СОДЕРЖАНИЕ

Номер 2, 2020

Биология, морфология и систематика гидробионтов

Секция *Typha* рода *Typha* L. (Typhaceae): структура, таксономический состав и эволюция
А. Н. Краснова, А. Н. Ефремов 107

Род *Reimeria* Kociolek & Stoermer (Bacillariophyceae) в водных экосистемах Вьетнама (Юго-Восточная Азия)
А. М. Глущенко, Дж. П. Коциолек, И. В. Кузнецова, М. С. Куликовский 114

Раковинные амебы (Amoebozoa, Rhizaria) охраняемой территории "Болото Малый Преславец", Северо-Восточная Болгария
Р. Давидова 115

Строение клетки хищного жгутиконосца *Metromonas grandis* (Cercozoa)
А. А. Мыльников, К. И. Прокина, А. П. Мыльников 116

Зоопланктон, зообентос, зооперифитон

Влияние медленных магнитных флуктуаций и светового режима на морфо-биологические показатели *Daphnia magna* Straus
В. В. Крылов, Г. А. Папченкова, А. А. Батракова, О. М. Желтова, Е. А. Осипова 124

Копепода *Eurytemora caspica* (Crustacea, Calanoida) в водохранилищах рек Волги и Камы
Н. М. Сухих, В. И. Лазарева, В. Р. Алексеев 129

Качественный состав и количественные характеристики зоопланктона прибрежья оз. Тана (Эфиопия) в конце сухого сезона
А. В. Крылов, В. Зелалем, А. А. Прокин 137

Ихтиология

Миграции молоди рыб в зарегулированных реках. Эффекты экологических фильтров (обзор)
Д. С. Павлов, В. Н. Михеев, В. В. Костин 145

Избираемая температура и температурная устойчивость озерного гольяна *Rhynchocypris percnurus*
А. К. Смирнов, В. К. Голованов, И. Л. Голованова, О. Н. Артаев 156

Паразитология гидробионтов

Морфология и встречаемость метацеркарий трематод (Clinostomidae) у рыб оз. Тана (Эфиопия)
А. Е. Жохов, Д. А. Морозова 162

Экологическая физиология и биохимия гидробионтов

Влияние Раундапа на активность гликозидаз в кишечнике типичных и факультативных ихтиофагов в зависимости от температуры и pH
А. И. Аминов, И. Л. Голованова 174

Влияние заражения и инъекций субстанций различной природы
на лизоцим карповых рыб (Cyprinidae) (обзор)
М. Ф. Субботкин, Т. А. Субботкина 180

Влияние холинолитиков на скорость пищевой реакции карпа *Cyprinus carpio* L.
Е. С. Смирнова, В. В. Кузьмина 192

Краткие сообщения

Расширение ареала каспийского вселенца пиявки *Archaeobdella esmonti*
(Annelida: Clitellata: Hirudinida) в бассейне Верхней Волги
С. Н. Перова 198

Первая находка *Borghiella dodgei* (Dinoflagellata) в Восточной Европе
А. Ф. Крахмальный, Л. П. Гапонова, А. Г. Костенко 201

Содержание хлорофилла и современное трофическое состояние водохранилищ
р. Волги (2017–2018 гг.)
Н. М. Минеева, И. В. Семадени, О. С. Макарова 205

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 2, с. 107–113

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 582.522.1:575.8

СЕКЦИЯ Typha РОДА *Typha* L. (Typhaceae): СТРУКТУРА, ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ЭВОЛЮЦИЯ

© 2020 г. А. Н. Краснова[a], *, А. Н. Ефремов[b, c], **

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

[b] *Проектный институт реконструкции и строительства объектов нефти и газа, Омск, Россия*

[c] *Омский государственный педагогический университет, Омск, Россия*

**e-mail: krasa@ibiw.yaroslavl.ru*

***e-mail: stratiotes@yandex.ru*

Поступила в редакцию 11.05.2018 г.
После доработки 28.01.2019 г.
Принята к публикации 06.02.2019 г.

Рассмотрен таксономический состав секции Typha рода *Typha* L. (Typhaceae Juss.). Предложена экологическая реконструкция в геологические эпохи кайнозоя. Расцвет представителей секции Typha происходил в палеогене (Полтавская флора). Похолодания, наметившиеся в плиоцене, завершились в плейстоцене обеднением и инсуляризацией евразийского ареала секции. Однако после схода Валдайского ледника на образовавшихся многочисленных послеледниковых озерах Европейской России, популяции рогозов стремительно расселялись. Азиатские популяции секции Typha формировались в жестких условиях арктотретичной флоры Восточной Сибири. В олигоцене после спада вод морей Тетиса и образования громадных территорий суши произошла смена (трансформация) рельефа Северо-Востока и Центральной Азии, в результате которой вымерли многие палеогеновые (ангаридские) популяции рогозов. Некоторые сохранились в рефугиумах (убежищах) субарктической и арктической зон. В плейстоцене миграции рогозов, по-видимому, прерывались и возобновлялись в соответствии с ритмом колебаний Тихого океана и соединения – разрыва суши Берингийского перешейка. В результате разобщения европейских и азиатских популяций, вспыхнувшие процессы гибридизации ослабили видообразование. Чувствительные к водному фактору популяции рогозов были лишены возможности широкого распространения. Это особенно повлияло на формирование северо-восточных популяций. Автохтонные малочисленные ангаридские популяции в большинстве элиминировали, некоторые, по-видимому, сохранялись в рефугиумах. В среднем плейстоцене экспансии притихоокеанских рогозовых популяций в эти районы часто прерывались из-за колебаний уровня океана и соединения – разрыва суши и более жесткими, чем в Европе похолоданиями. Появление гибридов и аномалий среди таксонов в ареале секции Typha наметило тенденции конвергентных процессов.

Ключевые слова: секция Typha, подсекция Typha, Komaroviae, структура, Валдайский ледник, Берингийский перешеек, гибридизация, эволюция, кайнозой

DOI: 10.31857/S0320965220010118

ВВЕДЕНИЕ

Секция Typha рода *Typha* L. (Typhaceae Juss.) эволюционно возникла на границе палеогена и неогена в связи с перестройкой общего систематического состава флоры северного полушария (Краснова, 1999). Она была более адаптирована к наметившейся тенденции бореализации и континентализации природных условий, появившейся в высоких широтах в связи с изоляцией Полярного бассейна. Морфологическая эволюция секции прослеживается в редукции генеративных органов, прежде всего прицветничков, уменьшении числа бесплодных пестичных цветков (карподиев), в неячеистой структуре пестичной части соцветия, которая бывает бурой, буро-черной или черной из-за содержащегося в клетках рыльца пигмента меланина. Интересно, что этот пигмент в клетках растения защищает от повреждающего действия ультрафиолетового излучения. Исходные предковые формы секции Typha входили в состав арктотретичной флоры и были связаны с палеокомплексом гигрофильного высокотравья. Последующие изменения климата в сторону охлаждения вызвали сложные процессы перестройки арктотретичной флоры. Это, однако, в секции Typha, как и в роде, не сопровождалось

Рис. 1. Виды рогозов секции Typha рода *Typha* L.: а – *T. latifolia* L., б – *T. paludosa* A. Krasnova (Краснова, 1999), в – *T. incana* Kapitonova et Dyukina (Капитонова, Дюкина, 2008), г – *T. caspica* Pobed.: (Россия, Краснодарский край, г. Сочи. Адлерский р-н, Имеретинская низменность, камышовое сообщество, илистый непокрытый водой грунт, 01.07.2008 г., А.Н. Ефремов, Б.Ф. Свириденко), д – *T. orientalis* Presl (Южная Корея (провинция Кёнсан-Пукто, Кёнджу, Помун, берег небольшого пруда, 14.09.2016 г., А.Н. Ефремов, 35°50′с.ш., 129°14′в.д.), е – *T. schuttleworthii* Koch et Sond. (Украина, Ивано-Франковская обл., Рожнятовский р-н, с. Дуба, урочище Потоки, пруд, 16.07.1969 г. И.В. Артемчук), ж – *T. krasnovae* Doweld = *T. sibirica* A. Krasnova (Краснова, 1987; Casper, Krausch, 1980), з – *T. komarovii* A. Krasnova (Краснова, 1987), и – *T. yakutica* A. Krasnova et Chemeris (Краснова, Ефремов, 2018), к – *T. rossica* A. Krasnova (Краснова, 1987).

вспышкой видообразования. Большинство видов рассматриваемой секции представляют очень древние гибридные наследственно закрепленные формы, длительному сохранению которых благоприятствует специфическая водная и околоводная среда с ее консервирующим эффектом.

Цель работы – рассмотреть таксономический состав, структуру и эволюцию секции Typha рода *Typha*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Использованы собственные многолетние исследования систематики видов секции Typha сравнительно-морфологическим методом. Приведены структурные и номенклатурные изменения, новые таксоны. Эволюция секции рассмотрена с учетом климатических и экологических условий, существовавших в Евразии в кайнозойскую эру. Даны изображения гербарных и типовых образцов видов секции Typha (рис. 1), полученных с помощью фотокамеры Android EG. Фотографии тычиночных и пестичных цветков *T. yakutica* (рис. 2) выполнены на микроскопе Olympus.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В ранее опубликованных работах А.Н. Красновой (1999, 2011, 2016) по истории, эволюции и систематике рода *Typha* L. (Typhaceae) в общих чертах обсуждались структура и таксономический состав секций, в том числе секция Typha. В последнее время в ботанической литературе по систематике этого семейства и рода появились новые таксоны из Республики Удмуртия (РФ) (Капитонова, Дюкина, 2008) и Республики Саха (Якутия) (Краснова, Ефремов, 2018), пополнившие структурные подразделения секции Typha. Кроме того, были разрешены спорные вопросы о статусе основных синонимов *T. latifolia* L. (Краснова, 2016), *T. schuttleworthii* Koch et Sond. и *T. orientalis* Presl (Краснова, 2016) и проведены номенклатурные изменения *T. sibirica* (Doweld, 2017).

В настоящее время на территории российской Евразии секция Typha представлена тремя подсекциями (Typha, Komaroviae, Remotiusculae), десятью видами и одной разновидностью.

Секция Typha – Typha sect. *Typha*, Riedl, 1970, Fl. Iran. 71/30: 2. – Sect. Typha Леонова, 1976, Новости сист. высш. раст. 13:10; idem, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 4: 328 p. p. – Sect. Typha Цвелёв,

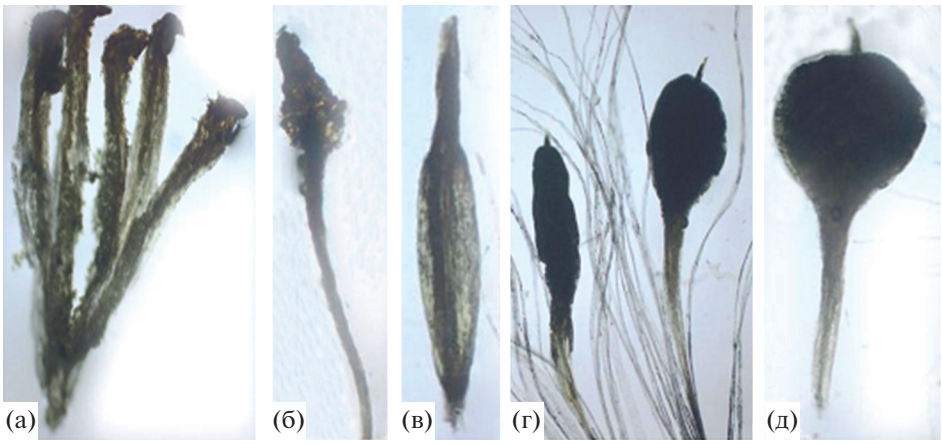

Рис. 2. Тычиночные и пестичные цветки *T. yakutica* A. Krasnova et Chemeris (Краснова, 2016): а – тычинки; б – рыльце; в – завязь (плод); г, д – бесплодные цветки (карподии). Olympus, ×300.

1996, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост.: 356. Гидрофил. род *Typha* L. и подрод *Rohrbachia* (Kronf. ex Riedl) A. Krasnova (Typhaceae) в Евразии. Тр. ИБВВ РАН. 2016. Вып. 76(79): 48. Тип: *T. latifolia* L.

Подсекция 1. Typha – Леонова, 1976, Новости сист. высш. раст. 13: 10; idem, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 4: 328; subsect Краснова, 1999, Струк. гидроф. фл. тех. трансф. вод. С.-Двин. водн. сист.: 168; idem, 2011, Гидроф. род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах бывшего СССР): 45; idem, 2016, Гидроф. род *Typha* L. и подрод *Rohrbachia* (Kronf. ex Riedl) A. Krasnova (Typhaceae) в Евразии. Тр. ИБВВ РАН. 2016. Вып. 76(79): 48.

Тип: *T. latifolia* L.

1. ***T. latifolia* L.** 1753, Sp. Pl. 2: 971 (Presl, 1849). Описан из Европы. Тип: “In paludibus Europae”. (LINN) (рис. 1а).

Географическая и экологическая характеристики. В европейской России встречается повсеместно до Урала. В азиатской России реже и замещается близкими видами *T. paludosa* A. Krasnova (Краснова, 2016), *T. krasnovae* Doweld = *T. sibirica* A. Krasnova (Doweld, 2017). По берегам водоемов, на заболоченных местах с поверхностным и грунтовым подтоплением, мелководьях, болотистых лугах, канавах, сплавинах. Грунты илистые, илисто-торфянистые. Предпочитает вторичные экотопы. Глубины 10–50(100) см. Ареал европейско-азиатский.

2. ***T. paludosa*** A. Krasnova, 2016, Самарская Лука: проб. регион. и глобальн. экологии: 25, 2:201 (Краснова, 2016а).

Описан из Восточной Сибири. Тип: Иркутская обл., Осинский р-н, д. Усть-Хайга, долина р. Обусы, 06.08.1955, Г.А. Пешкова, М.Г. Попов. (LE!) (рис. 1б).

Географическая и экологическая характеристики. В азиатской части России встречается повсеместно, в европейской России – реже. В азиатской повсеместно. По берегам горных рек, ручьёв, заболоченных водоемов, окраинам болот. Грунты илистые, илисто-торфянистые. Отмечен на нарушенных местообитаниях (Ярославская обл., Угличский р-н, с. Бурмасово). Глубины 10–30 см. Ареал европейско-азиатский.

При изучении гербарного материала *T. latifolia* из Западной Украины и гербарных коллекций LE! и KW! растения, подобные *T. betulona* Costa, объединили в новый таксон *T. paludosa* родства *T. latifolia*. Это позволило решить вопрос о статусе *T. betulona*, который встречается во многих горных и предгорных районах российской Евразии. По литературным данным, *T. betulona* относили то к форме f. *betulona* (Costa) Kronf. (Kronfeld, 1889), то к разновидности subspecies *T. eu-latifolia* Graebner, var. *betulona* Kronfeld (Graebner, 1900).

3. ***T. incana*** Kapitonova et Dyukina, 2008, Ботан. журн. 93, 7: 1132 (Капитонова, Дюкина, 2008). Описан из восточной части европейской России. Тип: Удмуртская Республика, восточная окраина г. Камбарка, в луже вдоль проселочной дороги. 28.VII.2006. О.А. Капитонова, Г.Р. Дюкина (LE, iso; UDU) (рис. 1в).

Географическая и экологическая характеристики. Восточно-европейская часть России и Западная Сибирь в пределах южнотаежных и подтаежных ландшафтов. По разнообразным влажным и обводненным часто обсыхающим к концу лета, вторичным местообитаниям. Глубины <30–40 см. Капитонова и Дюкина (2008) указывают на неясное происхождение вида *T. incana*, требующее специального изучения. Ими отмечена стерильность значительной части пыльцы и широкий диапазон значений морфологических признаков. Высказано предположение о гибридном генезисе *T. incana*. Растения, подобные *T. incana*, встречены А.Н. Красновой в северо-восточной ча-

сти УССР (KW) и отнесены к гибриду *T. latifolia* × *T. schuttleworthii*. У гибрида тычиночная часть соцветия в два раза длиннее пестичной. Пестичная часть продолговато-обратнояйцевидная с выступающими на поверхности белыми волосками гинофора. Плодущий пестичный цветок с рыльцем у́же, чем у *T. latifolia* (Клоков, Краснова, 1972).

4. ***T. caspica*** Pobed. 1950, Бот. матер. 12:21 (Победимова, 1950). Описан из Республики Азербайджан. Тип: Азербайджан, побережье Каспийского моря, болото между г. Порт-Ильич и с. Кумбаши, 24.09.1948 г., Е. Г. Победимова № 287 (LE!) (рис. 1г).

Географическая и экологическая характеристики. Причерноморско-каспийский вид. В европейской части России встречается в районах крайнего юга. По слабосолоноватым берегам южных водоемов, окраинам болот. Глубины 20–50 см. Грунты илистые, песчано-ракушечные.

Подсекция 2. Komarovia A. Krasnova, 1999, Струк. гидроф. фл. тех. трансф. вод. Сев.-Двин. водн. сист.: 169. (Краснова, 1999). Тип: *T. orientalis* Presl.

5. ***T. orientalis*** Presl 1849, Epimel. Bot.: 239 (Presl, 1849). Описан из Филиппин. Тип: Insula Zebu Philippinarum: Cumming № 1767 (*G*). (Гербарий Н.С. Турчанинова, KW!) (рис. 1д).

Географическая и экологическая характеристики. В европейской части России отсутствует. Для Западной и Восточной Сибири его указания сомнительны. На Дальнем Востоке встречается в Приморском крае (Зее-Буреинский и Уссурийский р-ны). Восточно-азиатский литоральный вид.

При углубленном исследовании *T. orientalis* из коллекции Н.С. Турчанинова KW! (Республика Украина, Киев, Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины) с помощью сканирующего электронного микроскопа и микроскопа Olympus IX 71 вид признан за самостоятельный таксон. Присоединения к *T. latifolia* в качестве формы или подвида были неверны.

5. 1. ***T. orientalis* var. *brunnea*** Skvortsov, 1942. Diagn. Pl. Nov. et minus Cognit. Mandsh. 1943 (Baranov, Skvortsov, 1943).

Описан из Манчжурии. Тип: Окрестности г. Харбина. На берегах рисовых полей, в болотистых местах р. Сунгари (Ad ripas in oryzetis, in paludibus in valle fl. Sungari, prope Harbin). Legit. B. Skvortsov, 20.09.1942 и 05.11.1942.

Для ***T. orientalis*** Presl характерны зрелые буроватые небелые соцветия. Стебли 80–125 см высотой, листья 5–7 мм шириной. Тычиночная часть соцветия 2.0–3.5 см длиной, пестичная – продолговато-обратнояйцевидная или продолговато-овальная, 5.5–16.5 см длиной, 2.0–3.3 см шириной.

Географическая и экологическая характеристики. В европейской части России отсутствует. Для Западной Сибири указания вида сомнительны. В Восточной Сибири и на Дальнем Востоке встречается в Прибайкалье (Республика Бурятия, Прибайкальский р-н, с. Усть-Ура, д. Ичжей, р. Коткон, у воды, 16.08.1966 г., Г. Пешкова); на о. Сахалин (Сахалинская обл., Тымовский р-н, близ ст. Лонгари, низина в лесополосе, 16.07.1978 г., Е. Егорова; там же, болото к югу от ст. Лонгари, 30.07.1978 г., Е. Егорова; Курильский р-н, о. Итуруп, 05.09.1977 г., А. Логин, Е. Егорова; Курильский р-н, о. Кунашир, с. Алехино, у ручья, 03.08.1961 г., В.Н. Ворошилов); в Приморском крае (Тернейский р-н, окр. пос. Терней, в канаве, Сихотэ-Алинский биосферный заповедник, 10.08.1981 г., Н.А. Шаульский, В.Н. Ворошилов). Указывается для флоры Китая (Sun Kun, Simpson, 2010). Восточно-азиатский литоральный вид.

