронда, и соцветия, причем дочерний фронд находился в состоянии цветения, в то время как в самом материнском растении развивался плод в том же самом кармашке.

По мнению Питерса (2013), цветение Lemnaceae – стресс-индуцированное явление, однако до сих пор не установлены экологические условия, которые вызывают переход растений к генеративному размножению (Жмылёв и др., 1995). Условия, при которых мы наблюдали цветение рясок, показывали широкие колебания значений измеряемых абиотических факторов. Предположительно, стимулирующие цветение рясковых факторы – повышенные температура воды и освещенность, но не до экстремально высоких значений, к биотическим факторам можно отнести переуплотнение популяции.

Согласно нашим наблюдениям, произрастающие в Сибири виды рясковых обладают не только видоспецифическими характеристиками морфологического строения и географического распространения, но и имеют некоторые свойственные им особенности генеративного размножения.

Lemna minor считается гемикосмополитным плюризональным видом, широко распространенным в Сибири (Ковтонюк, 1987). Растения этого вида имеют обратнояйцевидные, немного асимметричные фронды зеленого или светло-зеленого (салатового) цвета, с обеих сторон плос-

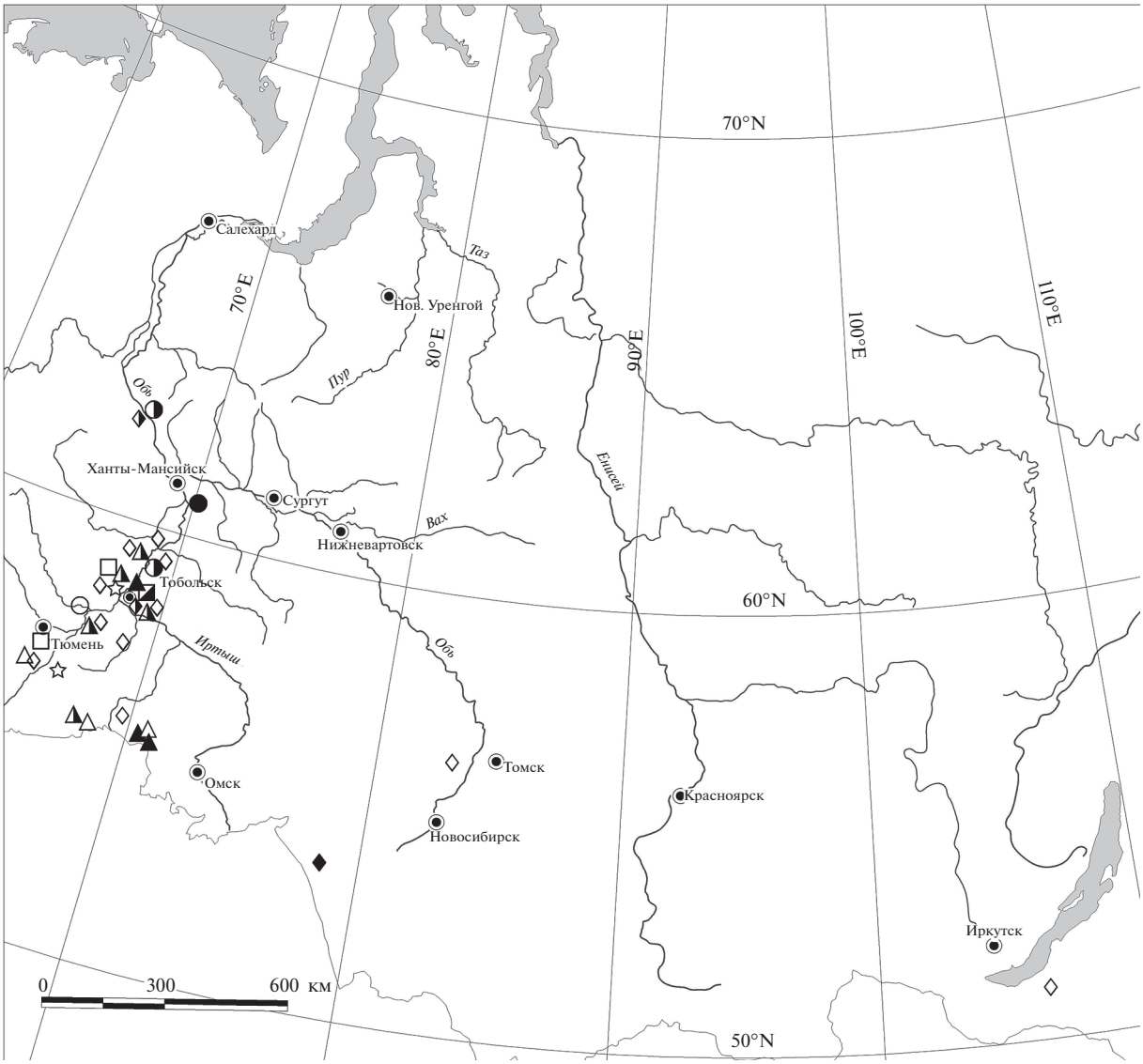

Рис. 1. Карта-схема находок цветущих и плодоносящих видов Lemnaceae на территории Сибири: ☆ – *Lemna minor*, ○ – *L. gibba*, △ – *L. trisulca*, ◇ – *L. turionifera*, □ – *Spirodela polyrhiza*; незакрашенные значки – цветущие образцы, закрашенные – плодоносящие образцы, наполовину закрашенные – цветущие и плодоносящие.

кие, сверху немного килеватые, с немногими бугорками вдоль киля, причем апикальный бугорок отчетливо крупнее остальных. Длина фронда составляет 1–8(10) мм, ширина 0.6–5 мм (Landolt, 1986; Wolff, Landolt, 1994), однако, в природных условиях они обычно значительно мельче: длина чаще всего не превышает 2–6(7) мм.

Ряску малую долгое время считали в Сибири единственным из плавающих на поверхности воды видов этого рода даже после того, как обнаружено произрастание в регионе *L. turionifera* (Волобаев, 1992), обитающей в континентальных районах Северной Америки и Евразии (Landolt, 1975, 1986). Просмотр гербарного материала по Сибири (ТК) показал, что многие сборы, определенные как *L. minor*, на самом деле относятся к *L. turionifera*. Материалы собственных исследований также свидетельствуют в пользу широкого распространения в Сибири *L. turionifera*, тогда как *L. minor* встречается гораздо реже. Этот вид более теневынослив и чаще, чем *L. turionifera*, отмечается в условиях затенения древесно-кустарниковой и высокотравной растительностью.

Для *Lemna minor* характерна протогиния, отмеченная и другими авторами (Леонова, 1982; Жмылёв и др., 1995): сначала из кармашка появляется пестичный цветок, затем один из тычиночных, через некоторое время – второй тычиночный цветок (рис. 2а). За все время наблюдений мы обнаружили лишь восемь случаев цветения растений этого вида и ни одного случая плодоношения (табл. 1). По-видимому, это связано не только с

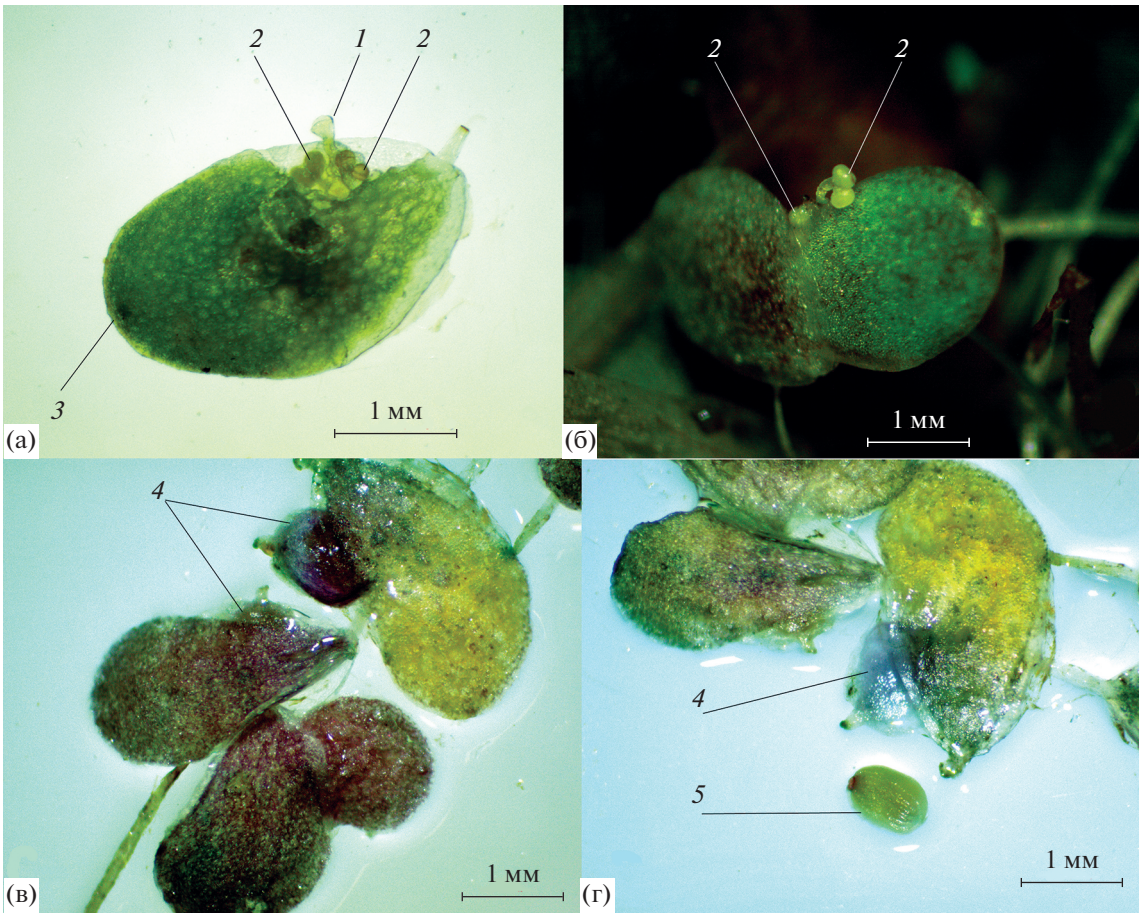

Рис. 2. Генеративные органы рясковых: а – соцветие *L. minor* в правом почечном кармашке (стенка кармашка разорвана и отогнута), б – соцветие *L. turionifera* в левом почечном кармашке, в – плодоносящие растения *L. gibba*, плоды расположены в правых кармашках, г – односемянный плод *L. gibba* в левом кармашке (семя вынуто из плода). *1* – рыльце пестичного цветка, *2* – тычинка, *3* – апикальный бугорок, *4* – плод, *5* – семя.

редкостью данного вида на территории Сибири, но и с условиями, в которых он обитает в регионе: затененностью и часто относительно низкой температурой воды (обводненные участки залесенных болот, заболоченные леса). Цветение *L. minor* можно наблюдать лишь в более благоприятных условиях, где она чаще всего произрастает в совместных сообществах с другими рясковыми, имея при этом невысокое обилие.

L. turionifera по своим морфологическим характеристикам очень похожа на *L. minor*, однако имеется ряд существенных отличий. Фронды *L. turionifera* обычно небольшие (2–4 мм длины и 0.8–3.5 мм ширины), слегка толстоватые, часто округлые; если более вытянутые, то цвет у них темно-зеленый, оливковый, обычно с красной пигментацией, более интенсивной в базальной части нижней стороны фронда. На верхней поверхности фронда вдоль срединного гребня имеется отчетливый ряд бугорков, причем они не отличаются друг от друга по размерам. К осени у растений этого вида формируются турионы – мелкие бурого или оливкового цвета круглые бескорневые зимующие фронды (Landolt, 1975, 1986). В Сибири этот вид распространен почти повсеместно, за исключением арктических широт. Цветущие растения *L. turionifera* (рис. 2б). встречались чаще, чем плодоносящие: всего отмечено 23 случая цветения и пять случаев плодоношения. Как и для *L. minor*, для него характерна протогиния. Плоды односемянные.

Lemna gibba имеет округлые или обратнояйцевидные цельнокрайние, снизу шарообразно выпуклые фронды 3–7 мм длиной, 2.5–5 мм шириной, желто-зеленого цвета с крупными воздухоносными полостями, хорошо заметными с нижней стороны. Также отличительный признак вида – наличие красной пигментации, сосредоточенной в основном с нижней стороны по периферии фронда (а не в базальной части, как у *L. turionifera*) (Landolt, 1986). На территории Сибири распространение вида пока ограничено Западной Сибирью, где он отмечен в Курганской (Науменко, 2008) и Тюменской областях (Тарасевич, 1990;

Глазунов и др., 2017; Капитонова, 2018), ХМАО-Югре (Панкова, 2013, 2014). Полученные данные говорят о расширении в последнее время ареала вида в Западной Сибири, как в северном, так и восточном направлениях.

Почти во всех местах находок *L. gibba* в Сибири она находилась в состоянии генеративного размножения (рис. 2в, 2г), что, вероятно, является подтверждением предположения о цветении рясок в стрессовых условиях (Pieterse, 2013). В настоящее время наиболее северное нахождение *L. gibba* – пос. Мал. Атлым (ХМАО-Югра), здесь отмечено обильное цветение и плодоношение вида. В период цветения фронды *L. gibba* обычно окрашиваются в яркий красно-фиолетовый цвет, причем не только с нижней, но с верхней стороны. Возможно, у растений этого вида существует связь между наступлением генеративного периода онтогенеза и выработкой ими антоциана для привлечения насекомых-опылителей, что может считаться подтверждением энтомофилии рясковых (Иванова, 1970). Также это, вероятно, связано с более интенсивным поглощением тепла для перехода к генеративной стадии развития, что особенно важно в экстремальных условиях существования у северной границы ареала этого макротермного вида. Соцветия и плоды *L. gibba* отмечены и в левых, и в правых кармашках. Для растений характерна протогиния (Иванова, 1970); плоды чаще всего содержали два семени, редко – три–четыре.

L. trisulca имеет существенные отличия от других рясок в морфологическом строении и экологии, что дает основание некоторым авторам рассматривать ее в рамках особого рода – *Staurogeton trisulcus* (L.) Schur (Цвелёв, 2000; Ковтонюк, 2012). Ряска трехдольная имеет зубчатые по краю фронды, самые крупные по сравнению с таковыми остальных представителей семейства в рассматриваемом регионе. Их длина вместе со стипой (ножкой, соединяющей отдельные фронды) достигает 5–20 мм, ширина – 2.5–5 мм. В отличие от остальных рясок, у растений *L. trisulca* щель почечного кармашка не совпадает с краем фронда. Растения полностью погружены в воду и всплывают на поверхность лишь во время цветения.

L. trisulca широко распространена по всей Сибири и лишь в арктических широтах встречается крайне редко (Толмачёв, 1963; Ковтонюк, 1987). Это наиболее северный вид семейства, недавно найденный в зоне северных гипоарктических тундр на п-ве Ямал (70° с.ш.) (Зарубина, 2016). Наиболее северные места произрастания вида в Сибири – на п-ве Таймыр (72° с.ш.) (Поспелова, Поспелов, 2006, 2016, 2020).

Цветение *L. trisulca* представляет собой любопытное явление в связи с происходящими в растении морфологическими изменениями при наступлении генеративной стадии. Цветущие фронды ряски трехдольной значительно мельче вегетирующих, однако форма их не меняется. Они хорошо отличаются от других видов рясок не только своей формой, но и цветом: у *L. trisulca* фронды зеленого или ярко-зеленого цвета, тогда как у *L. minor* они светло-зеленые, у *L. turionifera* – темно-зеленые, оливковые. К признакам отличия особей *L. trisulca* от других видов рясок также относятся зубчатый край фронда, хорошо заметный при небольшом увеличении, и отсутствие бугорков на адаксиальной поверхности фронда. Кроме того, у цветущей ряски трехдольной фронды немного изогнуты, “кудрявятся” на поверхности воды, что, возможно, связано с необходимостью приподнять цветки над водой.

Этот вид оказался наиболее часто цветущим из всех произрастающих в Сибири рясковых. Соцветия могут закладываться в обоих кармашках. Как и для других рясок, для него характерна протогиния. Плод ~1 мм в поперечнике, с широким крылом в верхней части, содержит единственное семя (рис. 3).

Spirodela polyrhiza имеет плавающие на поверхности воды округлые, плотные, плоские, цельнокрайние фронды 3–8 мм длиной и 3–6 мм шириной (рис. 4). Верхняя сторона фронда зеленая, с хорошо различимыми дугообразными жилками, нижняя – красно-фиолетовая, с пучком корней. К осени в кармашках образуются округлые турионы (рис. 2б) в диаметре 2–3 мм (Иконников, 1979). В Сибири вид распространен в умеренных широтах, произрастает в пресной воде богатой биогенами.

Цветение *S. polyrhiza* можно отнести к редким явлениям: нам известно лишь четыре случая цветения вида в рассматриваемом регионе. Соцветия формировались как в левых (рис. 4а), так и в правых кармашках. Удалось обнаружить растения с формирующимися плодами. По-видимому, генеративное размножение многокоренника происходит значительно реже по сравнению с видами рода *Lemna*. Наши наблюдения на востоке европейской части России дали те же результаты: за все время, начиная с 90-х годов прошлого столетия, зафиксирован лишь один случай цветения многокоренника (Капитонова, 2001).

Выводы. Выявлено, что все пять видов рясковых, известных на территории Сибири, реализуют генеративный способ размножения. Наиболее северное местонахождение цветущих рясковых известно из окрестностей пос. Мал. Атлым (ХМАО-Югра, 62° с.ш.), наиболее восточное – в окрестностях оз. Щучье (Селенгинский р-н, Бурятия, 51.4° с.ш., 106.5° в.д.). Для широко распространенных в Сибири *Lemna turionifera* и *L. trisulca* цветение и плодоношение можно считать обычным явлением, особенно характерным для переуплотненных популяций. Часты случаи генеративного размножения у *L. gibba*, в последнее время расширяющей свой ареал в северном и восточном направлениях. Более редкие случаи

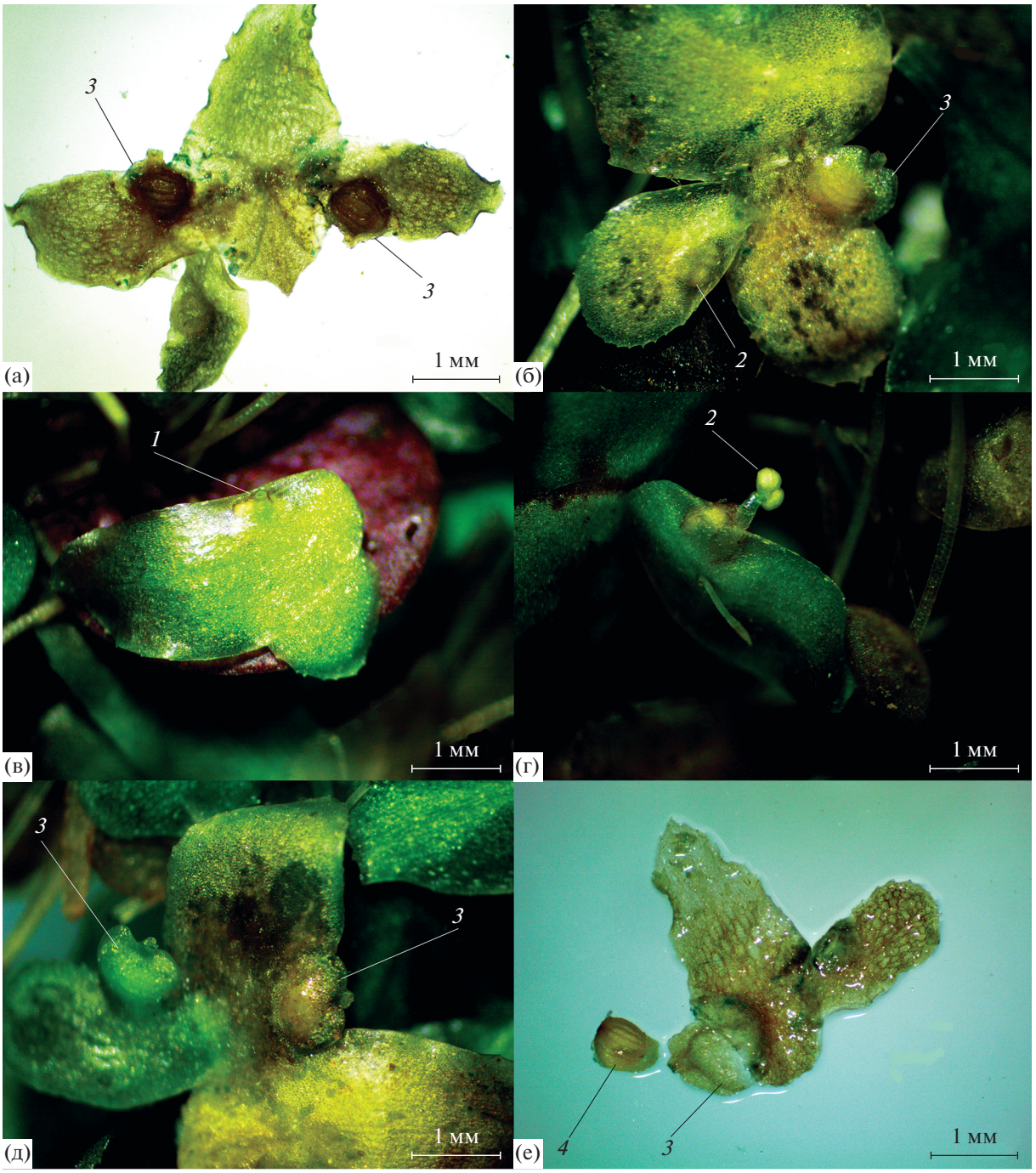

Рис. 3. Генеративные органы *L. trisulca*: а – “перевернутая” симметрия в локализации генеративных органов, расположенных в правых кармашках, б – расположение генеративных органов в левых кармашках, в – выход из почечного кармашка пестичного цветка (видно рыльце пестика), г – выход из почечного кармашка одного из тычиночных цветков (вид снизу), д – сформировавшиеся плоды в правых кармашках материнского и дочернего фрондов, е – плод с одним семенем (извлечено из плода). *1* – рыльце пестичного цветка, *2* – тычинка, *3* – плод, *4* – семя.

цветения зафиксированы у *L. minor*, распространение которой в регионе ограничено южными и западными районами. У широко распространенного в Сибири *Spirodela polyrhiza* генеративное размножение наблюдается крайне редко: выявлено четыре случая цветения и один случай плодоношения.

Случаи генеративного размножения рясковых зафиксированы лишь в пресноводных водоемах (соленость 0.1–0.7‰) с глубиной воды 0.1–0.7 м, температурой поверхностного слоя воды +20–+33°C, pH 5.96–9.30, не затененных прибрежной древесно-кустарниковой и высокотравной растительностью.

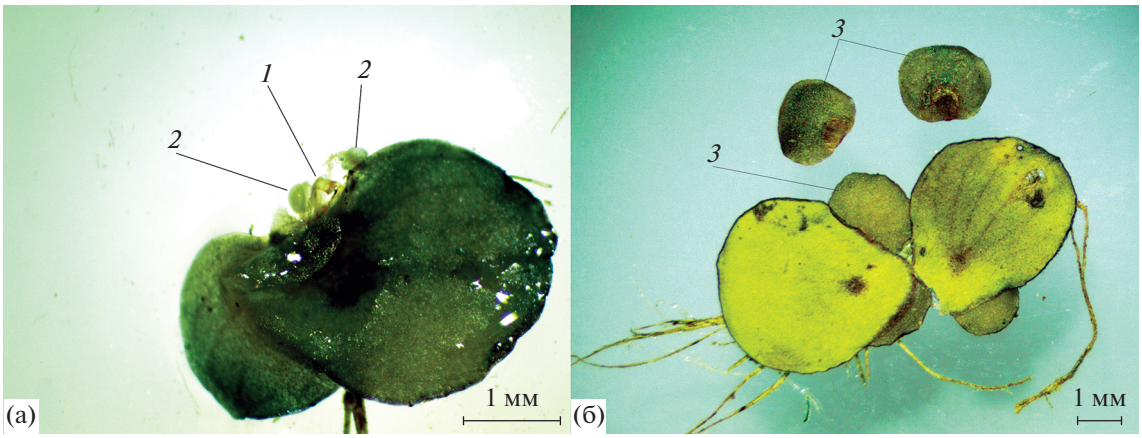

Рис. 4. *Spirodela polyrhiza*: а – цветущее растение (край левого бокового кармашка отогнут), б – фронды с турионами. *1* – рыльце пестичного цветка, *2* – тычинка, *3* – турион.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Власова Н.В. 2005. Семейство Lemnaceae // Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения. Новосибирск: Наука. С. 318.

Волобаев П.А. 1992. Дополнения к флоре гидрофильных растений Сибири // Бот. журн. Т. 77. № 5. С. 62.

Глазунов В.А., Науменко Н.И., Хозяинова Н.В. 2017. Определитель сосудистых растений Тюменской области. Тюмень: ООО "РГ "Проспект".

Глазунов В.А., Николаенко С.А. 2018. Новые данные о северных границах распространения некоторых видов растений в Западной Сибири // Труды XIV съезда РБО и конференции "Ботаника в современном мире". Т. 1. Махачкала: АЛЕФ. С. 123.

Жмылёв П.Ю., Кривохарченко И.С., Щербаков А.В. 1995. Семейство рясковые // Биологическая флора Московской области. Вып. 10. Москва: Изд-во МГУ. С. 20.

Зарубина Е.Ю. 2016. Флора разнотипных водоемов Бованенковского нефтегазоконденсатного месторождения (полуостров Ямал) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. науч. ст. по материалам XV международ. науч.-практ. конф. Барнаул: Концепт. С. 78.

Иванова И.Е. 1970. Некоторые особенности цветения и опыления рясок (Lemnaceae S. Gray) // Бот. журн. Т. 55. № 5. С. 649.

Иконников С.С. 1979. Семейство Lemnaceae S.F. Gray – Рясковые // Флора европейской части СССР. Т. 4. Ленинград: Наука. С. 317.

Капитонова О.А. 2000. Некоторые результаты изучения рясковых (Lemnaceae S. Gray) в Удмуртии // Вестн. Удмуртского ун-та. Сер. Биология. № 5. С. 3.

Капитонова О.А. 2001. К анализу флоры высших водных растений Удмуртии // Вестн. Удмуртского ун-та. № 7. С. 92.

Капитонова О.А. 2018. Ряска горбатая (*Lemna gibba*, Lemnaceae) – чужеродный вид во флоре Западной Сибири // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. науч. ст. по материалам XVII Международ. науч.-практ. конф. Барнаул: Изд-во АлтГУ. С. 83.

Капитонова О.А. 2019. Материалы к биологии и экологии рясковых (Lemnaceae) Сибири // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. науч. ст. по материалам XVIII международ. науч.-практ. конф. Барнаул: Изд-во АлтГУ. С. 127. https://doi.org/10.14258/pbssm.20190242019

Ковтонюк Н.К. 1987. Семейство Lemnaceae – Рясковые // Флора Сибири. Araceae – Orchidaceae. Новосибирск: Наука. С. 15.

Ковтонюк Н.К. 2012. Семейство Lemnaceae Martinov // Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. Новосибирск: Изд-во СО РАН. С. 439.

Крылов П.Н. 1929. Флора Западной Сибири. Руководство к определению западносибирских растений. Вып. III. Cyperaceae – Orchidaceae. Томск: Издание Томского отделения РБО. С. 374.

Кузнецов Л.А., Заиченко О.Б. 1979. Три вопроса о ряске малой (*Lemna minor* L.) // Систематика, анатомия и экология растений Европейской части СССР: Сб. науч. тр. Ленинград: Ленингр. гос. пед. ин-т. С. 18.

Леонова Т.Г. 1982. Семейство рясковые (Lemnaceae) // Жизнь растений. Т. 6. Москва: Просвещение. С. 493.

Лисицына Л.И., Папченков В.Г. 2000. Флора водоемов России: определитель сосудистых растений. Москва: Наука.

Лукина Г.А. 1977. Биология рясковых // I Всесоюзная конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок: Ин-т биол. внутр. вод. С. 21.

Лукина Г.А. 1984. Рясковые в природных и лабораторных условиях // Бот. журн. Т. 69. № 1. С. 81.

Матвеев В.И. 1977. О цветении рясок (Lemnaceae) в водоемах Заволжья // Бот. журн. Т. 62. № 10. С. 1498.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Мулдашев А.А. 2002. Высшие растения: краткий курс систематики с основами науки о растительности. Москва: Логос.

Науменко Н.И. 2008. Флора и растительность Южного Зауралья. Курган: Изд-во Курганского ун-та.

Панкова Н.Л. 2013. Ряски *Lemna turionifera* и *Lemna gibba* в Ханты-Мансийском автономном округе – Югре // Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана: Матер. Всерос. конф. (Сыктывкар, 3–7 июня 2013 г.) [Электронный ресурс]. Сыктывкар: Ин-т биологии Коми НЦ УрО РАН. С. 239. Режим доступа: http://ib.komisc.ru/add/conf/tundra

Панкова Н.Л. 2014. Новые находки водных растений на территории Ханты-Мансийского автономного округа – Югры // Turczaninowia. Т. 17. Вып. 1. С. 66.

Печенюк Е.В. 1985. О цветении рясковых (Lemnaceae) в Хоперском государственном заповеднике // Бот. журн. Т. 70. № 8. С. 1066.

Поспелова Е.Б., Поспелов И.Н. 2006. Прибрежно-водные сосудистые растения во флоре полуострова Таймыр // Бот. журн. Т. 91. № 10. С. 1441.

Поспелова Е.Б., Поспелов И.Н. 2016. Изменения во флоре окрестностей с. Хатанга, Таймырский заповедник, за длительный период // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Вып. 1(2). С. 65. https://doi.org/10.24189/ncr.2016.017

Поспелова Е.Б., Поспелов И.Н. 2020. Флора Таймыра: Информационно-справочная система [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://byrranga.ru/lemnaceae/lemna_trisulka/index.htm (дата обращения: 04.03.2020).

Ростовцев С.И. 1905. Биолого-морфологический очерк рясок. Москва: Типо-литогр. В. Рихтер.

Тарасевич В.Ф. 1990. О положении семейства Lemnaceae в системе цветковых растений по палинологическим данным // Бот. журн. Т. 75. № 7. С. 959.

Тахтаджян А.Л. 1966. Система и филогения цветковых растений. Москва: Наука.

Толмачёв А.И. 1963. Арктическая флора СССР. Критический обзор сосудистых растений, встречающихся в арктических районах СССР. Вып. 4. Москва: Изд-во АН СССР.

Цвелёв Н.Н. 1996. Рясковые – Lemnaceae S.F. Gray // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 8. Санкт-Петербург: Наука. С. 364.

Цвелёв Н.Н. 2000. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). Санкт-Петербург: Изд-во СПХФА.

Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Русское издание. Санкт-Петербург: Мир и семья.

Щербаков А.В. 2010. Сосудистая водная флора Орловской области. Москва: Товарищество научных изданий КМК.

Azer S.A. 2013. Taxonomic revision of genus *Lemna* L. (Lemnaceae Gray) in Egypt // Ann. Agric. Sci. V. 58. Iss. 2. P. 257. https://doi.org/10.1016/j.aoas.2013.07.015

Cabrera L.I., Salazar G.A., Chase M.W. et al. 2008. Phylogenetic relationships of aroids and duckweeds (Araceae) inferred from coding and noncoding plastid DNA // American J. of Botany. V. 95. Is. 9. P. 1153. https://doi.org/10.3732/ajb.0800073

Chase M.W., Christenhusz M.J.M., Fay M.F. et al. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // Bot. J. Linn. Soc. V. 181. Is. 1. P. 1. https://doi.org/10.1111/boj.12385

Landolt E. 1975. Morphological differentiation and geographical distribution of the *Lemna gibba–Lemna minor* group // Aquat. Bot. V. 1. P. 345.

Landolt E. 1986. The family of Lemnaceae – a monographic study // Veröff. Geobot. Inst. Zürich: Stiftung Rübel. H. 71. 572 S.

Les D.H., Crawford D.J., Landolt E. et al. 2002. Phylogeny and Systematics of Lemnaceae, the Duckweed Family // Syst. Bot. V. 27. Is. 2. P. 221. https://doi.org/10.1043/0363-6445-27.2.221

Pieterse A.H. 2013. Is flowering in Lemnaceae stress-induced? A review // Aquat. Bot. V. 104. P. 1. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.08.002

Rothwell G.W., Van Atta M.R., Ballard Jr. et al. 2004. Molecular phylogenetic relationships among Lemnaceae and Araceae using the chloroplast trnL-trnF intergenic spacer // Mol. Phylogenet. Evol. V. 30. Iss. 2. P. 378. https://doi.org/10.1016/S1055-7903(03)00205-7

Stockey R.A., Hoffman G.L., Rothwell G.W. 1997. The Fossil Monocot *Limnobiophyllum scutatum*: Resolving the Phylogeny of Lemnaceae // Am. J. Bot. V. 84. Iss. 3. P. 355.

Wolff P., Landolt E. 1994. Spread of *Lemna turionifera* (Lemnaceae), the red duckweed, in Poland // Fragm. Flor. Geobot. V. 39. Iss. 2. P. 439.

Flowering of Lemnaceae S.F. Gray in Siberia: Bioecological Characteristic

O. A. Kapitonova[a, b, *] and S. A. Nikolaenko[c]

[a] *Tobolsk Complex Scientific Station Ural Branch Russian Academy of Sciences, Tyumen region, Tobolsk, Russia*

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

[c] *Institute of the Problems of Northern Development – subdivision of Federal Research Centre of Tyumen Scientific Centre Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Tyumen, Russia*

**e-mail: kapoa.tkns@gmail.com*

In Siberia, the growth of 5 species of the family Lemnaceae is known: *Lemna gibba*, *L. minor*, *L. trisulca*, *L. turionifera*, *Spirodela polyrhiza*. This article gives a characteristic of their distribution in Siberia, bioecological characteristics, and also provides facts of flowering and fruiting of Lemnaceae. It has been shown that generative reproduction of duckweed is not a rare phenomenon and it is characteristic of all species of the family known in the region. Most often, flowering is observed for *L. trisulca* and *L. turionifera*, isolated cases of flowering are known for *S. polyrhiza*. Almost all *L. gibba* populations identified in Siberia contained flowering and fruiting plants. *L. minor* has a limited distribution in Siberia; cases of its flowering are rare. Generative reproduction of duckweed was recorded only in freshwater bodies (salinity 0.1–0.7‰) with a water depth of 0.1–0.7 m, the temperature of the surface water layer from +20 to +33°C, and pH from 5.96 to 9.30 units not obscured by tree-shrub and tall grass vegetation.

Keywords: Lemna, *Spirodela*, duckweed, greater duckweed, Araceae, hydrophilic plants, generative reproduction

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 2, с. 171–178

ИХТИОЛОГИЯ

УДК 597.552.5:591.5

РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА И РОСТ СИГОВЫХ РЫБ (Coregonidae) АРКТИЧЕСКОГО оз. ИОНИ (ВОСТОЧНАЯ ЧУКОТКА)

© 2021 г. А. В. Шестаков*

[a] *Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук, Магадан, Россия*

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

Поступила в редакцию 11.03.2020 г.
После доработки 22.05.2020 г.
Принята к публикации 29.06.2020 г.

Впервые приведены результаты изучения размерно-возрастной структуры и роста сибирской ряпушки *Coregonus sardinella*, сига-пыжьяна *C. lavaretus pidschian* и чира *C. nasus* оз. Иони (Восточная Чукотка). Установлено, что с увеличением возраста темп линейного роста сиговых рыб уменьшается. Максимальные приросты длины тела рыб отмечены на первом году жизни. Проведен сравнительный анализ линейного и весового роста популяций сигов из оз. Иони и среднего течения р. Анадырь.

Ключевые слова: сибирская ряпушка *Coregonus sardinella*, сиг-пыжьян *C. lavaretus pidschian*, чир *C. nasus*, размерно-возрастная структура, рост, оз. Иони, Восточная Чукотка

DOI: 10.31857/S0320965221010125

Сиговые рыбы сем. Coregonidae наибольшего таксономического и экологического разнообразия достигают в аркто-субарктических экосистемах Северного полушария, в частности в районах суши, прилежащих к арктическим морям (Берг, 1948; Решетников, 1980; Nelson, 1984; Черешнев и др., 2002).

Важное экономическое значение во многом определило научный интерес к сиговым рыбам, изученность которых, по-видимому, наилучшая по сравнению с остальными группами полупроходных пресноводных рыб Сибири и Северо-Востока России. Тем не менее, до сих пор остаются виды и популяции сиговых рыб, которые крайне слабо изучены в силу их редкости или обитания в водоемах, расположенных в отдаленных и труднодоступных регионах. К числу таких регионов относится Восточная Чукотка – обширная, малонаселенная территория азиатского континента, лежащая на Чукотском п-ове.

До настоящего времени единственной наиболее обобщающей работой, содержащей сведения по фауне и систематике пресноводных рыб оз. Иони (бассейн р. Ионивеем) остается статья Черешнева (1983), в которой для этого бассейна указано 14 видов рыб, в том числе сиговые – сибирская ряпушка *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848, сиг-пыжьян *C. lavaretus pidschian* (Gmelin, 1789) и чир *C. nasus* (Pallas, 1776). Изучение таких важных биологических характеристик сигов, как размерно-возрастной состав популяции и характер роста особей, в данном водоеме практически не проводились.

Цель работы – изучить современное состояние структуры популяций и линейно-весового роста сибирской ряпушки *C. sardinella,* сига-пыжьяна *C. lavaretus pidschian* и чира *C. nasus* озера Иони (бассейн р. Ионивеем).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе использованы материалы, собранные в июле 2019 г. в оз. Иони, самом большом на Чукотском п-ове (длина 9.8 км, ширина ~3 км). На юге озеро соединено протокой с р. Ионивеем. Последняя берет свое начало в горах южной части полуострова и впадает в Колючинскую губу Чукотского моря (рис. 1). Рыб отлавливали ставными сетями разной длины, изготовленными из дели с ячеёй 25–45 мм. Всего исследовано 59 экз. ряпушки, 24 экз. сига-пыжьяна и 37 экз. чира.

Обработку материала проводили в полевых и камеральных условиях, используя стандартные ихтиологические методики (Правдин, 1966; Лакин, 1990). У всех рыб определяли длину по Смитту (*FL*), массу тела, пол, стадию зрелости гонад и возраст, который оценивали по чешуе, взятой выше боковой линии на уровне задней части спинного плавника. Обработка материала (чешуи) включала измерения радиуса чешуи и годовых колец, а также подсчет числа склеритов в каждой годовой зоне для более точного определения возраста. Величину радиуса годового кольца

Рис. 1. Карта-схема района исследований: 1 – место сбора материала.

определяли как расстояние от центра чешуи до внешнего края зоны выклинившихся склеритов (неполных), либо до зон резорбции склеритов вдоль бокового радиуса чешуйной пластинки (рис. 2). Измерения проводили с помощью компьютерной системы для анализа изображений и микроскопа МБС-10 с цифровой камерой MU 900 с использованием программы AmScope ToupView 3.1. Из-за малого количества выборки и отсутствия молоди линейный рост сиговых рыб анализировали по данным обратных расчислений, которые осуществляли по формуле Ли с использованием длины по Смитту (*FL*) (Чугунова, 1959; Мина, 1973).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам проведенного обследования для оз. Иони подтверждено наличие трех видов сиговых рыб рода *Coregonus*: сибирской ряпушки *C. sardinella,* сига-пыжьяна *C. lavaretus pidschian* и чира *C. nasus.*

Сибирская ряпушка – повсеместно распространена в речных бассейнах арктического и бе-

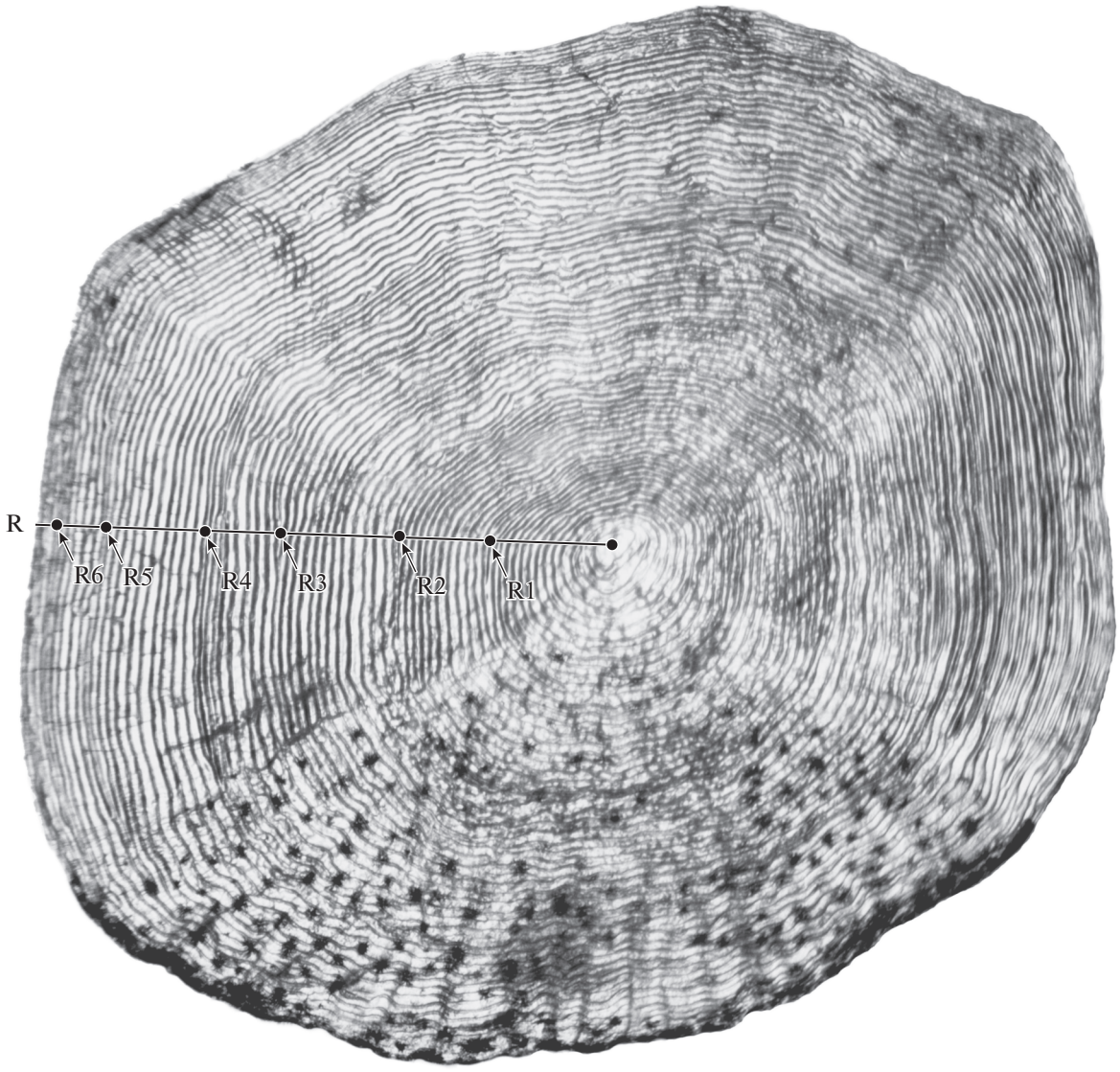

Рис. 2. Чешуя сига-пыжьяна из оз. Иони возраста 6+ лет. R – боковой радиус чешуи; R1, R2, R3 ... – радиусы соответствующих годовых колец.

ринговоморского побережий Чукотки. В оз. Иони, так же как в водоемах Анадырского бассейна и р. Амгуэма, выделяют озерно-речную форму ряпушки (Черешнев, 2008), которая нагуливается и зимует в пойменных озерах среднего и нижнего течений, откуда по мере созревания мигрирует на нерест в русловую часть рек.

В наших уловах в южном районе озера встречались ряпушки возраста 3+ –8+ лет, *FL* 206–383 мм, массой 80–530 г, при этом доминировали шестилетки, *FL* 280–350 мм, массой 200–400 г (рис. 3а–3в).

Озерно-речная форма ряпушка – самый мелкий вид сиговых рыб Чукотки, предельные размеры которой отмечены у рыб из Анадырского бассейна – 370 мм и 695 г (Черешнев и др., 2002). В наших уловах самый крупный самец имел длину и массу 370 мм и 500 г (возраст 8+), самка – 383 мм и 530 г (8+). Средние размеры особей разного пола в возрастных группах 5+–7+ статистически не различаются; в возрастной группе 4+ самцы крупнее самок, а в группе 8+, наоборот, самки крупнее (табл. 1).

По результатам обратных расчислений максимальные приросты длины тела ряпушки отмечены на первом–третьем году жизни и составляют в среднем 63 мм, затем в период полового созревания в течение последующих трех лет они постепенно снижаются с 39 до 30 мм. Закладка чешуи у молоди сибирской ряпушки обычно происходит при *FL* 23–25 мм (Шестаков, 2014). Максимальное число склеритов на чешуе ряпушки из оз. Иони откладывается в период интенсивного ли-

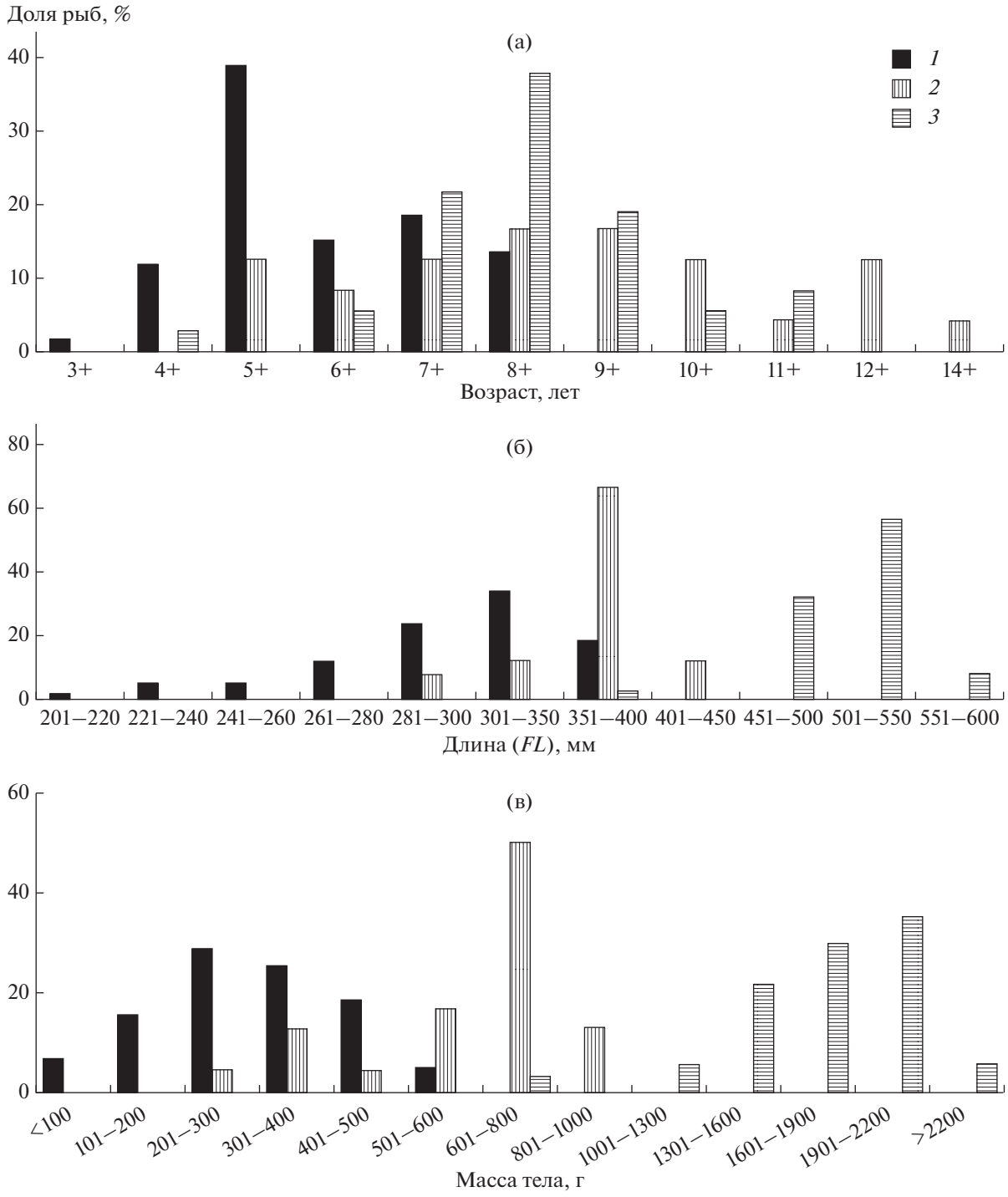

Рис. 3. Возрастной (а), размерный (б) и весовой (в) составы уловов сиговых рыб оз. Иони в 2019 г. *1* – ряпушка, *2* – сиг-пыжьян, *3* – чир.

нейного роста – на первом–третьем годах жизни (в среднем 11.5 склеритов). В дальнейшем число их уменьшается параллельно с уменьшением приростов тела (в среднем до 8.1). Причем в год нереста у половозрелых рыб на чешуе закладывается ≤5–6 склеритов (табл. 2).

Сравнение роста озерно-речной формы сибирской ряпушки из водоемов Чукотки показывает, что в оз. Иони и р. Амгуэма для нее характерен высокий темп роста, а в р. Анадырь – довольно медленный в регионе (Черешнев и др., 2002). Так, у хорошо изученной анадырской популяции

Таблица 1. Длина (*FL*) и масса самцов и самок разных возрастных групп ряпушки *Coregonus sardinella* оз. Иони

Возраст, лет	Самки			Самцы		
	n, экз.	*FL*, мм	масса, г	*n*, экз.	*FL*, мм	масса, г
3+	–	–	–	1	286	270
4+	4	206–244 / 226 ± 7.8	80–105 / 91 ± 5.2	3	230–280 / 252 ± 14.7	100–220 / 160 ± 34.6
5+	9	269–317 / 295 ± 5.5	170–340 / 263 ± 21.1	14	257–311 / 287 ± 3.8	160–320 / 236 ± 11.7
6+	6	290–336 / 320 ± 7.5	230–400 / 333 ± 32.0	3	268–342 / 302 ± 21.6	170–440 / 300 ± 77.9
7+	6	342–353 / 347 ± 1.8	370–430 / 405 ± 9.2	5	332–358 / 344 ± 4.5	390–490 / 422 ± 19.3
8+	4	362–383 / 374 ± 4.4	490–530 / 515 ± 8.7	4	356–370 / 362 ± 3.0	430–500 / 465 ± 14.4

Примечание. Здесь и в табл. 2–5: над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение и его ошибка; *n* – число исследованных рыб.

(Шестаков, 2014) приросты длины тела в первые три года достоверно меньше, чем в оз. Иони почти в 1.4 раза (на 11–21 мм в год). Различия у половозрелых ряпушек в самой многочисленной возрастной группе (5+ лет) между этими популяциями достигают в среднем по длине 82 мм и по массе 162 г. Характер роста ряпушки оз. Иони очень изменчивый и определяется, прежде всего, кормовыми условиями. Кроме того, значительную роль играют глубина и размеры водоема, его температурный и гидрологический режим.

Сиг-пыжьян в водоемах Чукотского п-ова имеет мозаичное распределение, экологически сходен с чиром, предпочитает русловые участки реки, протоки с замедленным течением и пойменные озера. Кроме бассейнов рек Колючинской губы также отмечен в низовьях рек Ванкарем и Эргувеем (Черешнев, 2008).

В наших уловах встречались сиги-пыжьяны возраста 5+ –14+, *FL* 290–432 мм, массой 300–970 г, при этом доминировали девяти–десятилетки, *FL* 350–400 мм, массой 600–800 г (рис. 3а–3в).

Наибольшие известные размеры сига-пыжьяна в исследованных водоемах Чукотки отмечены в среднем течении р. Анадырь (540 мм и 1950 г) (Черешнев, 2002). В наших уловах самый крупный самец имел длину и массу 432 мм и 780 г (возраст 12+), самка – 430 мм и 970 г (12+). В пределах одного поколения рост особей пыжьяна идет очень неравномерно. Колебания длины и массы половозрелых рыб настолько значительны, что иногда заходят за пределы размеров соседних возрастных групп (табл. 3).

По результатам обратных расчислений, максимальные приросты длины тела пыжьяна отмечены на первом году жизни и составляют в среднем 82 мм, затем на втором–шестом году они снижаются до 45 мм и в период начала полового созревания (на седьмом году) ≤31 мм.

У молоди сига-пыжьяна из оз. Иони в течение первого года жизни формируются 10–18 тесно расположенных склеритов. В период интенсивного линейного роста (на втором–шестом годах жизни) на чешуе также откладывается много склеритов (в среднем 10.3). В целом по мере увеличения длины тела наблюдается возрастание и числа склеритов на чешуе с закономерным уменьшением их количества в каждой последующей годовой зоне:

Таблица 2. Линейный рост сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* оз. Иони по расчисленным данным и число склеритов в годовых зонах чешуи

Возраст, годы	*FL*, мм		Число склеритов	
	min–max	*n*, экз.	min–max	*n*, экз.
1	56–118 / 85 ± 3.1	35	7–18 / 11.5	22
2	99–212 / 141 ± 4.0	35	8–17 / 13.0	22
3	141–264 / 190 ± 4.3	35	7–16 / 10.1	22
4	190–280 / 229 ± 4.2	34	5–13 / 8.5	21
5	238–300 / 267 ± 3.3	27	5–11 / 8.7	17
6	273–320 / 297 ± 6.1	7	5–10 / 8.1	4

Таблица 3. Длина и масса сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* оз. Иони разных возрастных групп

Возраст, лет	*n*, экз.	*FL*, мм	Масса, г
5+	3	290–310 297 ± 6.3	300–420 350 ± 36.0
6+	2	317–320 319	360–380 370
7+	3	382–386 384 ± 1.2	530–660 587 ± 38.4
8+	4	363–390 376 ± 6.6	570–710 645 ± 31.2
9+	4	353–368 363 ± 3.6	600–640 620 ± 9.1
10+	3	392–400 397 ± 2.7	640–840 740 ± 57.7
11+	1	396	780
12+	3	412–432 425 ± 6.4	750–970 887 ± 68.7
14+	1	383	670

Таблица 4. Линейный рост сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* оз. Иони по расчисленным данным и число склеритов в годовых зонах чешуи

Возраст, годы	*FL*, мм		Число склеритов	
	min–max	*n*, экз.	min–max	*n*, экз.
1	58–106 82 ± 3.6	13	10–18 14.5	13
2	103–156 133 ± 4.4	13	11–15 12.4	13
3	143–215 184 ± 5.7	13	9–14 11.3	13
4	203–268 234 ± 5.0	13	9–12 10.5	12
5	237–339 273 ± 7.2	13	7–13 9.0	12
6	263–366 308 ± 9.3	10	7–10 8.2	9
7	287–382 339 ± 10.7	8	5–9 7.1	7

с 10–18 в первой годовой зоне до 5–9 в седьмой (табл. 4).

Сравнение наших данных по росту сигов-пыжьянов с анадырской популяцией (Шестаков, Грунин, 2012) показывает значительную межгодовую изменчивость средней длины и массы рыб, которая зависит от постоянно меняющихся условий нагула конкретной популяции. В целом рост пыжьянов (особенно весовой) в оз. Иони немного уступает росту рыб в среднем течении р. Анадырь, где в годы со значительной численностью лососевых темп роста сига один из самых быстрых на Северо-Востоке России.

Чир – многочисленный вид, широко распространен в пресноводных водоемах, иногда встречается в приустьевых участках и дельтах рек. В водоемах Восточной Чукотки отмечен в реках Ванкарем, Кымъынейвеем и реках Колючинской губы (Черешнев, 2008).

В уловах в оз. Иони встречались чиры возраста 4+–11+, *FL* 397–562 мм, массой 720–2420 г, при этом доминировали десятилетки, *FL* 500–550 мм, массой 1900–2200 г (рис. 3а–3в).

В водоемах Чукотки наибольшие известные размеры чира отмечены в бассейне р. Анадырь (750 мм и 8170 г, возраст 20+ лет) (Шестаков, Грунин, 2015). В наших уловах самый крупный самец имел длину и массу 562 мм и 2010 г (возраст 11+), самка – 554 мм и 2420 г (11+). Средние размеры особей разного пола во всех возрастных группах статистически не различаются, можно лишь отметить, что самки старших возрастов имеют меньшие средние показатели длины тела, но большие массы (табл. 5).

По расчисленным данным линейный рост чира в оз. Иони, как и в других речных бассейнах Чукотки, происходит неравномерно. Максимальные приросты длины тела отмечены на первом году жизни и составляют в среднем 124 мм. В течение последующих четырех лет они постепенно снижаются с 86 до 46 мм и в год начала полового созревания (5+) составляют в среднем 33 мм. Аналогично уменьшению приростов длины тела происходит и уменьшение количества склеритов в каждой последующей годовой зоне – с 17.5 в первом годовом кольце до 8.3 в седьмом (табл. 6).

Темп линейного роста чира в оз. Иони сопоставим с ростом рыб в бассейне р. Анадырь, причем у одновозрастных особей из оз. Иони отмечены большие средние показатели длины и заметно меньшие массы тела по сравнению с анадырскими. Так в наиболее многочисленной в уловах возрастной группе 7+ лет чиры, отловленные в оз. Иони, по длине тела (491 ± 4.1 мм) были достоверно больше, а по массе (1566 ± 63 г) меньше, чем рыбы из среднего течения р. Анадырь (477 ± 3.4 мм и 1667 ± 31 г).

Выводы. В оз. Иони (Восточная Чукотка) отмечены три вида озерно-речных форм сиговых рыб: сибирская ряпушка, сиг-пыжьян и чир, которые нагуливаются в озере, а для размножения мигрируют в р. Ионивеем. Средние размерно-возрастные характеристики уловов сиговых рыб следующие: у ряпушки – возраст 5.8+ лет, длина тела (*FL*) 308 ± 5.5 мм и масса 307 ± 16 г; у сига-пы-

Таблица 5. Длина (*FL*) и масса самцов и самок разных возрастных групп чира *Coregonus nasus* оз. Иони

Возраст, лет	Самки			Самцы		
	n, экз.	*FL*, мм	масса, г	*n*, экз.	длина *FL*, мм	масса, г
4+	–	–	–	1	397	720
6+	1	480	1200	1	463	1290
7+	4	472–498 / 487 ± 5.5	1430–1830 / 1602 ± 84.0	4	478–508 / 494 ± 6.2	1360–1830 / 1530 ± 103.1
8+	10	495–517 / 509 ± 2.3	1480–2130 / 1785 ± 66.0	4	500–518 / 509 ± 4.7	1750–1890 / 1817 ± 36.4
9+	4	517–533 / 524 ± 3.5	1920–2120 / 2008 ± 42.7	3	527–537 / 533 ± 2.9	1870–2090 / 1987 ± 63.9
10+	1	520	1970	1	546	2220
11+	2	552–554 / 553	2090–2420 / 2255	1	562	2010

жьяна – возраст 8.6+ лет, *FL* 370 ± 8.0 мм и масса 622 ± 36 г; у чира – возраст 8.1+ лет, *FL* 509 ± 4.8 мм и масса 1769 ± 54 г. По расчисленным данным линейный рост сиговых рыб в оз. Иони, как и в других речных бассейнах Чукотки, идет неравномерно. Максимальные приросты длины тела отмечены на первом году жизни. С увеличением возраста рыб темп линейного роста уменьшается, также как и количество склеритов в годовых зонах. Быстрый рост на первом–пятом году жизни характерен для чира (в среднем 78 мм в год), а для ряпушки и сига-пыжьяна более медленный (в среднем ~54 мм).