6. ***T. schuttleworthii*** Koch et Sonder, 1844. Syn. Fl. Germ., ed 2: 786 (Koch, Sonder, 1844).

Описан из Швейцарии. Тип: По берегам рек Кантона Берн ("Ad ripas, an der Aar in der Schweiz im Canton Bern und auch bei Aarau noch gesammelt, Schuttleworht. Jul., Aug."); в г. Лондон (BM) (рис. 1е).

7. ***T. krasnovae*** Doweld, 2017, Acta Palaeobot. 57(2): 234. – *T. sibirica* A. Krasnova, 1987, Фауна и биол. пресноводн. организмов: 45 (Краснова, 1987; Doweld, 2017). Описан из Восточной Сибири. Тип: Красноярский край, Емельяновский р-н, с. Сорокино, по берегам пруда, заросшего *Alisma plantago-aquatica* L., *Equisetum fluviatile* L., *Glyceria aquatica* (L.) Wahlenb., *Cicuta virosa* L., *Lemna minor* L. etc., 27.07.1977 г. В. Смирнова (LE!) (рис. 1ж).

Географическая и экологическая характеристики. В европейской части известен из Республики Украина (бассейн р. Сиверский Донец). В азиатской части России нередок в Западной и Восточной Сибири. По берегам водоемов, на влажных местах. Грунты илистые, торфянистые. Глубины 10–20 см. Восточно-европейско-сибирский вид. В 2017 г. Довэлд (Doweld, 2017) заменил эпитет "*sibirica*" на "*krasnovae*" в соответствии с правилами "Международного кодекса ботанической номенклатуры", как более поздний омоним, поскольку Дорофеев (1966 г.) описал палеовид. *T. sibirica* Dorof. из миоценовых отложений Западной Сибири, который по структуре семян имел сходство с *T. angustifolia* L.

8. ***T. komarovii*** A. Krasnova, 1987, Фауна и биол. пресноводн. организмов: 50. Краснова, 1999 г., Струк. гидроф. фл. тех. трансф. вод. Сев.-Двин. водн. сист.: 170; idem, 2011, Гидроф. Род Рогоз *Typha* L. (в пределах бывшего СССР): 55; idem, 2016, Гидроф. род *Typha* L. и подрод *Rohrbachia* (Kronf. ex Riedl) A. Krasnova (Typhaceae) в Евразии. Тр. ИБВВ РАН. Вып. 76(79): 51. Описан с Дальнего

Востока. Тип: Приморский край, Анучинский р-н, окрестности с. Варваровка, 28.07.1977 г., А. Исайкина (LE!, KW!) (рис. 1з).

Географическая и экологическая характеристики. В азиатской части России, встречается на Дальнем Востоке в Уссурийском, Приморском, Сахалинском и Курильском районах. По берегам горных рек, ручьев, заболоченных водоемов и окраинам болот. Грунты илистые. Глубины 10–20 (30) см. Ареал окончательно не установлен.

Дальневосточные *T. orientalis* и *T. komarovii* по происхождению дериваты охотско-берингийской третичной флоры. Наиболее архаичный литоральный *T. orientalis* с характерным пучком карподиев и коротко-цилиндрическим или продолговато-овальным пестичным початком. Эволюционно виды связаны с проманчжурско-японским комплексом гидрофильного высокотравья.

9. ***T. yakutica*** A. Krasnova et Chemeris, 2018, Природные ресурсы Арктики и Субарктики, 1:105 (Краснова, Ефремов, 2018). Описан из Республика Саха (Якутия). Тип: Якутия, Вилюйский р-н, западнее пос. Лекечен, оз. Эбе. 27.07.2014 г., Е.В. Чемерис, Е.Г. Николин, Д.Ф. Павлов (IBIW) (рис. 1и).

Географическая и экологическая характеристики. В азиатской части России по берегам арктических и субарктических рек и озер. Редко. Глубины 10–20 см. Грунты песчано-илистые.

T. yakutica образовался в период активной миграции японо-китайских популяций в условиях прохладно-океанического климата. По морфологическим признакам (редко выступающим волоскам гинофора и длинному столбику пестичных цветков) *T. yakutica* ближе к *T. orientalis*, чем к *T. latifolia*. Трансформированные литоральные притихоокеанско-японские популяции *T. orientalis* проникали к северу по приморским горным поднятиям в континентальные районы Ангариды. В плейстоцене, во время жесточайших периодов аридизации климата, его популяции, сохранялись в лугоподобных ивовых и пушицево-осоковых сообществах, которые формировались в Берингии (Крестов и др., 2009). Впоследствии гибридизировали с палеогеновыми популяциями рогозов, распространенных на эпиконтинентальных водоемах Ангариды и Тетиса. Анализ тычиночных и пестичных цветков, подтверждает наши выводы (рис. 2). Тычиночные цветки *T. yakutica* в пучках (по 2–3–5 шт.) с треугольно-вытянутыми и загнутыми в верхней части надсвязниками, карподии в пучках (по 3–4 шт.), среди них имеются булавовидные и шаровидные с острячком вверху. Эти признаки сближают *T. yakutica* с центрально-азиатскими популяциями, особенно из Монголии, у которых карподии в пучках. Однако по продолговато-ланцетной сжатой с боков форме завязи и семян с плотно прилегающим продолговато-ячеистым околоплодником *T. yakutica* отличается от всех близких видов подсекции Komarovae. Узкие стеблевые листья подчеркивают формирование *T. yakutica* в условиях холодных течений Берингии.

Подсекция 3. Remotiusculae A. Krasnova, 1999, Струк. гидроф. фл. тех. трансф. вод. Сев.-Двин. водн. система: 170. Тип: *T. rossica* A. Krasnova.

10. ***T. rossica*** A. Krasnova, 1987. Фауна и биология пресноводн. организмов: 55. Гидроф. род Рогоз *Typha* L. (в пределах бывшего СССР): 55; idem, 2016, Гидроф. род *Typha* L. и подрод *Rohrbachia* (Kronf. ex Riedl) A. Krasnova (Typhaceae) в Евразии. Тр. ИБВВ РАН. Вып. 76(79): 50.

Описан из Северо-Запада европейской России. Тип: Вологодская область, Шекснинское водохранилище, 07.07.1984, А. Краснова (LE) (рис. 1к).

Географическая и экологическая характеристики. В европейской части России. На мелководьях водохранилищ в сообществах *Equisetum fluviatile*, *Alisma plantago-aquatica*, *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb., *Carex acuta* L., *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult. На техногенных водоемах во всех районах европейской части России. Грунты илисто-торфянистые. Глубина 10–30 см. Евразийский “антропогенный” вид (Реймерс, 1990).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В настоящей работе впервые за >60-летний период (1934–1996 гг.) рассмотрены структура, номенклатура секции Typha рода *Typha* L. в российско-евразийском ареале Typhaceae. В вышедших за этот период “Флорах” структурные подразделения имеются в двух изданиях (Леонова, 1979; Цвелев, 1996). Во “Флоре Сибири” (Краснобоpов, Короткова, 1988), “Флоре Даурии” (Флора Даурии, 2008) и других виды семейства расположены в алфавитном порядке. Имеется также большой пласт изданий “областных или краевых флор”, которые соответствуют “Спискам видов сосудистых растений”. Такого рода издания очень необходимы, но, к сожалению, содержат противоречивую информацию о видах. Примером может служить аннотированный список сосудистых растений Калужской обл. (Решетникова, 2010), где семейство Typhaceae открывает класс Однодольные (Monocotyledones (Liliopsida)). Род *Typha* представлен шестью видами (в алфавитном порядке). Сомнение вызывали два вида *T. elata* Boreau (описан из Центральной Франции) и *T. intermedia* Schur (описан из Трансильвания, Румыния) (Riedl, 1970; Schur, 1851, 1866); *T. latifolia* β *intermedia* Coss. Заметим, что в 1889 г. М. Кронфельд (Koch, Sonder, 1844) отнес *T. elata* к f. *latifolia* по следующим критериям:

початки соприкасаются или немного отстоят, оба короткие в сравнении с типичной *T. latifolia*; листья узкие, лишь 5–10 мм шириной, а Гребнер (Graebner, 1900) отнес *T. elata* к *T. latifolia* var. γ *elatior* Graebner, т.е. уже в конце XVIII–начале XIX вв. статус этих видов вызывал сомнение. Даже в случае их заноса на территорию России во время военных действий оба вида давно гибридизировали с местными формами и трансформировались. Следует рассматривать их как экологические формы *T. latifolia* или его морфо-формы, поскольку не известны их популяции. Формально они не могут быть отнесены к синонимам *T. latifolia*. Не указывались они среди основных синонимов *T. latifolia* Каспаром и Краушем для Средней Европы (Casper, Krausch, 1980). Следует отметить, что Мавродиев и Капитонова (2015) упоминают тех же *T. elata* Boreau и *T. intermedia* Schur, подробно рассмотренных выше.

Выводы. Со времени обработки сем. Typhaceae Федченко (1934) в роде *Typha* и секции *Typha* проведены номенклатурные изменения (Цвелев, 1996; Riedl, 1970), описаны две новые подсекции Komarovia и Remotiusculae (Краснова, 1987). Секция пополнилась тремя новыми видами – *T. incana*, *T. paludosa*, *T. yakutica*. Произведена замена эпитета у *T. sibirica* на *krasnovae* в соответствии с правилами Международного кодекса ботанической номенклатуры. Притихоокеанский литоральный *T. orientalis*, господствующий в палеогене, расселяясь к северу в континентальные районы Восточной Азии, претерпел трансформации, связанные с регрессиями Тихого океана в ранних периодах кайнозоя.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России (тема № 1111-1111-1111) при частичной поддержке РФФИ (проект № 22-22-22222). Тема № 0122-2015-0002 “Систематика, разнообразие и филогения водных автотрофных организмов России и других регионов мира”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дорофеев П.И. 1966. О миоценовой флоре из окрестностей с. Юровского на Иртыше // Бот. журн. Т. 51. № 10. С. 1480.

Капитонова О.А., Дюкина Г.Р. 2008. Новый вид *Typha* (Typhaceae) из Удмуртии // Бот. журн. Т. 93. № 7. С. 1132.

Клоков В.М., Краснова А.М. 1972. Замітка про українські рогози (рід *Typha*) // Укр. бот. журн. Т. 29. № 6. С. 687.

Краснова А.Н. 1987. К систематике рогоза широколистного *Typha latifolia* L. // Фауна и биология пресноводных организмов. Ленинград: Наука. С. 43.

Краснова А.Н. 1999. Структура гидрофильной флоры техногенно трансформированных водоемов Северо-Двинской водной системы. Рыбинск: ОАО “Рыбинский Дом печати”.

Краснова А.Н. 2011. Гидрофильный род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах бывшего СССР). Ярославль: ООО “Принтхаус-Ярославль”.

Краснова А.Н. 2016а. Новый вид гидрофильного рода *Typha* L. (Typhaceae) Евразии // Тольятти. Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 25. № 2. С. 201.

Краснова А.Н. 2016б. Гидрофильный род *Typha* L. и подрод *Rohrbachia* (Kronf. ex Riedl) A. Krasnova (Typhaceae) в Евразии: систематика, эволюция // Тр. Инст. биол. внутр. вод РАН. Вып. 76(79). Ярославль: Филигрань. С. 46.

Краснова А.Н., Ефремов А.Н. 2018. Новый вид гидрофильного рода *Typha* L. (Typhaceae) Центральной Якутии // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. № 2. С. 105.

Красноборов И.М., Короткова Е.М. 1988. Семейство Typhaceae // Флора Сибири. Новосибирск: Наука. Т. 1. С. 86.

Крестов П.В., Баркалов В.Ю., Омелько А.А. и др. 2009. Реликтовые комплексы растительности современных рефугиумов Северо-Восточной Азии. Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука. Вып. 56. С. 5.

Леонова Т.Г. 1976. Обзор видов рода *Typha* L. европейской части СССР // Новости систематики высших растений. Ленинград: Наука. Т. 13. С. 8.

Леонова Т.Г. 1979. Семейство Рогозовые Typhaceae Juss. // Флора европейской части. СССР. Ленинград: Наука. Т. 4. С. 326.

Мавродиев Е.В., Капитонова О.А. 2015. Таксономический состав рогозовых (Typhaceae) флоры европейской части России // Новости систематики высших растений. Санкт-Петербург. Т. 46. С. 4.

Победимова Е.Г. 1950. Новые виды кавказской флоры // Бот. матер. герб. БИН АН СССР. Москва: АН СССР. Т. 12. С. 21.

Реймерс Н.Ф. 1990. Природопользование: Словарь. Москва: Мысль.

Решетникова Н.М., Майоров С.Р., Скворцов А.К. и др. 2010. Калужская флора: аннотированный список сосудистых растений Калужской области. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 548 с.

Федченко Б.А. 1934. Семейство // Флора СССР. Москва: АН СССР. Т. 1. С. 210.

Флора Даурии. 2008. Семейство Typhaceae Juss. – Рогозовые. Владивосток: Дальнаука. Т. 1. С. 100.

Цвелев Н.Н. 1996. Род Рогоз *Typha* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Санкт-Петербург. Т. 8. С. 356.

Baranov A., Skvortsov B. 1943. Diagnoses plantarum novarum et minus cognitarum Mandshuriae. Harbin.

Casper S.J., Krausch H.-D. 1980. Typhaceae // Suβwasserflora von Mitteleuropa. Jena. Bd 23. S. 91.

Doweld A.B. 2017. New names of *Typha* of Northern Eurasia (Typhaceae) // Acta Paleobotanica. № 57(2). P. 233. https://doi.org/10.1515/acpa-2017-0010

Graebner P. 1900. Typhaceae // Das Pflanzenreich. Leipzig. V. 2 (IV, 8). S. 8.

Koch C., Sonder U. 1844. *Typha schuttleworthii*. Synopsis Flora Germany. Edition II. S. 786.

Kronfeld M. 1889. Monographie der Gattung *Typha* Tourn. // Verb. Zool.-Bot. Ges. Wien. S. 90.

Linnaeus C. 1753. Species Plantarum. Holmiae. V. II. P. 971.

Presl C. 1849. *Typha orientalis* Presl // Epimeliae Botanicae. P. 239.

Riedl H. 1970. Typhaceae // Flora Iranica. Austria. № 71/30.

Schur I.F. 1851. Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Typha*. Hermannstadt, verhandlunge. Siebenbury. Ver. 2. 208 p. (*Typha*, p. 177–195).

Schur I.F. 1866. Enumeratio plantarum Transsilvaniae. Vindobonas (Vienna).

Sun Kun, Simpson D.A. 2010. Typhaceae // Fl. China. *Typha*. Harvard. V. 23. S. 161.

Systematics and Evolution of the Section Typha (Typhaceae Juss.)

A. N. Krasnova[1, *] and A. N. Efremov[2, 3, **]

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

[2]*Design Institute for Oil and Gas Projects Construction and Rehabilitation, Omsk, Russia*

[3]*Omsk State Pedagogical University, Omsk, Russia*

**e-mail: krasa@ibiw.yaroslavl.ru*

***e-mail: stratiotes@yandex.ru*

The systematics of the section Typha of genus *Typha* L. (Typhaceae Juss.) is considered. The ecological reconstruction in the Cenozoic era is presented. The flourishing of the representatives of the section Typha and genus *Typha* L. is associated with the Poltava flora (Paleogene). Cold snaps which started in the Pliocene (Neogene), came to the end in the Pleistocene (anthropogenic) with impoverishment and insularization of the geographic range of the section Typha. After descend of the Valdai glacier the populations of cat's-tail spread rapidly in the newly formed numerous glacial lakes under conditions of a transformed relief of the European part of Russia. The Asian populations of the section Typha and, especially, subsection Komaroviae, were formed under severe conditions of the Arctotertiary flora of Eastern Siberia. In the Oligocene after recession of waters of the Tethys epicontinental seas and formation of vast territories of land the relief of Northeast and Central Asia was transformed that resulted in extinction of many Paleogene (Angarid) populations of cat's-tail. Some of them were, probably, preserved in refugia in the subarctic and Arctic zones. In the Pleistocene migrations of cat's-tail either interrupted or resumed according to the rhythm of the ocean fluctuations and connection-disconnection of the land area of Beringian isthmus. As a result of separation of European and Asian populations the processes of hybridization weakened the species formation. The populations of cat's-tail sensitive to water factor lost the possibility of wide distribution. The appearance of hybrids and anomalies initiated convergent processes among ancestral species of the section Typha and genus *Typha* L.

Keywords: section Typha, subsection *Typha*, Komaroviae, Remotiusculae, structure, Valdai glacier, Beringian isthmus, hybridization, evolution, Cenozoic

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 2, с. 114

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 593

РОД *Reimeria* Kociolek & Stoermer (Bacillariophyceae) В ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ВЬЕТНАМА (ЮГО-ВОСТОЧНАЯ АЗИЯ)

© 2020 г. А. М. Глущенко[a, *], Дж. П. Коциолек[b, c], И. В. Кузнецова[a], М. С. Куликовский[a]

[a] *Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук, Москва, Россия*

[b] *Музей естественной истории, Университет Колорадо, Боулдер, Колорадо, США*

[c] *Университет Колорадо, Кафедра экологии и эволюционной биологии, Боулдер, Колорадо, США*

**e-mail: gluschenkoam@studklg.ru*

В водоемах Юго-Восточной Азии были обнаружены два вида, принадлежащих к роду *Reimeria*: *R. sinuata* и *R. uniseriata*. Виды были изучены с помощью световой и сканирующей электронной микроскопии. Первый вид характеризуется двурядными штрихами и количественными характеристиками, близкими к европейским популяциям. Второй вид характеризуется однорядными штрихами и крупным размером створок, что отличает эту популяцию от других. Все виды рода были описаны из голарктических и внетропических местонахождений. Это первая находка *R. uniseriata* из экосистем Юго-Восточной Азии. Обсуждается распространение обнаруженных видов, а также предыдущие сообщения о видах *Reimeria* из водоемов Юго-Восточной Азии.

Ключевые слова: Reimeria, новые находки, Вьетнам, распространение, Юго-Восточная Азия

DOI: 10.31857/S0320965220020060

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 2, с. 115

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 593

РАКОВИННЫЕ АМЕБЫ (Amoebozoa, Rhizaria) ОХРАНЯЕМОЙ ТЕРРИТОРИИ “БОЛОТО МАЛЫЙ ПРЕСЛАВЕЦ”, СЕВЕРО-ВОСТОЧНАЯ БОЛГАРИЯ

© 2020 г. Р. Давидова*

Шуменский университет, Факультет естественных наук, Шумен, Болгария

**e-mail: davidova_sh@yahoo.com*

Поступила в редакцию 13.01.2018 г.
После доработки 01.08.2018 г.
Принята к публикации 22.12.2018 г.

В прибрежной зоне охраняемой территории “Болото Малый Преславец”, в трех биотопах (бенталь, бенталь с зарослями водной растительности и фиталь) выявлены 44 вида, относящиеся к 14 родам раковинных амеб. По таксономическому богатству фауна раковинных амеб в изученных биотопах была сходна. Некоторые различия обнаружены в их видовом составе и численности в разных биотопах, что свидетельствует о специфичности фауны раковинных амеб в каждом биотопе. Численность и состав сообществ раковинных амеб зависел от типа биотопа, хотя все три из них расположены в прибрежной зоне болота. Только 11 видов (или 25%) были общими для всех биотопов, ~47.7% видов обнаружены в одном биотопе.

Ключевые слова: сообщества раковинных амеб, бенталь, фиталь, относительная значимость, встречаемость

DOI: 10.31857/S0320965220020047

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 2, с. 116–123

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 593.16:576.311

СТРОЕНИЕ КЛЕТКИ ХИЩНОГО ЖГУТИКОНОСЦА *Metromonas grandis* (Cercozoa)

© 2020 г. А. А. Мыльников[a], К. И. Прокина[a, b, *], А. П. Мыльников[a]

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

[b] *Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия*

**e-mail: kristin892@mail.ru*

Поступила в редакцию 29.03.2018 г.
После доработки 26.01.2019 г.
Принята к публикации 09.04.2019 г.

Изучено ультратонкое строение хищного жгутиконосца *Metromonas grandis* Larsen et Patterson, 1990. Цитостом в виде клеточного углубления не найден. Клетка окружена волокнистым слоем толщиной 0.05–0.12 мкм, который состоит из тонких ворсинок (волокон) и тонких извитых палочек (стержней). Ниже этого слоя располагается плазмалемма. Два неравных жгутика выходят из небольшого кармана. Длинный жгутик несет многочисленные очень тонкие мастигонемы (волоски) длиной 0.8–1.0 мкм, короткий жгутик редуцирован и покрыт немногочисленными мастигонемами. Поперечная пластинка приподнята над поверхностью клетки и окружена осмиофильной муфтой, спираль отсутствует. Корешковая система жгутиков упрощена и насчитывает две ленты микротрубочек, которые начинаются вблизи кинетосомы длинного жгутика. Кинетосомы лежат почти параллельно друг другу и связаны, по крайней мере, одним фиброзным мостиком. Пузырьковидное ядро, аппарат Гольджи и эндоплазматический ретикулум имеют обычное строение. Овальные митохондрии содержат пластинчатые кристы. В цитоплазме обнаружены цилиндрические экструсомы (трихоцисты) длиной 1.0–1.4 мкм и диаметром 0.12–0.08 мкм. Трихоцисты разделены перемычкой и содержат колесовидную структуру, состоящую из 13 спиц или секторов, заметных на поперечных срезах. Обсуждается сходство *Metromonas grandis* с *M. simplex* (Griessmann, 1913) Larsen et Patterson, 1990, *Metopion fluens* Larsen et Patterson, 1990, криомонадами и другими хищными жгутиконосцами.

Ключевые слова: Metromonas grandis, ультраструктура, хищничество, криомонады, церкозои

DOI: 10.31857/S0320965220020114

ВВЕДЕНИЕ

Существует небольшая группа облигатно хищных гетеротрофных жгутиконосцев, занимающих пока неопределенное систематическое положение, так как они сочетают в своем строении признаки неродственных таксонов и имеют уникальные клеточные структуры. Исследование этих протистов в настоящее время становится особенно актуальным, когда пересматривается макросистема одноклеточных (Adl et al., 2019; Bass, Cavalier-Smith, 2004; Bass et al., 2005). Установлено, что многие такие хищные виды имеют всесветное распространение (Chantangsi, Leander, 2010), но пока они не выделены в чистые культуры. Малоизученными остаются недавно описанные хищные жгутиконосцы, которые известны из морских и пресных вод. Систематическое положение именно таких жгутиконосцев определяют, в основном, молекулярно-генетическими методами (Bass et al., 2004, 2005). Однако эти работы необходимо дополнять ультраструктурными исследованиями. Известно, что для хищных протистов характерно наличие крупных видоспецифичных экструсом, цитостома или цитостомальной щели, а также дополнительных структур в покровах (Мыльников и др., 1999; Chantangsi, Leander, 2010; Clay, Kugrens, 1999; Hoppenrath, Leander, 2006). Прогресс в изучении строения этих организмов связан с возможностью получения чистых культур на основе подходящего пищевого объекта. Обнаружено, что рассматриваемые хищники обычно погибают в отсутствие эукариотной жертвы (жгутиконосцев или инфузорий) (Мыльников и др., 1999; Mylnikov, 1986; Mylnikova, Mylnikov, 2011). Бактерии в их пищеварительных вакуолях обнаруживаются лишь вместе с клетками эукариотной жертвы. Обычно хищные жгутиконосцы – быстро плавающие протисты, активно нападающие на клетки жертвы с последующим поглощением их клеток целиком или частичным “высасыванием” их цитоплазмы (Clay, Kugrens, 1999; Mylnikov, 1986). Ларсеном и Паттерсоном (Larsen, Patter-

son, 1990) описано несколько новых родов и видов хищных жгутиконосцев. Причем представители родов *Metopion* Larsen et Patterson, 1990 и *Metromonas* Larsen et Patterson, 1990 относятся к ползающим или прикрепленным формам, неспособным к активному плаванию, что необычно для хищных флагеллят. В пробах из водоема Вьетнама были обнаружены прикрепленные бесцветные жгутиконосцы *Metromonas grandis* Larsen et Patterson, 1990.

Цель работы – описание ультратонкого строения морского хищного жгутиконосца *Metromonas grandis.*

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Выделенный в чистую культуру (25.02.2016 г.) клон Metr-3 (*Metromonas grandis*) получен из пробы с архипелага Кондао (Южный Вьетнам) в лагуне небольшого острова Байкань, отобранной сотрудником Института биологии внутренних вод РАН, пос. Борок Ярославской обл. Е.С. Гусевым 3 мая 2015 г. Данный клон хранится в коллекции живых культур протистов группы протозоологии указанного института. Жгутиконосцев культивировали в среде Шмальца–Пратта. Пищей служили бодониды *Procryptobia sorokoni* (Zhukov, 1975) Frolov et al., 2001, выращенные в той же среде с добавлением бактерий *Pseudomonas fluorescens* Migula, 1895.

Для светомикроскопических наблюдений использовали микроскопы AxioScope A1 (Carl Zeiss, Германия) с фазово-контрастной и дифференциально-контрастной насадками и объективами водной иммерсии (×1000). Микроскопы были оборудованы цифровой фотокамерой AxioCam ERc 5s и аналоговой видеокамерой AVT HORN MC-1009/S. Для более четкой идентификации обнаруженных жгутиконосцев проводили прямую запись видеофильма с оцифровкой изображений и сохранением фрагментов видеофильма в виде файлов формата WMV.

Для электронно-микроскопического изучения взвесь жгутиконосцев сгущали центрифугированием. Клетки фиксировали в смеси 2%-ного раствора OsO_4 и 0.6%-ного раствора глутаральдегида (1 : 1), приготовленных на среде Шмальца–Пратта в течение 15–30 мин при 1°С. После дегидратации в серии спиртов и безводного ацетона материал заключали в смесь Аралдита и Эпона. Для трансмиссионной электронной микроскопии (ТЭМ) получали срезы с помощью ультрамикротома LKB (Швеция) и исследовали в микроскопе JEM-1011 (Jeol, Япония). Для сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) материал обезвоживали в аппарате критической точки и просматривали в микроскопе JSM-6510LV (Jeol, Япония).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

M. grandis относится к пассивным хищникам, он поглощает только те клетки, которые случайно соприкасаются с поверхностью хищника и прилипают к ней. При достижении максимума численности клетки *M. grandis* начинают быстро ползать, контактируя с субстратом длинным жгутиком, который направлен назад. В отсутствие жертвы (бодониды) хищники гибнут. Деление клетки начинается с удвоения жгутиков в стадии прикрепления жгутиконосца. Цист не обнаружено.

Форма клетки жгутиконосца овальная или сердцевидная, реже грушевидная. Верхний конец немного заострен. Клетка значительно уплощена. Диаметр клетки достигает 8–10 мкм (рис. 1а, 1б). Длинный жгутик (13–15 мкм) направлен всегда назад и у ползающих клеток целиком контактирует с дном чашки Петри (рис. 1а). У прикрепленных клеток он имеет форму крючка, конец которого прикрепляется к твердому субстрату. Эти клетки постоянно совершают маятникообразные движения (рис. 1в, 1г). Короткий жгутик заметен как на светомикроскопических снимках, так и в СЭМ (рис. 1д, 1е). На рис. 1ж показан продольный срез клетки, и видны основные ее компоненты. Вся клетка, кроме жгутиков и участков складок, окружена волокнистым слоем, который состоит из тонких ворсинок (волокон) и тонких извитых палочек (стержней) (рис. 1з–1к). Суммарная толщина волокнистого слоя 0.05–0.12 мкм. Ниже этого слоя располагается плазмалемма, имеющая обычное трехслойное строение. Волокнистый слой отсутствует в складках тела и бороздках (рис. 1к). Короткий жгутик покрыт немногочисленными тонкими малоконтрастными мастигонемами (волосками) длиной 0.8–1.0 мкм (рис. 1л). В свою очередь длинный жгутик густо покрыт такими же мастигонемами на всем своем протяжении (рис. 1м). Переходная зона жгутиков имеет обычное строение, спираль отсутствует. Поперечная пластинка приподнята над поверхностью клетки и окружена осмиофильной муфтой (рис. 1л). Кинетосомы обычного строения и длиной 0.45–0.60 мкм чаще располагаются параллельно друг другу (рис. 2). Кинетосомы соединены, по крайнем мере, одним фибриллярным мостиком (рис. 2). От кинетосомы длинного жгутика отходят две микротрубочковые ленты (рис. 2). Лента 1 состоит из 9–10 микротрубочек, которые сближены друг с другом и окружены аморфным осмиофильным материалом. Перпендикулярно этой ленте отходит лента 2 в виде расширяющегося веера из 7–8 микротрубочек, вероятно, поверхностно под плазмалеммой (рис. 1и). Фибриллярного жгутикового корешка (ризопласт), обычно направленного к ядру, не найдено.

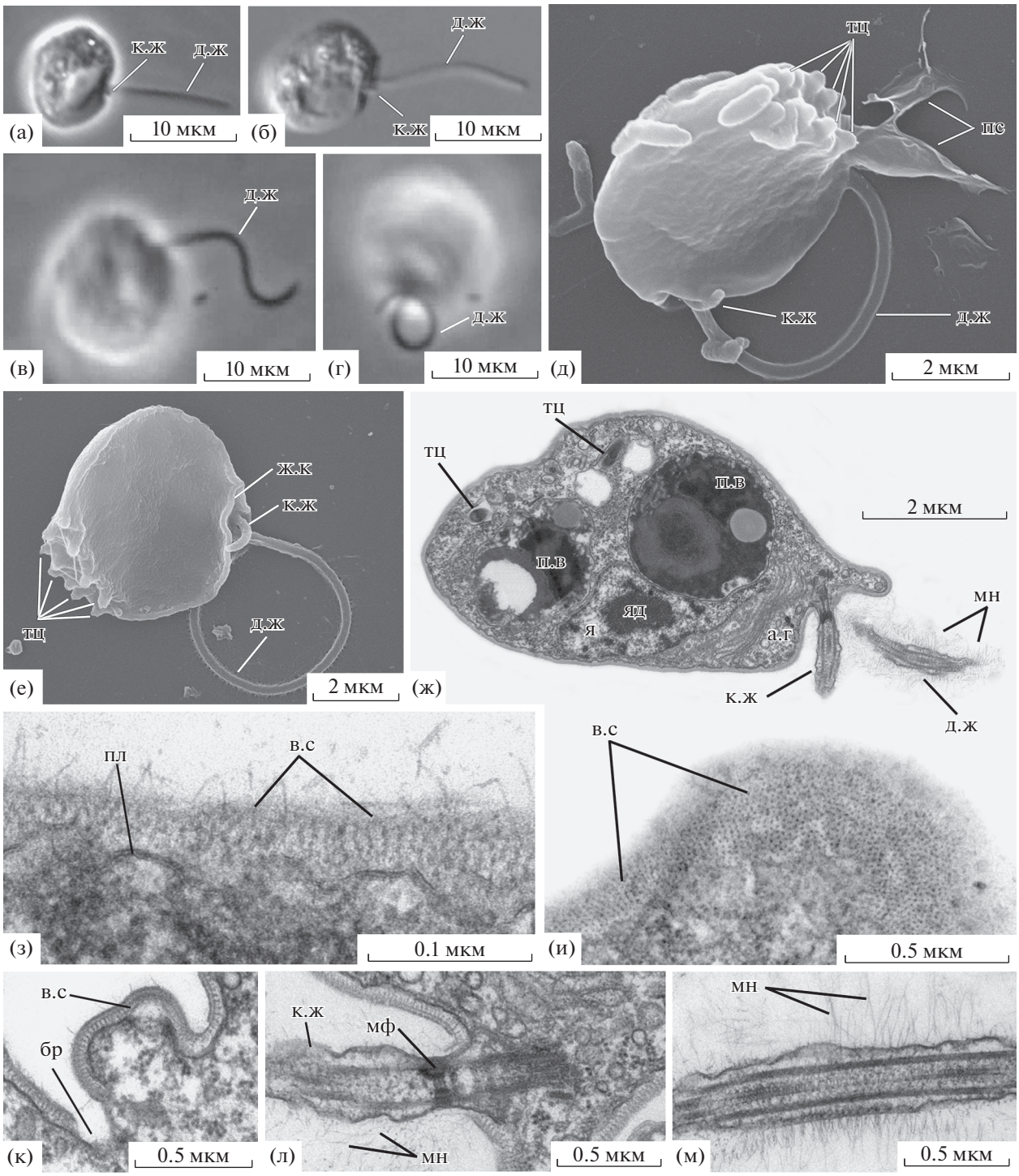

Рис. 1. Общий вид, строение покровов и жгутиков *Metromonas grandis*: а, б – ползающие клетки, видны оба жгутика (фазовый контраст и ДИК), в, г – прикрепленные раскачивающиеся клетки (фазовый контраст), д, е – прикрепленные клетки (СЭМ), ж – продольный срез клетки, з–к – покровы клетки, л – короткий жгутик, м – длинный жгутик. Обозначения: а.г – аппарат Гольджи, бр – бороздка, в.с – волокнистый слой, д.ж – длинный жгутик, ж.к – жгутиковый карман, к.ж – короткий жгутик, мн – мастигонемы, мф – муфта, п.в – пищеварительная вакуоль, пл – плазмалемма, пс – псевдоподия, тц – трихоциста, я – ядро, яд – ядрышко.

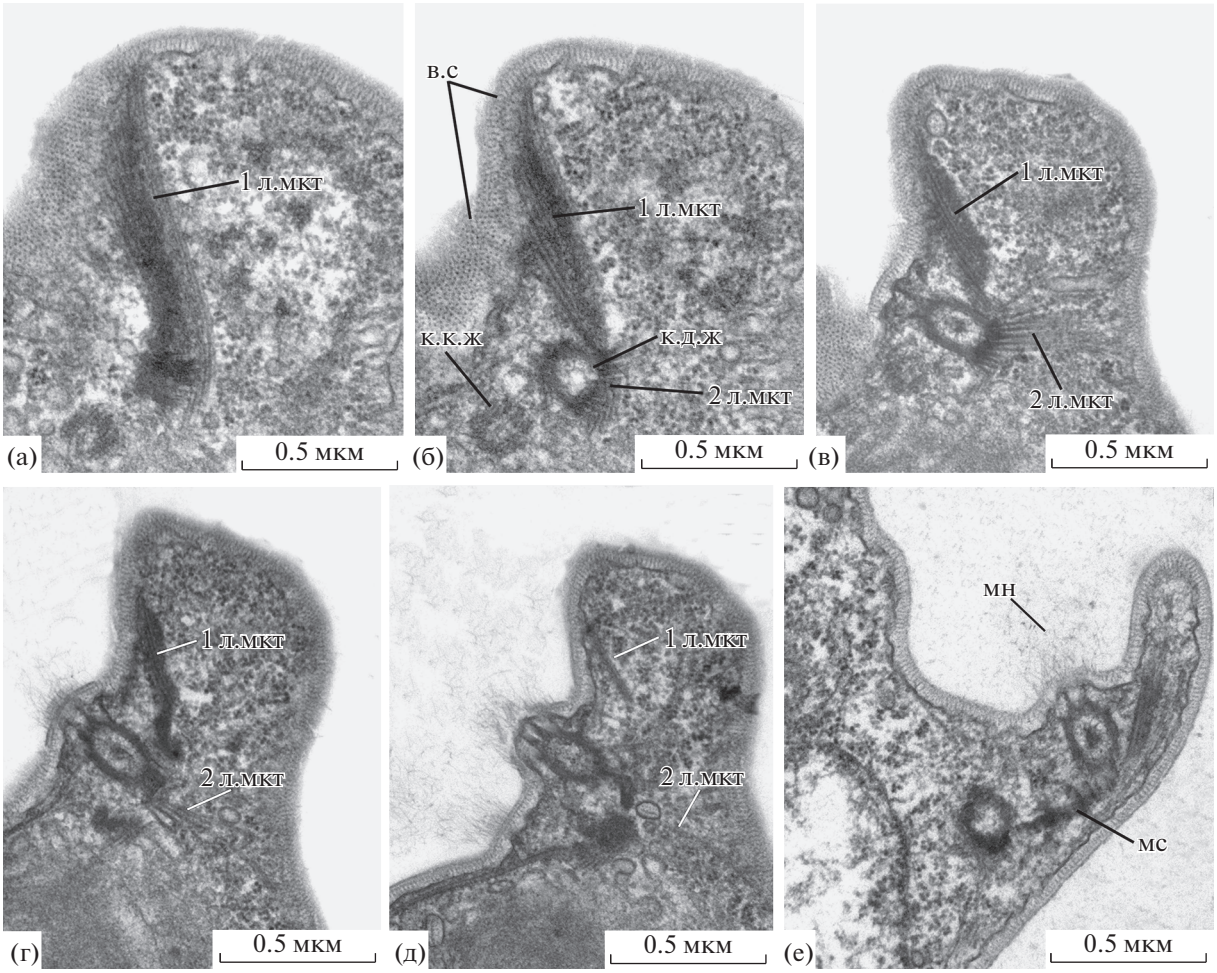

Рис. 2. Расположение кинетосом и лент микротрубочек на серии срезов одной клетки *Metromonas grandis* (а–д) и на отдельном срезе другой клетки (е). Обозначения: 1 л.мкт – первая лента микротрубочек, 2 л.мкт – вторая лента микротрубочек, к.д.ж – кинетосома длинного жгутика, к.к.ж – кинетосома короткого жгутика, мс – мостик между кинетосомами. Остальные обозначения, как на рис. 1.

У *M. grandis* не обнаружено цитостомальной бороздки или цитостома. Псевдоподии, которые, вероятно, участвуют в поглощении клеток жертв, образуются на заднем конце клетки вблизи батареи трихоцист (рис. 1д). На срезах клетки эти псевдоподии не выявлены.

Пузырьковидное ядро содержит центральное ядрышко (рис. 1ж, 3а, 3б). Аппарат Гольджи (0.4 × 2.5 мкм) в виде стопки уплощенных пузырьков обычно располагается вблизи ядра (рис. 3б).