Таблица 6. Рост чира *Coregonus nasus* оз. Иони по расчисленным данным и число склеритов в годовых зонах чешуи

Возраст, годы	*FL*, мм		Число склеритов	
	min–max	*n*, экз.	min–max	*n*, экз.
1	80–159 / 124 ± 3.8	28	11–23 / 17.5	25
2	156–247 / 210 ± 3.9	28	11–19 / 14.8	24
3	238–328 / 288 ± 4.7	28	10–17 / 13.6	23
4	306–376 / 344 ± 4.2	27	7–15 / 10.6	21
5	347–436 / 390 ± 5.2	26	6–12 / 9.5	15
6	377–465 / 423 ± 4.8	22	6–10 / 8.2	9
7	429–488 / 468 ± 3.7	16	6–11 / 8.3	6

Сравнение наших данных по росту сиговых рыб оз. Иони с хорошо изученными анадырскими популяциями показывает, что сибирская ряпушка имеет более быстрый, сиг-пыжьян более медленный, а чир сопоставимый темп линейного роста. Характер роста сигов в озере весьма изменчивый и определяется, прежде всего, кормовыми условиями, которые зависят в значительной мере от температурного и гидрологического режимов водоема.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Дальневосточного отделения РАН “Дальний Восток” (№ 18-4-002).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Москва: Изд-во АН СССР. Ч. 1.

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

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

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

Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. Москва: Наука.

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. 2008. Пресноводные рыбы Чукотки. Магадан: СВНЦ ДВО РАН.

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. 2014. Новые данные по биологии сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* (Coregonidae) р. Анадырь // Известия ТИНРО. Т. 179. С. 55.

Шестаков А.В., Грунин С.И. 2012. Влияние величины подходов кеты на рост промысловых жилых рыб реки Анадырь (Чукотка) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 3. С. 77.

Шестаков А.В., Грунин С.И. 2015. Хозяйственное использование ресурсов жилых видов рыб среднего течения р. Анадырь (Чукотка) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 2. С. 75.

Nelson J.S. 1984. Fishes of the World. New York: John Wiley & Sons.

Size-Age Structure and Growth of Whitefishes (Coregonidae) of Arctic Lake Ioni (East Chukotka)

A. V. Shestakov*

Institute of Biological Problems of the Far North, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan, Russia

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

For the first time, the results of the study of the size-age structure and growth of siberian cisco *Coregonus sardinella*, siberian whitefish *C. lavaretus pidschian* and broad whitefish *C. nasus* of Lake Ioni (East Chukotka) are presented. Established that with increasing age, the linear growth rate of whitefish fishes decreases. The maximum growth rate in fish body length were observed in the first year of life. In comparative terms, linear and weight growth of whitefish populations from Lake Ioni and middle course of Anadyr River is analyzed.

Keywords: siberian cisco *Coregonus sardinella*, siberian whitefish *C. lavaretus pidschian*, broad whitefish *C. nasus*, size-age structure, growth, Lake Ioni, East Chukotka

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 2, с. 179–188

ИХТИОЛОГИЯ

УДК 597.5.591.5

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РЫБ В ЛИМНИЧЕСКИХ И ЛОТИЧЕСКИХ ВОДНЫХ ОБЪЕКТАХ (ОБЗОР)

© 2021 г. А. Д. Мочек[a], *, Д. С. Павлов[a]

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

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

Поступила в редакцию 22.09.2020 г.
После доработки 29.09.2020 г.
Принята к публикации 05.10.2020 г.

Распределение рыб в водных объектах определяется комплексом абиотических и биотических факторов среды, большинство из которых универсально повсеместно воздействует на процесс распределения рыб в водоемах и водотоках. В то же время только некоторые внешние факторы – прежде всего, течение и в ряде случаев температура – носят специфичный, свойственный определенным типам водных объектов, характер. Распределение рыб представляет собой динамичный процесс, причем повсеместно наблюдаются его суточная и сезонная цикличность.

Ключевые слова: распределение рыб, лимнические и лотические водоемы, факторы среды, цикличность активности, кочевки и миграции рыб

DOI: 10.31857/S032096522102011X

ВВЕДЕНИЕ

Распределение рыб отражает их местоположение и перемещение в водоеме, определяется комплексом врожденных и приобретенных поведенческих реакций в форме локальных кочевок и протяженных миграций, а также биотопическими предпочтениями.

Известно, что все многообразие пресноводных объектов можно разделить на два типа: с низким уровнем водообмена – лимнические (водоемы – озера, водохранилища, пруды) и с высоким – лотические (водотоки – реки, ручьи). Лимнические условия определяются низкими скоростями течения и отсутствием их постоянного вектора. На акватории глубоких лимнических водных объектов в теплый период года наблюдается вертикальная стратификация температуры, содержания кислорода и других веществ, а на участках впадения рек формируется высокая мутность.

Лотические условия определяются высокими значениями скоростей течения, постоянным вектором потока; из-за турбулентности и перемешивания в них отсутствует стратификация температуры, содержания кислорода и т.д., а в ряде случаев наблюдается высокая мутность воды. В лотических условиях распределение рыб главным образом связано с особенностями проявления их реореакции, а на акватории стратифицированных лимнических водных объектов в летний период во многом определяется их термопреферендумом.

Интерес к особенностям распределения рыб существует давно и не ослабевает в наши дни. Успешность рыбохозяйственных мероприятий существенно зависит от точности результатов исследований по распределению объектов лова или культивирования. Многочисленные статьи и книги содержат сведения натуралистов о пространственном распределении рыб. Представляя безусловный познавательный интерес, такие работы не содержат количественных данных и соответственно корректной научной информации.

Вместе с тем обобщения по распределению рыб в научной литературе носят преимущественно отрывочный, попутный характер, а специальные работы относятся к конкретным водным объектам. Публикаций, содержащих сведения общего характера, крайне мало (Мартинсен, 1937; Hynes, 1970; Поддубный, 1971; Павлов, Пахоруков, 1983; Welcomme, 1985; Поддубный, Малинин, 1988; Павлов, Скоробогатов, 2014; Gerasimov et al., 2019a и др.). Исследования по сравнительному анализу особенностей распределения рыб в лимнических и лотических водных объектах в известной нам литературе отсутствуют.

Настоящая работа представляет собой аналитический обзор многолетних исследований авторов, с привлечением данных литературы по распределению рыб в пресноводных водоемах разного типа.

Цель работы – сопоставить важнейшие абиотические факторы, влияющие на распределение

рыб в лимнических и лотических водных объектах, и на основе сравнительного анализа выявить их универсальные и специфичные особенности. При этом показать методические приемы для исследований распределения рыб в водоемах и водотоках разного типа и найти закономерности распределения рыб в лимнических и лотических водных объектах.

Распределение рыб представляет собой полифункциональную адаптацию, а характер этого динамичного процесса определяется многоплановым влиянием среды. В настоящей работе рассматривается воздействие абиотических факторов на распределение рыб без анализа их оборонительно-пищевого поведения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Эмпирические результаты и количественные данные по распределению рыб, приведенные авторами, прошли необходимую обработку, первичный анализ и пригодны для сравнения распределения рыб в водоемах и водотоках лимнического и лотического типов. Эти данные основываются на материалах многочисленных публикаций авторов по различным водным системам (Мочек, 1979, 1987; Павлов, 1979; Мочек и др., 1981, 1993а, 1993б, 2011, 2015, 2017–2019; Павлов, Пахоруков, 1983; Поддубный, Малинин, 1988; Павлов и др., 1991; 2007; 2009, 2010; Павлов, Мочек, 2006; 2009; Pavlov et al., 2008–2011; Павлов, Скоробогатов, 2014 и др.). Авторы изучали распределение рыб на следующих акваториях: озера – Глубокое (бассейн р. Волги), Укинское, Арынное (бассейн р. Иртыш), Яринакоча (бассейн р. Укаяли); водохранилища – Иваньковское, Волгоградское, Цимлянское (бассейн р. Волга), Ивита (бассейн р. Укаяли); крупные реки – Волга, Иртыш; малая р. Нешуя (бассейн р. Укаяли); протоки – реки Варпак, Уки (бассейн р. Иртыш). Порядок проведения исследований на указанных водоемах и водотоках, конкретное применение различных методик и полученные результаты представлены в вышеуказанных публикациях.

В мировой практике методические приемы исследований распределения рыб в природных водных объектах включают широкое применение рыболовных методов, гидроакустических и телеметрических систем, разнообразных способов визуальных наблюдений. Использование определенных методических приемов в тематических исследованиях носит дифференцированный характер и обусловлено целевыми установками работы, природными условиями водоема или водотока, особенностями жизненного цикла изучаемых объектов.

Распределение рыб изучали с помощью активных и пассивных орудий лова – тралов, закидных неводов, плавных сетей, буксируемых ихтиопланктонных и мальковых ловушек, ставных сетей, подводных наблюдений. Широкое применение в наших работах нашел высокопроизводительный дистанционный метод гидроакустического зондирования акваторий. Современные гидроакустические системы и программы обработки полученных данных (Панкор, Неткор – “Промгидроакустика”, Россия; Ey-M, FSS-3300 – “Symrad”, Норвегия) позволили выявить состав и распределение рыбного населения на акваториях, ранее недоступных для подобных исследований.

Распределение рыб в лимнических водных объектах

В озерах и водохранилищах, распределение рыб представляет собой динамичный процесс, зависящий от геоморфологии водоемов, особенностей гидрографии и гидрологии, термической стратификации пелагиали, смены сезонов и суточного хода освещенности, развития макрофитов и других элементов биотопической гетерогенности (Щербаков, 1967; Базаров 2007а; 2007б; Мочек и др., 2017 и др.). Вместе с тем средообразующая роль транзитного течения в таких водоемах минимальна.

Суточная ритмика распределения. В глубоководных водоемах прибрежные зоны с гетерогенным ландшафтом занимают малую часть водоема, но днем осваиваются рыбами в наибольшей степени. В густых зарослях макрофитов, на литорали и сублиторали озер в это время суток находят укрытия и пищу многие Cyprinidae, Percidae, Esocidae. На открытые удаленные от берега акватории озер рыбы массово кочуют ночью.

Так, по нашим данным, днем в оз. Укинское (глубина 10 м) большинство рыб сосредоточено среди макрофитов на мелководье, а на открытых участках акватории (эпипелагиали и пелагиали) обнаружено сравнительно небольшое их количество. Ночью открытая часть озера интенсивно осваивается рыбами, откочевавшими из литорали и придонных горизонтов (табл. 1). Выявлено круглосуточное преобладание рыб в толще воды, сравнительно с приповерхностными горизонтами. У берегов и на обширных зарослевых участках водоема днем размещается преимущественно молодь, а пелагическое глубоководье водоема осваивают половозрелые особи леща (*Adramis brama* L.), окуня (*Perca fluviatilis* L.), ерша (*Gymnocephalus cernuus* L.), плотвы (*Ritilis rutilis* L.), язя (*Leuciscus idus* L.).

В оз. Глубокое (глубина ≤30 м) большинство рыб (плотва, окунь, лещ, щука (*Esox lucius* L.)) разного возраста (Щербаков, 1967; Бойкова, 1987; Дгебуадзе, Скоморохов, 2002) концентрируется днем на литорали и сублиторали (Мочек и др.,

2015). В сумеречно-ночное время эти рыбы кочуют из прибрежья на открытые пространства водоема. Кроме того, в эпипелагиаль и пелагиаль поднимаются особи из придонных скоплений (Мочек и др., 2015; 2017, 2018). Днем численность скоплений в пелагиали озера сравнительно не велика (до 250 тыс. экз.), и рыбы, преимущественно плотва, формируют стаи. В сумеречно-ночное время плотва массово (>500 тыс. экз.) перемещается в пелагиаль, где распределяется в дисперсной форме (рис. 1).

Определяющим фактором суточной динамики распределения рыб на акватории большинства глубоководных озер наряду с другими абиотическими условиями является освещенность, а составным компонентом распределения рыб – их суточные локальные перемещения – кочевки, горизонтальные и вертикальные. С наступлением ночи происходит пространственное расширение акватории, занятой скоплениями. Такое рассредоточение свойственно большинству стайных рыб (Радаков, 1972).

В оз. Яринакоча (глубина ~20 м) на литоральных акваториях днем концентрируются *Prochilodus, Potamorhina, Curimata, Pellona, Hipophthalmus, Plagioscion*, а также наиболее многочисленные зарослевые рыбы семейств Characidae, Cichlidae. В профундали озера днем размещаются Pimelodidae и Doradidae. Вечером большинство массовых рыб покидают места дневного пребывания (литораль и профундаль), перемещаясь главным образом в пелагиаль. Утром происходят возвратные кочевки рыб на литораль и в профундаль (Мочек и др., 1993б).

На акватории мелководных озер суточное распределение рыб носит своеобразный характер из-за невозможности вертикальных кочевок. В этих озерах рыбы могут перемещаться лишь в горизонтальном направлении – из прибрежных зарослей макрофитов на открытые акватории вечером и в обратном направлении утром (Павлов и др., 2010). Максимальная глубина оз. Арынное ≤3 м, термоклин здесь не образуется. Рыбное население численностью ~30 тыс. экз. представляют резиденты – золотой и серебряный карась (*Carassius gibelio* Bloch, *C. carassius* L.), ротан (*Perccottus glenii* Dybowski), а также сезонные вселенцы из р. Иртыш – лещ, язь, плотва, окунь, щука и судак (*Sander lucioperca* L.). Большинство рыб днем концентрируется у прибрежных густых зарослей макрофитов, а ночью откочевывает на открытые акватории, образуя в это время скопления средней плотностью 2218 экз./га.

Таблица 1. Обилие рыб на акватории оз. Уки в разное время суток

Горизонт	Численность, тыс. экз.	Плотность, экз./га
Эпипелагиаль	174 / 312	334.8 / 601.8
Пелагиаль	1027 / 1937	1975.9 / 3725.8

Примечание. Над чертой – день, под чертой – ночь.

Сезонное распределение рыб. Согласно результатам гидроакустических съемок, озерные рыбы осваивают водную толщу водоема почти по всей глубине. Исключение составляют холодолюбивые виды, например, широко известная ряпушка (*Coregonus albula* L.) в оз. Плещеево (Буторин и др., 1986). Такие рыбы предпочитают низкотемпературные придонные горизонты.

Наиболее контрастные сезонные изменения распределения рыб наблюдаются в подледный период. В это время распределение рыб определяется гомотермией водной толщи, кислородной обеспеченностью различных слоев, особенностями оборонительно-пищевых отношений гидробионтов (Щербаков, 1967; Eckmann, 1995 и др.).

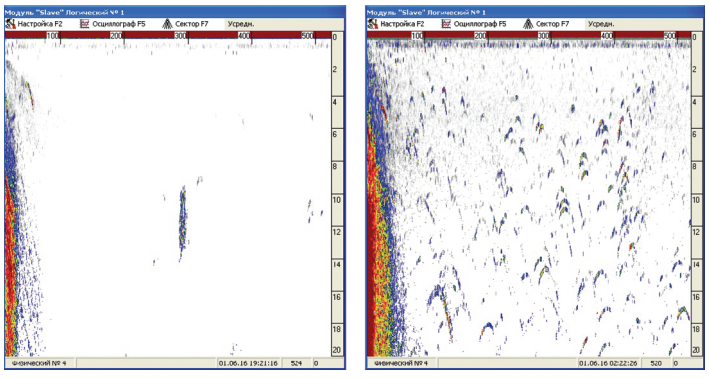

Рис. 1. Регистрация рыб с помощью эхолота в пелагиали оз. Глубокое: а – дневная стая, б – ночное рассредоточение (по: Мочек и др., 2017).

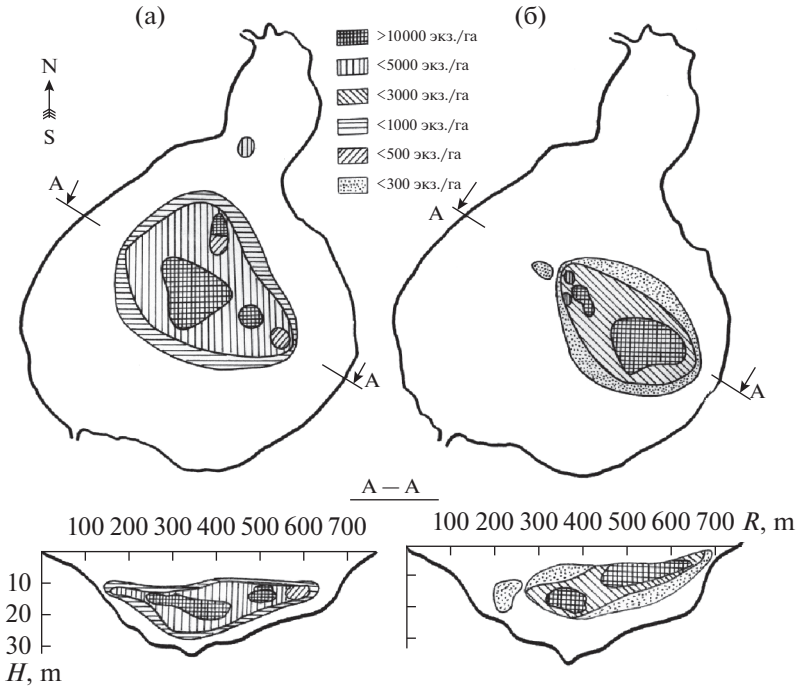

Рис. 2. Подледное распределение рыб в оз. Глубокое (по: Павлов и др., 1991): а – день, б – ночь; А—А – ось условного сечения в латеральной проекции; *H*, m – глубина (м), *R*, m – расстояние от берега (м).

Характерная черта подледного распределения рыб в озерах – образование плотных скоплений на фоне сохранения суточной ритмики их вертикальных кочевок (Павлов и др., 1991; Presnyakov, Borisenko, 1993; Eckmann, 1995; Jurvelius, Marjoma, 2008). Зимние скопления рыб в озере формируют своеобразные ядра в различных горизонтах пелагиали (рис. 2). Следует учитывать, что литоральная зона лимнических водоемов зимой часто промерзает и становится малопригодной для активных гидробионтов. По этой причине с ледоставом многие рыбы в озерах осваивают глубоководные участки.

Распределение рыб в лотических водных объектах

На акватории рек и ручьев рыбное население концентрируется в определенных экологических зонах, причем биотопическое предпочтение различных видов весьма пластично и закономерно меняется в связи с конкретной экологической ситуацией. Наиболее контрастные, но обратимые изменения распределения рыб происходят в связи с суточным ходом освещенности и сезонными изменениями окружающей среды.

Суточная динамика распределения. Днем в лотических водных объектах умеренной зоны России абсолютное большинство туводных рыб (Cyprinidae, Percidae, Esocidae), предпочитает гетерогенные биотопы – рипаль и затишные участки водотоков за островами и косами, заливы и повороты русла (Мартинсен, 1937; Павлов, 1979; Поддубный, Малинин, 1988; Gerasimov et al., 2019a, 2019b). В пределах основного ложа реки на неоднородной поверхности дна круглосуточно можно наблюдать относительно немногочисленных рыб, в том числе из семейств Percidae, Cottidae, Siluridae, Pimelodidae, Gadidae. Кроме того, в различное время суток по стрежню реки и открытым участкам прибрежья перемещаются нерестовые производители рыб семейств Acipenseridae, Clupeidae, Salmonidae, а ночью с основным потоком скатывается молодь большинства речных видов рыб (Павлов, 1979; Павлов и др., 2007; Павлов, Скоробогатов, 2014). В целом характер распределения рыб на водотоках основывается на этологических механизмах дневного предпочтения гетерогенных биотопов – дно и прибрежье, с минимальными скоростями течения, при одновременном избегании однородной водной толщи (Meek, 1916; Jones, 1968; McCleave, 1984; Welcomme, 1985). Эти закономерности распределения на водотоках присущи большинству фоновых рыб, населяющих реки различных водных бассейнов (Мочек и др., 1981, 1993а; Павлов и др., 2007; Павлов, Мочек, 2009).

Вместе с тем видовые биотопические предпочтения у большинства рыб разнообразны, причем в определенных условиях представители отдельных видов могут демонстрировать предпочтение различных стаций. Так, при высокой скорости течения некоторые русловые рыбы, в частности

судак, располагаются у дна, используя особенности микрорельефа (Кузищин и др., 2018).

Широко известно, что лотические водные объекты, в первую очередь крупные реки, представляют собой миграционные пути для многих рыб. Миграции рыб являются полифункциональной адаптацией. Маршруты нерестовых перемещений производителей и последующего ската молоди включают различные отделы речной системы. Детальное описание миграций рыб, в том числе маршрутов, ритмики, биологических предпосылок их перемещений представляют собой предмет фундаментальных тематических обобщений (Welcomme, 1985; Павлов, 1997; Павлов, Скоробогатов, 2014 и др.) и в настоящей работе подробно не рассматриваются.

Нерестовые мигранты и покатные производители в зависимости от их видовой принадлежности, экологического и физиологического статуса, гидравлической структуры течения, освещенности и климатических условий перемещаются в различных горизонтах речного потока на свету, в темноте или круглосуточно. Так, осетровые (*Acipenser*) р. Волга при нерестовых миграциях придерживаются дна реки и придонных слоев, сельдевые (*Caspialosa*) мигрируют в приповерхностном горизонте, карповые – лещ перемещается главным образом в поверхностных слоях, а вобла (*Rutilus caspicus* Yakovlev) – у дна (Павлов, 1979). Маршруты нерестовых мигрантов проходят в широком диапазоне скоростей потока от крейсерских до максимальных значений для реореакции рыб. Покатные миграции ранней молоди Cyprinidae наиболее интенсивно происходят в сумеречно-ночное время при скоростях потока, превышающих критические скорости течения для личинок и мальков, и локализованы в пределах миграционных биотопов водотока (Павлов, 1979; Павлов, и др. 2011; Павлов, Скоробогатов, 2014).

Особый характер имеет распределение рыб на акватории крупных русловых ям. Экологическое значение таких участков реки не исчерпывается зимовальной функцией (Иоганзен, 1972). В период постоянного размещения здесь скоплений рыб с различным экологическим статусом в их сообществе формируется система оборонительно-трофических взаимодействий. В том числе наблюдается суточная и сезонная динамика распределения рыб, обусловленная их кочевками и миграциями (Pavlov et al., 2011; Мочек и др., 2019).

С наступлением ночи происходит общее перераспределение рыб по экологическим зонам реки. Взрослые рыбы, как “мирные”, так и хищные, массово покидают рипаль и откочевывают в медиаль на пелагические пространства реки. Утром многие активные с высокой плавательной способностью гидробионты возвращаются в прибрежье. Ранняя молодь рыб днем придерживается рипали, но со снижением освещенности вечером активно выходит на поток, где происходит их покатная миграция (Павлов и др., 2007; Кириллов и др., 2018; Павлов и др., 2019а, 2019б). В результате наблюдается массовый скат молоди – расселение миграционной части популяции в пределах ареала. Вместе с тем значительная часть резидентной молоди остается в прибрежье, где происходит ее дальнейшее развитие (Павлов и др., 2007).

Важным фактором, определяющим суточный ритм распределения рыб в водотоках, является мутность/прозрачность воды. Низкая прозрачность меняет условия зрительной ориентации, и, как следствие, служит причиной изменения ритмики активности и направленности перемещений рыб.

Сезонное распределение рыб, роль русловых ям. В различные сезоны наглядно проявляются существенные изменения пространственного размещения рыб и плотности их скоплений (Gerasimov et al., 2019b). Наиболее заметные изменения распределения рыб на водотоках в средних и высоких широтах наблюдаются с наступлением зимы и образованием льда. В зависимости от гидравлических параметров водотока зимнее распределение рыб приобретает особенные черты. Так, в малых реках льдообразование является критическим фактором для выживания молоди лососевых (Salmonidae), особенно вследствие образования донного льда. Поэтому зимой рыбы в таких водотоках предпочитают участки с малой степенью промерзания (Brown, 1999; Stickler et al., 2006; Huusko et al., 2007; Stickler, 2008; Brown et al., 2011).

В крупных реках излюбленными местами зимовки рыб служат русловые ямы (Никольский, 1963; Иоганзен, 1972; Павлов, Мочек, 2006). Зимой рыбное население таких участков реки концентрируется в приповерхностных горизонтах водной толщи (Мочек и др., 2019). На протяжении зимы происходят изменения плотности, численности, размерного состава и местоположения скоплений рыб (рис. 3). Максимальная их концентрация на яме формируется в начале зимы, однако, на протяжении всего подледного сезона плотность скопления постепенно уменьшается, достигая минимума весной. В первую половину зимы на акватории ямы численность рыб максимальна, но в конце зимы она уменьшается в два раза. Вероятно, к весне значительное количество молоди и даже крупных рыб погибает, а часть производителей покидает участки зимовки, мигрируя к местам размножения и нагула. В течение зимних месяцев наблюдаются широкие перемещения рыб по площади русловой ямы, хотя основная их масса предпочитает неоднородности донного рельефа. Вертикальное распределение рыб претерпевает лишь незначительные изменения с сохранением очевидной приуроченности

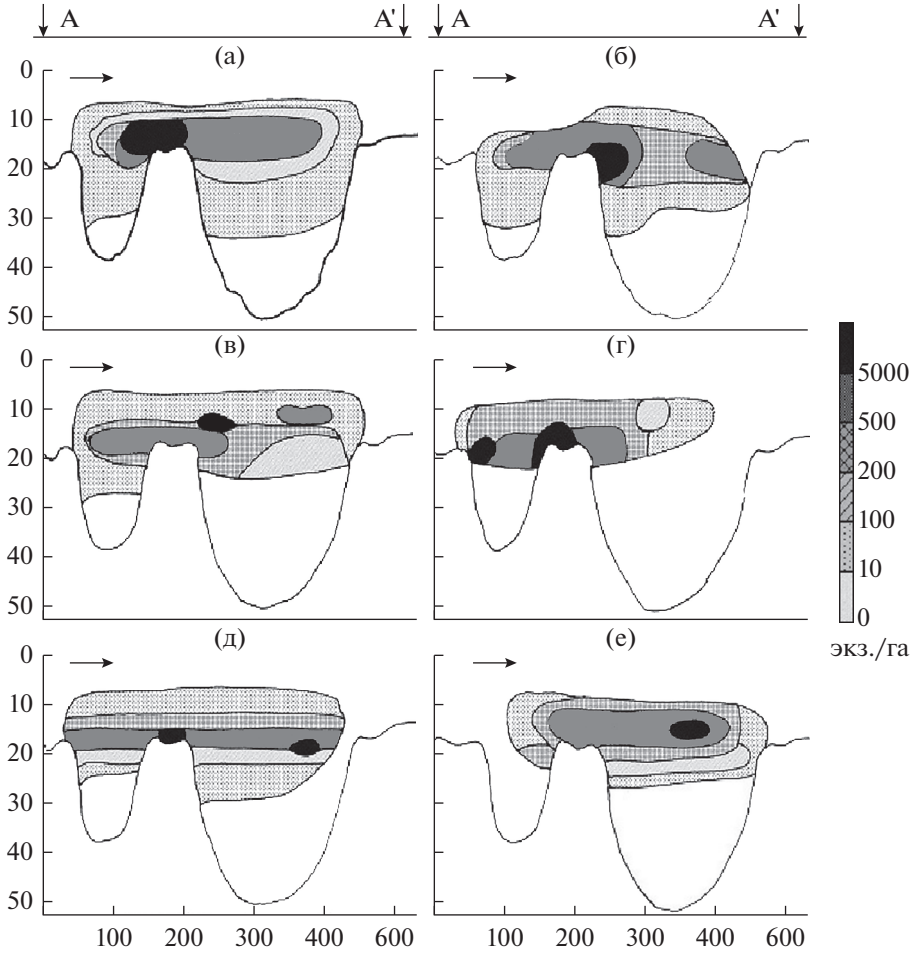

Рис. 3. Изменения плотности скоплений рыб подо льдом в русловой яме по месяцам (по: Мочек и др., 2019): а – декабрь, б – январь, в, г – февраль, д, е – март. По оси ординат – глубина (м), по оси абсцисс – расстояние (м). Горизонтальные стрелки – направление течения.

основного количества рыб к пелагическим горизонтам.

В разные месяцы (с мая по март) на русловой яме меняется размерный состав скоплений рыб. Кроме того, с наступлением осени подавляющее большинство малоразмерных рыб замещается подросшими особями. Такая смена рыбного населения русловой ямы происходит из-за сезонных миграций проходных рыб (Acipenseridae, Coregonidae, Gadidae) и в результате локальных кочевок резидентов (Percidae, Cyprinidae) (Павлов, Мочек, 2006).

На акватории русловых ям глубоководных участков водотоков распределение рыб носит особый характер вследствие гидродинамической неоднородности потока. Здесь, на сравнительно коротких отрезках реки, при резких перепадах глубин и быстром течении образуются мощные разнонаправленные гидравлические вихри, формирующие скопления рыб, в первую очередь физически слабой молоди. Подавляющее большинство малоразмерных рыб, которые не могут противостоять циркуляции потока, теряет ориентацию и поэтому круглосуточно держатся в толще воды над ямой. Напротив, взрослые рыбы с высокой плавательной способностью предпочитают участки гидравлической тени на свале глубин. Многие особи, потерявшие пространственную ориентацию в турбулентных условиях, подолгу остаются на акватории русловой ямы, продолжая при этом питаться (Pavlov et al., 2008, 2011).

Характер распределения рыб в русловых ямах формируется не только под воздействием гидравлической структуры речного потока, но и вследствие суточной динамики внешних условий. Так, вечером и утром рыбы совершают локальные кочевки в толщу воды и придонные горизонты соответственно. Очевидно, помимо особенностей ориентационного поведения рыб в турбулентных потоках биологическую основу суточных кочевок рыб на яме, как и на других акваториях, в целом

составляют оборонительные и трофические взаимодействия рыб.

Универсальные и специфичные черты распределения рыб в лимнических и лотических условиях

В лимнических водных объектах повсеместно синхронно со сменой дня и ночи происходят кочевки – локальные перемещения рыб. В зависимости от температурного режима толщи воды (сезонной стратификации или гомотермии) и других факторов, кочевки имеют вертикальную (эпипелагиаль–профундаль) и горизонтальную (литораль–пелагиаль) направленность. В условиях слабой проточности крупные рыбы вечером устремляются от берегов и из глубин профундали на монотонные пространства пелагиали, утром перемещаются обратно – в зону гетерогенного прибрежья и придонные горизонты. Основная часть молоди рыб в водоемах при наступлении сумерек также совершает вертикальные и горизонтальные кочевки в толщу воды, а утром возвращается на дневные местообитания – в эпипелагиаль и прибрежье. Днем в лимнических условиях многие рыбы осваивают не только толщу воды, они часто концентрируются и в эпипелагиали, в том числе среди плавающей растительности (Мочек и др., 1993б; Павлов и др., 2010).

В лотических водных объектах определяющим фактором экологической специфики водотока служит течение (Павлов, Скоробогатов, 2014; Gerasimov et al., 2019a; 2019b). В прибрежье и у дна речные местообитания имеют гетерогенный характер – неровности дна, заросли макрофитов, коряжник, которые осваиваются преимущественно резидентными рыбами (Мочек и др., 1981; Кузищин и др., 2018). Напротив, основная часть руслового потока реки, за исключением придонных слоев и прибрежных участков (свала глубин), представляет собой однородную в ландшафтном отношении экологическую зону – своеобразный миграционный биотоп для покатных и ходовых перемещений производителей, а также молоди рыб (Павлов и др., 2007; Павлов, Скоробогатов, 2014).

Преимущественный выбор большинством рыб участков водотока с оптимальной структурой течения (реопреферендум) способствует формированию их устойчивых скоплений в определенных биотопах. Известно, что в зависимости от внешних условий, экологического статуса и возраста рыб, их распределение в потоке меняется. Выявлено, что производители дифференцированно избирают миграционные пути в зависимости от скорости и гидравлической структуры течения, размеров и морфологии водотока, сезонности и времени суток (Павлов, 1979). Миграции и распределение рыб всех возрастов и видовой принадлежности в водотоках определяются суточным ходом освещенности, скоростью течения, биотопической мозаикой водотока, размером рыб, развитием рецепторных систем и физиологическим состоянием особей (Павлов и др., 2007; Gerasimov et al., 2019a).

Существенное влияние на распределение рыб на прибрежных участках **водных объектов всех типов** оказывают сезонные изменения уровня воды. Вследствие сезонных колебаний уровня воды меняются размеры литорали озер и водохранилищ, рипали больших и малых водотоков, что, в свою очередь, обусловливает уровень воспроизводства, размах, ритмику кормовых и нерестовых миграций рыб, особенности их суточных кочевок. Широко известно, что паводки играют важную роль в функционировании водных экосистем, формировании численности популяций рыб и состоянии рыбных ресурсов (Поддубный, 1971; Welcomme, 1985; Поддубный, Малинин, 1988; Богданов, 1996; Павлов, Мочек, 2006; Павлов, Скоробогатов, 2014; Mochek et al., 2015 и др.).

В период половодья и значительного повышения уровня воды обширные пойменные территории затапливаются. Соответственно масса речных рыб кочует (латеральные миграции) на затопленные территории, а существенная часть рек и малых водотоков временно трансформируется в водоемы. По завершении интенсивного таяния снегов или окончанию сезона дождей и соответствующего падения уровня воды береговая линия постоянных водотоков восстанавливается, а в пределах ранее затопленных территорий надолго остаются пойменные озера и старицы.

Сезонная изменчивость распределения рыб происходит на акватории лимнических и лотических водных объектов всех природно-климатических зон – экваториальных, умеренных, полярных. В тропиках и субтропиках важнейшим внешним фактором сезонности распределения рыб является изменение границ водных экосистем вследствие паводка. В водоемах и водотоках умеренной и приполярной зон изменения распределения рыб происходят не только с наступлением половодья или межени, но и при льдообразовании.

Сравнение особенностей зимнего распределения рыб в лимнических и лотических условиях показывает существенные различия распределения рыб подо льдом в водоемах и водотоках. Так, рыбы в глубоких озерах зимой, на фоне относительной стабильности гидрологических условий, располагаются в толще воды, а также у дна в ямах, формируя при этом крупные агрегации. Только холодолюбивые рыбы в термически стратифицированных водоемах располагаются ниже термоклина.

На глубоководных участках русловых ям в реках рыбы (например Горнослинкинская яма р. Иртыш), вследствие сложной структуры течения могут концентрироваться в приповерхностных горизонтах пелагиали.

Особенности распределения рыб формируются под воздействием совокупности факторов. Поэтому для систематизации степени и направленности воздействия внешних факторов на распределение рыб, целесообразно обозначить их иерархию, выделив: во-первых, генеральные факторы – течение (для водотоков) и температура (для водоемов); во-вторых, универсальные факторы – освещенность, ландшафтная гетерогенность, глубина, стратификация, уровень воды, льдообразование и биотопическая мозаика. В зависимости от видовой принадлежности, стадии развития, физиологического и мотивационного состояния особей комплекс этих факторов предопределяет особенности распределения рыб в водных объектах различного типа.

Выводы. Рыбы пресных водных объектов подвержены комплексному воздействию внешних факторов, определяющих их распределение, в первую очередь – транзитное течение, суточный ход освещенности, сезонная термика, биотопическая гетерогенность.

Распределение рыб во всех водоемах и водотоках определяется универсальными особенностями абиотических факторов: выбором большинства рыб неоднородных биотопов прибрежья и донных горизонтов днем, их стремлением на монотонные пелагические просторы в сумеречно-ночное время, возвратными кочевками на утренней и вечерней зорях, а также сезонными миграциями. Гидравлическое и термическое воздействие на рыб наблюдается во всех типах водных объектов – в озерах (например, слабые ветровые течения) и в водотоках (например, температурная дифференциация по экологическим зонам). Однако уровень их воздействия на распределение рыб в водоемах и водотоках неодинаков. В водотоках определяющий фактор распределения рыб – транзитное течение, в водоемах – летняя термическая стратификация наряду с другими внешними воздействиями (содержанием кислорода, концентрацией корма и др.).

Соответственно, распределение большинства рыб в реках и ручьях во многом определяется их активным выбором участков оптимального течения – реопреферендумом, а в глубоких стратифицированных летом озерах и водохранилищах выбором оптимальной зоны температур – термопреферендумом, а также иными динамичными особенностями их предпочтения условий внешней среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Базаров М.И. 2007а. Суточные вертикальные миграции рыб в нагульный период: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок: Ин-т биол. внутр. вод РАН.

Базаров М.И. 2007б. Распределение и суточные вертикальные миграции рыб оз. Таймыр // Биология внутренних вод. № 4. С. 62.

Богданов В.Д. 1996. Состояние воспроизводства сиговых рыб Нижней Оби // Биологические ресурсы и проблемы развития аквакультуры на водоемах Урала и Западной Сибири. Тюмень. С. 11.

Бойкова О.С. 1987. Питание рыб и их влияние на некоторые элементы экосистемы мезотрофного озера Глубокого: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва: Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР.

Буторин Н.В., Поддубный А.Г., Стрельников А.С., Малинин Л.К. 1987. Плещеево озеро. Ярославль: Верхне-Волжское книжное издательство.

Дгебуадзе Ю.Ю., Скоморохов М.О. 2002. Ихтиологические исследования на озере Глубоком: некоторые итоги и перспективы // Труды Гидробиологической станции на Глубоком озере им. И.Ю. Зографа. Москва: ИПП “Гриф и К”. Т. 8. С. 142.

Иоганзен Б.Г. 1972. Зональное и биотопическое распределение рыб в долине Оби // Биологические ресурсы поймы Оби. Новосибирск: Изд-во “Наука”. С. 270.

Кириллов П.И., Кириллова Е.А., Павлов Д.С. 2018. Закономерности покатной миграции молоди горбуши *Onchorhinchus gorbusha* в р. Малая Хузи (Сахалинская область) // Вопр. ихтиол. Т. 58. Вып. 6. С. 710. https://doi.org/10.1134/S0042875218060139

Кузищин К.В., Пономарева Е.В., Самойлов К.Ю. и др. 2018. Морфологические и генетические особенности судака *Sander lucioperca* Волго-Ахтубинской водной системы. К вопросу о пространственной структуре вида в Нижневолжском бассейне // Вопр. ихтиол. Т. 58. Вып. 3. С. 277. https://doi.org/10.7868/S0042875218030062

Мартинсен Ю.В. 1937. Движение рыбы в реке // Рыбное хозяйство. № 2. С. 27.

Мочек А.Д. 1979. Искусственные рифы для рыбного хозяйства // Вопросы промысловой океанологии Мирового океана: Тез. докл. Всес. конф. Калининград: АтлантНИРО. С. 220.

Мочек А.Д. 1987. Этологическая организация прибрежных сообществ морских рыб. Москва: Наука.

Мочек А.Д., Павлов Д.С., Капустин С.Н. 1981. Особенности распределения рыб в реке (подводные наблюдения) // Вопр. ихтиол. Т. 38. Вып. 1. С. 177.

Мочек А.Д., Павлов Д.С., Нездолий В.К., Риофрио К. 1993а. Сообщество рыб р. Нешуя – этологические аспекты организации // Экология и культивирование амазонских рыб. Москва: Наука. С. 58.

Мочек А.Д., Пьянов А.И., Пьянов А.И. и др. 1993б. Биотопическое распределение и суточные перемещения фоновых рыб оз. Яринакоче (Перуанская Амазония) // Экология и культивирование амазонских рыб. Москва: Наука. С. 143.

Мочек А.Д., Борисенко Э.С., Павлов Д.С. 2011. Распределение рыб в пойменных водоемах Нижнего Иртыша // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов. Т. 2. Москва: Акварос. С. 554.

Мочек А.Д., Борисенко Э.С., Будаев С.В., Павлов Д.С. 2015. Летнее и осеннее распределение рыб в озере Глубокое // Вопр. ихтиол. Т. 55. № 3. С. 279.

Мочек А.Д., Павлов Д.С., Борисенко Э.С. 2017. Экологическая динамика рыбного населения озера Глубокого // Труды гидробиологической станции на Глубоком озере. Москва: Товарищество научных изданий КМК. Т. 11. С. 129.

Мочек А.Д., Павлов Д.С., Борисенко Э.С. 2018. Кочевки рыб в озере Глубоком // Вопр. ихтиол. Т. 58. Вып. 3. С. 377.

Мочек А.Д., Борисенко Э.С., Павлов Д.С. 2019. Зимнее распределение рыб в русловой яме р. Иртыш // Вопр. ихтиол. Т. 59. Вып. 3. С. 286. https://doi.org/10.1134/S0042875219030147

Никольский Г.В. Экология рыб. Москва: Наука. 1963.

Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. Москва: Наука.

Павлов Д.С., Мочек А.Д. 2006. Экология рыб Обь-Иртышского бассейна. Москва: Товарищество научных изданий КМК.

Павлов Д.С., Мочек А.Д. 2009. Распределение рыб в речных системах как динамичное явление // Успехи современной биологии. Т. 129. № 6. С. 528.

Павлов Д.С., Пахоруков А.М. 1983. Биологические основы защиты рыб от попадания рыб в водозаборные сооружения. Москва: Легк. и пищ. пром-сть.

Павлов Д.С., Скоробогатов М.А. 2014. Миграции рыб в зарегулированных реках. Москва: Товарищество научных изданий КМК.

Павлов Д.С., Гусар А.Г., Михеев В.Н. 1991. Пространственное распределение и биология плотвы в пелагиали озера Глубокого в подледный период // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 96. Вып. 2. С. 95.

Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. 2007. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. Москва: Наука.

Павлов Д.С., Мочек А.Д., Борисенко Э.С., Дегтев А.И. 2009. Распределение рыб в системе пойма–русло–русловая яма р. Иртыш // Проблемы использования водных биоресурсов Сибири в XXI веке. Красноярск: ИПК СФУ. С. 341.

Павлов Д.С., Мочек А.Д., Борисенко Э.С. и др. 2010. Распределение рыб в пойменном озере (бассейн р. Иртыш) // Рыбное хозяйство. № 3. С. 68.

Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2019а. Активный выход молоди горбуши *Oncorhinchus gorbusha* (Salmonidae) в поток для пассивной покатной миграции // Вопр. ихтиол. Т. 59. Вып. 6. С. 724. https://doi.org/10.1134/S0042875219060134

Павлов Д.С., Михеев В.Н., Костин В.В. 2019б. Миграции молоди рыб в зарегулированных реках. Роль экологических барьеров // Вопр. ихтиол. 2019. Т. 59. № 2. С. 2019. https://doi.org/10.1134/S0042875219020188

Поддубный А.Г. 1971. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Ленинград: Наука.

Поддубный А.Г., Малинин Л.К. 1988. Миграции рыб во внутренних водоемах. Москва: Агропромиздат.

Радаков Д.В. 1972. Стайность рыб как экологическое явление. Москва: Наука.

Щербаков А.П. 1967. Озеро Глубокое. Москва: Изд-во “Наука”.

Brown R. 1999. Fall and early winter movements of cutthroat trout, *Oncorhynchus clarki*, in relation to water temperature and ice conditions in Dutch Creek, Alberta // Environ. Biol. Fish. V. 55. P. 359. https://doi.org/10.13140/RG.2.2.28269.79841

Brown R., Wayne A., Steven F. 2011. A primer on winter, ice and fish: what fisheries biologists showed know about winter ice processes and stream–dwelling fish // Fisheries. V. 36. № 1. P. 8. https://doi.org/10.13140/RG.2.2.28269.79841

Eckmann R. 1995. Abundance and horizontal distribution of Lake Constance pelagic whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) during winter // Adv. Limnol. V. 46. P. 249.

Gerasimov Yu., Borisenko E.S., Bazarov M.I. et al. 2019a. Fish distribution in the middle course of a large lowland river under the effect of hydrophysical factors // Inland Water Biology. № 1. V. 12. P. 74. https://doi.org/10.1134/S1995082919010085

Gerasimov Yu., Borisenko E.S., Bazarov M.I. et al. 2019b. Density and distribution of fish in a river with a pronounced heterogeneity // Inland Water Biology. Suppl. 1. V. 12. P. 69. https://doi.org/10.1134/S1995082919050079

Huusko A., Greenberg L., Stickler M. et al. 2007. Life in the ice lane: the winter ecology of stream salmonids // River Res. Applicat. V. 23. P. 469. https://doi.org/10.1080/03949370.2016.1230560

Hynes H.B. 1970. The ecology of running waters. England: Liverpool University Press. 555 p.

Jones F.R.H. 1968. Fish migrations. London: Arnold.

Jurvelius J., Marjoma T. 2008. Night, day, sunrise, sunset: do fish under snow and ice recognize the difference // Freshwater Biol. V. 53. P. 2287. https://doi.org/10.1007/s10750-016-2780-0

Meek A. 1916. The migration of fishes. London: Arnold.

McCleave J.D. 1984. Mechanisms of migrations in fishes. Proc. NATO Adv. Res. Inst., Acquafredda di Maratea. 1982. Dec. 13–17. New York: Premium Press.

Mochek A.D., Borisenko E.S., Chemagin A.A. et al. 2015. Factors affecting the distribution of fish during receding flood in lower Irtish: effects of water level and diurnal cycle // Ann. Limnol. Int. J. Limnol. V. 51. № 2. P. 89. https://doi.org/10.1051/limn/2015003

Pavlov D.S., Mochek A.D., Borisenko E.S. et al. 2008. Comparative analysis of fish aggregation in channel depression of the Irtish // J. Ichthyol. V. 48. № 11. P. 919. https://doi.org/10.1134/S0032945208110015

Pavlov D.S., Mochek A.D., Borisenko E.S. et al. 2009. Distribution of Fish in the Complex of Floodplain-Riverbed Biotopes of the Irtysh // J. Ichthyol. V. 49. № 11. P. 1021. https://doi.org/10.1134/S0032945209110022

Pavlov D.S., Mochek A.D., Borisenko E.S. et al. 2010. Irregularities of the Bottom and Fish Aggregations on a Stretch of the Irtysh // J. Ichthyol. V. 50. № 11. P. 997. https://doi.org/10.1134/S0032945210110044

Pavlov D.S., Mochek A.D., Borisenko E.S. et al. 2011. Distribution of fishes in the floodplain-channel complex of the lower reaches of the Irtysh River // Inland Water Biology. № 2. V. 4. P. 223. https://doi.org/10.1134/S1995082911020167

Presnyakov V.V., Borisenko E.S. 1993. The study of fish behavior under ice of Lake Glubokoe by means of scanning sonar // Fish. Res. V. 15. P. 323.

Stickler M. 2008. Anchor ice formation and habitat choice of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) parr in steep streams: Th. Ph. D. Norw. Univ.: Sci. Techn.

Stickler M., Enders E.C., Pennell C.J. et al. 2006. Gradient related movement of Atlantic salmon parr during a freeze up event in a small natural river // Proc. XVIII IAHR Int. Symp. Ice. P. 49.

Welcomme R.L. 1985. River fisheries. V. 262. Rome: FAO Fish. Tech. Pap.

Comparative Analysis of Fish Distribution in Lentic and Lotic Ecosystems (Review)

A. D. Mochek[1, *] and D. S. Pavlov[1]

[1]Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow, Russia

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

The fish distribution bodies of water are determined by a complex of abiotic and biotic environmental factors, most of which universally affect the distribution of fish, both in lentic and lotic ecosystems. At the same time, only some external factors, primarily the current and in some cases the temperature, are specific to particular types of water bodies. The fish distribution is a dynamic process; its daily and seasonal cycles are observed everywhere.

Keywords: fish distribution, lentic and lotic ecosystems, environmental factors, activity cycles, fish migrations

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 2, с. 189–190

ИХТИОЛОГИЯ

УДК 575.89

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ СКРИНИНГ РАСПРОСТРАНЕНИЯ *Rutilus rutilus* И *R. lacustris* (Cyprinidae) В ЗОНЕ ОБШИРНОГО ВТОРИЧНОГО КОНТАКТА (БАССЕЙН р. ВОЛГИ)[1)]

© 2021 г. О. Н. Артаев[a, *], О. А. Ермаков[b], Д. А. Вехов[c], А. Ф. Коновалов[d], М. А. Лёвина[a], И. В. Поздеев[e, f], А. Б. Ручин[g], И. В. Алюшин[h], В. Ю. Ильин[b], Б. А. Лёвин[a, i]

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

[b]*Пензенский государственный университет, Пенза, Россия*

[c]*Азово-Черноморский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Ростов-на-Дону, Россия*

[d]*Вологодский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Вологда, Россия*

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

[f]*Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия*

[g]*Объединенная дирекция Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича и национального парка "Смольный", Саранск, Россия*

[h]*Государственный заповедник "Присурский", Чебоксары, Россия*

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

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

Поступила в редакцию 28.08.2020 г.
После доработки 15.09.2020 г.
Принята к публикации 26.10.2020 г.

Исследовано соотношение частот митохондриальных линий двух видов плотвы – обыкновенной *Rutilus rutilus* и понто-каспийской *R. lacustris* в самом крупном речном бассейне Европы – Волжском, где обнаружена обширная зона симпатрии этих видов. Для идентификации использовали метод мультиплексной полимеразной цепной реакции (ПЦР), основанный на видоспецифичных различиях первичной структуры первой субъединицы гена цитохром оксидазы (COI) митохондриальной ДНК. Проанализированы 1120 особей из 82 локалитетов. Установлено распространение филетических линий и определена зона их симпатрии. Показано, что обыкновенная плотва *R. rutilus* преобладает в Верхней Волге, в остальной части бассейна доминирует понто-каспийская плотва *R. lacustris*. Рассмотрены гипотезы формирования вторичного контакта митохондриальных линий.

Ключевые слова: плотва, *Rutilus rutilus*, *Rutilus lacustris*, генетический скрининг, вторичный контакт, филогеография, р. Волга

DOI: 10.31857/S0320965221020030

Genetic Screening of Distribution Pattern of Roaches *Rutilus rutilus* and *R. lacustris* (Cyprinidae) in the Broad Range of Secondary Contact (Volga Basin)

O. N. Artaev[1, *], O. A. Ermakov[2], D. A. Vekhov[3], A. F. Konovalov[4], M. A. Levina[1], I. V. Pozdeev[5, 6], A. B. Ruchin[7], I. V. Alyushin[8], V. Yu. Iljin[2], and B. A. Levin[1, 9]

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

[2]*Penza State University, Penza, Russia*

[3]*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Azov and Black Sea Branch, Rostov-on-Don, Russia*

[1)]Полный текст статьи опубликован в английской версии журнала *Inland Water Biology*, 2021, Vol. 14, No. 2.

[4]*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Vologda, Russia*
[5]*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Perm, Russia*
[6]*Perm State University, Perm, Russia*
[7]*Mordovia State Nature Reserve and National Park "Smolny", Saransk, Russia*
[8]*"Prisurskiy" Nature Reserve, Cheboksary, Russia*
[9]*Cherepovets State University, Cheboksary, Russia*
**e-mail: artaev@gmail.com*

Our study investigated frequencies of mitochondrial lineages of two species—common roach *Rutilus rutilus* and Ponto-Caspian roach *R. lacustris*—in the broadest zone of their secondary contact, the Volga basin. For the purpose of the species identification we applied the approach of multiplex PCR based on species-specific divergencies in sequences of first subunit of cytochrome oxidase (COI) of mtDNA. Altogether, 1120 samples from 82 localities were analyzed. The distribution of certain mitochondrial lineages and their sympatric co-occurrence were clarified in the Volga basin. Our study shown that *R. rutilus* significantly predominates in the Upper Volga, while the Middle and Lower Volga is dominated by *R. lacustris*. The various hypotheses of formation of the broad spatial pattern of secondary contact were discussed.

Keywords: roach, *Rutilus rutilus*, *R. lacustris*, genetic screening, secondary contact, phylogeography, Volga

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 2, с. 191–197

ИХТИОЛОГИЯ

УДК 59.084:597.4

НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ О ТЕМНОМ ГОРБЫЛЕ *Sciaena umbra* (Sciaenidae) У ЧЕРНОМОРСКИХ БЕРЕГОВ КРЫМА ПО РЕЗУЛЬТАТАМ ПОДВОДНЫХ НАБЛЮДЕНИЙ В РЕЖИМЕ АПНОЭ

© 2021 г. И. Ю. Тамойкин[a], О. Н. Кулешова[b, *], В. С. Кулешов[a]

[a]*Межрегиональная общественная организация "Ассоциация подводной деятельности Крыма и Севастополя", Севастополь, Россия*

[b]*Федеральный исследовательский центр, Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Российской академии наук, Севастополь, Россия*

**e-mail: v_olgo4ka@inbox.ru*

Поступила в редакцию 02.08.2019 г.
После доработки 02.03.2020 г.
Принята к публикации 04.09.2020 г.

Визуальные наблюдения членов Межрегиональной общественной организации "Ассоциация подводной деятельности Крыма и Севастополя" в 2015–2016 гг. позволили получить количественные характеристики темного горбыля (*Sciaena umbra* L., 1758) у черноморских берегов Крыма. Использована методика оценки его численности при визуальных наблюдениях без применения дыхательных аппаратов. Осуществлено 290 наблюдений средней продолжительностью каждого ~4 ч. Исследовано 64 экз. вида, из них у взрослых особей длина (*SL*) – 31.4 ± 0.9 см; масса тела – 830 ± 65 г, у молоди длина (*SL*) – 13.5 ± 0.2 см; масса – 78 ± 4 г. Для вида не выявлено угрожаемого состояния: плотность распределения достигала 2000–3100 экз./км^2. Стаи на 70% представлены взрослыми рыбами возрастом до четырех лет и массой ≤1000 г, особи с массой >1500 г – малочисленны. Молодь обычно образует отдельные скопления.

Ключевые слова: темный горбыль, *Sciaena umbra*, Черное море, Крым, визуальные подводные наблюдения

DOI: 10.31857/S0320965221020169

ВВЕДЕНИЕ

Темный горбыль *Sciaena umbra* L., 1758 – характерный вид черноморских прибрежных сообществ твердых и смешанных грунтов. У черноморских берегов Турции в районе Синоп – Самсун вид отмечают в качестве обычного (But et al., 2013), но для страны в целом *S. umbra* относят к охраняемым (Öztürk et al., 2013). Его распространение вдоль северных берегов Черного моря по данным А.Н. Световидова (1964) повсеместно, но неравномерно. Это же подтверждают и более поздние исследования. Так, вид обычен в водах около горного массива Карадаг (восточный Крым) (Салехова и др., 1987), у м. Мартьян (южный Крым) и других участков побережья п-ова (Гордина, 1976; Болтачев, 2003; Болтачев и др., 2014; Болтачев, Карпова, 2017), выявлен в акватории у г. Севастополя (юго-западный Крым) (Овен и др., 1993), где отмечено стабильное присутствие его икры, молоди и взрослых особей (Салехова и др., 2007). В сетных уловах в северо-восточной части Черного моря его встречаемость достигает 75% (Куманцов и др., 2013). Вид находят даже в пещерах (п-ов Тарханкут, западный Крым) (Ковтун, Пронин, 2011). Таким образом, как указывается в работе с анализом данных промыслового лова (Надолинский, 2014), темный горбыль распространен вдоль всех берегов Черного моря, чаще встречаясь в его восточной части.

Во всех указанных выше публикациях для оценки численности и распределения темного горбыля использовали данные сетных учетных съемок или промысловой статистики. Но особенности поведения этого вида не позволяют получить достоверные сведения только по результатам сетных обловов (Лапшин, Герасимов, 2008; Лапшин, 2009). При исследовании этологической организации в популяциях темного горбыля посредством подводных визуальных наблюдений отмечали присущий ему скрытый образ жизни с использованием убежищ, крайнюю осторожность и относительно низкую подвижность (Мочек, 1987). Для получения репрезентативных дан-

Сокращения: *SL* – стандартная длина тела; *TL* – общая длина тела.

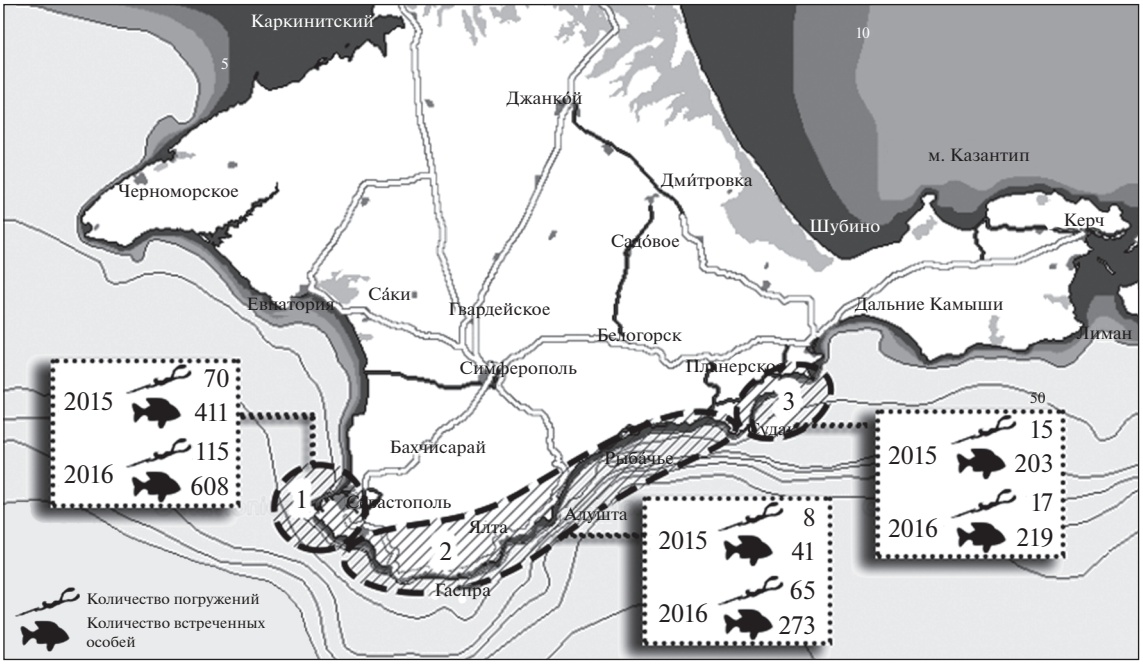

Рис. 1. Карта зон сбора материала в прибрежных экотопах черноморского побережья: 1 – р-н м. Толстый–бух. Ласпи (г. Севастополь); 2 – южный берег Крыма; 3 – р-н Судак–Феодосия.

ных о численности темного горбыля разработана методика оценки его численности при визуальных наблюдениях с использованием дыхательных аппаратов и без них (ныряние на задержке дыхания – апноэ) (Пашков, Круглов, 1984; Гетьман, 2007, 2012, 2017). По результатам подобных наблюдений установлено, что темный горбыль обычен для акватории м. Сарыч – м. Айя (южный Крым) (Пашков, 2001), а также вдоль побережья от пос. Новый Свет до г. Феодосия, но очень редок у м. Опук (восточный Крым) (Шаганов, 2009). Из всех этих работ следует вывод: у берегов Крыма темный горбыль встречается везде, где имеются типичные для него местообитания – твердые и смешанные грунты (Плотников и др., 2003; Тамойкин, 2016).

Цель работы – уточнить информацию по распределению, численности и сезонным особенностям поведения *S. umbra* у черноморского побережья Крыма с помощью подводных наблюдений без использования дыхательных аппаратов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Данные собирали в 2015–2016 гг. на трех выделенных участках акватории от с. Андреевка на юго-западе Крыма до пос. Орджоникидзе на востоке (рис. 1). Результаты визуальных подводных апноэ-наблюдений авторов, подводных охотников и фридайверов Межрегиональной общественной организации "Ассоциация подводной деятельности Крыма и Севастополя" (www.apdks.ru) фиксировали в специально разработанных анкетах, учитывающих встречаемость 28 морских видов.

Погружения проходили преимущественно в весенне-летне-осенний период в светлое время суток в прибрежных акваториях над твердыми или смешанными грунтами на глубинах до 30 м при температуре воды >11–12°С, когда темный горбыль активен. Время наблюдений за одно погружение было ≤4 мин на глубинах ≤10 м и от 40 с до 3 мин на глубинах 10–32 м при общей длительности нахождения ныряльщиков в море от 1 ч 30 мин до 7 ч 55 мин (в среднем – 4 ч 06 мин). В среднем, наблюдатель обследовал площадь ~0.1 км^2: участок береговой линии протяженностью ~500 м с удалением от берега до ~200 м – в зависимости от расположения границы, где заканчиваются твердые или смешанные грунты, над которыми обычно встречается темный горбыль. Для обработки отобрано 290 анкет. Всего за два года на акватории участка 1 сделано 185 наблюдений, участка 2 – 83 и участка 3 – 32 (рис. 1).