Овальные митохондрии с пластинчатыми кристами равномерно рассеяны в цитоплазме (рис. 3в, 3г). Длина митохондрий на срезах достигает 0.8 мкм, диаметр 0.4–0.6 мкм. Эндоплазматический ретикулум слабо выражен, обычного строения. Микротельце в виде небольшой структуры (0.5 × 0.8 мкм), имеющей неровные очертания и содержащей аморфный осмиофильный материал и мелкие пузырьки, примыкает к пищеварительной вакуоли (рис. 3д).

Клетка содержит стрекательные органеллы (два ряда) – трихоцисты, длиной 1.0–1.4 мкм и диаметром 0.12–0.08 мкм (рис. 1ж, 3д, 3ж, 3з), которые хорошо заметны при наблюдении в СЭМ в виде выпячиваний (рис. 1д, 1е). Эти органеллы имеют цилиндрическую форму и разделены на две почти равные части перемычкой (рис. 3ж). Трихоциста погружена в пузырек. На одном из концов трихоцисты заметна колесовидная структура (рис. 3з). Последняя содержит 13 спиц или секторов. Зачатки этих экструсом обнаружены в дериватах аппарата Гольджи (рис. 3б).

Сократительная вакуоль не обнаружена. Клетки бодонид (жертвы) заглатываются хищником целиком и попадают в пищеварительную вакуоль диаметром 1.5–3.0 мкм (рис. 3е). Внутри заметен кинетопласт жертвы. Момент заглатывания жертв клеткой хищника на срезах не зафиксирован. Запасные вещества представлены гранулами (рис. 3и).

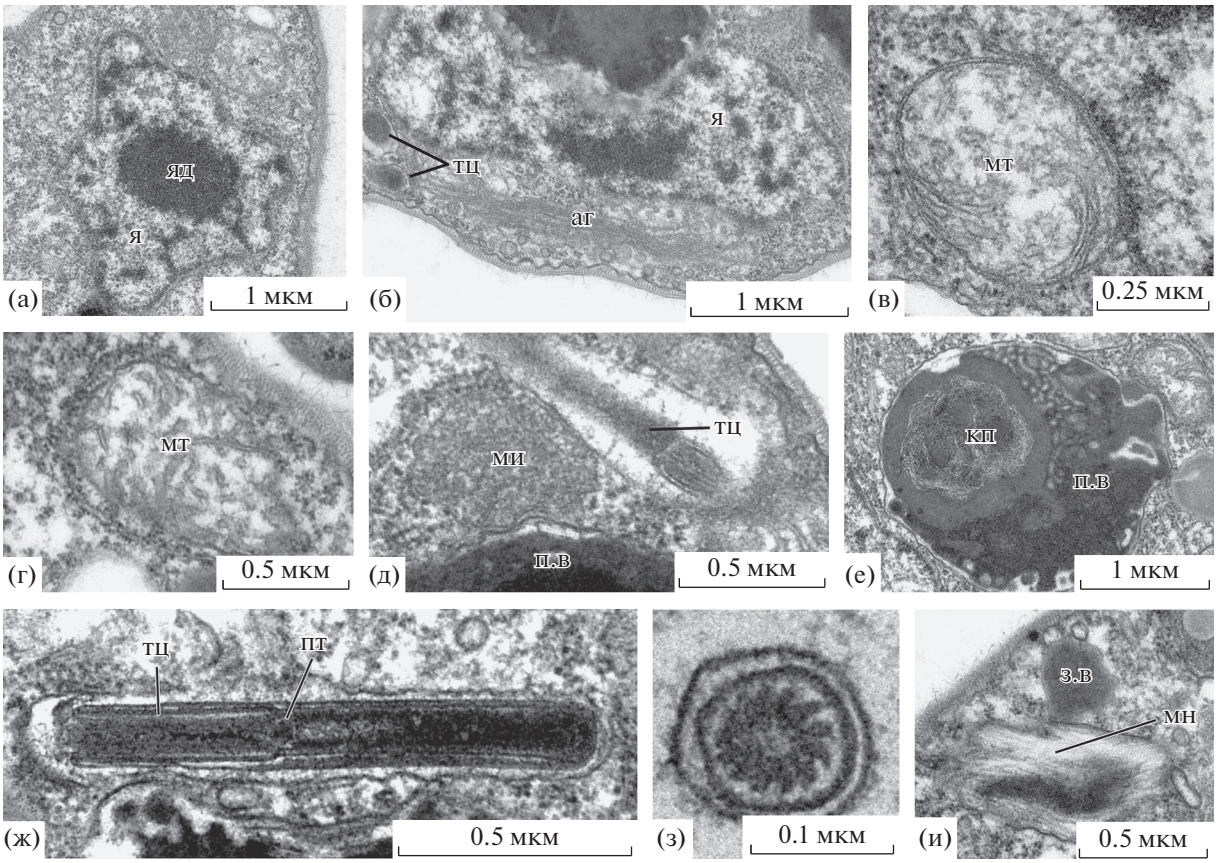

Рис. 3. Компоненты клетки *Metromonas grandis*: а – ядро и ядрышко, б – аппарат Гольджи, в, г – митохондрии, д – микротельце и трихоциста, е – пищеварительная вакуоль, ж, з – триоцисты, и – предшественники мастигонем и гранула запасного вещества. Обозначения: аг – аппарат Гольджи, з.в – гранула запасного вещества, кп – кинетопласт, ми – микротельце, мт – митохондрия, пт – перетяжка. Остальные обозначения, как на рис. 1 и 2.

Предшественники мастигонем обнаруживаются в цитоплазматических пузырьках (рис. 3и).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Форма, размеры клетки и характер движения клона Metr-3 соответствуют светомикроскопическим признакам вида *Metromonas grandis* (Larsen, Patterson, 1990).

Ультраструктура этого хищника имеет следующие характерные признаки: волокнистый слой, покрывающий плазмалемму; редукция одного из жгутиков; многочисленные тонкие мастигонемы, покрывающие длинный жгутик и немногочисленные мастигонемы – короткий жгутик; две микротрубочковые ленты; муфта в переходной зоне жгутика; отсутствие цитостома; цилиндрические трихоцисты; параллельное расположение кинетосом; пластинчатые кристы митохондрий, небольшие микротельца. Отнесение клона Metr-3 к виду *M. grandis* не вызывает сомнений. Все перечисленные признаки ранее обнаружены у другого более мелкого вида этого рода *M. simplex* (Mylnikov A.A., Mylnikov A.P., 2011). Клон Metr-3 отличается от *M. simplex* наличием второй микротрубочковой ленты, мастигонем на коротком жгутике, отсутствием тонкого слоя внутри волокнистого слоя и большим размером клетки. Кроме того, у клона Metr-3 найдены псевдоподии, возможно, участвующие в захвате клеток жертвы. Существует еще один хищный жгутиконосец *Metopion fluens* Larsen et Patterson, 1990, ультраструктура которого почти идентична видам рода *Metromonas* (Мыльников и др., 1999). У них почти одинаковые покровы, мастигонемы на жгутиках, редукция одного жгутика, палочковидные трихоцисты с 13 секторами, видимыми на поперечных срезах (спицы), слабая развитость микротрубочковых лент и фибриллярных структур. *Metopion fluens* при отсутствии цитостома образует сетчатые псевдоподии. Кроме того, этот вид ведет ползающий образ жизни в отличие от прикрепленного у *Metromonas*.

Внешние структурированные или волокнистые слои, дополняющие снаружи плазмалемму, известны у некоторых жгутиконосцев. Уплотненный осмиофильный слой, примыкающий к плазмалемме снаружи, характерен для хищного поч-

венного жгутиконосца *Hemimastix amphikineta* Foissner, Blatterer et Foissner, 1988 (Foissner et al., 1988), однако, в отличие от *Metromonas simplex*, он не содержит волокнистых компонентов. Волокнистый слой оболочки клетки обнаружен у недавно описанного жгутиконосца *Mataza hastifera* Yabuki et Ishida, 2011 (Yabuki, Ishida, 2011). На поверхности клетки бактериотрофного жгутиконосца *Ancyromonas sigmoides* Kent, 1880 (Мыльников, 1990) располагается тонкий слой уплотненного гликокаликса, который отсутствует в области жгутикового кармана. У мелкого бактериотрофного жгутиконосца *Discocelis saleuta* Vørs, 1988 найден тонкий паракристаллический слой, который, в отличие от *Metromonas simplex*, лежит под плазмалеммой (Vørs, 1988).

Волокнистые покровы обнаружены также у хищных жгутиконосцев рода *Cryothecomonas* Thomsen et al., 1991 и *Protaspa grandis* (Hoppenrath et Leander, 2006) Cavalier-Smith in Howe et al., 2011 (Hoppenrath, Leander, 2006; Thomsen et al., 1991), относящихся к криомонадам (Chantangsi, Leander, 2010). Эти покровы состоят из трех слоев: внутренних аморфных (светлого и плотного) и внешнего волокнистого, и больше напоминают таковые *Metromonas grandis*. Выявлено также частичное сходство волокнистых покровов *M. grandis* с внешним структурированным ламеллярным (пластинчатый) слоем морских хищных *Kathablepharis* Skuja, 1932 и *Leucocryptos* Butcher, 1967 (Clay, Kugrens, 1999), покрывающим не только всю клетку, но и жгутики. У представителей этих родов он состоит из тонких чешуек, которые лежат рядами, направленными косо по отношению к продольной оси клетки. Под чешуйками располагаются две тонкие пластины и плазмалемма обычного строения. Толщина ламеллярного слоя, покрывающего всю клетку и жгутики, равна 30–45 нм. У рассматриваемого клона Metr-3 волокнистые покровы не образуют чешуек.

Длинный жгутик *Metromonas grandis* покрыт густым слоем тонких мастигонем, которые напоминают тонкие жгутиковые волоски монадных протистов (бодониды, эвгелиды, гаптомонады, зеленые водоросли и др.) (Карпов, 1987). У большинства плавающих жгутиконосцев жгутиковые волоски участвуют в создании потока воды около клетки, однако, хищный *M. grandis* относится к прикрепленным протистам, и длинный жгутик не участвует в процессе захвата пищи. Похожие волоски покрывают длинный жгутик *Metopion fluens*.

Переходная зона жгутиков *Metromonas grandis* устроена просто, какие-либо добавочные структуры (спирали и цилиндры), за исключением небольшой муфты, позволяющие сравнить эти жгутики с таковыми у других хищников, отсутствуют. В отличие от большинства хищных жгутиконосцев цитоплазматические корешковые структуры *M. grandis* значительно упрощены и содержат одну фибриллу, соединяющую кинетосомы, и две отходящие микротрубочковые ленты, тогда как у *M. simplex* и *Metopion fluens* найдена лишь одна такая лента (Мыльников и др., 1999; Mylnikov A.A., Mylnikov A.P., 2011). Похожее строение корешковых структур жгутиков характерно для видов рода *Cryothecomonas* (Thomsen et al., 1991).

Экструсомы *Metromonas simplex* отнесены нами к цилиндрическим (палочковидным) трихоцистам (по: Hausmann, 1978). При выстреливании размеры и форма такой экструсомы не изменяются. Эти экструсомы представляют собой вытянутую палочковидную структуру, в отличие от концентрических или грибовидных экструсом некоторых солнечников (Bardele, 1972), амебоидных жгутиконосцев (Мыльников, 1986) и *Discocelis saleuta* Vørs, 1988 (Vørs, 1988); и от микротоксицист и токсицист церкомонад (Мыльников, 1986), инфузорий и хищного жгутиконосца *Colponema loxodes* Stein, 1878 (Hausmann, 1978). Экструсомы *Metromonas grandis* отличаются также от веретеновидных трихоцист инфузорий и динофитовых (Hausmann, 1978). Последние имеют кристаллоидную структуру и при выстреливании увеличиваются в длине. Цилиндрические трихоцисты известны в клетках хищных жгутиконосцев кинетопластид *Pseudophyllomitus apiculatus* (Skuja, 1948) Lee, 2002 (Mylnikov, 1986), церкозоев *Mataza hastifera* (Yabuki, Ishida, 2011), *Cryothecomonas armigera* Thomsen Buck, Bolt et Garrison, 1991 (Thomsen et al., 1991), *Commation cryoporinum* Thomsen et Larsen, 1993 (Thomsen, Larsen, 1993). На поперечных срезах колесовидная часть экструсом *Metromonas grandis* напоминает среднюю часть крупных трихоцист жгутиконосца *Hemimastix amphikineta* (обнаружено 11 спиц) (Foissner et al., 1988) и *Metopion fluens* (15 спиц) (Мыльников и др., 1999).

Пузырьковидное ядро у *Metromonas grandis* соответствует ядру большинства групп жгутиконосцев (Карпов, 2001). Аппарат Гольджи, как у многих флагеллят, лежит в переднем конце клетки между кинетосомами и ядром. Эндоплазматический ретикулум имеет обычное строение. Микротельца напоминают таковые у многих церкомонад, *M. simplex* и *Metopion fluens* (Мыльников, 1986; Мыльников и др., 1999; Mylnikov A.A., Mylnikov A.P., 2011). Митохондрии *Metromonas grandis* и *M. simplex* содержат пластинчатые кристы, в отличие от трубчатых у других хищных флагеллят *Metopion fluens* (Мыльников и др., 1999), *Hemimastix* Foissner et al., 1988 (Foissner et al., 1988), *Aulacomonas* Skuja, 1939 (Brugerolle, Patterson, 1990), *Kathablepharis* (Clay, Kugrens, 1999), *Cryothecomonas* (Thomsen et al., 1991) и *Commation* Thomsen et Larsen, 1993 (Thomsen, Larsen, 1993).

По основным признакам (два жгутика, волокнистые покровы, цилиндрические экструсомы, малое развитие корешковой системы) виды рода *Metromonas* сходны с представителями хищных *Metopion* и *Cryothecomonas* (Мыльников и др., 1999; Thomsen et al., 1991). В отличие от *Metopion* и *Metromonas*, виды рода *Cryothecomonas* имеют отстающие в некоторых местах от поверхности клетки волокнистые слои, небольшие псевдоподии содержат микротрубочки, жгутики одинаковой длины и не покрыты волосками, переходная зона включает спираль и добавочное электронноплотное тельце. Известно, что представители рода *Cryothecomonas* – холодолюбивые плавающие организмы, в отличие от *Metromonas grandis*, хорошо размножающихся при комнатной температуре и не способных к активному плаванию.

Полученные данные сближают роды *Metromonas* и *Metopion*. Их объединяет общее строение клетки и наличие волосков на жгутиках. Выявлено сходство строения и размеров трихоцист, не встречающихся у других жгутиконосцев. В частности, колесовидная структура со спицами у представителей обоих родов совпадает по строению. Отличаются они в основном по форме крист митохондрий (трубчатые у *Metopion* и пластинчатые у *Metromonas*).

Исследование сиквенсов РНК малой субъединицы рибосом показало близкородственные связи этих двух родов хищников и родов *Cryothecomonas* (Thomsen et al., 1991) и *Protaspa* (Chantangsi, Leander, 2010). В свою очередь, два последних рода сейчас входят в отряд Cryomonadida Cavalier-Smith, 1993, который отнесен к крупной группе Cercozoa Cavalier-Smith, 1998 (Adl et al., 2019; Bass et al., 2005).

Таким образом, морфологические данные, полученные нами, подтверждают близкие родственные связи *Metromonas*, *Metopion*, *Protaspis* и *Cryothecomonas*, ранее установленные по сиквенсам генов малой субъединицы рибосом этих организмов. Эти организмы могут быть отнесены к отряду Cryomonadida (криомонады).

Выводы. Впервые исследована морфология хищного жгутиконосца *Metromonas grandis*. Найдены волокнистые покровы, сильная опушенность длинного жгутика, пластинчатые кристы митохондрий, микротельца и палочковидные трихоцисты, что позволяет сблизить этот вид с другими хищными жгутиконосцами из группы криомонад.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Госзадания АААА-А18-118012690098-5 и при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 17-04-00565 А.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Карпов С.А. 1987. Строение аксонемы и наружных элементов жгутика у подвижных клеток водорослей и у бесцветных жгутиконосцев // Бот. журн. Т. 72. № 1. С. 3.

Карпов С.А. 2001. Строение клетки протистов: Уч. пособие. Санкт-Петербург: ТЕССА.

Мыльников А.П. 1986. Биология и ультраструктура амебоидных жгутиконосцев Cercomonadida ord. n. // Зоол. журн. Т. 65. Вып. 5. С. 683.

Мыльников А.П. 1990. Особенности ультраструктуры бесцветного жгутиконосца *Heteromita* sp. // Цитология. Т. 32. № 6. С. 567.

Мыльников А.П., Мыльникова З.М., Цветков А.И. 1999. Ультраструктура хищного морского жгутиконосца *Metopion fluens* // Цитология. Т. 41. № 7. С. 581.

Adl S.M., Bass D., Lane C.E. et al. 2019. Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes // J. Eukaryotic Microbiol. V. 66. № 1. P. 4. https://doi.org/10.1111/jeu.12691

Bardele C.F. 1972. Cell cycle, morphogenesis and ultrastructure in the pseudo-helizoan *Clathrulina elegans* // Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. V. 130. P. 219.

Bass D., Cavalier-Smith T. 2004. Phylum-specific environmental DNA analysis reveals remarkably high global biodiversity of Cercozoa (Protozoa) // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. V. 54. № 6. P. 2393. https://doi.org/10.1099/ijs.0.63229-0

Bass D., Moreira D., López-García L. et al. 2005. Polyubiquitin insertions and the phylogeny of Cercozoa and Rhizaria // Protist. V. 156. P. 149. https://doi.org/10.1016/j.protis.2005.03.001

Brugerolle G., Patterson D.J. 1990. A cytological study of *Aulacomonas submarina* Skuja 1939, a heterotrophic flagellate with a novel ultrastructural identity // Eur. J. Protistology. V. 25. № 3. P. 191. https://doi.org/10.1016/S0932-4739(11)80170-7

Chantangsi C., Leander B.S. 2010. An SSU rDNA barcoding approach to the diversity of marine interstitial cercozoans, including descriptions of four novel genera and nine novel species // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. V. 60. № 8. P. 1962. https://doi.org/10.1099/ijs.0.013888-0

Clay B., Kugrens P. 1999. Systematics of the enigmatic Kathablepharids, including EM characterization of the type species, *Kathablepharis phoenikoston*, and new observations on *K. remigera* comb. nov. // Protist. V. 150. P. 43. https://doi.org/10.1016/S1434-4610(99)70008-8

Foissner W., Blatterer H., Foissner I. 1988. The Hemimastigophora (*Hemimastix amphikineta* nov. gen., nov. spec.), a new protistan phylum from Gondwanian soils // Eur. J. Protistol. 1988. V. 23. № 4. P. 361. https://doi.org/10.1016/S0932-4739(88)80027-0

Hausmann K. 1978. Extrusive organelles in protists // Int. Rev. Cytol. V. 52. P. 197.

Hoppenrath M., Leander B.S. 2006. Dinoflagellate, Euglenid or Cercomonad? The ultrastructure and Molecular Phylogenetic Position of *Protaspis grandis* n. sp. // J. Eukaryotic Microbiol. V. 53. P. 327. https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2006.00110.x

Larsen J., Patterson D.J. 1990. Some flagellates (Protista) from tropical marine sediments // J. Natural History. V. 24. P. 801. https://doi.org/10.1080/00222939000770571

Mylnikov A.P. 1986. Ultrastructure of a colourless flagellate *Phyllomitus apiulatus* Skuja, 1948 (Kinetoplastida) // Archiv für Protistenkunde. V. 132. P. 1. https://doi.org/10.1016/S0003-9365(86)80001-X

Mylnikov A.A., Mylnikov A.P. 2011. Ultrastructure of the marine predatory flagellate *Metromonas simplex* Larsen et Patterson, 1990 (Cercozoa) // Inland Water Biology. V. 4. № 2. P. 105. https://doi.org/10.1134/S1995082911020155

Thomsen H.A., Buck K.R., Bolt P.A., 1991. Fine structure and biology of *Cryothecomonas* gen. nov. (Protista incertae sedis) from the ice biota // Can. J. Zool. V. 69. P. 1048.

Thomsen H.A., Larsen J. 1993. The ultrastructure of *Commation* gen. nov. (Stramenopiles incertae sedis), a genus of heterotrophic nanoplanktonic flagellates from antarctic waters // Eur. J. Protistology. V. 29. P. 462. https://doi.org/10.1016/S0932-4739(11)80409-8

Vørs N. 1988. *Discocelis saleuta* gen. nov. et sp. nov. (Protista incertae sedis) // Eur. J. Protistology. V. 23. P. 297. https://doi.org/10.1016/S0932-4739(88)80019-1

Yabuki A., Ishida K.-I. 2011. *Mataza hastifera* n. g., n. sp.: a possible new lineage in the Thecofilosea (Cercozoa) // J. Eukaryotic Microbiol. V. 58. № 2. P. 94. https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2010.00524.x

The Cell Structure of Predatory Flagellate *Metromonas grandis* (Cercozoa)

A. A. Myl'nikov[1], K. I. Prokina[1, 2, *], and A. P. Myl'nikov[1]

[1]*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*
[2]*Zoological Institute, Russian Academy of Science, Saint-Petersburg, Russia*
**e-mail: kristin892@mail.ru*

The ultrathin structure of carnivorous flagellate *Metromonas grandis* Larsen et Patterson has been investigated. The predator captures the whole cell of the prey (bodonids, or chrysomonads). Cytostome as a cell pocket has not been found. The cell besides flagella and small parts of the foldes, is surrounded by fibrous layer of 0.05–0.12 μm thickness which consists of thick and thin bent shafts. The plasmalemma is beneath this layer. Two unequal flagella insert of small pocket. The long flagellum bears multiple very thin mastigonemes (hairs) of 0.8–1.0 μm in length; the short flagellum is reduced and is covered by rare mastigonemes. The transversal plate is located upper the cell surface, is surrounded by osmiophilic muff. Helix is absent. The root system is simplified and consists of two microtubular bands which originated near the kinetosome of the long flagellum. The kinetosomes lie parallel to each other and interconnected with at least one fibrous bridge. Cylindrical extrusomes (trichocysts) 1.0–1.4 μm in length and 0.12–0.08 μm in diameter have been in cytoplasm. Trichocysts are divided by diaphragm and contain wheel shaped structure with 13 spokes visible in cross sections. Contractile vacuole is absent. The resemblance *Metromonas grandis* with *M. simplex, Metopion fluens*, cryomonads and other predatory flagellates is discussed.

Keywords: Metromonas grandis, ultrastructure, predatory, cryomonadids, cercozoans

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 2, с. 124–128

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 592:537.636

ВЛИЯНИЕ МЕДЛЕННЫХ МАГНИТНЫХ ФЛУКТУАЦИЙ И СВЕТОВОГО РЕЖИМА НА МОРФО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ *Daphnia magna* Straus

© 2020 г. В. В. Крылов[a, *], Г. А. Папченкова[a], А. А. Батракова[a, b], О. М. Желтова[a, b], Е. А. Осипова[a]

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

[b] *Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова, Ярославль, Россия*

**e-mail: kryloff@ibiw.yaroslavl.ru*

Поступила в редакцию 16.11.2018 г.
После доработки 25.01.2019 г.
Принята к публикации 06.02.2019 г.

Исследовано влияние медленных магнитных флуктуаций с разным периодом, различных режимов освещения и сочетания этих факторов на созревание, продолжительность жизни, размер кладки и период между отрождением молоди у *Daphnia magna* Straus, а также на некоторые морфометрические показатели производителей и отрождаемого потомства. Показано, что период между отрождением молоди и продолжительность жизни рачков-производителей в большей степени зависят от режима освещения и в меньшей от взаимодействия этого фактора с магнитными условиями. Взаимодействие указанных факторов влияло на размеры производимой молоди на уровне статистической тенденции. Обсуждаются вероятные механизмы обнаруженных эффектов.

Ключевые слова: дафния, циркадный ритм, геомагнитная вариация, режим освещения

DOI: 10.31857/S032096522001012X

ВВЕДЕНИЕ

Периодически изменяющиеся параметры окружающей среды оказывают существенное влияние на жизнедеятельность гидробионтов. Один из ярких примеров такого влияния – суточные вертикальные миграции зоопланктонных ракообразных (Dobrynin, 2009; Семенченко, Разлуцкий, 2009). Оценка изменений в транскриптоме и протеоме у представителей этой экологической группы свидетельствует о существенной модуляции экспрессии генов и физиолого-биохимических показателей в течение суток (Maas et al., 2018; Rund et al., 2016). Эти околосуточные (или циркадные) колебания интенсивности свойственны большинству биологических процессов, поскольку позволяют эффективно использовать ресурсы (Dibner, Schibler, 2015).

Смена дня и ночи – основной внешний фактор, прямо или опосредованно определяющий околосуточную ритмику поведенческих, физиолого-биохимических и молекулярно-генетических показателей у подавляющего большинства живых существ, включая пресноводных ракообразных. Этот внешний водитель служит для точной настройки эндогенного циркадного осциллятора (Dibner, Schibler, 2015). Однако в последние годы появились экспериментальные данные, указывающие на вероятность использования гидробионтами суточной геомагнитной вариации в качестве дополнительного внешнего водителя циркадных ритмов (Krylov et al., 2019). Данная вариация возникает за счет токовых процессов на солнечной стороне E-слоя ионосферы на высоте ~90–150 км (Yamazaki, Maute, 2017). Размах суточной геомагнитной вариации составляет приблизительно от нескольких десятков нТл в средних широтах до ~200 нТл вблизи магнитного экватора (Chapman, Bartels, 1940). Ежедневные пики этой вариации хорошо заметны на магнитограммах в дни пониженной магнитной активности.

В связи с вышеизложенным весьма актуально изучение реакций представителей водных экосистем на изменения основного и предполагаемого дополнительного фактора биологических циркадных ритмов. Данные о влиянии магнитных флуктуаций с параметрами, близкими к суточной геомагнитной вариации, и сочетания магнитных и световых факторов на пресноводных ракообразных не найдены.

Цель работы – оценить влияние изменения частоты медленных флуктуаций магнитного поля

и режима освещения на созревание, продолжительность жизни, размер кладки и период между отрождением молоди у *Daphnia magna* Straus, а также на некоторые морфометрические показатели производителей и отрождаемого потомства.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для исследования использовали культуру *D. magna*, синхронизированную в соответствии со стандартной методикой биотестирования (Методика..., 1999). Эксперименты проводили в жесткой аэрированной воде при температуре 22–23°C.

В работе использовали следующие условия: 16 ч свет–8 ч темнота в немодифицированном геомагнитном поле (вариант, приближенный к естественным условиям); 32 ч свет–16 ч темнота в немодифицированном геомагнитном поле; 16 ч свет–8 ч темнота в магнитных флуктуациях с размахом 300 нТл и периодом 48 ч; 32 ч свет–16 ч темнота в магнитных флуктуациях с размахом 300 нТл и периодом 48 ч. В двух последних вариантах магнитные воздействия имитировали двукратно замедленную суточную геомагнитную вариацию. Интенсивность флуктуаций была выше, чем у регулярной суточной вариации и соответствовала интенсивности сильной геомагнитной бури, при этом естественные геомагнитные флуктуации были скомпенсированы. Выбор указанных выше режимов был обусловлен тем, что помимо контрольных условий, период светового и магнитного воздействий увеличили до приблизительной продолжительности репродуктивного цикла у *D. magna* при данной температуре.

Для проведения экспериментов использовали две термостатируемых комнаты, в которых поддерживали упомянутые выше режимы освещения при помощи двух цифровых реле времени DH-48S-S (Omron, Япония). Магнитные флуктуации в каждой комнате воспроизводили при помощи экспериментальной установки, которая состояла из следующих элементов: 1) трехкомпонентный феррозондовый магнитометр (HB0302A, НПО “ЭНТ”, Санкт-Петербург), который служит для регистрации естественных флуктуаций геомагнитного поля в широтном, меридиональном и вертикальном направлении; 2) две системы из трех пар взаимно ортогональных колец Гельмгольца (диаметр 0.5 м, каждое кольцо имеет две обмотки по 700 витков медного провода диаметром 0.2 мм: одна обмотка поверх другой), имеющих одинаковые геометрические размеры и общий центр (куб, на сторонах которого размещены кольца Гельмгольца), одну обмотку использовали для компенсации флуктуаций геомагнитного поля в реальном времени в направлении трех компонент геомагнитного поля, другую – для создания магнитного поля с заданными параметрами; 3) аналого-цифровой и цифро-аналоговые преобразователи сигналов (крейтовая система, укомплектованная устройствами LTR11 и LTR34-4, ЗАО “Л-кард”, Москва). Согласование сигналов и управление экспериментальной установкой осуществляли при помощи программного обеспечения, разработанного специально для этих целей; визуализировали и анализировали регистрируемые и генерируемые сигналы посредством коммерческого программного обеспечения PowerGraph Pro (ДиСофт, Россия).

Молодь дафний в возрасте не старше одних суток помещали в 60 индивидуальных сосудов емкостью 100 см^3, заполненных культивационной водой. По 15 сосудов были размещены в описанных выше условиях до момента естественной гибели всех рачков. Дафний ежедневно кормили суспензией клеток *Chlorella vulgaris* Beijerinck (3.0–3.5 × 10^7 кл./100 см^3). Хлореллу культивировали на среде Тамия, для приготовления суспензии использовали центрифугу MLW K23D, 2500 об./мин (Лейпциг, Германия).

Регистрировали продолжительность жизни рачков-производителей, возраст самок к моменту отрождения первого выводка, количество производимого потомства в семи первых выводках, размеры производителей к моменту окончания экспериментов. Рассчитывали период между отрождением молоди. У зафиксированных в 70%-ном растворе этанола новорожденных рачков пятого выводка также определяли размеры тела. Для этого дафний фотографировали при одном увеличении при помощи бинокулярного микроскопа МБС-8 и окуляр-камеры DCM-500 (Hangzhou Huaxin IC Technology, Китай). Затем на фотографиях с использованием программы “ToupView” (ToupTek, Китай) определяли длину тела от верхнего края головы до основания хвостовой иглы путем соотношения числа пикселей, соответствующих размерам тела, с заданным эталонным размером. У рачков-производителей дополнительно определяли высоту карапакса (расстояние между двумя точками на наибольшем перпендикуляре к длине тела) и длину хвостовой иглы.

Полученные данные, за исключением возраста самки к моменту отрождения первого выводка, имели нормальное распределение, поэтому для оценки значимости различий использовали однофакторный дисперсионный анализ и апостериорный критерий Тьюки. Значимость различий между двумя группами рачков оценивали при помощи критерия Стьюдента. Для оценки влияния светового режима и магнитных условий на исследуемые показатели использовали двухфакторный дисперсионный анализ. Различия ненормально распределенных данных оценивали при помощи критерия Краскела–Уоллиса.

Таблица 1. Биологические показатели самок *Daphnia magna* в эксперименте

Режим освещения	Магнитные условия	Возраст самок к моменту отрождения первого выводка, сут	Среднее количество потомков в выводке	Период между выводками молоди, сут	Продолжительность жизни производителей, сут	*n*
16–8 (24 ч)	ГМП	8 (6–8)[a]	22.88 ± 1.11[a]	2.26 ± 0.11[ab]	79.00 ± 4.02[a]	14
	ФЛ	8 (8–8)[a]	22.87 ± 1.15[a]	2.04 ± 0.12[a]	74.54 ± 2.95[ab]	13
32–16 (48 ч)	ГМП	7 (6–8)[a]	22.88 ± 1.11[a]	2.27 ± 0.11[ab]	66.50 ± 2.66[b]	16
	ФЛ	8 (8–8)[a]	20.27 ± 1.15[a]	2.53 ± 0.12[b]	72.62 ± 2.95[ab]	13

Примечание. Возраст самок к моменту отрождения первого выводка представлен как медиана (верхний и нижний квартили), другие данные – как среднее значение показателя ± стандартная ошибка. Надстрочные буквенные индексы указывают на статистически значимые различия показателей в столбце $p < 0.05$ (критерий Краскела–Уоллиса или дисперсионный анализ, критерий Тьюки). Здесь и в табл. 2 ГМП – геомагнитное поле с естественной суточной вариацией (период 24 ч.), ФЛ – магнитные флуктуации с размахом 300 нТл и периодом 48 ч. *n* – число самок.

Таблица 2. Морфометрические показатели *Daphnia magna* в эксперименте

Режим освещения	Магнитные условия	Самки				Молодь	
		длина тела, мм	высота карапакса, мм	длина хвостовой иглы, мм	*n*	длина тела, мм	*n*
16–8 (24 ч)	ГМП	4.39 ± 0.07	2.93 ± 0.07	0.31 ± 0.03	12	0.827 ± 0.008	107
	ФЛ	4.40 ± 0.07	3.00 ± 0.08	0.33 ± 0.04	10	0.838 ± 0.007	143
32–16 (48 ч)	ГМП	4.41 ± 0.06	2.96 ± 0.06	0.37 ± 0.03	16	0.839 ± 0.006	161
	ФЛ	4.46 ± 0.07	2.91 ± 0.07	0.37 ± 0.03	12	0.825 ± 0.007	138

Примечание. Даны средние значения показателя ± стандартная ошибка.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Смертность рачков во всех группах на 21-ые сутки опытов не превышала 20%, что соответствует естественной смертности дафний в контрольных вариантах при проведении стандартных тестов для определения хронической токсичности (US EPA..., 1996). Между исследуемыми группами не было обнаружено значимых различий в размерах рачков-производителей, количестве и размерах отрождаемого ими потомства, а также в возрасте самок к моменту отрождения первого выводка (табл. 1, 2). В то же время, средний период между отрождением молоди и продолжительность жизни рачков-производителей заметно варьировали при экспозиции в разных условиях. Так, период между отрождением молоди у дафний, находившихся в магнитных флуктуациях длительностью 48 ч и в световом режиме 32–16 ч, был почти на половину суток продолжительнее этого показателя в группе рачков, экспонированных в магнитных флуктуациях длительностью 48 ч и в световом режиме 16–8 ч. Продолжительность жизни рачков-производителей, находившихся в немодифицированном геомагнитном поле и в световом режиме 32–16 ч, была на >10 сут короче, чем в группе рачков, экспонированных в тех же магнитных условиях и в световом режиме 16–8 ч. В обоих случаях различия были статистически значимы (табл. 1). Если рассматривать только рачков, развивавшихся при световом режиме 32–16 ч, то статистически значимые различия в продолжительности жизни ($t = 2.12$, $p < 0.05$, $df = 27$) наблюдали между группами, экспонированными в немодифицированном геомагнитном поле (66.50 ± ± 2.66 сут) и в магнитных флуктуациях длительностью 48 ч (72.62 ± 2.95 сут).

Двухфакторный дисперсионный анализ выявил статистически значимую зависимость продолжительности периода между отрождением молоди у дафний от режима освещения ($F = 4.76$, $\eta = 9.14\%$, $p < 0.05$, $n = 56$) и от взаимодействия режима освещения и магнитных условий ($F = 4.58$, $\eta = 8.80\%$, $p < 0.05$, $n = 56$). Режим освещения также значимо влиял на продолжительность жизни рачков-производителей ($F = 7.38$, $\eta = 14.18\%$, $p < 0.01$, $n = 56$). Кроме этого, продолжительность жизни рачков-производителей ($F = 3.97$, $\eta = 7.63\%$, $0.05 < p < 0.01$, $n = 56$) и размеры производимой молоди ($F = 3.26$, $\eta = 5.97\%$, $0.05 < p < 0.01$, $n = 549$) на уровне статистической тенденции зависели от взаимодействия режима освещения и магнитных условий.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные результаты свидетельствуют о том, что комбинированное воздействие факторов – режима освещения и медленных магнитных флук-

туаций – способно повлиять на жизнедеятельность *D. magna*. Причем режим освещения играет основную роль, поскольку сила влияния только этого фактора на исследуемые показатели заметно превышала силу влияния исследованного сочетания воздействий. Изменение периода медленных магнитных флуктуаций как отдельный фактор не оказывало воздействия на оцениваемые параметры жизнедеятельности рачков в данном эксперименте. Однако следует отметить, что различные биологические процессы в разной степени зависят от магнитных условий и освещения. Так, при исследовании пролиферации зародышевых клеток плотвы в условиях световой депривации, депривации естественного магнитного поля и комбинации этих факторов, установлено, что показатели митотического деления в большей степени зависят от магнитных условий и в меньшей от освещения (Talikina et al., 2017).

Наибольший период между отрождением молоди наблюдался в магнитных флуктуациях длительностью 48 ч при световом режиме 32–16 ч, т.е. при увеличении периода основного (свет) и вероятного дополнительно (суточная геомагнитная вариация) внешних водителей циркадных биологических ритмов. При этом продолжительность жизни рачков, зависящая от циркадной ритмичности биологических процессов, была минимальной в условиях пролонгированного периода освещения при немодифицированных геомагнитных флуктуациях. В условиях синхронизации частоты магнитных колебаний с “длительным” световым режимом 32–16 ч продолжительность жизни дафний была близка к контрольному значению. Это еще раз подчеркивает ведущую роль смены дня и ночи в модуляции процессов, зависимых от циркадных биологических ритмов. В то же время, результаты указывают на вероятность использования суточной геомагнитной вариации для тонкой коррекции циркадных ритмов организма.

Известно, что ежедневные вертикальные миграции и некоторые другие феномены с околосуточным периодом у кладоцер в естественной среде связывают с избеганием хищников и доступностью пищи в разное время суток, со сложными конкурентными отношениями и другими биотическими и абиотическими факторами, имеющими околосуточную ритмичность (Семенченко, Разлуцкий, 2009). В нашем эксперименте эти факторы были исключены. Таким образом, сравнение полученных результатов с данными, зарегистрированными в естественных условиях, было бы некорректным. Настоящая работа описывает биологические эффекты первичных водителей ритма, обнаруженные на модельном гидробиологическом объекте, что позволяет рассуждать об их вероятных биофизических механизмах.

Известно, что информация о фотопериоде используется биологическими объектами для синхронизации эндогенного циркадного осциллятора, представляющего собой сложную сеть циклической экспрессии генов, с суточными изменениями окружающей среды. Огромную роль здесь играют криптохром-1 (CRY1) и криптохром-2 (CRY2) (Sancar, 2003). Эти белки выступают в роли репрессоров транскрипции факторов молекулярной циркадной системы (Hunt, Sassone-Corsi, 2007). В цитоплазме криптохромы связываются с белковыми продуктами циркадных генов (PER). Образующиеся димеры проникают в ядро и при достижении высоких концентраций ингибируют экспрессию комплекса циркадных генов, включая свои собственные. Это приводит к снижению концентрации криптохромов и белков циркадных генов, а затем к возобновлению транскрипции факторов молекулярной циркадной системы за счет деградации димеров. Периодичность работы описанной системы с обратной связью – один из нескольких механизмов поддержания околосуточной ритмичности сложной молекулярной циркадной системы (Schibler, Sassone-Corsi, 2002). В то же время, криптохромы рассматриваются сегодня как наиболее вероятные биологические магнитодетекторы (Hore, Mouritsen, 2016). Предполагается, что внешнее магнитное поле может влиять на спиновое состояние бирадикалов, образующихся в криптохромах при переносе электронных дырок с кофактора флавинаденинди-нуклеотида на остатки триптофана (Solov’yov et al., 2007). Вероятно, тонкая коррекция циркадных ритмов организма с суточной геомагнитной вариацией происходит с участием криптохромов.