Режим апноэ в подводных исследованиях успешно применяли и ранее (Boltachev et al., 2016) В нашем случае важны его преимущества при наблюдении за видом, ведущим скрытный и осторожный образ жизни (Барди, 2009; Тамойкин, 2016). При поиске рыб в акватории ныряльщики использовали различные траектории обследования (рис. 2). Регистрацию рыб проводили в основном в объеме полусферы с радиусом 5–15 м от точки наблюдения на дне (что обусловлено видимостью под водой у берегов Крыма), а также при

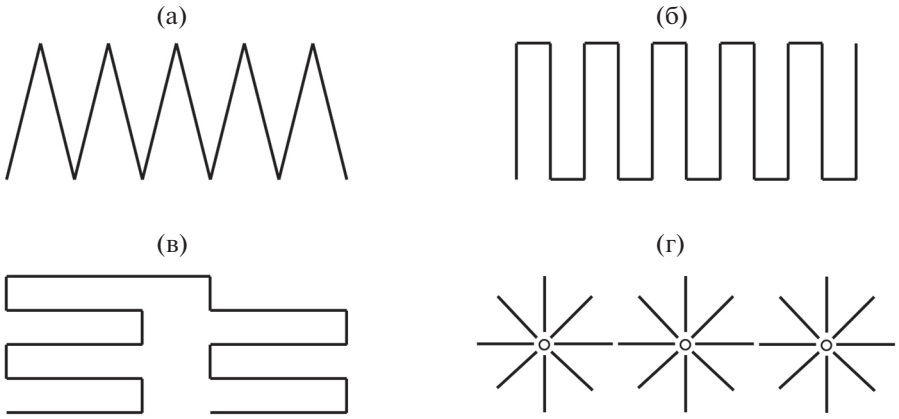

Рис. 2. Маршрутные схемы движения ныряльщика-апноиста в акватории: а – зигзагообразное движение, б – полосами перпендикулярно берегу, в – полосами параллельно берегу, г – радиальное.

перемещении по акватории. Численность и распределение рыб оценивали по количеству встреченных особей на маршруте в пересчете на единицу площади.

У особей, добытых подводными охотниками, измеряли *TL* и *SL* с точностью 0.1 см и массу тела с точностью 1 г. Всего выловлено 64 особи разного размера. Характеристики водной среды фиксировали по наручным водолазным компьютерам. Температуру воды измеряли с точностью 1°С, глубину – 0.1 м; время погружения – 1 с, общего пребывания в воде – 5 мин.

Анкеты в электронном или бумажном виде сдавали в "Ассоциацию подводной деятельности Крыма и Севастополя" и затем передавали авторам для анализа.

Статистический анализ полученных данных, включающий оценку зависимостей между размерными, весовыми и возрастными характеристиками, а также встречаемости горбыля от абиотических компонентов среды, проводили с использованием программных пакетов Statistica 10 и MS Office Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Характеристики размерно-возрастной структуры и численности в стаях. В выборке из бух. Александровская (г. Севастополь), которая включала 22 впервые созревающих особи темного горбыля в возрасте 1–2 года, *TL* в среднем была 18.8 ± 0.2 см (от 17 до 21 см), *SL* – 13.5 ± 0.2 см (от 12 до 18 см), а масса – 78 ± 4 г (от 58 до 140 г) при соотношении самцов и самок 1/1.75. Данные по возрасту получены при помощи специалистов отдела паразитологии Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН.

Всего на разных участках добыто 42 взрослые особи со следующими характеристиками: *TL* – 37.1 ± 0.9 см (34–57 см); *SL* – 31.4 ± 0.9 см (29–52 см); масса – 830 ± 65 г (300–2350 г).

Наиболее крупной особью была самка темного горбыля, пойманная в 2015 г. у м. Меганом на глубине 5 м при температуре воды 19°С (масса – 2350 г, *TL* – 49.5 см, *SL* – 44 см). После завершения исследований у г. Севастополя добыто несколько более крупных рыб массой 2950 г (2017 г.), 4030 г (2018 г.), 2580 г (2019 г.) и 3010 г (2020 г.).

У молоди и взрослых особей *S. umbra* выявлена высоко достоверная логарифмическая зависимость массы от длины особи (рис. 3, 4). При этом у взрослых рыб длина хвостового плавника (L_{xn}) почти не менялась с увеличением массы (рис. 4).

В стае горбыля численностью >10 экз. (за исключением образования временных конгломератов перед зимними миграциями или во время летних явлений сгона теплых вод с большой акватории) наблюдали следующее соотношение взрослых рыб разного возраста. На одну взрослую особь возрастом >4 лет и массой >1000 г приходилось 5–7 взрослых особей возрастом ≤3–4 лет и массой 400–1000 г. В стаях численностью до 30 экз. доля взрослых рыб возрастом ≤3–4 лет и размером (*SL*) >20 см была 50–70%, возрастом >4 лет и массой >1000 г – 30–50%, самых крупных, с массой >1500 г – ≤10%. Повсеместно отмечена невысокая численность крупных особей массой >1500 г и возрастом >4 лет.

Плотность и встречаемость. Максимальная плотность горбыля достигала 3100 экз./км^2 поверхности исследуемой акватории. В остальных случаях плотность колебалась в пределах 2000–3000 экз./км^2.

В ходе анализа совокупности собранных сведений о количестве встреченных особей *S. umbra* за каждое отдельное погружение, получены следующие статистические характеристики: среднее – 5.803 экз./погружение (стандартное отклонение –

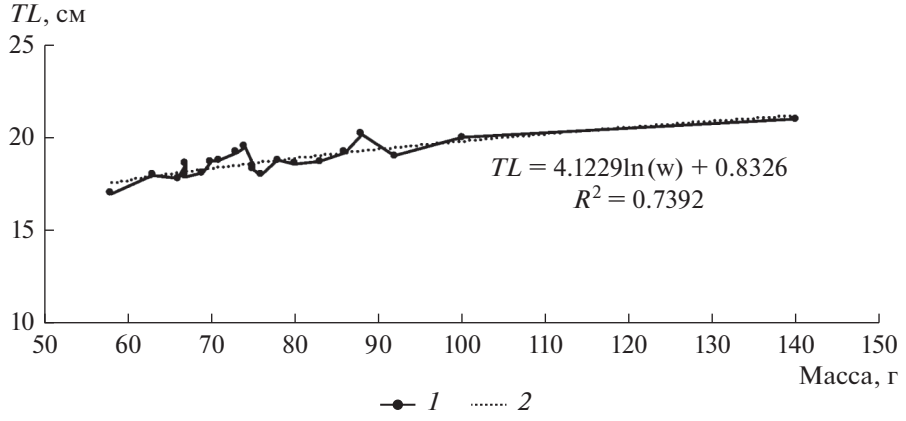

Рис. 3. Логарифмическая зависимость массы от длины особи *S. umbra* из бух. Александровская (г. Севастополь). *1* – *TL*, *2* – логарифмическая *TL*.

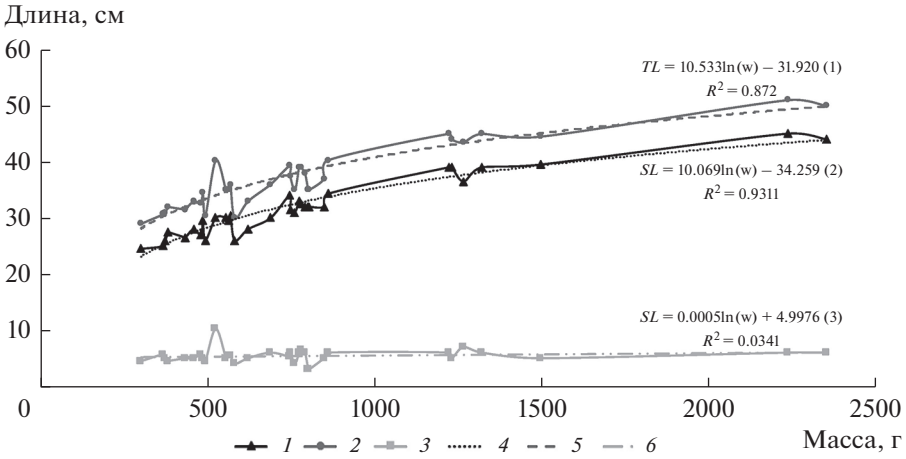

Рис. 4. Размерные и массовые характеристики половозрелых особей *S. umbra* из трех макромасштабных районов Черноморской прибрежной зоны Крыма: *1* – *TL*, *2* – *SL*, *3* – L_{xn} (длина хвостового плавника), *4–6* – расчетные данные по формулам (1)–(3) соответственно.

8.741, стандартная ошибка среднего – 0.512, доверительный интервал стандартного отклонения – 8.058–9.487). При наличии предпочитаемых этим видом местообитаний вероятность встречи 4–6 экз. горбыля за одно погружение достигала 95%.

Особенности распределения. Встречаемость горбыля резко убывала в воде с температурой <11–12°C и возрастала в теплой воде с температурой >22°C. При падении температуры воды <11–12°C рыбы обычно переставали питаться и часто образовывали большие скопления в скальных убежищах. При летних сгонно-нагонных явлениях, когда холодная вода стремительно подходила к берегу, большая часть местных стай сначала предпринимала активные миграции в сторону теплых водных масс. Если это было невозможно, стаи переставали кормиться и объединялись с другими группами в крупные скопления, временно залегая в убежищах до потепления, и иногда погибали. Однако были отмечены случаи, когда при температуре воды 9–10°C горбыль вел активный образ жизни, что может объясняться внезапным появлением легкодоступного корма, температурным скачком или другими факторами. Наиболее устойчивы к внезапному перепаду температур крупные особи. Установлено также фактически полное отсутствие горбыля вблизи уреза воды на мелководье в светлое время суток.

Зависимость встречаемости горбыля от абиотических компонентов среды проанализирована по двум факторам – глубине и температуре воды. Согласно результатам корреляционного анализа совокупных данных 2015 и 2016 гг. за все сезоны, кроме зимнего, число встреченных особей *S. umbra* не зависит от глубины (коэффициент корреляции Пирсона $r = 0.16$; $p < 0.05$; доверительный интервал: 95%; t-Стьюдента = 2.809 > $t_{кр} = 1.968$) и

температуры ($r = -0.03$; $p > 0.05$; доверительный интервал: 95%; t-Стьюдента = 0.653 < $t_{кр}$ = 1.968).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Почти все работы по изучению темного горбыля в северной части Черного моря с использованием дыхательных аппаратов и техник апноэ не содержат оценок численности или плотности вида, в лучшем случае указано лишь количество встреч или пойманных особей на единицу длины сетей (Пашков, Круглов, 1994; Пашков, 2001; Шаганов, 2009; Мальцев и др., 2017). Так, в 1993–1996 гг. для сумеречно-ночного времени в прибрежной зоне северо-восточной части Черного моря отмечены достаточно высокие показатели уловов вида для твердых и смешанных грунтов (0.08 и 0.04 экз./10 м сетей соответственно) (Плотников и др., 2003). По результатам подводных наблюдений в 2007–2014 гг., численность *S. umbra* была 3–15 экз. на ~0.01 км^2 обследованных участков от м. Тарханкут на западе до м. Сарыч на юге Крыма (Гетьман, 2007, 2012, 2017). К сожалению, эти данные не выдерживают критики из-за ошибок методического характера (Тамойкин, 2016).

Характеристика размерно-возрастной структуры и численности в стаях. *S. umbra* по происхождению является средиземноморским видом. В условиях более теплого Средиземного моря *TL* ювенальных особей 13–29 см, масса >60 г, возраст ≤3 лет; время первого нереста соответствует 3–4 годам при *TL* самцов ~25 см, самок ~30 см. У Балеарских о-ов наиболее крупные особи-самки имеют *TL* 47.2 см и возраст 16 лет, у о. Мальта – 47.6 см и 26 лет соответственно, у побережья Туниса – 53.9 см и 21 год, у о. Корсика – 49.7 см и 31 год. В стаях превалируют особи 3–4 лет и массой ≥500 г. Соотношение полов примерно 1 : 1, но самцы почти всегда мельче самок, последние по мере старения проявляют лучшую выживаемость, сохраняя высокую фертильность. Чрезвычайно быстрый прирост (0.5–19 см/год) наблюдается в первые три года, после 10 лет рост почти прекращается (La Mesa et al., 2008; Grau et al., 2009; Moran et al., 2017).

В Мраморном море у темного горбыля половозрелость наступает при *TL* >17 см. При продолжительности жизни >20 лет *TL* достигает 50 см (максимальная – 70 см). Зарегистрировано преобладание 4-летних рыб в группах (Artüz, 2006).

В Черном море в прибрежных водах Турции у 50% фертильных особей *S. umbra* минимальная *TL* у самцов достигает 19.5 см, у самок – 22 см, однако, половое созревание начинается при *TL* ~15 см; максимальная *TL* (72 см) зафиксирована у особей с массой тела 4700 г в возрасте 18 лет (Engin, Seyhan, 2009).

По данным А.Н. Световидова (1964), у темного горбыля в северной части Черного моря обычна *TL* 25–45 см при максимуме 70 см и предельной массе 3–4 кг. В работе В.П. Надолинского (2004) по анализу многолетних данных промысловых ловов для взрослых особей вида указывали размеры *SL* 19–30 см при массе 300–500 г. Уточнить эти характеристики при искусственном выращивании пока не удалось (Астахов и др., 2006).

Полученные нами данные в целом соответствуют вышеприведенным: половозрелость темного горбыля у берегов Крыма наступает при *TL* ≥22 см, *SL* ≥19 см, массе ≥300 г и возрасте >2 лет. У взрослых особей возрастом >4 лет *TL* >34 см, *SL* >29 см, масса >800 г. Стаи в основном представлены взрослыми особями 3–4 лет жизни; крупные особи массой >1500 г немногочисленны; максимальные размеры несколько ниже таковых в средиземноморских и прибосфорских черноморских районах. Расхождения могут объясняться более суровыми условиями обитания *S. umbra* в прибрежных водах Крыма и, как следствие, более быстрым созреванием при меньших скоростях роста и увеличения массы тела.

Особенности распределения и сезонного поведения. Во всех исследованных районах плотность расселения вида носит сходный характер. Представители вида могут встречаться поодиночке, малочисленными группами и стаями численностью до нескольких десятков рыб в течение теплого сезона, часто образуя большие (до сотен особей) скопления в нерестовый период и перед зимовкой. Даже в небольших группах обычно представлены оба пола, самки крупнее самцов. По нашим наблюдениям, молодь темного горбыля образует преимущественно отдельные стаи, чаще – в мелководных зонах, особенно в бухтах, почти не смешивается со взрослыми особями, присоединяясь к последним по мере достижения половой зрелости или формируя новые стаи в незанятых видом нишах. Нерестовое поведение у *S. umbra* в крымских водах наблюдалось с июня по август и совпадало с устойчивым прогревом воды ≥18°C, наибольшая нерестовая активность зафиксирована при температуре >22°C.

Упоминаемое в литературе появление темного горбыля у берегов лишь с апреля–мая до ноября связано со снижением активности, сбиванием в стаи и залеганием в убежищах при низких температурах и вызвано особенностями жизнедеятельности этого средиземноморского по происхождению вида в более холодных черноморских водах.

Выявлено, что для нормального существования *S. umbra* обязательно наличие на разных глубинах темных убежищ с разветвленными и емкими пещерами, ходами и нишами. Также он использует скалы, нагромождения обломочных пород и объекты искусственного происхождения,

удобные для всех возрастных групп. Вид временно может присутствовать в толще воды и над мягкими грунтами далеко от убежищ (за десятки и сотни метров), применять укрытия небольшой емкости, подходить к урезу воды при наличии достаточных глубин с убежищами. Особенности горизонтальных и вертикальных перемещений темного горбыля носят бентопелагический характер.

В исследованных районах *S. umbra* с достаточно высокой плотностью встречается почти на любой акватории с подходящими ландшафтами, но при невысокой численности крупных особей. В Средиземном море особи крупных размеров чрезвычайно редки из-за прессинга со стороны подводной охоты и других видов рыболовства и сохраняются исключительно в охраняемых акваториях (Moran et al., 2017). У берегов Крыма наиболее крупных особей наблюдали и добывали вне охраняемых акваторий. При сравнимой плотности основным различием поведения темного горбыля в охраняемых и неохраняемых районах можно назвать более спокойное восприятие опасности (ныряльщика) в охраняемой зоне, что связано с фактором меньшей степени беспокойства со стороны человека.

Выводы. У берегов Крыма от с. Андреевка на юго-западе Крымского п-ва до пос. Орджоникидзе на востоке состояние *S. umbra* не оценивается как угрожаемое. Плотность особей темного горбыля на соответствующих ландшафтах исследованных акваторий достигает 2000–3100 экз./км^2. Время нереста темного горбыля начинается при температуре воды >18°C. Время первого нереста наступает при достижении *TL* ≥22 см, *SL* ≥19 см, массе ≥300 г и возрасте >2 лет. Стаи на 50–70% представлены взрослыми особями возрастом ≤4 лет и массой ≤1000 г, повсеместно крупные экземпляры массой >1500 г малочисленны. Молодь преимущественно не смешивается с взрослыми особями, образуя отдельные скопления.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность за помощь в работе всем добровольцам “Ассоциация подводной деятельности Крыма и Севастополя”, особенно – Г.А. Приходько, Д.Л. Залютаеву, О.А. Кузьмину, О.В. Литвинову (г. Севастополь), К.А. Чубареву (г. Ялта), О.В. Пономареву (г. Евпатория), отдельно – сотрудникам Института биологии южных морей РАН А.Р. Болтачеву и Е.П. Карповой (отдел планктона) и В.М. Юрахно (отдел паразитологии).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках темы госзадания № АААА-А18-118020890074-2 “Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Астахов Д.А., Попонов С.Ю., Попонова В.Р. 2006. Некоторые аспекты длительного содержания морских рыб в искусственных условиях. 17. Семейство Sciaenidae (*Actinopterygii, Perciformes*) // Научные исследования в зоологических парках. Вып. 20. С. 12.

Барди М. 2009. Учебник подводной охоты на задержке дыхания. Москва: Изд-во Олимпия.

Болтачев А.Р. 2003. Ихтиофауна черноморского побережья Крыма. Таксономическое разнообразие // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. С. 363.

Болтачев А.Р., Карпова Е.П. 2017. Морские рыбы Крымского полуострова. Симферополь: Изд-во Бизнес-Информ.

Болтачев А.Р., Карпова Е.П., Данилюк Е.М. 2014. Список видов рыб природного заповедника “Мыс Мартьян” // Научные записки природного заповедника “Мыс Мартьян”. Вып. 57. С. 113.

Гетьман Т.П. 2007. Визуальные подводные наблюдения при оценке качественно-количественных показателей ихтиоцена // Экология моря. Отдельный вып. 74. С. 13.

Гетьман Т.П. 2012. Особенности распространения и распределения темного горбыля *Sciaena umbra* в прибрежной акватории Крыма (Черное море) // Биоразнообразие и устойчивое развитие: Матер. II Междунар. конф. (Симферополь, 12–16 сентября 2012 г.), Симферополь. С. 163.

Гетьман Т.П. 2017. Ихтиоцены прибрежной акватории бухты Круглая (Севастополь, Черное море) // Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія “Біологія”. Вип. 29. С. 126.

Гордина А.Д. 1976. Распределение и сезонные изменения численности взрослых рыб в зарослевых биоценозах Черного моря // Биол. моря. Вып. 39. С. 78.

Ковтун О.А., Пронин К.К. 2011. Морфолого-биологическая характеристика подводной пещеры Тарзанка (полуостров Тарханкут, Малый Атлеш) // Спелеология и карстология. № 6. С. 53.

Куманцов М.И., Кузнецова Е.Н., Лапшин О.М. 2013. Комплексный подход к организации рыболовства на Черном море // Труды ВНИИ рыбного хоз-ва и океанографии. Т. 150. С. 92.

Лапшин О.М. 2009. Теория, методология и практика учетных рыболовных систем: Автореф. дис. ... докт. техн. наук: 05.18.17. Москва. 48 с.

Лапшин О.М., Герасимов Ю.В. 2008. Особенности поведения промысловых рыб в зоне действия учетного ставного невода // Известия Тихоокеанского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. Т. 155. С. 300.

Мальцев В.И., Шаганов В.В., Василец В.Е. 2017. Современное состояние ихтиокомплекса Карадагского природного заповедника // Труды Карадагской научной станции – природного заповедника РАН. № 2(4). С. 42.

Мочек А.Д. 1987. Этологическая организация прибрежных сообществ морских рыб. Москва: Изд-во "Наука".

Надолинский В.П. 2004. Структура и оценка запасов водных биоресурсов в северо-восточной части Черного моря: Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.32. Ростов-на-Дону. 171 с.

Овен Л.С., Гордина А.Д., Миронов О.Г. и др. 1993. Ихтиофауна черноморских бухт в условиях антропогенного воздействия. Киев: Наук. думка.

Пашков А.Н. 2001. Ихтиофауна прибрежного шельфа Черного моря в полигалинных акваториях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.10. Москва.

Пашков А.Н., Круглов М.В. 1994. К методике оценки плотности распределения придонных рыб в мелководной части черноморского шельфа // Актуальные вопросы экологии и охраны природы степных экосистем и сопредельных территорий. С. 318.

Плотников Г.К., Пашков А.Н., Стрельников В.В. 2003. Состав, структура и количественные показатели придонных ихтиоценозов прибрежного шельфа северо-восточной части Черного моря // Известия ВУЗов. Северо-Кавказский регион. Сер. Естественные науки. № 3. С. 66.

Салехова Л.П., Гордина А.Д., Климова Т.Н. 2007. Ихтиофауна прибрежных вод Юго-западного Крыма в 2003–2004 гг. // Вопр. ихтиол. Т. 47. Вып. 2. С. 173.

Салехова Л.П., Костенко Н.С., Богачик Т.А., Минибаева О.Н. 1987. Состав ихтиофауны в районе Карадагского государственного заповедника (Черное море) // Вопр. ихтиол. Т. 27. Вып. 6. С. 898.

Световидов А.Н. 1964. Рыбы Черного моря. Москва: Изд-во "Наука".

Тамойкин И.Ю. 2016. Методологические аспекты применения подводных наблюдений в ихтиологических исследованиях у черноморских берегов Крыма // Актуальные проблемы современной науки и пути их решения: Матер. XXIII Междунар. конф. (Москва, 26–27 февраля 2016 г.). Москва: Евразийский Союз Ученых. Биологические науки. Ч. 3. № 2(23). С. 133.

Шаганов В.В. 2009. Предварительный обзор ихтиофауны черноморского побережья Юго-восточного Крыма // Сборник научных трудов: Карадаг-2009. С. 262–273.

Artüz M.L. 2006. Abundance and growth observations of *Sciaena umbra* Linnaeus, 1758 in Sea of Marmara // Hidrobiologica. 1a. P. 124.

Boltachev A., Karpova E., Tamoykin I. 2016. Species composition and feature of spread of Porgies (Actinopterygii: Sparidae) in the Black Sea // FABA 2016: International Symposium on Fisheries and Aquatic Sciences Abstract Book 3–5 November 2016. Antalya/TURKEY. P. 17.

But L., Sezgin M., Sahih F. et al. 2013. Sinopsity fishery of the Black Sea // Marine Science. V. 3(3). P. 55. https://doi.org/10.5923/j.ms.20130303.01

Engin S., Seyhan K. 2009. Age, growth, sexual maturity and food composition of *Sciaena umbra* in the south-eastern Black Sea, Turkey // J. Appl. Ichthyol. V. 25. P. 96. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2008.01173.x

Grau A., Linde M., Grau A.M. 2009. Reproductive biology of the vulnerable species *Sciaena umbra* Linnaeus, 1758 (Pisces: Sciaenidae) // Sci. Mar. V. 73(1). P. 67. https://doi.org/10.3989/scimar.2009.73n1067

La Mesa M., Colella S., Giannetti G., Arneri F. 2008. Age and growth of brown meager *Sciaena umbra* (Sciaenidae) in the Adriatic Sea // Aquat. Living Resour. V. 21. P. 153. https://doi.org/10.1051/alr:2008029

Moran F., Marschal C., Dominici J.-M., Harmelin-Vivien M.A. 2017. 31-year-old brown meagre female poached in the Scandola marine reserve in Corsica, France // Cybium: Int. Journal Ichthyol. V. 41(1). P. 79.

Öztürk B., Oral M., Topaloglu B. et al. 2013. Red data book Black Sea // Istanbul: Turkish Marine Research Foundation. P. 212

New Data of the Brown Meagre *Sciaena umbra* (Sciaenidae) Population in the Crimean Coastal Waters (Black Sea)

I. Yu. Tamoykin[1], O. N. Kuleshova[2, *], and V. S. Kuleshov[1]

[1]Interregional Public Organization "Crimean and Sevastopol Underwater Association", Sevastopol, Russia

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

**e-mail: v_olgo4ka@inbox.ru*

Brown meagre (*Sciaena umbra* L., 1758) in the Black Sea remains almost unexplored in quantitative terms due to a lack of representative methods of accounting or the difficulties of their application. Visual observations of apnea divers of Interregional Public Organization "Crimean and Sevastopol Association of Underwater Activities" in 2015–2016, allowed to obtain quantitative characteristics of this species in the Crimea. 290 observations were carried out with an average duration of the observer in the water about 4 hours. 64 individuals were studied, for which on average it was found: in adults, the length (*SL*) was – 31.4 ± 0.9 cm; weight – 830 ± 65 g juvenile length (*SL*) – 13.5 ± 0.2 cm; weight – 78 ± 4 g. No endangered state was identified for the species: the distribution density was 2.000–3.100 copies on 1 km^2. Flocks up to 70% are formed by adult fish up to 4 years old and weighing up to 1000 g, and individuals with a mass of more than 1500 g are few in number. Juveniles usually form separate clusters.

Keywords: brown meagre, *Sciaena umbra*, Black Sea, Crimea, visual underwater observations

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 2, с. 198–207

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 582.276.07(262.5)

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ МЕХАНИЗМ ВЫЖИВАНИЯ ДИНОФИТОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В УСЛОВИЯХ БИОГЕННОГО ЛИМИТИРОВАНИЯ

© 2021 г. Л. В. Стельмах[a], *, И. М. Мансурова[a]

[a] *Федеральный исследовательский центр "Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Российской академии наук", Севастополь, Россия*

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

Поступила в редакцию 06.08.2020 г.
После доработки 17.09.2020 г.
Принята к публикации 23.10.2020 г.

На примере культур трех массовых видов динофитовых водорослей Черного моря *Prorocentrum cordatum*, *P. micans* и *Gyrodinium fissum* исследован физиологический механизм их длительного выживания в условиях биогенного лимитирования. Перенос клеток *Prorocentrum cordatum* и *Gyrodinium fissum*, имеющих максимальный внутриклеточный пул биогенных веществ, в морскую воду, обедненную по биогенным веществам, вызвал снижение их удельной скорости роста и содержания хлорофилла *a* в расчете на клетку. За счет внутриклеточного пула питательных веществ *Prorocentrum cordatum* осуществил 3.3 клеточных деления за 9 сут, а *Gyrodinium fissum* – 2.3 клеточных деления за 4 сут. После исчерпания внутриклеточных запасов биогенных веществ в культуре *G. fissum* в течение 16 сут отмечено прекращение прироста клеток и дальнейшее снижение удельного содержания хлорофилла *a*, а также эффективности работы фотосистемы-2. В культуре *Prorocentrum micans*, находившейся в условиях наиболее жесткого биогенного лимитирования, в течение всего эксперимента, длившегося 20 сут, на фоне почти постоянной численности клеток наблюдалось чередование низких положительных и отрицательных значений удельной скорости роста, а также низкое содержание хлорофилла *a* в расчете на клетку. Однако эффективность работы фотосистемы-2 сохранялась на достаточно высоком уровне (0.27–0.41) и большую часть времени превышала контрольные значения. Выявлена высокая степень гетерогенности функциональной активности клеток и отмирание некоторой их части у данного вида в условиях биогенного стресса. Вероятно, выживание *P. micans* обеспечивали питательные вещества, поступавшие в воду в результате отмирания наименее жизнеспособной части ее клеток и служившие источником органических веществ для физиологически активных клеток микроводорослей.

Ключевые слова: Черное море, фитопланктон, динофитовые водоросли, биогенное лимитирование

DOI: 10.31857/S0320965221020157

ВВЕДЕНИЕ

Динофитовые водоросли считаются одним из важнейших компонентов фитопланктона. В море они создают существенную, а иногда основную долю первичной продукции и биомассы фитопланктона и служат источником пищи для представителей высших трофических уровней (Anderson et al., 2008; Thompson et al., 2008). "Цветения" воды, вызванные интенсивным развитием некоторых видов динофлагеллят, часто представляют серьезную опасность для гидробионтов и человека, поскольку в процессе "цветений" они продуцируют целый ряд токсичных веществ (Yang et al., 2011).

За последнее столетие в результате изменений климата температура морской воды в глобальном масштабе повысилась на ~1°C (Häder, Gao, 2015), что привело к усилению термического расслоения вод и ослаблению восходящего потока биогенных веществ (Behrenfeld et al., 2006). С середины 1990-х годов в изменении температуры поверхностного слоя глубоководной части Черного моря также отмечен положительный тренд (Oguz, Glibert, 2007). В результате усиления температурной стратификации черноморских вод в теплый период года поступление биогенных веществ из глубин в зону фотосинтеза постепенно снижается (Mikaelyan et al., 2018; Pakhomova et al., 2014), а их содержание в поверхностном слое моря часто падает до аналитического нуля (Stelmakh, Gorbunova, 2019). В связи с этим динофитовые водоросли, как и представители других таксономических групп фитопланктона, должны быть приспособ-

Сокращения: Хл *a* – хлорофилл *a*; С/Хл *a* – отношение между органическим углеродом и Хл *a*; F_v/F_m – эффективность фотосистемы-2; μ – удельная суточная скорость роста культур.