Для подтверждения или опровержения этих предположений необходимы дополнительные эксперименты, направленные на исследование вовлеченности криптохромов в процессы синхронизации биологических циркадных ритмов с суточной геомагнитной вариацией. Не менее актуальной может стать оценка зависимых от циркадных ритмов параметров у рачков после длительной экспозиции в течение нескольких поколений.

Выводы. Режим освещения оказался наиболее значимым среди исследованных факторов, повлиявшим на продолжительность жизни рачков и продолжительность периода между отрождением молоди. Взаимодействие режима освещения и магнитных условий также оказывало действие на исследованные показатели, но сила влияния взаимодействия факторов была невысока. Полученные данные позволяют предположить, что суточная геомагнитная вариация может использоваться дафниями для тонкой коррекции циркадных ритмов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Методика определения токсичности воды по смертности и изменению плодовитости дафний. 1999. Москва: Акварос.

Семенченко В.П., Разлуцкий В.И. 2009. Факторы, определяющие суточное распределение и перемещения зоопланктона в литоральной зоне пресноводных озер // Журнал Сибирского федерального университета: серия биология. Т. 2. № 2. С. 191.

Chapman S., Bartels J. 1940. Geomagnetism. London: Oxford University Press.

Dibner C., Schibler U. 2015. Circadian timing of metabolism in animal models and humans // J. Intern. Med. V. 277. № 5. P. 513.

Dobrynin A.E. 2009. Diurnal dynamics of the vertical distribution of zooplankton in an oligotrophic lake // Inland Water Biology. V. 2. № 2. P. 162.

Hore P.J., Mouritsen H. 2016. The radical-pair mechanism of magnetoreception // Annu. Rev. Biophys. V. 45. P. 299.

Hunt T., Sassone-Corsi P. 2007. Riding tandem: circadian clocks and the cell cycle // Cell. V. 129. P. 461.

Krylov V.V., Kantserova N.P., Lysenko L.A., Osipova E.A. 2019. A simulated geomagnetic storm unsynchronizes with diurnal geomagnetic variation affecting calpain activity in roach and great pond snail // Int. J. Biometeorol. V. 63. P. 241.

Maas A.E., Blanco-Bercial L., Lo A., Tarrant A.M., Timmins-Schiffman E. 2018. Variations in copepod proteome and respiration rate in association with diel vertical migration and circadian cycle // Biol. Bull. V. 235. № 1. P. 30.

Rund S.S., Yoo B., Alam C. et al. 2016. Genome-wide profiling of 24 hr diel rhythmicity in the water flea, *Daphnia pulex*: network analysis reveals rhythmic gene expression and enhances functional gene annotation // BMC Genomics. V. 17: 653. https://doi.org/10.1186/s12864-016-2998-2

Sancar A. 2003. Structure and function of DNA photolyase and cryptochrome blue-light photoreceptors // Chem. Rev. V. 103. P. 2203.

Schibler U., Sassone-Corsi P. 2002. A web of circadian pacemakers // Cell. V. 111. P. 919.

Solov'yov I.A., Chandler D.E., Schulten K. 2007. Magnetic field effects in *Arabidopsis thaliana* cryptochrome-1 // Biophys. J. V. 92. P. 2711.

Talikina M.G., Izyumov Y.G., Krylov V.V. 2017. The impact of hypomagnetic conditions and light deprivation on mitosis of germ cells and body length of prelarvae in roach (*Rutilus rutilus* L.) // Inland Water Biology. V. 10. № 2. P. 243.

US EPA Ecological effects test guidelines. 1996. OPPTS 850.1300 Daphnid chronic toxicity test. Washington: US EPA, 10 p. https://www.epa.gov/sites/production/files/2015-07/documents/850-1300.pdf.

Yamazaki Y., Maute A. 2017. Sq and EEJ – a review on the daily variation of the geomagnetic field caused by ionospheric dynamo currents // Space Sci. Rev. V. 206. P. 299.

The Influence of Slow Magnetic Fluctuations and Lighting Modes on Morpho-biological Parameters of *Daphnia magna* Straus

V. V. Krylov[1, *], G. A. Papchenkova[1], A. A. Batrakova[1, 2], O. M. Zheltova[1, 2], and E. A. Osipova[1]

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

[2]*Demidov Yaroslavl State University, Yaroslavl, Russia*

**e-mail: kryloff@ibiw.yaroslavl.ru*

The effect of slow magnetic fluctuations, lighting modes, and the interaction of these factors on the maturation, lifespan, brood size and the period between hatching of juveniles in *Daphnia magna* Straus, as well as on some morphometric parameters of the producers and offspring was studied. The lighting modes had an influence on the period between broods and the life span of crustaceans. The interaction of magnetic fluctuations and lighting modes influenced these parameters in a less extend. Sizes of produced offspring depended on the interaction of magnetic and lighting conditions as a marginal trend toward significance. Possible mechanisms of the observed effects are discussed.

Keywords: daphnia, circadian rhythm, geomagnetic variation, lighting mode

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 2, с. 129–136

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.5(285.2)

КОПЕПОДА *Eurytemora caspica* (Crustacea, Calanoida) В ВОДОХРАНИЛИЩАХ РЕК ВОЛГИ И КАМЫ

© 2020 г. Н. М. Сухих[a, *], В. И. Лазарева[b], В. Р. Алексеев[a]

[a] *Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия*

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

**e-mail: Susikh1@mail.ru*

Поступила в редакцию 01.03.2019 г.
После доработки 29.07.2019 г.
Принята к публикации 23.09.2019 г.

В 2013 г. из северной части Каспийского моря описан новый вид *Eurytemora caspica* Sukhikh et Alekseev, 2013. Тщательный морфологический анализ сборов *Eurytemora* из бассейна р. Волги первоописателями вида показал, что на протяжении всего исследованного водосбора действительно обитает вид *E. caspica*, а не *E. affinis*, как считалось ранее. Сам вид *E. affinis* не обнаружен. Анализ участка митохондриального гена цитохром оксидазы 1 (COI) подтвердил видовой статус исследуемых популяций из Каспийского моря и ряда других участков Волжского бассейна. По нашим данным *E. caspica* широко распространена в бассейне р. Волги от дельты реки на юге до устья р. Камы (55°12′ с.ш.) на севере, а по р. Каме – до середины Камского водохранилища у слияния рек Иньвы и Косьвы (58°52′ с.ш.). В течение летнего периода численность рачка в разных участках Волго-Камского бассейна колебалась от единичных находок до нескольких тыс. экз./м^3.

Ключевые слова: Волга, Кама, водохранилище, *Eurytemora caspica*, новые находки, распространение, значение в зоопланктоне

DOI: 10.31857/S0320965220020163

ВВЕДЕНИЕ

До недавнего времени считалось, что *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) – широко распространенный вид, населяющий пресные и солоноватые воды Европы, Азии и Северной Америки (Боруцкий и др., 1991; Lee, 1999). Его типовое местонахождение – р. Эльба (Германия). Морфологически вид очень изменчив и сложен в определении, сразу после его описания выделен ряд подвидов из европейских водоемов, в том числе Балтийского моря, сформировавших группу "*affinis*" (*E. a. hirundo* Giesbrecht, 1881; *E. a. hirundoides* Nordquist, 1888; *E. a. hispida* (Nordquist, 1888); *Eurytemora a. inermis* (Boeck, 1864) и *E. a. raboti* Richard, 1897) (Boxshall, 2019; Razouls et al., 2005–2019; Sukhikh et al., 2016). Впоследствии три подвида были переописаны как самостоятельные виды – *E. raboti* (Richard, 1897), *E. hirundo* (Giesbrecht, 1881) и *E. hirundoides* (Nordquist, 1888) (Boxshall, 2019; Razouls et al., 2005–2019). Позже на основе детальных морфологических исследований *E. hirundo* и *E. hirundoides* сведены в синоним *E. affinis* (Busch, Brenning, 1992; Castel, Feurtet, 1993; Wilson, 1959).

Генетические и морфологические исследования последних лет показали, что в Северной Америке под наименованием *E. affinis* обитает несколько видов. Один из них *E. carolleeae* Alekseev et Souissi, 2011 описан из водоемов Атлантического побережья США (Alekseev, Souissi, 2011). Показано (Vasquez et al., 2016), что несколько десятилетий назад именно этот вид вселился в Великие озера, а не каспийская *Eurytemora*, как считали ранее. Морфологический анализ популяции *E.* cf. *affinis* из самого Каспийского моря и сравнение его с другими представителями рода *Eurytemora* также выявили новый для науки вид, который описан как *E. caspica* Sukhikh et Alekseev, 2013 (Sukhikh, Alekseev, 2013) (рис. 1). В 2015 г. В.И. Лазаревой впервые установлено, что в водохранилищах Средней и Нижней Волги обитает также вид *E. caspica* (Лазарева и др., 2018б), который ранее определяли как *E. affinis*.

Цель работы – анализ распространения и обилия *E. caspica* в пределах Волжского бассейна, а также доказательство методами морфологии и молекулярной генетики единства его популяций из Каспийского моря и бассейна р. Волги.

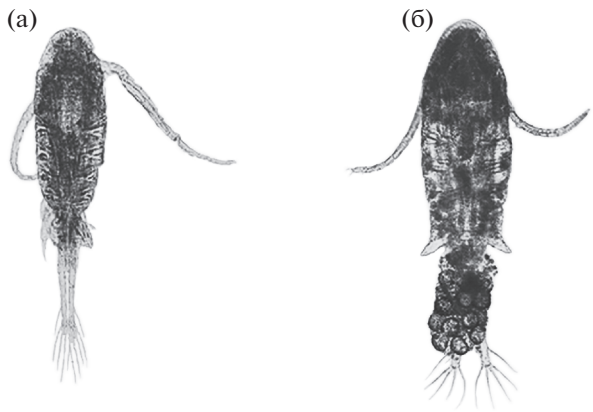

Рис. 1. Внешний вид самца (а) и самки (б) *Eurytemora caspica* из типового местонахождения в Каспийском море (по: Sukhikh, Alekseev, 2013).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом послужили сборы В.И. Лазаревой летом 2015–2017 гг. по р. Волге от г. Астрахань до верховьев Иваньковского водохранилища вблизи г. Тверь и по р. Каме от ее устья до верховьев Камского водохранилища у г. Березники, а также сборы В.Р. Алексеева в июле 2009 г. из р. Волги у г. Астрахань.

Пробы отбирали преимущественно в пелагиали (>130 станций), в 2017 г. дополнительно обследовали устьевые области крупных притоков. Подробное описание точек отбора проб, общей схемы работ и гидрофизических параметров вод водохранилищ приведено в работе Лазаревой и др. (2018б). Ракообразных учитывали в тотальных сборах зоопланктона сетью Джеди (диаметр входного отверстия 12 см, сито с диагональю ячеи 105 мкм), облавливали весь столб воды от дна до поверхности водоема. Сборы фиксировали 4%-ным формалином и просматривали в лаборатории под стереомикроскопом StereoDiscovery-12 (Carl Zeiss, Jena). Таксономическую идентификацию видов рода *Eurytemora* проводили с использованием работ Боруцкого и др. (1991) и Сухих и Алексеева (Sukhikh, Alekseev, 2013).

Материал для генетических исследований фиксировали 96%-ным этанолом. В анализе использованы шесть особей *E. caspica*, собранных в дельте р. Волги – у г. Астрахань (46°23′ с.ш., 48°02′ в.д.), а также в водохранилищах Саратовское – у г. Балаково (52°06′ с.ш., 47°47′ в.д.), Куйбышевское – у сел Ундоры (54°36′ с.ш., 48°26' в.д.) и Атабаево (55°12′ с.ш., 49°22′ в.д.) и Камское – у г. Добрянка (58°26′ с.ш., 56°24′ в.д.).

Для амплификации участка гена митохондриального гена цитохром оксидазы 1 (COI) размером 542 пн применяли стандартные праймеры COIH 2198 (5′ TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3′) и COIL 1490 (5′ GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG 3′) (Folmer et al., 1994). Использовался следующий температурный профиль полимеразной цепной реакции (ПЦР): начальная денатурация 5 мин при 94°C, следующие пять циклов по схеме 90°C (30 с), 45°C (60 с), 72°C (90 с), затем 27 циклов по схеме 90°C (30 с), 55°C (45 с), 72°C (60 с) и конечная элонгация 5 мин при 72°C (Sukhikh et al., 2016).

Секвенирование проводили в обе стороны на автоматическом секвенаторе ABI 3130 (Applied Biosystems) с применением тех же праймеров, которые использовались для амплификации. Нуклеотидные последовательности выравнивали с помощью программы BioEdit 7.2 (Hall, 1999) по алгоритму Clustal W (Thompson et al., 1994) и редактировали вручную.

Филогенетическую реконструкцию выполняли по алгоритму ближайшего связывания (NJ) с использованием модели Maximum Composite Likelihood в пакете программ: MEGA X (Kumar et al., 2018). В качестве статистического теста применяли метод бутстрепа с использованием 1000 псевдорепликаций.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Морфологический анализ. В пробах из рек Волги и Камы *E. affinis* не обнаружена. *E. caspica* отличается от близкородственных видов *E. affinis* и *E. carolleeae* по ряду морфологических признаков: форме мандибул, генитального сегмента, сегментации фуркальных щетинок и щетинок плавательных конечностей, а также по вооружению пятой пары ног (P5) у самцов и самок (рис. 2).

Морфологически каспийский вид занимает промежуточное положение между европейской *E. affinis* и американской *E. carolleeae* (ближе к первой), такая картина совпадает с топологией ветвей на филогенетическом дереве (рис. 3). По форме мандибул, генитального сегмента самок и левого базиподита P5 самцов, отсутствию четкого сегментирования щетинок плавательных ног и каудальных ветвей *E. caspica* приближается к *E. affinis* (рис. 2а, 2в–д, 2л, 2н–п). Особи *E. caspica* сходны с *E. carolleeae* по оснащению волосками абдоминального сегмента и каудальных ветвей самок, а также по размеру маленького шипика на дистальном членике P5 самок, который <10% длины ближайшего шипа (рис. 2ж, 2м).

Самки *E. lacustris* отличаются от *E. caspica* отсутствием боковых выростов на последнем грудном сегменте (рис. 2л, 2р) и расположением внутреннего выроста первого членика экзоподита пятой пары под углом 90° к членику (рис. 2м, 2с). Самцы этих двух видов различаются по количеству члеников экзоподита правой P5, по форме этого

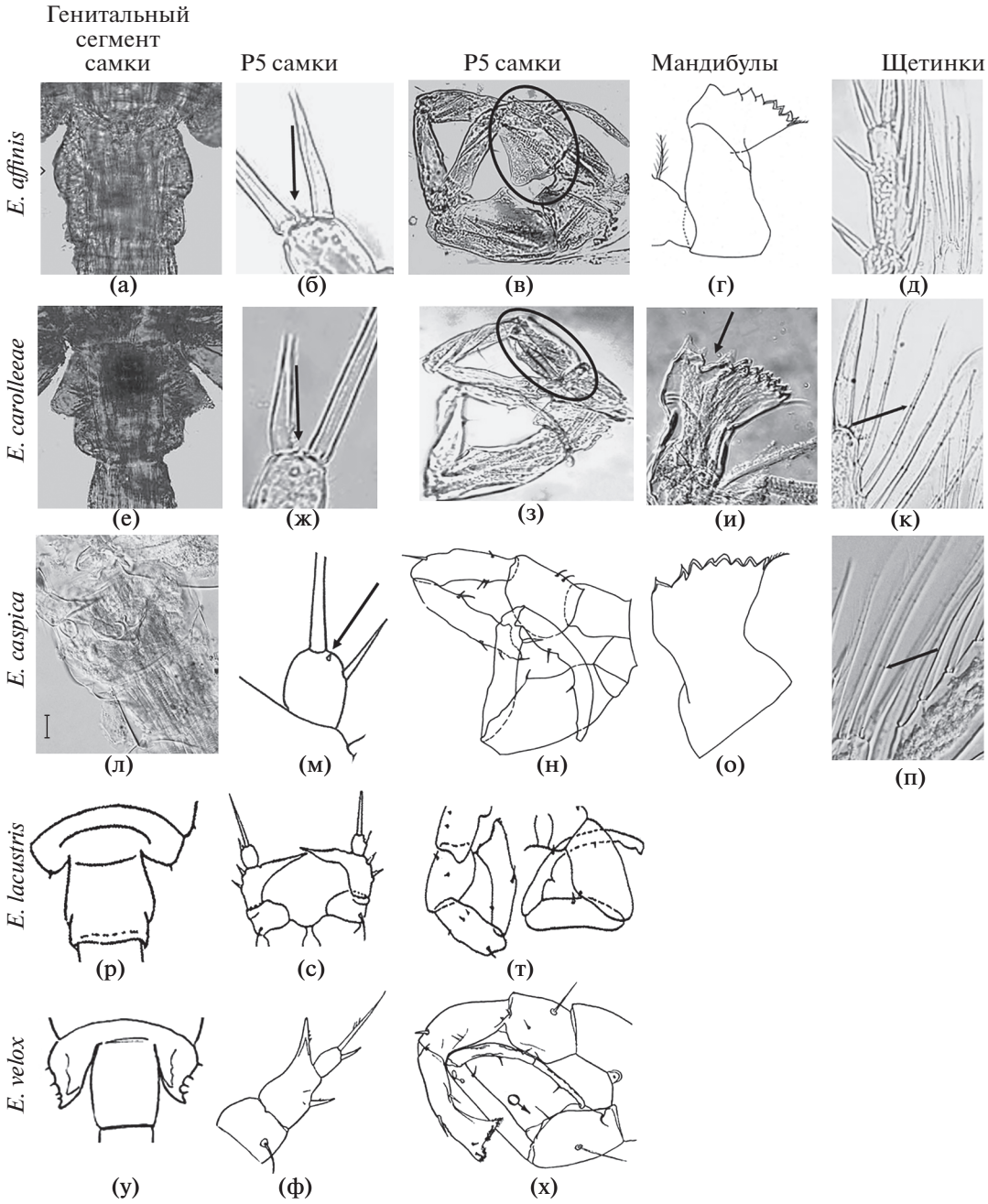

Рис. 2. Основные различия между видами *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) (а–д), *E. carolleeae* (е–к), *E. caspica* (л–п), *E. lacustris* (р–т), *E. velox* (у–х): а, е, л, р, у – генитальный сегмент самки; б, ж, м, с, ф – дистальный сегмент пятой пары ног (P5) и маленький шипик (указан стрелкой); в, з, н, т, х – пятая пара ног (P5) самца (в овале форма левого базиподита); г, и, о – мандибулы самцов и самок (стрелкой указан разрыв между зубцами); д, к, п – щетинки плавательных ног (стрелкой указана сегментация); а–к, м–о – фото и рисунки Н.М. Сухих (а, в, е, и – по: Alekseev, Souissi, 2011, м, н, о – по: Sukhikh, Alekseev, 2013); л–п – фото В.И. Лазаревой; р–т – по: Kiefer, 1978; у–х – по: Dussart, 1967.

сегмента, а также по форме апикального конца второго членика экзоподита левой P5 (рис. 2н, 2т).

Самки *E. caspica* и *E. velox* различаются по форме и направлению боковых выростов последнего грудного сегмента (рис. 2л, 2у), а также по количеству шипов на наружном крае первого членика экзоподита P5 (рис. 2м, 2ф). Самцы этих двух видов различимы по количеству члеников экзоподита правой P5, а также по их форме (рис. 2н, 2х).

Генетический анализ. Анализ участка митохондриального гена цитохром оксидазы 1 (COI) размером 542 пн подтвердил видовой статус популяции *E. caspica* из Каспийского моря. Уровень различий с *E. affinis* составил 15%, а с *E. carolleeae* –

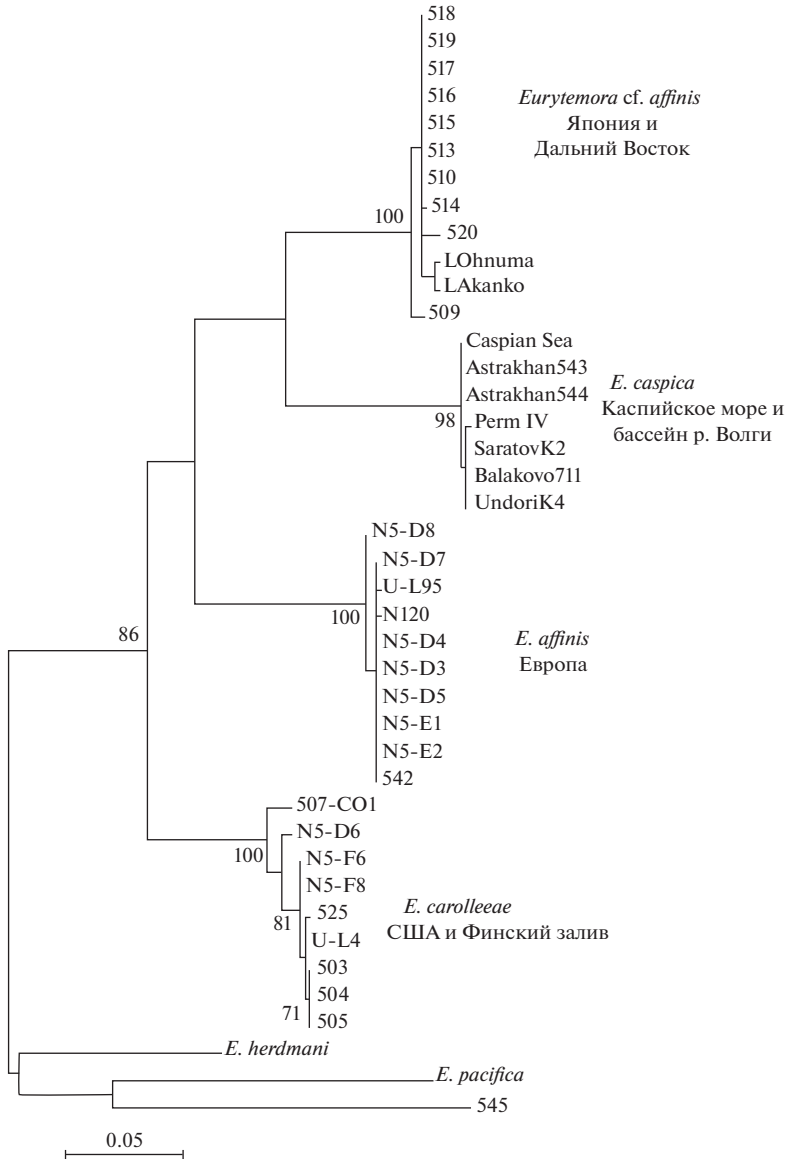

Рис. 3. Филогенетическое дерево, построенное методом максимального правдоподобия с использованием модели Тамура Неи по данным 41 нуклеотидной последовательности участка гена CO1 видов рода *Eurytemora* (542 пн): *Eurytemora* cf. *affinis* из озер Японии и прибрежья о. Сахалин; *E. caspica* из северной части Каспийского моря, дельты рек Волги и Камы; *E. affinis* из эстуариев Европы (реки Эльба, Сена и Шельда, Финский залив); *E. carolleeae* (атлантическое побережье США, Финский залив). Цифрами даны индексы (в %) бутстрэп-анализа (значения ≤70% не указаны), размерность шкалы – в % нуклеотидных замен. В качестве внешней группы использованы *E. herdmani* Thompson et Scott, 1897 и *E. pacifica* Sato, 1913.

19.7%. Анализ участка гена COI у шести рачков *E. caspica* из рек Волги и Камы указал на обитание здесь именно этого вида. Все особи из перечисленных точек образовали одну кладу (рис. 3), различия внутри клады составляли 0.002%, что соответствует всего двум нуклеотидным заменам. Все полученные сиквенсы относились к трем гаплотипам. Рачки из Каспийского моря и р. Волги у г. Астрахань образуют первый гаплотип, из Камского водохранилища – второй, из водохранилищ р. Волги – третий. Все полученные последовательности размещены в международной базе данных GenBank под номерами MN271657–MN271660; KC627339; KC627342.

Распространение и некоторые характеристики популяций. В августе 2015–2017 гг. *E. caspica* была обычным (обнаружена в 30–79% проб) обитателем пелагиали Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ, а также незарегулированного участка р. Волги ниже г. Волгоград; в Саратовском водохранилище вид отсутствовал (табл. 1). Вверх по р. Волге *E. caspica* проникла только до

Таблица 1. Встречаемость и обилие *Eurytemora caspica* в водохранилищах рек Волги и Камы в августе 2015–2017 гг.

Показатель	Водохранилища						
	Км	Вт	Нк	К	С	В	НВ
Встречаемость	+++	+++	++	++	–	++	++
Численность, экз./м^3	120–820	5–3050	20–180	5–5710	–	10–1580	10–50
Длина*, мм/♀,	1.1–1.3	1.1–1.2	1.0–1.2	1.0–1.1	–	0.9–1.2	1.0
♂	1.0–1.1	1.0–1.1	1.0	0.8–0.9	–	0.8–1.1	0.8–1.0
Число яиц/♀	8–20	15–30	10–20	8–25	–	7–15	13–30
Расстояние от Каспия, км	2430–2600	2165–2420	1905–2160	1400–1900	1060–1390	530–1050	10–520

Примечание. Водохранилища: Км – Камское, Вт – Воткинское, Нк – Нижнекамское, К – Куйбышевское, С – Саратовское, В – Волгоградское, НВ – незарегулированые участки р. Волги ниже плотины Волжской ГЭС. Встречаемость: “+++” – встречается в большинстве проб (>80%), “++” – обычен (30–79% проб), “–” – не обнаружен.
* Длина тела от верхнего края головы до основания апикальных щетинок фурки.

устья р. Камы (55°12′ с.ш.). Летом 2016 г. *E. caspica* впервые отмечена во всех водохранилищах Камского каскада (Лазарева и др., 2018а, 2018б), самая северная находка в Камском водохранилище – у слияния рек Иньва и Косьва (58°52′ с.ш.). В пелагиали Воткинского и Камского водохранилищ вид встречался фактически повсеместно (>80% проб). Его численность сильно варьировала по акватории исследованных водоемов (табл. 1). Высокие значения (>1 тыс. экз./м^3) зарегистрированы в Волго-Камском плесе Куйбышевского водохранилища, средних участках Воткинского и Волгоградского водохранилищ.

В августе 2015–2017 гг. взрослые размножающиеся особи формировали 10–60% численности популяций *E. caspica*. Линейные размеры половозрелых рачков варьировали от водоема к водоему (табл. 1), наиболее крупные самки и самцы (длина тела ≥1 мм) зарегистрированы в Камском и Воткинском водохранилищах, самые маленькие – в Куйбышевском водохранилище и незарегулированных участках р. Волга. Согласно данным Сухих и Алексеева (Sukhikh, Alekseev, 2013), особи из северного Каспия были тоже маленькими (♀ 0.90–0.98 мм, ♂ 0.88–0.96 мм).

Максимальная индивидуальная плодовитость (в среднем 23 ± 5 яиц в яйцевом мешке) зарегистрирована у сравнительно крупных рачков из р. Камы. У самок в р. Волге она была наибольшей (15 ± 1) в Куйбышевском водохранилище, в Волгоградском водохранилище снижалась до 11 ± 2. На незарегулированном участке реки ниже г. Волгоград *E. caspica* фактически не размножалась. Отмечены в основном (70% численности) взрослые самцы и неполовозрелые самки, однако, немногочисленные размножающиеся особи характеризовались высокой плодовитостью (в среднем 21 ± 4 яиц).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Известно, что *Eurytemora* cf. *affinis* появилась в планктоне Куйбышевского водохранилища в начале 1980-х годов, а с 1984 г. вид уже доминировал среди калянид в первой половине лета (Тимохина, 2000). В 2000-х годах он отмечен как обычный (встречаемость >40%) в Саратовском водохранилище (Попов, 2007). Летом 2015 г. по сборам в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах этот вид впервые определен как *E. caspica* (Лазарева и др., 2018а, 2018б).

Тщательный морфологический анализ особей *Eurytemora* из рек Волги и Камы первоописателями вида показал повсеместное обитание *E. caspica*, а не *E. affinis,* как считали ранее (Бычек, 2008; Popov, 2011; Тимохина, 2000). Морфологическая изменчивость среди исследованных популяций минимальна. Различия среди популяций проявляются только в укрупнении размеров особей обоих полов при продвижении с юга на север от Каспийского моря к Камскому водохранилищу. Имеются данные (Биологические инвазии..., 2004), что линейные размеры видов-вселенцев часто оказываются больше или меньше, чем в нативном местообитании, укрупнение особей ракообразных наблюдают в высококормных условиях при слабом прессе рыб. Также возможно, что мы наблюдаем закономерное укрупнение рачков при расселении их в водоемы с более низкой температурой воды.

С укрупнением размеров тела отмечена и некоторая тенденция к увеличению плодовитости самок. Известно, что плодовитость (масса яиц или отрожденных особей) животных зависит от массы самки (Алимов, 2015), у ракообразных масса яиц и их количество прямо пропорциональны размеру самки, за исключением старых особей, способность к размножению которых невелика (Иванова, 1985; Калинкина, Пименова, 2003; Рубахина, 2000).

Относительно недавнее расселение вида по Волжскому бассейну подтверждается и нашими результатами генетического анализа: на протяжении >3000 км Северного Каспия, рек Волги и Камы встречено всего три гаплотипа, которые отличаются друг от друга парой нуклеотидов. Результаты исследования участка гена COI указывают на единство вида среди всех исследованных популяций, а полученные последовательности ДНК формируют общую кладу на филогенетическом дереве. Различия внутри клады при этом минимальны.

Генетические исследования *Eurytemora* из Каспийского моря впервые проведены Ли (Lee, 1999) в рамках исследования филогеографии тогда еще единого вида *E. affinis* для всей Палеарктики. В приведенной работе проанализирован единственный рачок из северной части Каспийского моря. Для него было получено по одной последовательности участков митохондриальных генов 16SrRNA и COI. Последняя ДНК-последовательность также использована в данной работе.

Полученные данные полностью соответствуют этой картине и расширяют ее. Увеличение количества проанализированных ракообразных позволило выделить две клады: дальневосточную и каспийскую. Показано, что каспийская *Eurytemora* – ближайший родственник видов этого рода на Дальнем Востоке России и в Японии. Различия между кладами составили 13.2% нуклеотидных замен, тогда как таковые с *E. carolleeae* и *E. affinis* достигали >15%. Возможно, дальневосточная *E.* cf. *affinis* – тоже самостоятельный вид, для описания которого требуется тщательный морфологический анализ.

Область распространения *E. caspica*, по-видимому, значительно шире, чем удалось установить. Знакомство с рисунками ракообразных черноморского бассейна, любезно предоставленными Л.В. Самчишиной (Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины), позволяет предположить, что *E. caspica* встречается в Черном и Азовском морях (Самчишина, 2005). Анализ рисунков и фотографий из определителя Calanoida (Crustacea: Copepoda) Казахстана и сопредельных территорий (Крупа и др. 2016) указывает на то, что исследуемый вид, вероятно, обитает и на территории Казахстана, по крайней мере, в Северо-Восточном Каспии.

Из других видов рода вместе с *E. caspica* в Куйбышевском, Камском и Воткинском водохранилищах в небольших количествах (<500 экз./м^3) отмечена *E. velox* (Lilljeborg, 1853) (Лазарева и др., 2018а, 2018б). Для Куйбышевского и Саратовского водохранилищ указана еще *E. lacustris* (Poppe, 1887) (Бычек, 2008; Попов, 2007; Тимохина, 2000; Popov, 2011). Также этот вид отмечен В.Р. Алексеевым в 1978 г. в летних пробах из временных водоемов, связанных с дельтой р. Волги. Однако летом 2015–2017 гг. *E. lacustris* в реках Волге и Каме не обнаружена (Лазарева и др., 2018а, 2018б). С учетом связи волжского и балтийского бассейнов через Волго-Балтийский канал можно ожидать проникновения в р. Волгу балтийской *E. affinis* и американского вселенца *E. carolleeae*. Для идентификации самок и самцов пяти видов *Eurytemora* (*E. lacustris, E. affinis, E. caspica, E. velox* и *E. carolleeae*), обсуждаемых в настоящей работе, приведен определительный ключ.

Ключ для определения видов рода *Eurytemora* по самкам

1. Последний грудной сегмент без боковых выростов. Внутренний вырост первого членика экзоподита пятой пары расположен под углом 90° к членику..... *E. lacustris*

– Последний сегмент тела с крупными боковыми выростами 2

2. Боковые выросты последнего грудного сегмента направлены назад, почти параллельно брюшку. Наружный край первого членика экзоподита пятой пары с одним шипом .....*E. velox*

– Боковые выросты последнего грудного сегмента широко расставлены в стороны. Наружный край первого членика экзоподита пятой пары с двумя шипами 3

3. Маленький шипик на пятой паре ног значительно длиннее ширины ближайшего латерального шипа и составляет примерно 15–30% его длины ..... *E. affinis*

– Маленький шипик на пятой паре ног составляет ~10% или меньше длины ближайшего латерального шипа. Длина маленького шипика меньше ширины ближайшего латерального шипа в месте его прикрепления.....4

4. Мандибулы с более или менее равномерно расположенными зубцами, наружный зубец не отставлен или незначительно отставлен от остального ряда зубцов. Щетинки каудальных ветвей и плавательных конечностей без четких сегментоподобных разделений. Генитальный сегмент без выростов или с незначительными выростами..... *E. caspica*

– Мандибулы с наружным зубцом, хорошо отделенным от остального ряда зубцов разрывом. Щетинки каудальных ветвей и плавательных конечностей с четкими сегментоподобными разделениями. Генитальный сегмент с боковыми выростами в верхней части..... *E. carolleeae*

Ключ для определения видов рода *Eurytemora* по самцам

1. Экзоподит правой ноги пятой пары состоит из трех члеников..... *E. velox*

– Экзоподит правой ноги пятой пары состоит из двух члеников..... 2

2. Второй членик экзоподита левой ноги дистально лопатообразно расширен, апикальный конец без явной выемки, разделяющей его на 2 лопасти .... *E. lacustris*

– Второй членик экзоподита левой ноги с апикальным концом, разделенным глубокой выемкой на две лопасти. 3

3. Базиподит левой ноги пятой пары прямоугольной формы..... *E. carolleeae*

– Базиподит левой ноги пятой пары треугольной формы..... 4

4. Второй членик экзоподита правой ноги пятой пары дистально сужен, в проксимальной части вздут, отношение максимальной ширины к минимальной ширине сегмента >4. Передняя поверхность последнего сегмента абдомена и каудальных ветвей покрыта мелкими шипиками (иногда их только несколько)..... *E. affinis*

– Второй членик экзоподита правой ноги пятой пары незначительно сужен дистально, соотношение максимальной ширины к минимальной ширине сегмента <3.5..... *E. caspica*

Выводы. Таким образом, в 2015–2017 гг. в водохранилищах рек Волга и Кама обнаружены два вида рода *Eurytemora: E. velox* и *E. caspica*, ни в одной из проанализированных проб не найдена *E. affinis*. Южной границей ареала вида *E. caspica*, по-видимому, служит Северный Каспий, откуда был описан этот вид. Северная граница распространения *E. caspica* проходит по средней части Камского водохранилища, в р. Волге этот вид не отмечен выше устья р. Камы. Анализ литературных данных позволяет предполагать, что ареал *E. caspica* охватывает также бассейны Черного и Азовского морей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Последовательность ДНК *E. caspica* из Каспийского моря, а также последовательности *E. herdmani* и *E. pacifica*, которые использованы в качестве внешней группы, любезно предоставлены профессором Кэрол Эунми Ли из университета Висконсина. В ходе исследований использована федеральная коллекция ЗИН РАН. Два сиквенса из г. Астрахань (KC627339; KC627342) получены при поддержке Института геномики г. Онтарио (Канада).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в соответствии с госзаданиями АААА-А17-117041910019-2 и АААА-А18-118012690106-7 при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты 17-04-00027А и 19-04-00217).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимов А.Ф. 2015. Некоторые закономерности плодовитости у животных // Успехи современной биологии. Т. 135. № 3. С. 227.

Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. 2004. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.

Боруцкий Е.С., Степанова Л.А., Кос М.С. 1991. Определитель Calanoida пресных вод СССР. Ленинград: Наука.

Бычек Е.А. 2008. Новые виды Polyphemoidea для волжских водохранилищ // Российский журнал биологических инвазий. № 1. С. 2.

Иванова М.Б. 1985. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Ленинград: Зоол. ин-т АН СССР. 222 с.

Калинкина Н.М., Пименова И.В. 2003. Выращивание лабораторных культур ветвистоусых рачков *Daphnia magna* Straus и *Simocephalus serrulatus* Koch // Водная среда Карелии: исследования, использование и охрана. Петрозаводск: Изд-во Карельск. науч. центра РАН. С. 103.

Крупа Е.Г., Доброхотова О.В., Стуге Т.С. 2016. Фауна Calanoida (Crustacea: Copepoda) Казахстана и сопредельных территорий. Алматы: Etalon Print.

Лазарева В.И., Сабитова Р.З., Быкова С.В. и др. 2018а. Распределение летнего зоопланктона в каскаде водохранилищ Волги и Камы // Тр. Ин-та биол. внутр. вод РАН. Вып. 83(86). С. 62.

Лазарева В.И., Сабитова Р.З., Соколова Е.А. 2018б. Особенности структуры и распределения позднелетнего (август) зоопланктона в водохранилищах Волги // Тр. Ин-та биол. внутр. вод РАН. Вып. 82(85). С. 28.

Попов А.И. 2007. Некоторые данные по видовому составу и структуре зоопланктона Саратовского водохранилища // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 9. № 4. С. 1013.

Рубахина С.Г. 2000. Особенности биологии массовых видов амфипод на литорали Белого моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: Петрозаводский гос. ун-т.

Самчишина Л.В. 2005. Эколого-фаунистические и морфологические аспекты исследования пресноводных и солоновато-водных Calanoida (Crustacea, Copepoda) Украины: Дис. ... канд. биол. наук НАН Украины. Киев: Ин-т зоологии им. И.И. Шмальгаузена.