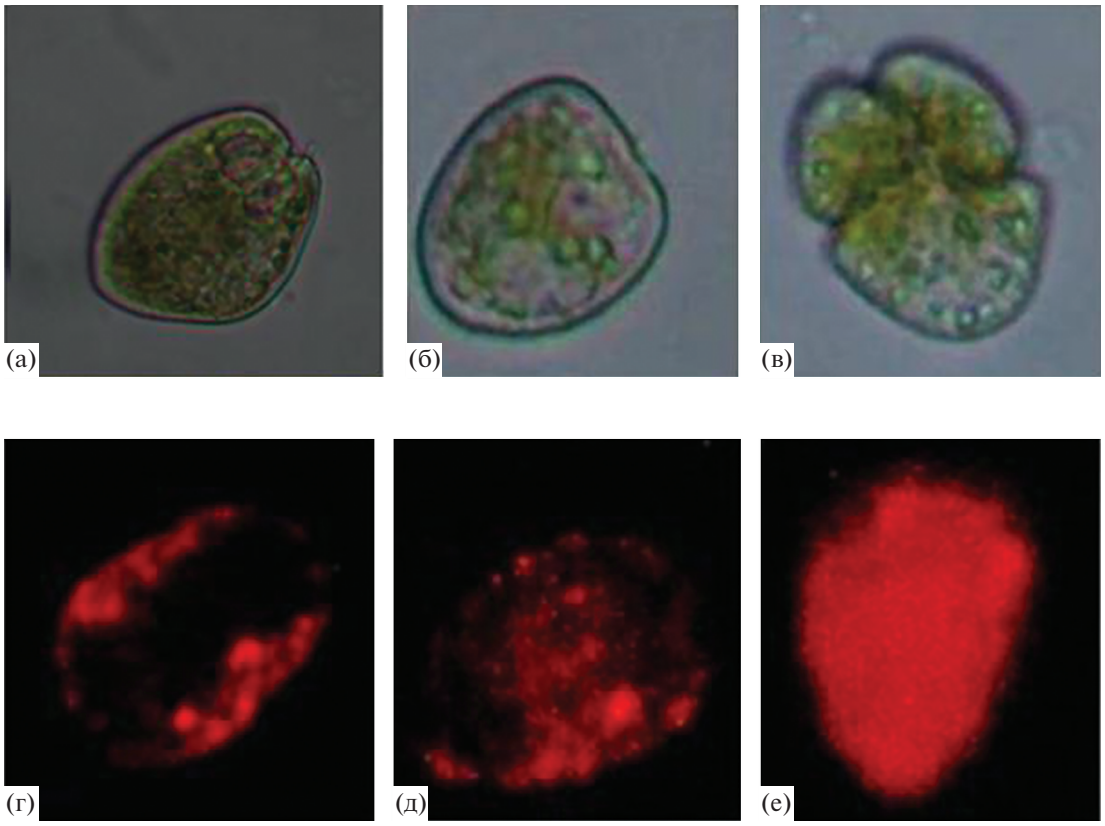

Рис 1. Клетки водорослей *Prorocentrum micans* (а), *P. cordatum* (б) и *Gyrodinium fissum* (в) под световым микроскопом и флуоресценция клеток *Prorocentrum micans*, культивируемых в условиях биогенного лимитирования (г, д) и при высоком содержании биогенных веществ в среде (е). Увеличение ×400.

лены к выживанию в условиях биогенного лимитирования. В качестве методологической основы для выявления механизмов адаптации фитопланктона к недостатку минеральных питательных веществ следует рассматривать эксперименты на культурах отдельных видов морских микроводорослей.

Цель работы – исследовать механизм выживания динофитовых водорослей Черного моря в условиях дефицита биогенных веществ в воде и в клетках.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования были три вида альгологически чистых культур динофитовых водорослей: *Prorocentrum cordatum* (Ostenfeld) J.D. Dodge, *P. micans* Ehrenberg и *Gyrodinium fissum* (Levander) Kofoid & Swezy, выделенных из планктона Черного моря и содержащихся в коллекции отдела экологической физиологии водорослей Федерального исследовательского центра "Института биологии южных морей" (рис. 1а–1в). Эти виды относятся к массовым представителям фитопланктона Черного моря и хорошо развиваются в условиях культуры. Исходный средний объем клеток *Prorocentrum cordatum* 1000 ± 150 мкм^3, *P. micans* – 5200 ± ± 1300 мкм^3, *Gyrodinium fissum* – 18900 ± 3100 мкм^3.

До начала эксперимента каждую культуру адаптировали в течение нескольких суток к непрерывному свету, интенсивность которого была 70–80 мкЭ/(м$^{-2}$ · с), что соответствует световому насыщению по росту для исследуемых видов водорослей (Мансурова, 2013). Контрольные и опытные колбы с водорослями объемом 250 мл, помещенные на световую решетку, освещали снизу, используя светодиоды. Освещенность измеряли с помощью люксметра Ю-116, коэффициент перехода от освещенности в люксах к интенсивности света – 1000 лк = 17 мкЭ/(м$^{-2}$ · с) (Парсонс и др., 1982). Температура воды была 22–23°С – оптимальная для динофитовых водорослей (Стельмах и др., 2014).

Культуры *G. fissum* и *Prorocentrum cordatum* были адаптированы к световым условиям эксперимента в течение 3–8 сут и находились в экспоненциальной фазе роста. Культура *P. micans* была адаптирована к непрерывному свету в течение 12 сут. К концу этого периода она находилась в стадии стационарного роста, о чем свидетельствовало отсутствие прироста клеток водорослей

в течение последних пяти суток адаптации. Затем водоросли каждого вида переносили в стерильную морскую воду без дополнительных добавок биогенных веществ (опыт) и в морскую воду с добавлением питательной среды f/2 (контроль), где конечная концентрация нитратов достигала 800 мкМ, фосфатов – 36 мкМ (Guillard, Rither, 1962). Исходное содержание нитратов и фосфатов в морской воде, использованной в работе, было ≤0.05 мкМ.

В ходе экспериментов из колб с культурами микроводорослей ежесуточно отбирали аликвоты для оценки численности клеток, их объема, концентрации Хл *a*, F_v/F_m, а также интенсивности красной автофлуоресценции Хл *a*.

Для определения концентрации Хл *a* из колб с водорослями отбирали аликвоты объемом 2–14 мл в трех повторностях и осаждали на мембранные фильтры Sartorius с диаметром пор 0.8 мкм. Фильтры помещали в 90%-ный водный раствор ацетона. Пигменты экстрагировали в течение 12 ч при температуре 8°С. Концентрацию Хл *a* определяли флуориметрическим методом с использованием лабораторного флуориметра, калибровку которого осуществляли по чистому Хл *a* (Protocols for JGOFS, 1996). Относительная ошибка определений не превышала 10%.

Содержание углерода в клетках динофитовых водорослей рассчитывали на основе их объема по уравнению, представленному в работе (Menden-Deuer, Lessard, 2000). Линейные размеры клеток определяли с помощью светового микроскопа ZEISS Primo Star в 20 повторностях при общем увеличении системы ×100. Объем клеток вычисляли по методике (Брянцева и др., 2005), основываясь на принципах геометрического подобия. Учет численности клеток проводили в счетной камере Горяева в трех повторностях. Коэффициент вариации среднего значения был, как правило, в пределах 2–15%.

Удельную суточную скорость роста культур рассчитывали по приросту численности клеток в пробах по уравнению:

$$\mu = \ln(N_t - N_0),$$

где μ – удельная скорость роста водорослей, сут$^{-1}$, N_0 и N_t – исходная численность клеток и их количество через сутки.

Для регистрации красной автофлуоресценции Хл *a* клеток *P. micans* в темном поле применяли световой микроскоп Микромед 3ЛЮМ, дополнительно оснащенный флуоресцентным блоком с ртутной лампой мощностью 100 Вт и фотокамерой Toup Cam UCMOS 14000 KPA. Световой диапазон возбуждения флуоресценции в клетках водорослей был 500–550 нм, что обеспечивалось зеленым светофильтром. Его использование для возбуждения красной автофлуоресценции Хл *a* у динофитовых водорослей обосновано в работе (Стельмах, Мансурова, 2019). Наблюдение красного свечения объекта (в отраженном свете) после прохождения через запирающий светофильтр (590 нм) проводили в области 590–700 нм. Цветовые и яркостные характеристики светящихся клеток *P. micans* определяли с помощью программы Adobe Photoshop, которую ранее применяли при измерении цветовых характеристик зоопланктона Черного моря (Литвинюк, 2015). Каждую клетку водорослей анализировали отдельно. Всю светящуюся область клетки выделяли с помощью инструмента Lasso Tool, усредняли ее яркостные и цветовые характеристики, затем их измеряли. Усреднение выполняли с помощью фильтра “Среднее размытие” (меню Filter–Blur–Average), измерение яркостных и цветовых характеристик – инструментом “Пипетка” (Eyedropper Tool). Количественную оценку интенсивности свечения оценивали с использованием показателя B (яркость) в модели HSB (H – цветовой тон, S – насыщенность, B – яркость) данной программы. Он измеряется в процентах и может служить количественным показателем интенсивности флуоресценции отдельных клеток микроводорослей. В каждой пробе для определения интенсивности свечения отдельных клеток анализировали от 50 до 70 кл.

Оценку F_v/F_m микроводорослей осуществляли на двухвспышечном флуориметре, принцип работы и устройство которого разработаны на кафедре биофизики биологического факультета Московского государственного университета (Погосян и др., 2009). Измерения проводили после 30 мин адаптации водорослей к темноте, чтобы все реакционные центры фотосистемы-2 перешли в открытое состояние. Во флуориметре реализован метод измерения начального уровня переменной флуоресценции (F_0) при помощи коротких зондирующих вспышек и ее максимального уровня (F_m) при насыщающей вспышке. По измеренным показателям рассчитывали переменную флуоресценцию $F_v = F_m - F_0$ и F_v/F_m. Относительная погрешность определений величины F_v/F_m не превышала 5%.

Статистическая обработка данных и построение графиков выполнены в программе Excel 2013 для Windows.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Эксперимент на культуре *Prorocentrum cordatum*. У клеток, находившихся в экспоненциальной фазе роста, а затем перенесенных в морскую воду и свежую питательную среду, в обоих случаях наблюдали рост на протяжении всего 9-суточного эксперимента (рис. 2а). Однако конечная концентрация клеток в опыте была в 9 раз ниже, чем в контроле, из-за существенных различий в удельной скорости роста (рис. 2б). Расчеты пока-

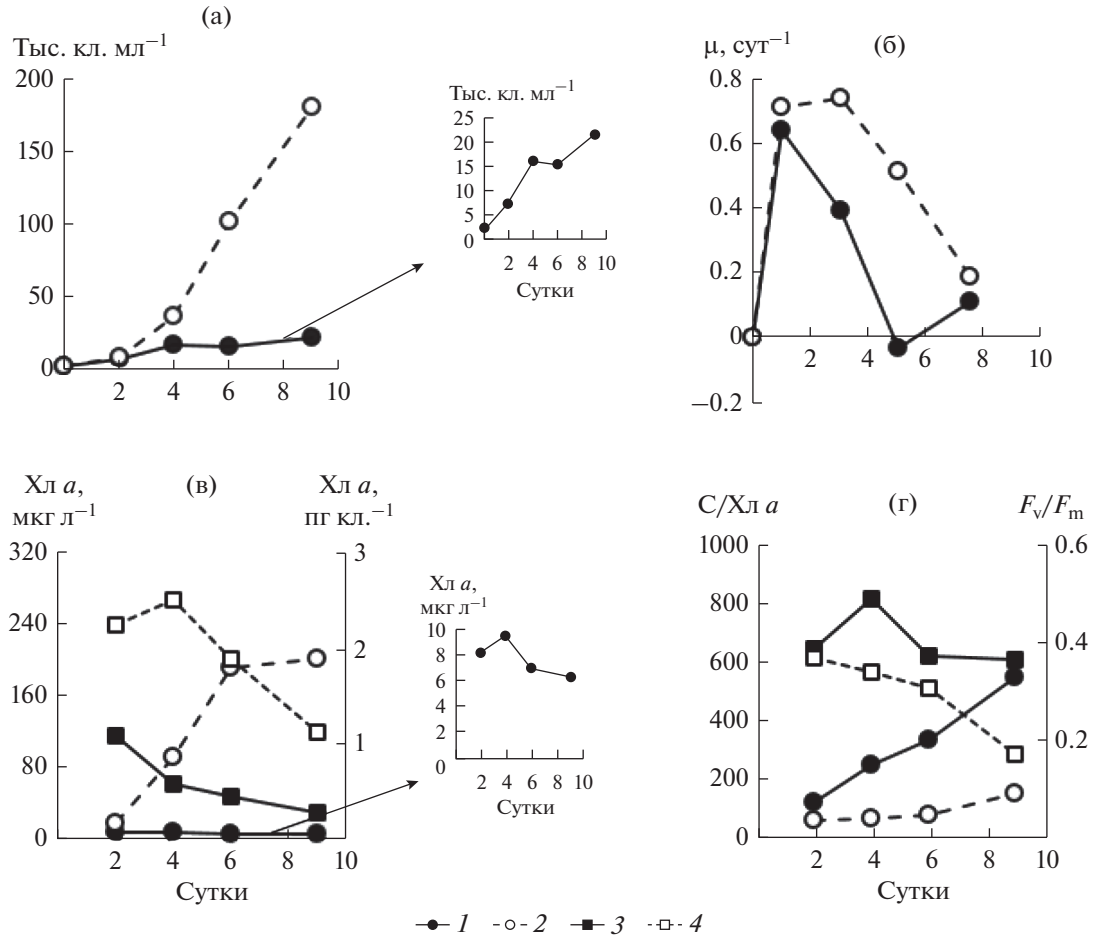

Рис. 2. Динамика численности клеток (а), μ (б), концентрации Хл *a* (в), отношения С/Хл *a* и F_v/F_m (г) в культуре *Prorocentrum cordatum*. а, б: *1* – опыт, *2* – контроль; в – абсолютная концентрация Хл *a* (мкг л$^{-1}$) в опыте (*1*) и контроле (*2*), нормированная на клетку (пг кл.$^{-1}$) в опыте (*3*) и контроле (*4*); г – отношение С/Хл *a* в опыте (*1*) и контроле (*2*), F_v/F_m в опыте (*3*) и контроле (*4*).

зали, что за 9 сут в среде, обедненной по биогенным веществам, культура *P. cordatum* осуществила 3.3 клеточных делений. При этом абсолютное содержание Хл *a* изменялось слабо, тогда как удельное (в расчете на клетку) снизилось к концу эксперимента в 3.7 раза (рис. 2в). В контроле содержание Хл *a* в единице объема культуры на 9-е сут увеличилось на порядок относительно исходного значения, а его внутриклеточная концентрация уменьшилась вдвое. В результате чего увеличение отношения между органическим углеродом и Хл *a* (С/Хл *a*) в культуре в условиях биогенного лимитирования произошло в 4 раза, а при высоком содержании биогенных веществ в среде лишь в 2.4 раза (рис. 2г). Существенного изменения F_v/F_m в опыте не выявлено (рис. 2г), величина F_v/F_m составила в среднем 0.41 ± 0.06. В контроле в течение всего эксперимента наблюдали постепенное снижение этого параметра от 0.40 до <0.20.

Эксперимент на культуре *Gyrodinium fissum*. У клеток, находившихся в экспоненциальной фазе роста, а затем помещенных в морскую воду без дополнительных добавок питательных веществ, прирост был в течение первых четырех суток. К концу этого периода они достигли численности 8800 кл. мл$^{-1}$, что превысило начальное значение в 5 раз (рис. 3а). Прирост численности водорослей (рис. 3б) позволил получить μ, которая в это время была равна 0.50 сут$^{-1}$. Всего за четверо суток клетки культуры *G. fissum* совершили 2.3 деления. В дальнейшем отмечено чередование периодов слабого роста и отмирания клеток. Это обеспечило поддержание их численности примерно на постоянном уровне до 20 сут, т.е. до конца эксперимента. В контроле на питательной среде f/2 отмечен прирост численности клеток *G. fissum* в течение 16 сут, что обусловлено более высокими значениями μ этого вида по сравнению с опытом. В результате максимальная численность водорослей была в 5 раз выше опытной.

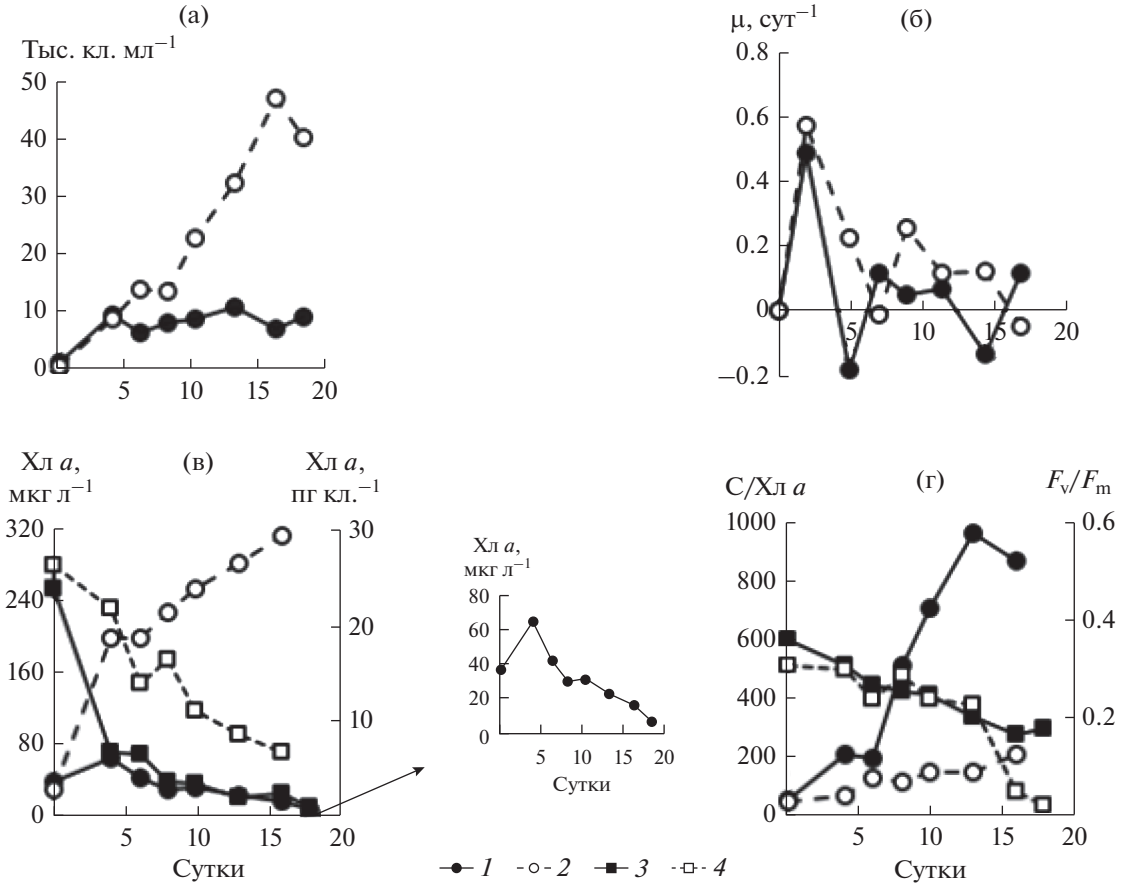

Рис. 3. Динамика численности клеток (а), μ (б), концентрации Хл *a* (в), отношения С/Хл *a* и F_v/F_m (г) в культуре *Gyrodinium fissum*; а, б: *1* – опыт, *2* – контроль; в – абсолютная концентрация Хл *a* в опыте (*1*) и контроле (*2*), нормированная на клетку в опыте (*3*) и контроле (*4*); г – отношение С/Хл *a* в опыте (*1*) и контроле (*2*), F_v/F_m в опыте (*3*) и контроле (*4*).

Концентрация Хл *a* в единице объема культуры в опыте в первые 4 сут возрастала одновременно с численностью клеток, при этом его удельное содержание в расчете на клетку снизилось в 3.6 раза (рис. 3в). В последующий период эти показатели снижались. В контроле в течение всего периода эксперимента абсолютное содержание Хл *a* возрастало, тогда как удельное снижалось. Однако скорость этого снижения была существенно ниже относительно опыта.

За весь период исследований в культуре *G. fissum*, содержавшейся в условиях крайнего недостатка биогенных веществ в воде, отношение С/Хл *a* увеличилось с 50 до 900–1000, при высоком содержании биогенов не превышало 200 (рис. 3г). Величина F_v/F_m в опыте постепенно снизилась почти вдвое от начального значения (0.36). В контроле в первые две недели F_v/F_m не опускалась ниже 0.20, затем произошло ее резкое снижение до значений, близких к нулю (рис. 3г).

Эксперимент на культуре *Prorocentrum micans*. Культура этого вида, достигшая поздней стационарной фазы роста в период адаптации, при ее переносе в морскую воду существенно не прирастала (рис. 4а), поскольку μ, как правило, была близка к нулю (рис. 4б). Только на 10 сут отмечен небольшой прирост клеток за счет увеличения μ до 0.20 сут$^{-1}$. В дальнейшем μ снизилась до отрицательных значений, а общая численность клеток упала до исходной величины. В целом, в течение 20 сут средняя численность клеток в культуре *P. micans* была 5800 ± 900 кл. мл$^{-1}$. В контроле численность клеток увеличивалась на протяжении первых десяти суток, достигнув максимальной численности 38 500 кл. мл$^{-1}$, после чего увеличение численности клеток в культуре не выявлено, что вызвано снижением удельной скорости роста почти до нуля. В дальнейшем численность клеток оставалась на одном уровне.

При содержании *P. micans* в морской воде, обедненной по биогенным веществам, в 1-е и 2-е сутки эксперимента концентрация Хл *a* в расчете на единицу объема культуры резко снизилась. В дальнейшем однонаправленных изменений этого

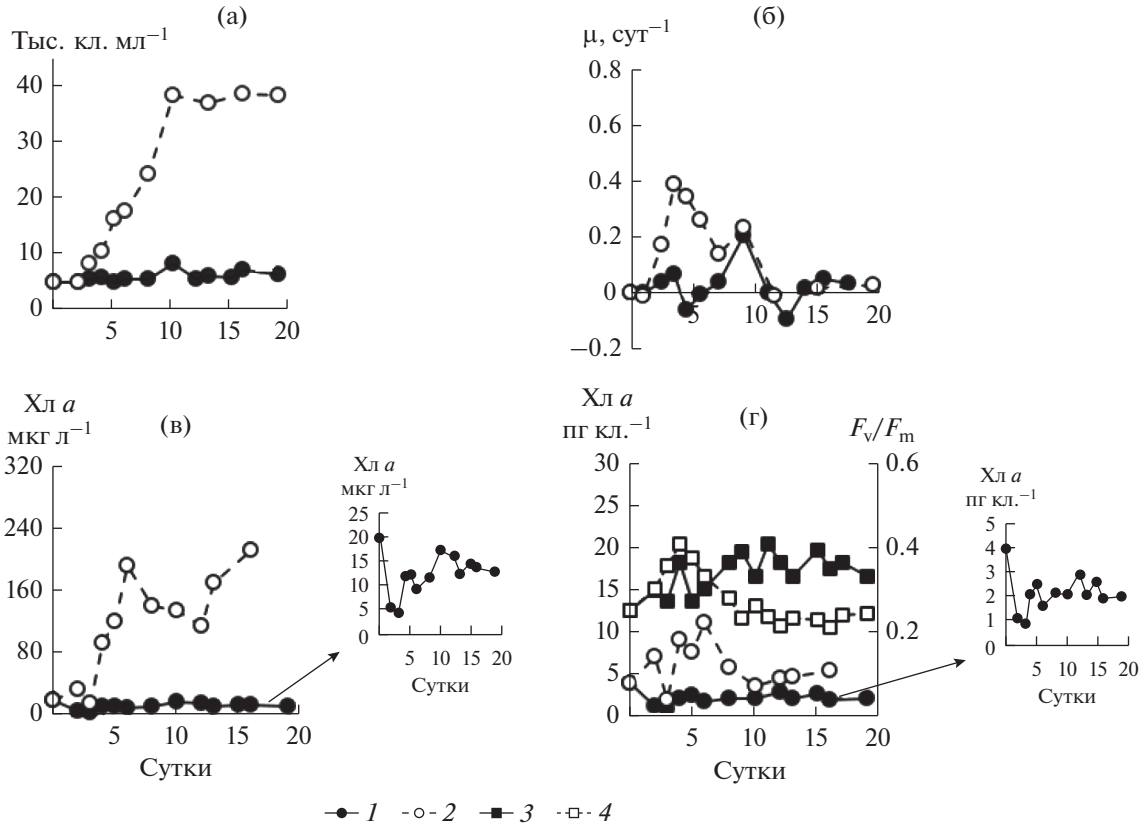

Рис. 4. Динамика численности клеток (а), μ (б), концентрации хлорофилла *a* (в), удельного содержания Хл *a* и F_v/F_m (г) в культуре *Prorocentrum micans*. а, б: *1* – опыт, *2* – контроль; в – абсолютная концентрация хлорофилла *a* в опыте (*1*) и контроле (*2*), г – удельное содержание хлорофилла *a* в опыте (*1*) и контроле (*2*), F_v/F_m в опыте (*3*) и контроле (*4*).

параметра не выявлено: периоды увеличения чередовались с периодами снижения (рис. 4в). Подобные изменения наблюдали и для величины F_v/F_m (рис. 4г), которая в течение 20 сут находилась в пределах 0.27–0.41. Удельное содержание Хл *a* в контроле нарастало до 6 сут, затем по мере прироста накопительной культуры постепенно снижалось. Значения F_v/F_m сначала возрастали, достигнув максимума (0.41) на 4-е сут, затем плавно снижались до 0.20 к середине эксперимента, в дальнейшем изменений не выявлено.

Исходная интенсивность или яркость свечения клеток (В) культуры *P. micans*, находившейся в поздней стационарной фазе роста, была в среднем 9% (рис. 5а). В ходе эксперимента этот показатель изменялся в несколько раз. На морской воде, обедненной по биогенным веществам, его максимальные значения выявлены на 2-е и 16-е сут (18 и 11% соответственно), минимальные значения (6–7%) – с 4-х по 8-е сут и в конце эксперимента. В целом, яркость клеток в морской воде для всего периода исследований составила в среднем 9 (±3)%. Коэффициент вариации этого параметра на протяжении всего опыта был относительно высоким (55–100%) и в среднем достигал 77 (±13)% (рис. 5б). Это свидетельствует о высокой степени неоднородности интенсивности флуоресценции клеток водорослей данного вида, и, следовательно, наличии в культуре одновременно клеток и с высокой, и с низкой жизнеспособностью. В контроле интенсивность свечения клеток водорослей в целом была значительно выше, чем в опыте (рис. 1г–1е). В течение первых трех–четырех суток она нарастала от 10 до 33%, а коэффициент вариации среднего значения этого параметра снижался с 60 до 20%. Это может отражать высокую скорость восстановления жизнеспособности клеток данной суспензии на питательной среде после длительного голодания. В стационарной фазе роста контрольной культуры яркость клеток снижалась, коэффициент вариации ее среднего значения возрастал. Для всего периода наблюдений яркость клеток в контроле была в среднем 20 (±9)%, коэффициент вариации яркости – 38 (±13)%.

В ходе эксперимента доля клеток *P. micans*, несветящихся в темном поле микроскопа, но видимых в светлом поле, была непостоянна и на обедненной по биогенным веществам морской воде, и на питательной среде. В условиях биогенного лимитирования периоды увеличения процента не-

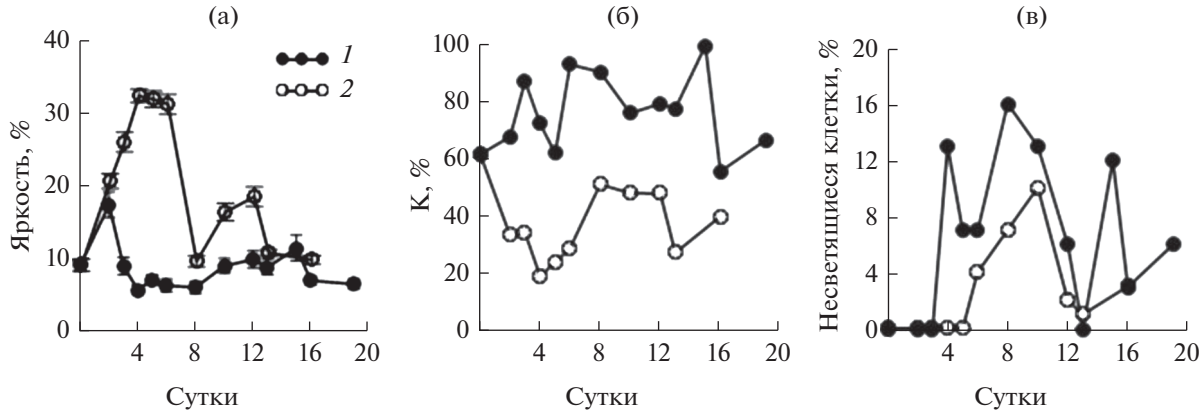

Рис. 5. Динамика яркости клеток (а), коэффициента вариации средних значений яркости клеток – K (б) и доли несветящихся клеток (в) в культуре *Prorocentrum micans* на морской воде (*1*) и на питательной среде (*2*). На рис. 5а приведена стандартная ошибка средней величины.

светящихся клеток в культуре чередовались с периодами его снижения. На питательной среде динамика доли несветящихся клеток *P. micans* характеризовалась одновершинной кривой с максимумом на 10-е сут, в период завершения экспоненциального роста культуры. Среднее значение этого показателя в опыте было 6 (±6)%, в контроле – в 3 раза ниже.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Известно, что к основным факторам, регулирующим рост микроводорослей, относятся свет, температура и биогенные вещества. Если значение какого-либо из этих факторов отклоняется от оптимального, рост водорослей замедляется, а в случае приближения его к границам толерантности, рост водорослей прекращается. При достаточном количестве биогенных веществ в среде и оптимальных световых и температурных условиях скорость роста водорослей достигает максимальных значений. В накопительных культурах этот процесс наблюдается в экспоненциальной фазе, когда рост водорослей осуществляется за счет поступления в их клетки минеральных питательных веществ из внешней среды. В процессе целого ряда ферментативных реакций они используются для синтеза органических компонентов клеток водорослей. Однако даже при достижении максимальной скорости роста водорослей процесс транспорта биогенных веществ из среды в клетку через ее плазматическую мембрану продолжается (Baek et al., 2008). Это свидетельствует о способности морских планктонных водорослей, динофитовых в том числе, накапливать внутри клеток, например, в вакуолях, определенный запас питательных веществ, что следует рассматривать как стратегию выживания водорослей при неблагоприятных по биогенным веществам условиях (Baek et al., 2008; Aldridge et al., 2014). В проведенных нами экспериментах показано, что динофитовые водоросли *P. cordatum* и *Gyrodinium fissum*, предварительно культивировавшиеся в условиях высокого содержания биогенных веществ в среде, при их переносе в обедненную морскую воду, продолжали свой рост в течение нескольких суток. В отсутствие внешних источников минеральных форм азота и фосфора он осуществлялся, вероятно, за счет внутриклеточного запаса питательных веществ. В процессе роста водорослей благодаря внутриклеточным резервам в первую очередь потребляются так называемые легко усваиваемые питательные вещества – неорганические формы азота и фосфора, затем – трудно утилизируемые органические вещества (аминокислоты, нуклеиновые кислоты, некоторые белки и органические формы фосфора) (Bronk et al., 2007; Girault et al., 2013; Palabhanvi et al., 2014). После этого вегетативный рост водорослей прекращается. Количество питательных веществ внутри клеток, вероятно, у разных видов неодинаково, поскольку *Prorocentrum cordatum* смог осуществить 3.3 клеточных деления, тогда как *Gyrodinium fissum* – чуть более 2 раз. При таких условиях значения μ у исследуемых видов были в несколько раз ниже их максимальных значений, полученных при оптимальных условиях среды (Мансурова, 2013). Замедление роста водорослей следует рассматривать как один из механизмов или способов их выживания и сохранения функциональной активности в течение нескольких суток без дополнительных внешних источников азота и фосфора. Процесс ослабления роста в культуре *Prorocentrum cordatum* сопровождался снижением удельного содержания Хл *a* в клетках, тогда как F_v/F_m была почти неизменной и достигала 0.40–0.50, что характерно для черноморских видов динофитовых водорослей, не испытываю-

щих лимитирование по биогенным веществам (Akimov, Solomonova, 2019). По-видимому, к концу девятисуточного эксперимента в клетках *P. cordatum* внутриклеточный пул биогенных веществ был использован не полностью. В более длительном эксперименте с культурой *Gyrodinium fissum* после исчерпания внутриклеточных запасов питательных веществ на фоне прекращения прироста клеток отмечено не только снижение внутриклеточного содержания Хл *a*, но и понижение F_v/F_m, значения которой к 20 сут были 0.18–0.19. Сопоставляя наши данные с литературными (Aldridge et al., 2014) для динофитовых водорослей *Neoceratium hexacanthum* (Gourret) F. Gomez, D. Moreira & P. Lopez-Garcia и *N. candelabrum* (Ehrenberg) F. Gómez, D. Moreira & P. López-Garcia, можно предположить, что при таких значениях F_v/F_m возможно полное восстановление функциональной активности водорослей при появлении внешнего источника биогенных веществ. Следует отметить, что в "голодной" культуре *Prorocentrum micans* на 20 сут эксперимента величина F_v/F_m была в 1.5 раза выше, чем у *Gyrodinium fissum*, что может свидетельствовать о высокой степени ее выживаемости в условиях дефицита биогенных веществ.

Для выявления возможных причин длительного сохранения жизнеспособности динофитовых водорослей при наиболее жестком лимитировании минеральными питательными веществами нами были проведены исследования динамики функциональной активности культуры *P. micans* и ее отдельных клеток в этих условиях. Исчерпание внутриклеточных запасов биогенных веществ у этого вида и их крайне низкое содержание в воде позволяет заключить, что водоросли находились в условиях биогенного стресса в течение всего эксперимента. В качестве показателя функциональной активности отдельных клеток водорослей была использована интенсивность красной автофлуоресценции Хл *a*. На фоне прекращения прироста численности клеток *P. micans* на обедненной по нитратам и фосфатам черноморской воде интенсивность флуоресценции отдельных клеток была неодинакова. В течение 20 сут в суспензии водорослей присутствовали жизнеспособные клетки с относительно высокой интенсивностью флуоресценции, слабо светящиеся клетки, а также несветящиеся клетки (нежизнеспособные). Количество последних в опыте периодически возрастало, что сопровождалось некоторым увеличением содержания Хл *a* в расчете на клетку, F_v/F_m и μ. По-видимому, отмирающие клетки водорослей, разрушаясь и выделяя во внешнюю среду органические вещества, служили источником питательных веществ для наиболее жизнеспособных клеток *P. micans* и способствовали их жизнедеятельности. Вероятно, бактерии, присутствующие в экспериментальных колбах с культурой, улучшают усвоение органических веществ клетками этого вида, что подверждается результатами исследований на других видах динофитовых водорослей (Bronk et al., 2007; Girault et al., 2013).

Помимо описанных выше физиологических механизмов выживания в условиях дефицита минеральных питательных веществ, динофитовые водоросли используют в море и другие механизмы. Среди них – вертикальные миграции, сигналом для усиления которых является дефицит биогенных веществ в воде (Jephson, Carlsson, 2009), фаготрофия, т.е. питание бактериями, а также другими видами водорослей и простейшими (Schnepf, Elbrächter, 1992; Legrand et al., 1998), поглощение растворенных в воде органических соединений фосфора и азота (Richardson, Fogg, 1982).

Данные (Aldridge et al., 2014) и полученные нами позволяют заключить, что для успешного восстановления динофитовых водорослей после биогенного стресса необходимо, чтобы их клетки периодически (не реже, чем через 20 сут) получали доступ к внешнему источнику минеральных форм биогенных веществ. Он может быть обеспечен за счет их восходящего потока в результате усиления ветровой активности и ослабления термического расслоения водной толщи, апвеллингов, либо при усилении активности циклонических круговоротов и иных динамических процессов (Karl, 1999). Если условия среды для динофитовых водорослей выходят за пределы толерантной зоны, единственный долгосрочный механизм их выживания – образование цист или энцистмент. Они годами могут сохранять свою жизнеспособность, а при благоприятных условиях давать вегетативные клетки (Chen et al., 2015).

Выводы. Исследован физиологический механизм выживания культур трех массовых видов динофитовых водорослей Черного моря *P. cordatum*, *P. micans* и *G. fissum* в условиях биогенного лимитирования. Он основан на процессах снижения скорости роста водорослей, эффективности работы фотосинтетического аппарата и относительного содержания Хл *a* в клетках до уровней, при которых возможно полное восстановление физиологических функций в оптимальных условиях. В обедненной по биогенным веществам черноморской воде в культурах *Prorocentrum cordatum* и *Gyrodinium fissum*, у которых внутриклеточный пул биогенных веществ был насыщен, выявлено постепенное замедление роста, понижение удельного содержания Хл *a* в расчете на клетку, а также снижение у *G. fissum* F_v/F_m. Внутриклеточный резерв питательных веществ позволил этим видам водорослей осуществить 2.3–3.3 клеточных деления. После его исчерпания у *G. fissum* и *P. micans* прирост клеток прекращался, а

удельное содержание Хл *a* продолжало снижаться. При этом F_v/F_m у *Gyrodinium fissum* снизилась к концу эксперимента до 0.20, тогда как у *Prorocentrum micans* была почти в 1.5 раза выше. На примере культуры *P. micans* показано, что длительное пребывание динофитовых водорослей в условиях наиболее жесткого биогенного лимитирования приводит к повышению гетерогенности функционального состояния клеток и их частичному отмиранию. Выживание наиболее жизнеспособных клеток в условиях биогенного стресса обеспечивается, вероятно, поступлением органических вещества во внешнюю среду из отмирающих клеток. Для полного восстановления функциональной активности динофитовых водорослей необходим внешний источник минеральных форм питательных веществ, который должен появляться не реже одного раза в 20 сут.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках проекта Российского фонда фундаментальных исследований № 20-45-920002 “Стратегии адаптации фитопланктона и его потребление микрозоопланктоном под влиянием климатических изменений и антропогенной нагрузки на прибрежные экосистемы Черного моря (район Севастополя)”, номер гос. регистрации АААА-А20-120012990036-9, а также по теме государственного задания Федерального исследовательского центра Института биологии южных морей “Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом”, номер гос. регистрации АААА-А18-18021490093-4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Брянцева Ю.В., Лях А.М., Сергеева А.В. 2005. Расчет объемов и площадей поверхности одноклеточных водорослей Черного моря. Севастополь: Изд-во ин-та биологии южных морей.

Литвинюк Д.А. 2015. Морской зоопланктон и методические проблемы его изучения: Дис. ... канд. биол. наук. Москва. 147 с.

Мансурова И.М. 2013. Влияние света на удельную скорость роста динофитовых водорослей Черного моря // Морской экол. журн. Т. 12. № 4. С. 73. https://doi.org/10.33624/2311-0147-2019-1(19)-46-56

Парсонс Т.Р., Такахаши М., Харгрей В. 1982. Биологическая океанография. Москва: Легк. и пищ. промсть. (Parsons T.R., Takahashi M., Hargrave B. 1977. Biological oceanographic processes. Oxford: Pergamon Press).

Погосян С.И., Гальчук С.В., Казимирко Ю.В. и др. 2009. Применение флуориметра “МЕГА-25” для определения количества фитопланктона и оценки состояния его фотосинтетического аппарата // Вода: химия и экология. № 6(12). С. 34.

Стельмах Л.В., Мансурова И.М., Акимов А.И. 2014. Культуры динофитовых водорослей Черного моря: экспериментальные исследования и практическое значение // Экосистемы, их оптимизация и охрана. № 11. С. 260. https://doi.org/10.33624/2311-0147-2019-1(19)-46-56

Akimov A.I., Solomonova E.S. 2019.Characteristics of growth and fluorescence of certain types of algae during acclimation to different temperatures under culture conditions // Oceanology. V. 59. Iss. 3. P. 316. https://doi.org/10.1134/S0001437019030019

Aldridge D., Purdie D.A., Zubkov M.V. 2014. Growth and survival of *Neoceratium hexacanthum* and *Neoceratium candelabrum* under simulated nutrient-depleted conditions // J. Plankton Res. V. 36. Iss. 2. P. 439. https://doi.org/10.1093/plankt/fbt098

Anderson C.R., Siegel D.A., Brzezinski M.A., Guillocheau N. 2008. Controls on temporal patterns in phytoplankton community structure in the Santa Barbara Channel, California // J. Geophys. Res.: Oceans. V. 113. Iss. C04038. https://doi.org/10.1029/2007JC004321

Baek S.H., Shimode S., Han M.-S., Kikuchi T. 2008.Growth of dinoflagellates *Ceratium furca* and *Ceratium fusus* in Sagami Bay, Japan: The role of nutrients // Harmful Algae. V. 7. Iss. 6. P. 729.

https://doi.org/10.1016/j.hal.2008.02.007

Behrenfeld J.M., Worthington K., Sherrell M.R. et al. 2006. Controls on tropical Pacific productivity revealed through nutrient stress diagnostics // Nature. V. 442. Iss. 7106. P. 1025. https://doi.org/10.1038/nature05083

Bronk D.A., See J.H., Bradley P., Killberg L. 2007. DON as a source of bioavailable nitrogen for phytoplankton // Biogeosciences. V. 4. P. 283. https://doi.org/10.5194/bg-4-283-2007

Chen T., Liu Y., Song S. et al. 2015. The effects of major environmental factors and nutrient limitation on growth and encystment of planktonic dinoflagellate *Akashiwo sanguinea* // Harmful Algae. V. 46. P. 62. https://doi.org/10.1016/j.hal.2015.05.006

Girault M., Arakawa H., Hashihama F. 2013. Phosphorus stress of microphytoplankton community in the western subtropical North Pacific // J. Plankton Res. V. 35. Iss. 1. P. 146. https://doi.org/10.1093/plankt/fbs076

Guillard R.R.L., Ryther J.H. 1962. Studies of marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella nana* Hustedt and *Detonula confervacea* Cleve // Can. J. Microbiol. V. 8. P. 229.

Häder D.-P., Gao K. 2015. Interactions of anthropogenic stress factors on marine phytoplankton // Front. Environ. Sci. V. 3. Article 14. P. 1. https://doi.org/10.3389/fenvs.2015.00014

Jephson T., Carlsson P. 2009. Species- and stratification-dependent diel vertical migration behaviour of three dinoflagellate species in a laboratory study // J. Plankton Res. V. 31. Iss. 11. P. 1353. https://doi.org/10.1093/plankt/fbp078

Karl D.M. 1999. A sea of change: biogeochemical variability in the North Pacific Subtropical Gyre // Ecosystems. V. 2. P. 181. https://doi.org/10.1007/s100219900068

Legrand C., Graneli E., Carlsson P. 1998. Induced phagotrophy in the photosynthetic dinoflagellate *Heterocapsa triquetra* // Aquat. Microb. Ecol. V. 15. Iss. 1. P. 65. https://doi.org/10.3354/ame015065

Menden-Deuer S., Lessard E.J. 2000. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton // Limnol., Oceanogr. V. 45. Iss. 3. P. 569. https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.3.0569

Mikaelyan A.S., Kubryakov A.A., Silkin V.A. et al. 2018. Regional climate and patterns of phytoplankton annual succession in the open waters of the Black Sea // Deep-Sea Res., Part I. V. 142. P. 44. https://doi.org/10.1016/j.dsr.2018.08.001

Oguz T., Glibert D. 2007. Abrupt transitions of the top-down controlled Black Sea pelagic ecosystem during 1960–2000: Evidence for regime-shifts under strong fishery exploitation and nutrient enrichment modulated by climate-induced variations // Deep Sea Res., Part I. V. 54. Iss. 2. P. 220. https://doi.org/10.1016/j.dsr.2006.09.010

Pakhomova S., Vinogradova E., Yakushev E. et al. 2014. Interannual variability of the Black Sea proper oxygen and nutrients regime: The role of climatic and anthropogenic forcing // Estuarine, Coastal Shelf Sci. V. 140. P. 134. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.10.006

Palabhanvi B., Kumar V., Muthuraj M., Das D. 2014. Preferential utilization of intracellular nutrients supports microalgal growth under nutrient starvation: Multi-nutrient mechanistic model and experimental validation // Bioresour. Technol. V. 173. P. 245. https://doi.org/10.1016/j.biortech.2014.09.095

Protocols for the Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS) Core Measurements. JGOFS Report Nr. 19, vi+170 pp. Reprint of the IOC Manuals and Guides No. 29, UNESCO 1994. 1996. http://hdl.handle.net/11329/220

Richardson K., Fogg G.E. 1982. The role of dissolved organic material in the nutrition and survival of marine dinoflagellates // Phycologia. V. 21. Iss. 1. P. 17. https://doi.org/10.2216/i0031-8884-21-1-17.1

Schnepf E., Elbrächter M. 1992. Nutritional strategies in dinoflagellates: a review with emphasis on cell biological aspects // Eu. J. Protistology. V. 28. Iss. 1. P. 3. https://doi.org/10.1016/S0932-4739(11)80315-9

Stelmakh L., Gorbunova T. 2019. Effect of phytoplankton adaptation on the distribution of its biomass and chlorophyll *a* concentration in the surface layer of the Black Sea // Oceanol. Hydrobiol. Stud. V. 48. Iss. 4. P. 404. https://doi.org/10.2478/ohs-2019-0035

Thompson P.A., Bonham P.I., Swadling K.M. 2008. Phytoplankton blooms in the Huon Estuary, Tasmania: top-down or bottom-up control? // J. Plankton Res. V. 30. № 7. P. 735. https://doi.org/10.1093/plankt/fbn044

Yang I., Beszteri S., Tillmann U. et al. 2011. Growth-and nutrient-dependent gene expression in the toxigenic marine dinoflagellate *Alexandrium minutum*// Harmful Algae. V. 12. P. 55. https://doi.org/10.1016/j.hal.2011.08.012

Physiological Mechanism of the Dinoflagellates Survival under Biogenic Limitation

L. V. Stelmakh[1, *] and I. M. Mansurova[1]

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

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

The physiological mechanism of long-term survival of dinoflagellates under biogenic limitation was studied using the cultures of three common species from the Black Sea *Prorocentrum cordatum*, *Prorocentrum micans*, and *Gyrodinium fissum* as an example. The transfer of *P. cordatum* and *G. fissum* cells, which have a maximum intracellular pool of nutrients, to sea water depleted in nutrients, caused a decrease in their specific growth rate and chlorophyll *a* content per cell. Due to the intracellular pool of nutrients, *P. cordatum* performed 3.3 cell divisions in 9 days, and *G. fissum* – 2.3 cell divisions in 4 days. After the depletion of the intracellular reserves of nutrients in the culture of *G. fissum* for 16 days, the growth of its cells ceased and the specific content of chlorophyll *a*, as well as the efficiency of the photosystem 2, decreased. In the *P. micans* culture, which was under the conditions of the most severe biogenic limitation, during the entire experiment, which lasted 20 days, against the background of an almost constant number of cells, an alternation of low positive and negative values of the specific growth rate was observed, as well as a low content of chlorophyll *a* per cell. However, the efficiency of photosystem 2 remained at a sufficiently high level (0.27–0.41) and exceeded the control values most of the time. A high degree of heterogeneity of the functional activity of this species cells and the death of some of them under biogenic stress was revealed. The survival of *P. micans* under biogenic stress was probably ensured by the nutrients that entered the water during the death of the least viable part of its cells and served as a source of nutrients for physiologically active cells of microalgae.

Keywords: Black Sea, phytoplankton, dinoflagellates, biogenic limitation

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2021, № 2, с. 208–216

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.554.3:591.132.05:547.56

ВЛИЯНИЕ ФЕНОЛА НА АКТИВНОСТЬ И ТЕМПЕРАТУРНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПЕПТИДАЗ ЛИЧИНОК ХИРОНОМИД ПРИ РАЗЛИЧНЫХ ЗНАЧЕНИЯХ pH

© 2021 г. В. В. Кузьмина[a], *, Е. Ю. Чорная[b], В. А. Шептицкий[b]

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

[b] *Приднестровский государственный университет им. Т.Г. Шевченко, Тирасполь, Молдова*

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

Поступила в редакцию 27.11.2019 г.
После доработки 26.03.2020 г.
Принята к публикации 06.10.2020 г.

Исследовано влияние фенола (0.5 ммоль/л) на активность и температурную зависимость казеин- и гемоглобинлитических пептидаз, функционирующих во всем организме личинок хирономид *Chironomus* sp. в интервале температур 0–70°C при различных значениях pH (3.0, 5.0 и 7.4). Температурный оптимум исследованных пептидаз тканей личинок хирономид соответствует 40°C. В присутствии Ф активность казеинлитических пептидаз увеличивается, наиболее значительно при 20°C и pH 5.0 (в 3.3 раза), активность гемоглобинлитических пептидаз – при pH 3.0 (в 3.5 раза). Эффект при обеих температурах последовательно снижается от pH 3.0 до pH 7.4. В присутствии фенола форма кривых температурной зависимости и величина температурного коэффициента Q_{10} наиболее заметно изменяется в зоне высоких температур. Значения энергии активации пептидаз, гидролизующих казеин и гемоглобин, в зоне низких и высоких температур различны. В присутствии фенола значения энергии активации казеинлитических пептидаз при pH 7.4 увеличиваются, при pH 5.0 – уменьшаются в зоне высоких температур, гемоглобинлитических пептидаз – в большинстве случаев уменьшаются. Обсуждаются механизмы влияния фенола на активность пептидаз и процессы пищеварения рыб-бентофагов, потребляющих личинок хирономид.

Ключевые слова: личинки хирономид, фенол, пептидазы, температурная зависимость, pH

DOI: 10.31857/S0320965221020108

ВВЕДЕНИЕ

Известно, что личинки хирономид, будучи объектами питания различных гидробионтов, играют важную роль в функционировании трофических сетей в водных экосистемах (Гусаков, 2007; Zelli et al., 2008; Рыбы..., 2015). При этом лишь на первой стадии развития они входят в состав зоопланктона, на трех последующих стадиях развития – в состав детрита (Pinder, 1986; Гусаков, 2007; Wardiatno, Krisanti, 2013). При этом наиболее важную роль личинки хирономид играют в питании рыб-бентофагов, многие из которых не имеют желудка (Иванова и др., 1978; Wardiatno, Krisanti, 2013; Рыбы..., 2015). Следовательно, у большей части рыб-бентофагов процессы пищеварения происходят в кишечнике при участии ферментов, синтезируемых поджелудочной железой и энтероцитами, осуществляющими полостное и мембранное пищеварение (Уголев, Кузьмина, 1993).

Вместе с тем в процессах деградации объектов питания значительную роль может играть и механизм индуцированного аутолиза (Уголев, 1985). В реализации индуцированного аутолиза участвуют две группы внутриклеточных ферментов (цитозольные и лизосомальные) различных тканей. Наиболее важны лизосомальные ферменты, способные разрушать почти все биополимеры тканей животных (Высоцкая, Немова, 2008). Оптимум pH большинства лизосомальных ферментов, как правило, лежит в пределах 3.0–6.0, реже – при нейтральных значениях pH (Высоцкая, Немова, 2008). Вскоре после описания индуцированного аутолиза была доказана возможность его участия в пищеварении рыб (Уголев, Кузьмина, 1993; Кузьмина, 2000). Наиболее важную роль механизм индуцированного аутолиза играет в процессах пищеварения, происходящих при низких значениях pH в желудке рыб (Кузьмина, 2000). Роль

Сокращения: Ф – фенол; $E_{акт}$ – энергия активации.

этого механизма в процессах аутодеградации объектов питания у безжелудочных рыб подробно не исследована, однако и у них может осуществляться индуцированный аутолиз при нейтральных и низких значениях pH. Действительно, в результате перетирания жертвы глоточными зубами, а также снижении концентрации кислорода в организме жертвы при ее попадании в верхние отделы кишечника в тканях усиливаются процессы гликолиза, вызывающие закисление интрацеллюлярной среды (Кузьмина, 2018). И первое, и второе создает условия для высвобождения ферментов из лизосом и реализации индуцированного аутолиза в тканях жертвы.

Поскольку большинство видов рыб являются зоофагами (Рыбы..., 2015), в тканях которых преобладают белки, наибольшее внимание уделяется ферментам, гидролизующим белковые компоненты пищи (Кузьмина, 2018). Вместе активность пептидаз (протеиназ) ранее изучали преимущественно у морских представителей типа членистоногих, Arthropoda в частности у десятиногих раков Decapoda (Dendinger, 1987; Glass, Stark, 1994; Boetius, Felbeck, 1995; Diaz-Tenorio et al., 2006; Navarrete del Toro et al., 2006; Sriket et al., 2011). Сведения о температурных характеристиках пептидаз, функционирующих в организме объектов питания молоди всех видов рыб и взрослых бентофагов, обитающих в пресноводных водоемах, фрагментарны (Кузьмина, 1999; Скворцова и др., 2016). Однако в последние десятилетия показано, что различные антропогенные факторы, включая Ф и его производные, оказывают существенное влияние на активность пищеварительных гидролаз рыб (Кузьмина, 2018).

Известно, что Ф, образующийся в процессе метаболизма водных организмов, а также в процессе биохимического разложения и трансформации органических веществ, происходящих в воде и донных отложениях, не представляет угрозу для экосистем (Michałowicz, Duda, 2007; Ali et al., 2011). Однако при попадании в воду отходов промышленного производства, особенно предприятий нефте- и сланцеперерабатывающей, коксо- и целлюлозно-бумажной, деревообрабатывающей, металлургической, а также анилинокрасочной промышленности, Ф и его производные становятся опасными для гидробионтов (Лукьяненко, 1983; Флеров, 1989; Michałowicz, Duda, 2007; Gad, Saad, 2008; Mai et al., 2012; Singh, Chandra, 2019).

Ф вызывает дисфункцию центральной нервной системы (Матей, 1970; Лукьяненко, 1983; Флеров, 1989), в значительной мере из-за блокирования ионных каналов (Michałowicz, Duda, 2007). Кроме того, он вызывает некроз кожи, повреждает жабры, почки, мышцы, глаза и иммунную систему. Также Ф и его производные оказывают негативное влияние на активность пептидаз кишечника у большинства исследованных видов рыб (Тарлева и др., 2018). Сведения о влиянии Ф на активность и характеристики ферментов объектов питания рыб крайне скудны. Наибольший интерес представляют личинки хирономид, играющих в пищевых сетях водных экосистем одновременно роль консумента и жертвы (Гусаков, 2007; Рыбы..., 2015). Известно, что Ф модифицирует активность и температурные характеристики пептидаз личинок хирономид при нейтральных значениях pH (Кузьмина и др., 2017). Однако процессы индуцированного аутолиза проходят при кислых значениях pH (Уголев, 1985; Кузьмина, 2000). Сведения о влиянии Ф на активность и температурные характеристики пептидаз целого организма личинок хирономид при разных значениях pH в доступной литературе отсутствуют.

Цель работы – получить сведения о влиянии Ф на активность и температурные характеристики пептидаз, функционирующих во всем организме личинок хирономид, при различных значениях pH в условиях *in vitro*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объект исследования – личинки хирономид *Chironomus* sp. Средняя масса одной личинки 7.5 ± 0.5 мг. Для определения активности и характеристик пептидаз использован метод смешанных проб (Егорова и др., 1974). В качестве ферментативно активных препаратов использовали гомогенаты предварительно измельченных и тщательно перемешанных десятков личинок. Все операции проводили на холоде. Аликвоты образцов (0.5–1.0 г) гомогенизировали в стеклянном гомогенизаторе с небольшим количеством раствора Рингера для холоднокровных животных (103 мМ NaCl, 1.9 мМ KCl, 0.45 мМ $CaCl_2$, pH 3.0, 5.0 или 7.4) при температуре 2–4°C. Для этого стеклянный гомогенизатор помещали в стакан со льдом. Гомогенат далее разбавляли раствором Рингера до конечного разведения 1 : 99 (масса/объем).

Температурную зависимость определяли в диапазоне температур 0–70°C (шаг – 10°C).

Для оценки влияния Ф (фирма “Вектон”, г. Санкт-Петербург) на активность пептидаз в целом организме личинок хирономид 0.25 мл гомогената и 0.25 мл Ф в начальной концентрации 0.5 ммоль/л (47.1 мг/л) предварительно инкубировали в течение 1 ч при постоянном перемешивании. После прединкубации концентрация Ф была 0.25 ммоль/л или 23.5 мг/л. Затем в пробирки добавляли 0.5 мл 1%-ного субстрата (казеина или гемоглобина, pH 3.0, 5.0 или 7.4), приготовленного в растворе Рингера. В первом случае определяли казеинлитическую активность, во втором – гемоглобинлитическую. Смесь инкуби-

ровали еще 30 мин в специальных термостатируемых камерах при постоянном перемешивании. Все операции проводили при температуре 20°С. Активность пептидаз оценивали по увеличению концентрации тирозина с использованием реагента Фолина-Чиокалтеу (Anson, 1938). Ферментативную активность определяли в пяти биохимических повторностях ($n = 5$). Об уровне активности ферментов судили по увеличению продуктов реакции с учетом фона (количество тирозина в исходном гомогенате) в расчете на 1 г влажной ткани за 1 мин инкубации субстрата и ферментативно активного препарата, мкмоль/(г мин). Интенсивность окраски оценивали с помощью фотоколориметра (КФК-2) при длине волны 670 нм. Кроме того, рассчитывали температурные коэффициенты (Q_{10}), а также значения энергии активации ($E_{акт}$), которые определяли при помощи графического метода Аррениуса и формуле:

$$E_{акт} = 2.3 \times 1.987 T_2 T_1 (\lg V_2 - \lg V_1)/(T_2 - T_1),$$

где 2.3 – модуль перехода десятичного в натуральный логарифм, 1.987 – газовая постоянная, T – температура, °К (°К =°С + 273), V – скорость реакции.

Результаты обработки статистических данных представлены в виде средних значений и их ошибок ($M \pm m$). Значимость различий между показателями оценивали с использованием критерия Стьюдента для малых выборок при $p \le 0.05 - p < 0.001$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Влияние фенола на активность и температурную зависимость пептидаз личинок хирономид по казеину при разных значениях pH. Активность казеинлитических пептидаз всех тканей контрольных особей личинок хирономид при температуре 20°С и pH 7.4 выше, чем при pH 5.0 в 2.2 раза, при 40°С – в 1.4 раза (табл. 1). В присутствии Ф активность казеинлитических пептидаз в указанных условиях увеличивается, наиболее значительно при 20°С и pH 5.0. Изучение активности пептидаз в широком диапазоне температур позволило выявить различия в форме кривых температурной зависимости казеинлитических пептидаз, функционирующих в отсутствие и в присутствии Ф при разных значениях pH (рис. 1).

Сравнение полученных данных указывает на значительное влияние pH на характер температурной зависимости пептидаз, функционирующих в присутствии Ф. Особо следует отметить достоверное ($p \le 0.01$–0.001) увеличение активности казеинлитических пептидаз при pH 5.0 почти во всем диапазоне температур, тогда как при pH 7.4 уровень ферментативной активности заметно повышается только в зоне температур 30–50°С (достоверно при 40 и 50°С, $p \le 0.001$ и $p \le 0.01$ соответственно). В диапазоне жизнедеятельности личинок хирономид (10–30°С), а также в зоне 60–70°С значения активности казеинлитических пептидаз чрезвычайно близки. Относительная активность пептидаз в зоне 0–30°С в присутствии Ф при pH 5.0 выше, при pH 7.4 – ниже, чем в контроле.

Таблица 1. Влияние фенола на активность казеинлитических и гемоглобинлитических пептидаз при различных значениях температуры и pH

Субстрат	pH	Ферментативная активность, мкмоль/(г мин) при	
		20°С	40°С
Казеин	5.0	$\frac{0.37 \pm 0.02}{1.21 \pm 0.17^{**}\,(3.3)}$	$\frac{1.17 \pm 0.06}{2.35 \pm 0.21^{**}\,(2.0)}$
	7.4	$\frac{0.81 \pm 0.14}{0.94 \pm 0.20\,(1.2)}$	$\frac{1.65 \pm 0.13}{3.72 \pm 0.21^{**}\,(2.3)}$
Гемоглобин	3.0	$\frac{0.64 \pm 0.09}{2.27 \pm 0.35^{**}\,(3.5)}$	$\frac{1.22 \pm 0.17}{2.82 \pm 0.49\,(2.3)}$
	5.0	$\frac{1.03 \pm 0.35}{2.08 \pm 0.22\,(2.0)}$	$\frac{1.42 \pm 0.24}{2.78 \pm 0.11^{*}\,(2.0)}$
	7.4	$\frac{0.74 \pm 0.19}{1.37 \pm 0.08^{*}\,(1.9)}$	$\frac{3.10 \pm 0.53}{4.08 \pm 0.22\,(1.3)}$

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3 над чертой – в отсутствие фенола, под чертой – в присутствии фенола, в скобках – степень увеличения ферментативной активности (раз).
* $p \le 0.05$ достоверные различия между опытом и контролем.
** $p < 0.001$.

Влияние фенола на активность и температурную зависимость пептидаз личинок хирономид по гемоглобину при разных значениях pH. Максимальная активность гемоглобинлитических пептидаз всех тканей контрольных особей личинок хирономид при температуре 20°С отмечена при pH 5.0, при температуре 40°С – при pH 7.4 (табл. 1). В присутствии Ф активность гемоглобинлитических пептидаз достоверно ($p \le 0.05$–$p \le 0.001$) повышается. При этом эффект при обеих температурах последовательно снижается от pH 3.0 до pH 7.4. Исследование активности гемоглобинлитических пептидаз в широком диапазоне температур в отсутствие и в присутствии Ф также выявило различия в форме кривых температурной зависимости (рис. 2). Относительная активность гемоглобинлитических пептидаз, как правило, недостоверно увеличивается, особенно при pH 5.0.

Влияние фенола на температурные коэффициенты (Q_{10}) активности пептидаз личинок хирономид. Данные о температурных коэффициентах активности пептидаз личинок хирономид в широком диапазоне температур свидетельствуют, что в большинстве случаев они <2.0, а в зоне постмаксимальных температур <1.0 (табл. 2). В диапазоне жизнедеятельности личинок хирономид в присутствии Ф значения Q_{10} активности казеинлити-

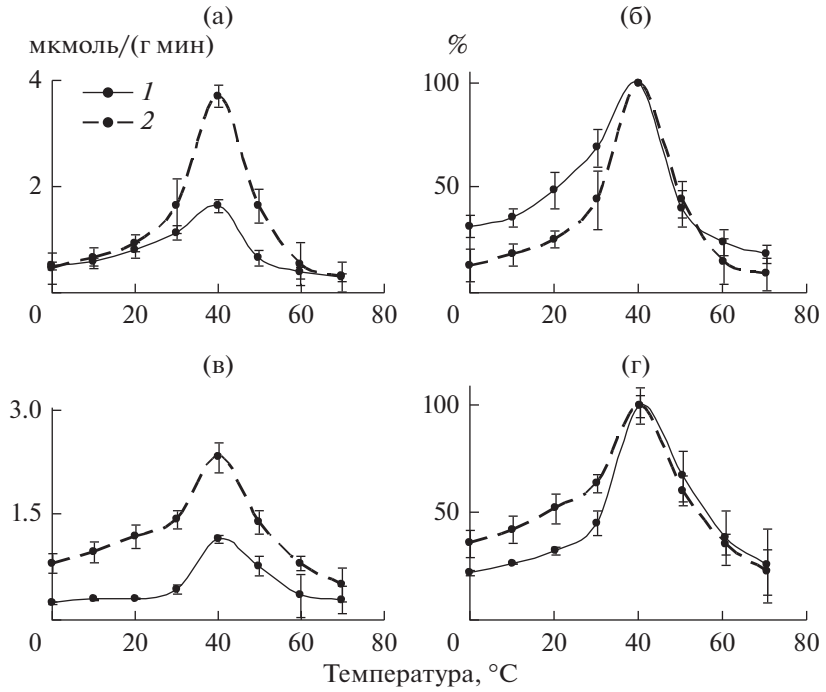

Рис. 1. Влияние фенола на температурную зависимость казеинлитических пептидаз у личинок хирономид при pH 7.4 (а, б) и pH 5.0 (в, г): а, в – активность ферментов, мкмоль/(г мин), б, г – относительная активность ферментов, % максимальной активности. *1* – отсутствие фенола (контроль), *2* – наличие фенола (опыт).

ческих пептидаз при pH 5.0 и гемоглобинлитических пептидаз при pH 3.0 снижаются, при более высоких значениях pH изменяются разнонаправленно.

Влияние фенола на энергию активации пептидаз личинок хирономид. Данные, касающиеся $E_{акт}$ пептидаз, функционирующих в тканях личинок хирономид в интервале температур их жизнедеятельности (0–30°C), указывают на зависимость величины показателя от используемого субстрата, pH и наличия Ф (табл. 3). Прежде всего, важно отметить наличие изгиба на графике Аррениуса во всех вариантах эксперимента при 20°C. В контроле значения $E_{акт}$ пептидаз, гидролизующих ка-

Таблица 2. Влияние фенола на значения Q_{10} пептидаз, функционирующих в целом организме личинок хирономид в исследованном диапазоне температур

Субстрат	Q_{10}						
	0–10°C	10–20°C	20–30°C	30–40°C	40–50°C	50–60°C	60–70°C
				pH 3.0			
Гемоглобин	1.1 / 1.1	1.2 / 1.4	1.6 / 1.4	2.1 / 1.6	0.4 / 0.6	0.5 / 0.6	0.7 / 0.8
				pH 5.0			
Казеин	1.2 / 1.2	1.2 / 1.2	1.4 / 1.2	2.2 / 1.6	0.6 / 0.6	0.4 / 0.6	0.8 / 0.6
Гемоглобин	2.0 / 1.6	1.6 / 1.7	1.5 / 1.5	1.4 / 1.2	0.6 / 0.8	0.4 / 0.6	0.2 / 0.3
				pH 7.4			
Казеин	1.1 / 1.4	1.4 / 1.4	1.4 / 1.8	1.4 / 2.3	0.4 / 0.4	0.6 / 0.3	0.7 / 0.6
Гемоглобин	1.7 / 1.3	1.4 / 1.5	1.9 / 1.5	2.2 / 2.0	0.4 / 0.6	0.4 / 0.4	0.4 / 0.2

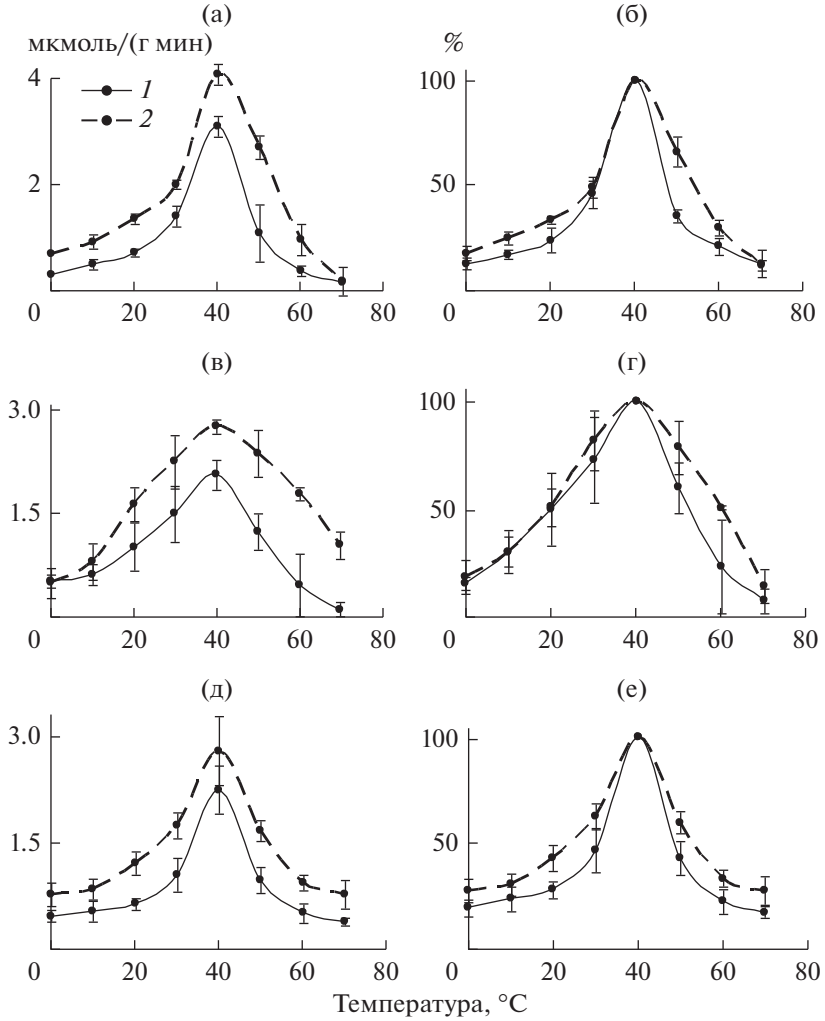

Рис. 2. Влияние фенола на температурную зависимость гемоглобинлитических пептидаз у личинок хирономид при pH 7.4 (а, б), pH 5.0 (в, г) и pH 3.0 (д, е): а, в, д – активность ферментов, б, г, е – относительная активность ферментов. Остальные обозначения, как на рис. 1.

зеин, в диапазоне 0–20°C при pH 5.0 и pH 7.4 в 3.4 и 1.9 раза ниже, чем в зоне более высоких температур, особенно в первом случае. Следовательно, эффективность процесса гидролиза белков казеинлитическими пептидазами в зоне низких температур выше, чем в зоне высоких. В присутствии Ф значения $E_{акт}$ в этих зонах различаются: в низкотемпературной зоне при pH 5.0 не изменяются, в высокотемпературной зоне уменьшаются в 1.7 раза, при pH 7.4 значения $E_{акт}$ в обеих температурных зонах увеличиваются в 1.6 и 1.9 раза соответственно.

Значения $E_{акт}$ пептидаз, гидролизующих гемоглобин, при pH 3.0 в диапазоне 0–20°C в 4.5 раза ниже, чем в зоне более высоких температур, при pH 7.4 – в 1.9 раза. При pH 5.0, напротив, значения $E_{акт}$ в диапазоне 0–20°C выше, чем в зоне более высоких температур. В присутствии Ф значения $E_{акт}$ в указанных диапазонах температур в большинстве случаев уменьшаются в 1.2 или 1.3 раза. Лишь при pH 3.0 наблюдается увеличение показателя в первом случае и снижение во втором – в 1.5 раза.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Прежде всего, следует отметить, что у позвоночных при pH 7.4 в гомогенатах слизистой оболочки кишечника преобладает активность эндопептидаз (трипсина, химотрипсина и эластазы), а также экзопептидаз (карбоксипептидаз, аминопептидаз и различных дипептидаз). При pH 3.0 и 5.0 доминирует активность различных катепсинов (Кузьмина, 2018). Активность пищеварительных пептидаз наиболее детально изучена у морских членистоногих. В частности, активность трипсиноподобных и химотрипсиноподобных ферментов выявлена у целого ряда десятиногих

Таблица 3. Влияние фенола на значения энергии активации пептидаз, функционирующих у личинок хирономид в диапазоне температур их жизнедеятельности

Субстрат	Энергия активации, ккал/моль	
	до точки перегиба	после точки перегиба
pH 3.0		
Гемоглобин	2.4 3.5	11.5 7.8
pH 5.0		
Казеин	3.1 3.1	10.5 6.1
Гемоглобин	9.5 8.2	6.3 4.8
pH 7.4		
Казеин	3.5 5.5	6.5 12.6
Гемоглобин	6.8 5.1	13.2 10.1

Примечание. Точка перегиба 20°C (наличие изгиба на графике Аррениуса во всех вариантах эксперимента при 20°C).

раков (Dendinger, 1987; Kim et al., 1994; Van Wormhoudt et al., 1995; Navarrete del Toro et al., 2006). Имеются сведения о наличии у ракообразных лейцинаминопептидазы и карбоксипептидаз A и B (Dendinger, 1987; Boetius, Felbeck, 1995; Glass, Stark, 1994). Следует отметить, что у гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* De Man, 1879 при pH 7.0 в мышечном экстракте обнаружена активность кальпаинов и катепсина L, тогда как в экстракте гепатопанкреаса – главным образом, трипсина и химотрипсина (Sriket et al., 2011). В тканях пресноводной креветки *M. nipponese* De Haan, 1849 выявлена кДНК, кодирующая катепсин L (Zhao et al., 2013), катепсин B (Stephens et al., 2012; Li et al., 2013) и катепсин C (Qiu et al., 2008). Эти данные позволяют предположить, что личинки хирономид также обладают широким спектром пептидаз. При этом высокая активность гемоглобинлитических пептидаз, а также доминирование в организме личинок хирономид фракции растворимых белков, соответствующей фракции гемоглобина (Кузьмина, 2018), свидетельствуют об их важной роли в процессах индуцированного аутолиза.

Данные, касающиеся активности казеин- и гемоглобинлитических пептидаз, функционирующих в тканях личинок хирономид, а также величины оптимума температуры при нейтральных значениях pH близки полученным ранее (Скворцова и др., 2016). Диапазон значений температурного оптимума различных пептидаз у ракообразных достаточно широк. Максимальные значения (70°C) характерны для казеинлитической пептидазы гепатопанкреаса креветки *Fenneropenaeus chinensis* (Osbeck, 1765) (Oh et al., 2000) и трипсина у рака *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) (Kim et al., 1994), минимальные (50°C) – у личинок хаоборуса *Chaoborus* sp. (Кузьмина, 1999). Значения температурного оптимума химотрипсина ниже, чем трипсина. Максимальные значения (50–55°C) отмечены у камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) (Мухин, Новиков, 1999) и крабов-плавунцов *Callinectes bellicosus* (Stimpson, 1859) и *C. arcuatus* Ordway, 1863 (Diaz-Tenorio et al., 2006), минимальные (40°C) – у антарктической креветки *Chorismus antarcticus* (Pfeffer, 1887) (Dittrich, 1990). По-видимому, относительно низкий уровень (40°C) температурного оптимума пептидаз в тканях личинок хирономид в наших опытах в значительной мере обусловлен их обитанием в бореальной зоне.

Также важно отметить, что активность пептидаз у личинок хирономид при использовании обоих субстратов в присутствии Ф увеличивается и при 20°C, и при 40°C. При 20°C наибольшее увеличение активности казеинлитических пептидаз отмечено при pH 5.0, гемоглобинлитических – при pH 3.0 (зоне действия катепсинов). Действительно, из гепатопанкреаса креветки *Penaeus vannamei* Boone, 1931 (*Litopenaeus vannamei*) изолирован L-подобный катепсин с оптимумом pH 5.1 (Le Boulay et al., 1996). У обыкновенного омара *Homarus gammarus* L. один пик выявлен при pH 5.8–6.0, другой – при pH 2.5–3.0 (Navarrete del Toro et al., 2006). Известно, что в зоне pH 2.5–4.0 функционируют катепсины D, E и A, в зоне 5.0–6.0 – катепсины B и L, в зоне 7.0–8.0 – катепсин C (по: Кузьмина, 2018).

Зарегистрирован различный характер изменения формы кривых температурной зависимости пептидаз личинок хирономид при разных значениях pH в присутствии Ф. Казеинлитическая активность пептидаз личинок хирономид под влиянием Ф при pH 7.4 значительно увеличивается лишь при оптимальной температуре и в меньшей степени при 30 и 50°C. При pH 5.0 активность пептидаз под влиянием Ф увеличивается фактически во всем диапазоне исследованных температур. Однако относительная активность пептидаз при нейтральных значениях pH под влиянием Ф снижается, особенно в зоне температур жизнедеятельности личинок хирономид. При pH 5.0, напротив, в указанной зоне относительная активность пептидаз в опыте повышается по сравнению с контролем. Активность гемоглобинлитических пептидаз под влиянием Ф увеличивается при всех значениях pH: при pH 3.0 – в диапазоне 0–60°C, при pH 5.0 – 10–70°C (особенно в зоне постмаксимальных температур), при pH 7.4 – 0–70°C. Относительная активность пептидаз под влиянием Ф при всех значениях pH увеличивается в меньшей

степени по сравнению с таковой казеинлитических пептидаз, особенно при pH 5.0. Важно отметить, что значительные различия между опытом и контролем при разных значениях pH отмечены в различных температурных зонах. Разный характер влияния Ф на казеинлитические катепсины и эндопептидазы, подобные трипсину, может свидетельствовать о значительном различии их структур, в то время как отсутствие существенных различий в эффектах Ф на гемоглобинлитические пептидазы позволяет предположить их сходство.

Изучение динамики значений Q_{10} подтвердило их резкое уменьшение в зоне постмаксимальных температур в результате денатурации белковых глобул ферментов. Однако устойчивое и ярко выраженное влияние Ф на этот показатель не обнаружено. Значительно интереснее оказались результаты изучения влияния Ф на $E_{акт}$ пептидаз, гидролизующих казеин и гемоглобин в тканях личинок хирономид. Зарегистрирован излом на графике Аррениуса при 20°C, что согласуется с ранее полученными результатами (Кузьмина, 1999). При этом в большинстве случаев в зоне более низких температур значения $E_{акт}$ ниже, чем в зоне более высоких температур. Данные, полученные при нейтральных значениях pH в этой зоне несколько ниже величин показателя трипсиноподобных протеиназ у краба-отшельника *Clibanarius striolatus* и у коричневого краба *Cancer pagurus* L. – 7.64 и 5.92 ккал/моль соответственно (Dittrich, 1992). Следовательно, эффективность процесса гидролиза белков казеинлитическими пептидазами личинок хирономид выше, чем у ракообразных. Важно, что под влиянием Ф значения $E_{акт}$ казеинлитических пептидаз при pH 5.0 не изменяются или значительно уменьшаются, при pH 7.4 – увеличиваются. Вместе с тем, для процессов индуцированного аутолиза большее значение имеет уменьшение под влиянием Ф величин $E_{акт}$ гемоглобнлитических пептидаз, поскольку их активность у личинок хирономид выше, а зона действия pH шире по сравнению с казеинлитическими пептидазами.

Эффекты Ф можно объяснить с позиций аллостерической регуляции активности ферментов. Аллостерическое регулирование наблюдается, когда регулятор (модификатор), не будучи стерическим аналогом субстрата данного фермента, может связываться с ним в центре, пространственно не совпадающем с активным центром, что вызывает изменение конфигурации и, как следствие, активности фермента (Jacob, Monod, 1961; Monod et al., 1965). Эпителий кишечника личинок хирономид покрыт микроворсинками (Kaufman et al., 1986), при этом важно отметить, что некоторые мембранные ферменты являются амфипатическими: гидрофильная часть молекулы выполняет каталитические функции, гидрофобная – якорные (Louvard et al., 1975). Кроме того, предполагается, что гидрофобная часть может участвовать в поддержании оптимальной конформации фермента и регуляции свойств гидрофильной части фермента (Уголев, Кузьмина, 1993). По-видимому, Ф влияет на регуляторные сайты не только пептидаз пищеварительного тракта, но и пептидаз других органов и тканей хирономид.

Выводы. Влияние Ф на активность пептидаз, функционирующих в тканях личинок хирономид *Chironomus* sp., в значительной степени зависит от структуры субстрата, температуры и pH. Температурный оптимум исследованных пептидаз тканей личинок хирономид соответствует 40°C. В присутствии Ф активность казеинлитических пептидаз увеличивается, наиболее значительно при 20°C и pH 5.0 (в 3.3 раза), активность гемоглобинлитических пептидаз – при pH 3.0 (в 3.5 раз). Эффект при обеих температурах последовательно снижается от pH 3.0 до pH 7.4. Форма кривых температурной зависимости и величина температурного коэффициента Q_{10} в присутствии Ф наиболее заметно изменяется в зоне высоких температур. Значения $E_{акт}$ пептидаз, гидролизующих казеин и гемоглобин, в зоне низких и высоких температур различны. В присутствии Ф значения $E_{акт}$ казеинлитических пептидаз при pH 7.4 увеличиваются, при pH 5.0 – уменьшаются в зоне высоких температур, гемоглобинлитических пептидаз – в большинстве случаев уменьшаются. Полученные данные свидетельствуют о значительном влиянии Ф не только на активность, но и на pH-зависимые температурные характеристики пептидаз, функционирующих в организме личинок хирономид.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность Е.А. Куливацкой (Институт биологии внутренних вод РАН) за техническую помощь в работе.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № АААА-А18-118012690102-9).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Высоцкая Р.У., Немова Н.Н. 2008. Лизосомы и лизосомальные ферменты рыб. Москва: Наука.

Гусаков В.А. 2007. Мейобентос Рыбинского водохранилища. Москва: Товарищество научных изданий КМК.

Егорова В.В., Иезуитова Н.Н., Тимофеева Н.М. и др. 1974. Некоторые температурные характеристики и температурные адаптации ферментов, обеспечивающих мембранное пищеварение у пойкило-

термных и гомойотермных животных // Журн. эвол. биохим. физиол. Т. 10. № 3. С. 223.

Иванова М.Н., Половкова С.Н., Кияшко В.И., Баканов А.И. 1978. Питание и пищевые взаимоотношения рыб в водохранилищах Волжского каскада // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Ленинград: Наука. С. 55.

Кузьмина В.В. 1999. Влияние температуры на пищеварительные гидролазы беспозвоночных животных // Ж. эволюц. биохим. физиол. Т. 35. № 1. С. 15.

Кузьмина В.В. 2000. Вклад индуцированного аутолиза в процессы пищеварения вторичных консументов на примере гидробионтов // Докл. РАН. Т. 373. № 1. С. 132.

Кузьмина В.В. 2018. Процессы пищеварения у рыб. Новые факты и гипотезы Ярославль: Филигрань.

Кузьмина В.В., Чорная Е.Ю., Куливацкая Е.А., Шептицкий В.А. 2017. Влияние фенола на температурные характеристики пептидаз личинок хирономид – потенциальных объектов питания рыб-бентофагов // Пробл. биол. продукт. жив. № 4. С. 48.

Лукьяненко В.И. 1983. Общая ихтиотоксикология. Москва: Легк. и пищ. пром-сть.

Матей В.Е. 1970. Влияние субтоксических концентраций фенола на условнорефлекторную деятельность гуппи // Гидробиол. ж. Т. 6. № 3. С. 100.

Мухин В.А., Новиков В.Ю. 1999. Выделение, очистка и характеристика комплекса протеиназ из гепатопанкреаса камчатского краба *Paralithodes camtschatica* // Тез. докл. XX науч.-техн. конф. профес.-препод. состава МГТУ. Мурманск: Мурманск. гос. техн. ун-т. С. 354.

Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. 2015. Ярославль: Филигрань.

Скворцова Е.Г., Егорова А.А., Кузьмина В.В. 2016. Влияние температуры и кислотности среды на активность пептидаз у личинок хирономид – потенциальных объектов питания рыб-бентофагов // Пробл. биол. продукт. жив. № 4. С. 46.

Тарлева А.Ф., Шептицкий В.А., Кузьмина В.В. 2018. Реакция различных систем организма рыб на фенол и его производные (обзор) // Пробл. биол. продукт. жив. № 4. С. 27.

Уголев А.М. 1985. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Ленинград: Наука.

Уголев А.М., Кузьмина В.В. 1993. Пищеварительные процессы и адаптации у рыб. Санкт-Петербург: Гидрометеоиздат.

Флеров Б.А. 1989. Эколого-физиологические аспекты токсикологии пресноводных животных. Санкт-Петербург: Наука.

Ali S.M., Sabac S.Z., Fayez M. et al. 2011. The influence of agro-industrial effluents on River Nile pollution // J. Adv. Res. V. 2. P. 850.

Anson M. 1938. The estimation of pepsin, trypsin, papain and cathepsin with hemoglobin // J. Gen. Physiol. V. 22. P. 79.

Boetius A., Felbeck H. 1995. Digestive enzymes in marine invertebrates from hydrothermal vents and other reducing environments // Mar. Biol. Berlin; Heidelberg. V. 122. № 1. P. 105.

Dendinger J.E. 1987. Digestive proteases in the midgut gland of the Atlantic blue crab, *Callinectes* sapidus // Comp. Biochem. Physiol. V. 88B. № 2. P. 503. https://doi.org/10.1016/0305-0491(87)90334-8

Diaz-Tenorio L.M., Garcia-Carreño F.L., Ángeles Navarrete del Toro M. 2006. Characterization and comparison of digestive proteinases of the Cortez swimming crab, *Callinectes bellicosus*, and the arched swimming crab, *Callinectes arcuatus* // Invertebrate Biol. V. 125. № 2. P. 125.

Dittrich B. 1990. Temperature dependence of the activities of trypsin-like proteases in decapod crustaceans from different habitats // Naturwissenschaften. Bd 77. S. 491. https://doi.org/10.25687/1996-6733.prodanimbiol.2018.3.27-44

Dittrich B. 1992. Comparative studies on the thermal properties of a trypsin-like protease in two hermit crabs // Helgoländer Meeresuntersuchunger: Helgoländer Meeresunters. V. 46. P. 45.

Gad N.S., Saad A.S. 2008. Effect of environmental pollutionby phenol on some physiological parameters of *Oreochromis niloticus* // Global Veterin. V. 2. P. 312.

Glass H.J., Stark J.R. 1994. Protein digestion in the European lobster, *Homarus gammarus* (L.) // Compar. Biochem. Physiol. V. 108B. № 2. P. 225.

Jacob F., Monod J. 1961. On the regulation of gene activity // Cold spring Harbor Symp. Quant. Biol. V. 26. P. 193.

Kaufman M.G., Pankratz H.S., Klug M.J. 1986. Bacteria Associated with the Ectoperitrophic Space in the Midgut of the Larva of the Midge *Xylotopus par* (Diptera: Chironomidae) // Appl. Environ. Microbiol. V. 51. № 3. P. 657.

Kim H.R., Meyers S.P., Pyeun J.H., Godber J.S. 1994. Enzymatic properties of anionic trypsins from the hepatopancreas of crayfish, *Procambarus clarkia* // Comp. Biochem. Physiol. V. 107B. P. 197.

Le Boulay C., Van Wormhoudt A., Sellos D. 1996. Cloning and expression of cathepsin L-like proteinases in the hepatopancreas of the shrimp *Penaeus vannamei* during the intermolt cycle // J. Comp. Physiol. V. 166. B. № 5. P. 310. https://doi.org/10.1007/BF02439917

Li X., Mengeng X., Kong J. et al. 2013. Molecular cloning and characterisation of a cathepsin B gene from Chinese shrimp *Fenneropenaeus chinensis* // Fish Shellfish Immunol. V. 35. № 5. P. 1604.

Louvard D., Maroux S., Vannier C., Desnuelle P. 1975. Topological studies on the hydrolases bound to the intestinal brush membrane. 1. Solubilization by papain and triton x-100 // Biochim. Biophys. Acta. V. 375. № 1. P. 236.

Mai I.D. 2012. Experimental exposure of African catfish *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) to phenol: Clinical evaluation, tissue alterations and residue assessment // J. Adv. Res. V. 3. P. 177.

Michałowicz J., Duda W. 2007. Phenols – Sources and Toxicity // Polish J. Environ. Stud. V. 16. № 3. P. 347.

Monod J., Wyman J., Changeux J.-P. 1965. On the nature of allosteric transitions: A plausible model // J. Mol. Biol. V. 12. № 1. P. 88.

Navarrete del Toro M.A., García-Carreño F.L., Díaz L.M. et al. 2006. Aspartic proteinases in the digestive tract of marine decapod crustaceans // J. Exp. Zool. V. 305A. P. 645. https://doi.org/10.1002/jez.a.318

Oh E.-S., Kim D.-S., Kim J.H., Kim H.-R. 2000. Enzymatic properties of a protease from the hepatopancreas of

shrimp, *Penaeus oriantalis* // J. Food Biochem. V. 24. P. 251.

Pinder L.C.V. 1986. Biology of freshwater Chironomidae // Ann. Rev. Entomol. V. 31. P. 1.

Qiu L., Jians S., Huang J. et al. 2008. Molecular cloning and mRNA expression of cathepsin C gene in black tiger shrimp (*Penaeus monodon*) // Comp. Biochem. Physiol. V. 150A. № 3. P. 320.

Singh A.K., Chandra R. 2019. Pollutants released from the pulp paper industry. Aquatic toxicity and their health hazards // Aquat. Toxicol. V. 211. P. 202.

Sriket C., Benjakul S., Vissessangual W. 2010. Characterisation of proteolytic enzymes from muscle and hepatopancreas of fresh water prawn (*Macrobrachium rosenbergii*) // J. Sci. Food Agric. V. 91. № 1. P. 52.

Stephens A.I., Rojo L., Araujo-Bernal S. et al. 2012. Cathepsin B from the white shrimp *Litopenaeus vannamei*: cDNA sequence analysis, tissue-specific expression and biological activity // Comp. Biochem. Physiol. V. 161B. № 1. P. 32.

Van Wormhoudt A., Sellos D., Donval A. et al. 1995. Chymotrypsin gene expression during the intermolt cycle in the shrimp *Penaeus vannamei* (Crustacea; Decapoda) // Experientia. V. 51. № 2. P. 159. https://doi.org/10.1007/bf01929362

Wardiatno Y., Krisanti M. The Vertical Dynamics of Larval Chironomids on Artificial Substrates in Lake Lido (Bogor, Indonesia) // Tropic. Life Sci. Res. 2013. V. 24. № 2. P. 13.

Zhao W., Chen L., Zhang F. et al. 2013. Molecular characterization of cathepsin L cDNA and its expression during oogenesis and embryogenesis in the oriental river prawn *Macrobrachium nipponese* (Palaemonidae) // Gen. Mol. Res. V. 12. № 4. P. 5215.

Zilli F.L., Montalto L., Paggi A., Merchese C. 2008. Biometry and life cycle of *Chironomus calligraphus* Goeldi 1905 (Diptera, Chironomidae) in laboratory conditions // Associacion Interciencia. V. 33. № 10. P. 767.

The Effect of Phenol on the Activity and Temperature Characteristics of Peptidases in Chironomid Larvae at Different pH Values

V. V. Kuz'mina[1, *], E. Yu. Chornaya[2], and V. A. Sheptitskiy[2]

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

[2]Shevchenko State University, PO Box 3300, Tiraspol, Moldova

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

The effect of phenol (Ph, 0.25 mmol/L) on the activity and temperature dependence of casein- and hemoglobinlytic peptidases functioning in the whole organism of chironomid larvae *Chironomus* sp. within the temperature range of 0–70ºC at different pH values (3.0, 5.0 and 7.4) was investigated. The temperature optimum of the studied peptidases of chironomid larvae corresponds to 40°C. Under the influence of phenol, the activity of caseinlytic peptidases increases, more significantly at 20°C and pH 5.0 (3.3 times), that of hemoglobinlytic peptidases – at pH 3.0 (3.5 times). The effect successively decreases from pH 3.0 up to pH 7.4. under both temperatures. In the presence of phenol, the shape of the curves of the temperature dependence and the Q_{10} values transform most significantly in the zone of high temperatures. The values of activation energy (E_{act}) of the process of hydrolysis of casein and hemoglobinlytic peptidases in the zone of low and high temperatures are different. In the presence of phenol, E_{act} values of the process of hydrolysis of casein caseinlytic peptidases at pH 7.4 are increased, at pH 5.0 they decreased in the zone of high temperatures. E_{act} values of the process of hydrolysis of hemoglobinlytic peptidases are decreased in most cases. The mechanisms of the influence of phenol on peptidase activity and digestive processes in fish-benthophagous eating of chironomid larvae are discussed.

Keywords: chironomide larvae, phenol, peptidases, temperature dependence, pH