Тимохина А.Ф. 2000. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища. Тольятти: Ин-т экологии волжского бассейна РАН.

Alekseev V.R., Souissi A. 2011. A new species within the *Eurytemora affinis* complex (Copepoda: Calanoida) from the Atlantic Coast of USA, with observations on eight morphologically different European populations // Zootaxa. V. 2767. P. 41.

Boxshall G. 2019. *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) // World of Copepods database; http://www.marinespecies.org (Accessed 13 February 2019).

Busch A., Brenning U. 1992. Studies on the status of *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) (Copepoda, Calanoida) // Crustaceana. V. 62. P. 13.

Castel J., Feurtet A. 1993. Morphological variations in the estuarine copepod *Eurytemora affinis* as a response to environmental factors // Proceedings of the twenty-seventh European marine biology symposium. Dublin, Ireland, P. 179.

Dussart B. 1967. Les Copepodes dese aux continentalesd' Europe occidentale, Tome 1: Calanoides et Harpacticoides. Paris: BoubLe et Cie.

Folmer O., Black M., Hoeh W. et al. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // Mol. Mar. Biol. Biotechnol. V. 3. P. 294.

Hall T.A. 1999. Bioedit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucleic Acids Res. V. 41. P. 95.

Kiefer F. 1978. Freilebende Copepoda. Das Zooplankton der Binnengewässer. Stuttgart: Schweizerbart.

Kumar S., Stecher G., Li M. et al. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms // Molecular Biology Evolution. V. 35. P. 1547.

Lee C.E. 1999. Rapid and repeated invasions of fresh water by the copepod *Eurytemora affinis* // Evolution. V. 53. P. 1423.

Nordquist O. 1888. Die Calaniden Finlands // Bidrag till kannedom af Finlands Natur och Folk. V. 47. P. 46.

Popov A.I. 2011. Alien species of zooplankton in Saratov Reservoir (Russia, Volga River) // Rus. J. Biol. Invasions. V. 2. Issue 2–3. P. 126.

Razouls C., de Bovée F., Kouwenberg J., Desreumaux N. 2005–2019. Diversité et répartition géographique chez les Copépodes planctoniques marins. Sorbonne Université, CNRS$ http://copepods.obs-banyuls.fr.

Sukhikh N.M., Alekseev V.R. 2013. *Eurytemora caspica* sp. nov. from the Caspian Sea – one more new species within the *E. affinis* complex (Copepoda: Calanoida, Temoridae) // Proceedings of the Zoological Institute RAS. V. 317. № 1. P. 85.

Sukhikh N.M., Souissi A., Souissi S. et al. 2016. Genetic and morphological heterogeneity among populations of *Eurytemora affinis* (Crustacea: Copepoda: Temoridae) in European waters // C.R. Biol. V. 339. P. 197.

Thompson J.D., Higgins D.J., Gibson T.J. 1994. CLUSTAL W: Improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice // Nucleic Acids Res. V. 22. P. 4673.

Vasquez A.A., Hudson P.L., Fujimoto M. et al. 2016. *Eurytemora carolleeae* in the Laurentian Great Lakes revealed by phylogenetic and morphological analysis // J. Great. Lakes Res. V. 42. № 4. P. 802.

Wilson M.S. 1959. Calanoida // Freshwater Biol. New York: John Wiley and Sons. P. 738.

The Copepod *Eurytemora caspica* (Crustacea, Calanoida) in Volga and Kama River Reservoirs

N. M. Sukhikh[1, *], V. I. Lazareva[2], and V. R. Alekseev[1]

[1]*Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

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

**e-mail: Susikh1@mail.ru*

In 2013, a new species *Eurytemora caspica* Sukhikh et Alekseev, 2013 was described from the northern part of the Caspian Sea. A thorough morphological analysis by the first writers of the *Eurytemora* from the Volga river basin showed that the species *E. caspica* inhabits throughout the studied area, not *E. affinis*, as previously thought. The species *E. affinis* itself was not detected in any sample. Analysis of the mitochondrial cytochrome oxidase subunit 1 gene (COI) confirmed the species status of the studied population from the Caspian Sea and some other points of the Volga basin. According to our data, the species is widespread throughout the Volga basin to the Kama reservoir at the confluence of the Inva and Kosva rivers (58°52′ N) in the north and penetrated up the Volga to the mouth of the Kama River (55°12′ N). During the summer period, the number of crustaceans in different parts of the Volga-Kama basin ranged from single findings to several thousand specimens/m^3.

Keywords: Volga River, Kama River, reservoirs, *Eurytemora caspica*, new records, species distribution, significance in zooplankton

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 2, с. 137–144

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.5+556.55(63)

КАЧЕСТВЕННЫЙ СОСТАВ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЗООПЛАНКТОНА ПРИБРЕЖЬЯ оз. ТАНА (ЭФИОПИЯ) В КОНЦЕ СУХОГО СЕЗОНА

© 2020 г. А. В. Крылов[a], *, В. Зелалем[b], А. А. Прокин[a]

[a] *Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия*

[b] *Бахар-Дарский исследовательский центр рыбного хозяйства и аквакультуры, Бахар-Дар, Эфиопия*

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

Поступила в редакцию 28.08.2018 г.
После доработки 08.11.2018 г.
Принята к публикации 27.11.2018 г.

Исследования зоопланктона прибрежья Бахар-Дарского залива оз. Тана (Эфиопия), проведенные в марте 2018 г., выявили богатство его качественного состава (61 вид – Rotifera, 4 – Copepoda, 13 – Cladocera), а также высокие количественные характеристики. Максимальными численностью и биомассой отличался зоопланктон в зарослях гидатофитов (степень зарастания 10–50%), в зарослях гелофитов (степень зарастания 100%) количественные показатели сообществ и отдельных таксономических групп беспозвоночных были достоверно меньше. Предположено, что разница характеристик зоопланктона в заросших воздушно-водными и погруженными макрофитами участках в пределах отдельных станций определялась сверху со стороны хищников. При увеличении воздействия хищников возрастал индекс Шеннона и сокращались количественные показатели планктонных беспозвоночных.

Ключевые слова: зоопланктон, оз. Тана, Бахар-Дарский залив, прибрежные участки, воздушно-водные и погруженные макрофиты, степень зарастания

DOI: 10.31857/S0320965220020096

ВВЕДЕНИЕ

В большинстве стран имеются озера и реки, становящиеся их символом. Как правило, это крупные водоемы и водотоки, водные и биологические ресурсы которых играют важнейшую роль в экономике страны. Нередко они также отличаются высоким биологическим разнообразием. В некоторых из них найдены редкие или эндемичные виды. В Эфиопии к таким водным объектам принадлежит оз. Тана.

Оз. Тана – высокогорный водоем, расположенный в северо-западной части Эфиопского нагорья на высоте ~1800 м над у.м. По площади (~3150 км^2) оз. Тана – крупнейшее озеро Эфиопии. Оно граничит с низкими равнинами на севере, востоке и юго-западе. Эти равнины часто затопляются в сезон дождей, образуя обширные водно-болотные угодья. На западе и северо-западе озеро граничит с некоторыми крутыми скалистыми участками. По ряду химических показателей оз. Тана относят к мезотрофным водоемам (Teshale et al., 2001), однако, по содержанию хлорофилла *a* и величине первичной продукции оно принадлежит к категории олиготрофных (Wondie et al., 2007). В настоящее время на большинстве рек бассейна оз. Тана возведены водохранилища. Их строительство оказало сильное влияние на гидрологический режим территории и сделало невозможными нерестовые миграции большинства видов рыб, населяющих озеро.

Основополагающие сведения о зоопланктоне оз. Тана опубликованы в ряде работ (Akoma, 2010; Brunelli, Cannicci, 1940; Dejen et al., 2002, 2004; Imoobe, Akoma, 2008; Rzóska, 1976; Wudneh, 1998). В них представлен его видовой состав, описаны временное и пространственное распределения, связи с основными факторами среды, сезонные изменения, роль в питании африканских усачей *Barbus tanapelagius* Graaf, Dejen, Sibbing et Osse и *B. humilis* Boulenger. Эти два вида усачей служат кормовой базой для коммерчески значимых рыб оз. Тана. Тем не менее, сведения о зоопланктоне оз. Тана нельзя признать исчерпывающими, по степени изученности элементов экосистемы озеро значительно уступает водоемам стран Азии и Нового Света (Africa..., 2008; African..., 2016).

Для оз. Тана характерны значительные колебания уровня воды (до 1 м). Изменение уровня определяется чередованием сухого (декабрь–май) и влажного (июнь–ноябрь) сезонов. Перио-

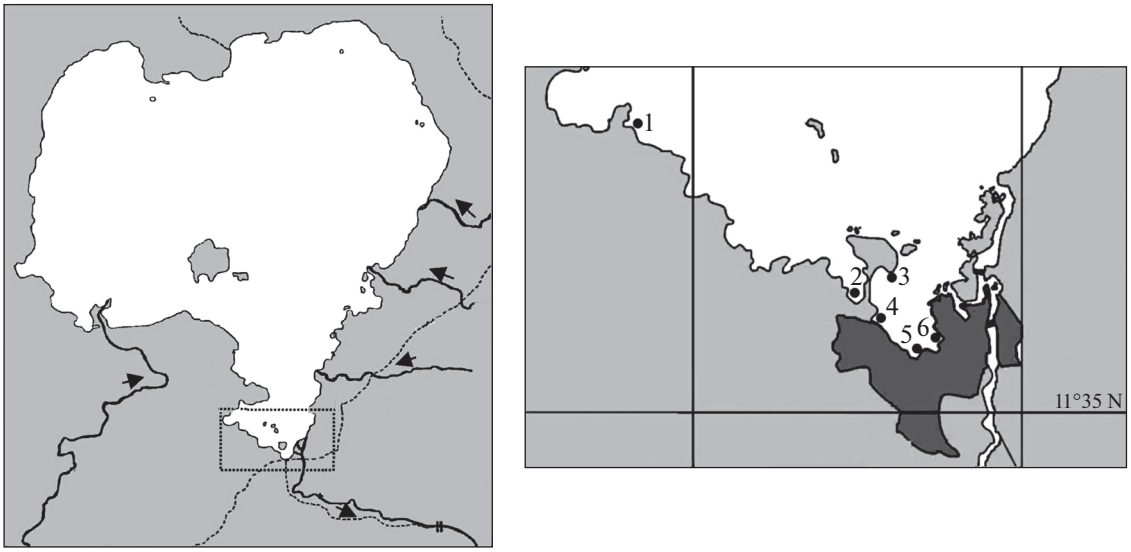

Рис. 1. Карта-схема оз. Тана. Стрелками указано – направление течения притоков. На выноске – Бахар-Дарский залив и местонахождения станций (1–6).

дические изменения уровня воды способствуют формированию зоны временного затопления, которая представляет собой специфичный водно-болотный комплекс с зарослями гелофитов. В литературе сведений об особенностях структуры сообществ гидробионтов этой зоны и сравнительного анализа с группировками беспозвоночных в постоянно существующих участках литорали обнаружить не удалось. Учитывая важнейшую роль зоны временного затопления в формировании гидрохимического и биологического режимов водоема, очевидно, что проведение таких исследований актуально.

Цель работы – исследовать видовой состав, количественные характеристики и структуру зоопланктона разнотипных прибрежных участков Бахар-Дарского залива в конце сухого сезона (постдождливый сезон).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал был собран в марте 2018 г. на шести станциях Бахар-Дарского залива (рис. 1). Выбранные станции отличались по биотопическим характеристикам и антропогенной нагрузке (Zelalem, Prokin, 2017). На каждой станции сбор проб проводили на двух участках: “a” – в разреженных зарослях погруженных растений (гидатофиты), “b” – в сплошных зарослях воздушно-водных растений (гелофиты), приуроченных к зоне временного затопления.

Станция 1 (“Infranz”) – устье одноименной реки, которая орошает сеть сельскохозяйственных земель. Растительность представлена развитым поясом растений: *Cyperus papyrus* L., *Cyperus* sp., *Phragmites karka* (Retz.) Trin. ex Steud., *Vossia cuspidata* (Roxb.) Griff. и *Azolla africana* Desv. В зоне смешения речных и озерных вод развиты заросли *Potamogeton thunbergii* Cham. et Schlecht., *Nymphaea lotus* L., *Ceratophyllum* sp. По берегам гнездятся *Plectropterus* g. *gambensis* (L.) и *Alopochen aegyptiaca* (L.). Степень зарастания уч. 1a глубиной 3 м – 50%, уч. 1b (глубина 3 м) – 100%.

Станция 2 (“Hospital”) – большой мелководный залив, заполняющийся при максимальном уровне воды. В береговой зоне здесь идет перегрузка с лодок на мулов папируса и дров, свозимых со всего озера, что определяет поступление дополнительного количества органического вещества. Растительность представлена *Cyperus papyrus*, *Phragmites karka*, *Vossia cuspidata*, *Nymphaea lotus*, *Persicaria senegalensis* (Meisn.) Soják, *Ceratophylum* sp., *Azolla africana*, а также *Nymphoides* prob. *indica occidentalis* A. Raynal, *Utricularia inflexa* Forssk., *Ipomoea aquatica* Forssk. В этом месте обитают *Actophilornis africana* (Gmelin), *Phalacrocorax africanus* (Gmelin), *Anhinga rufa* (Dandin), *Threskiornis aethiopicus* (Latham), *Varanus* prob. *niloticus* L. Степень зарастания уч. 2a (глубина 4 м) – 40%, уч. 2b (глубина 2.5 м) – 100%.

Станция 3 (“Gerima”) – сплавина, которая изолирована от берега в течение влажного сезона. Растительность представлена *Cyperus papyrus*, *Phragmites karka*, *Vossia cuspidata*, *Nymphaea lotus*, *Azolla africana*. Это основное место обитания *Plectropterus* g. *gambensis*, *Alopochen aegyptiaca*, *Balearica regulorum* Bennett, *Helioneetus vocifer* (Daudin), *Actophilornis africana*, *Ardea alba* L. и других водных и околоводных птиц. Степень зарастания уч. 3a (глубина 4 м) – 10%, уч. 3b (глубина 2.5 м) – 100%.

Станция 4 (“Resort”) – небольшой залив, окруженный кварталами современных городских зданий, с отелями на берегу. Растительность представлена развитым поясом растений: *Cyperus papyrus*, *Phragmites karka*, *Vossia cuspidata*, *Persicaria senegalensis*. За этим поясом следует пояс погруженного *Ceratophyllum* sp. Степень зарастания уч. 4a (глубина 4 м) – 30%, уч. 4b (глубина 2 м) – 100%.

Станция 5 (“St. George”) находится рядом с городской набережной у порта. Растительность представлена *Cyperus papyrus*, *Phragmites karka*, *Vossia cuspidata*. Здесь швартуются пассажирские и рыболовные суда, сбрасываются в озеро остатки рыбы после разделки улова для продажи, постоянно кормятся стаи *Pelecanus onocrotalus* L., а также несколько других видов птиц – *Phalacrocorax africanus*, *Ardeola* spp., *Egretta* spp., *Threskiornis aethiopicus* (Latham). Степень зарастания уч. 5a (глубина 3 м) – 20%, уч. 5b (глубина 2 м) – 100%.

Станция 6 (“Shum-Abo”) находится рядом с густонаселенным кварталом трущоб (“фавела”), лишенных какой-либо централизованной системы водоотведения. Растительность представлена развитым поясом *Cyperus papyrus*, *Phragmites karka*, *Vossia cuspidata*, *Persicaria senegalensis*. Степень зарастания уч. 6a (глубина 4 м) – 40%, уч. 6b (глубина 2.5 м) – 100%.

На участках “a” пробы собирали сетью Джеди с ячеей 64 мкм, протягивая ее от дна до поверхности, на участках “b” – ведром, процеживая 50 л воды через сеть с ячеей 64 мкм. Пробы фиксировали 4%-ным формалином, камеральную обработку проводили по стандартной методике (Методика..., 1975), биомассу рассчитывали с учетом размеров организмов (Балушкина, Винберг, 1979). Статистический анализ включал оценку достоверности различий средних по H-критерию Краскела–Уоллеса ($p < 0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В составе зоопланктона обнаружено 78 видов беспозвоночных: 61 – Rotifera, 4 – Copepoda, 13 – Cladocera. Каких-либо значительных различий видового состава зоопланктеров в двух типах биотопов не выявлено. В зоне гидатофитов зарегистрировано 62 вида (49 – Rotifera, 4 – Copepoda, 9 – Cladocera), гелофитов – 63 (50 – Rotifera, 3 – Copepoda, 10 – Cladocera). Максимальным числом видов отличались роды *Lecane* (17), *Trichocerca* (9) и *Brachionus* (4). К числу часто встречаемых видов (>50% проб) среди Rotifera относились *Asplanchna brightwelli* Gosse, Bdelloidea sp., *Brachionus caudatus caudatus* Barrois et Daday, *B. falcatus* Zacharias, *Cephalodella mucronata* Myers, *Hexarthra oxyuris* (Zernov), *Keratella cochlearis cochlearis* Gosse, *K. tropica tropica* (Apstein), *Lecane acronycha* Harring et Myers, *L. bulla* Gosse, *L. chankensis* Bogoslovsky, *Platyias quadricornis* (Ehrenberg), *P. patulus* (O.F. Müller), *Pomphophyx complonata* Gosse, *Synchaeta* sp., *Tetramastix opoliensis* Zacharias, *Trichocerca cylindrica chattoni* Imhof, среди Copepoda – *Thermocyclops ethiopiensis* Defaye, *Thermodiaptomus galebi lacustris* Defaye, среди Cladocera – *Bosmina longirostris* O.F. Müller, *Ceriodaphnia cornuta* Sars, *Diaphanosoma excisum* Sars и *Moina micrura* Kurz.

Удельное количество видов в зарослях погруженных растений варьировало от 16 до 43, воздушно-водных – от 22 до 42 (рис. 2а). Основу количества видов во всех пробах представляли Rotifera – 62.5–80%, доля видов Cladocera варьировала от 13.3 до 27.3%, Copepoda – от 4.7 до 12.5%. На ст. 1, 4 и 6 наибольшее количество видов в пробе отмечено в зарослях гелофитов, на станциях 2, 3 и 5 – гидатофитов. Среднее количество видов в зарослях гелофитов было больше, чем в зарослях гидатофитов, однако, различия были статистически не значимы (табл. 1).

Численность зоопланктона на участках 1a–6a варьировала от 226 до 1113 тыс. экз./м^3, минимальные значения зарегистрированы на участках 2a и 4a, максимальное значение – на уч. 5a (рис. 2б). На участках “b” численность планктонных животных была в 3–12.5 раз меньше, чем на участках “a”, за счет сокращения плотности всех таксономических групп (табл. 1), лишь коловраток было на ст. 1 в 1.3 раза больше. Средняя численность сообществ и отдельных групп зоопланктеров (за исключением Rotifera) достоверно превышала таковую в зарослях гидатофитов (табл. 1). Основу численности на большинстве станций формировали Copepoda, но на участках 3a и 6a – Cladocera, на участках 2b и 4b – Rotifera, на уч. 6b – Cladocera (рис. 2б). Среди доминирующих по численности организмов на всех участках отмечены ювенильные Cyclopoida (кроме уч. 6b), а на участках 2a, 2b и 4b присутствовали Rotifera и отсутствовали Cladocera (табл. 2). Минимальное количество доминантов зарегистрировано на уч. 6b. Величины индекса Шеннона, рассчитанного по численности, варьировали в широких пределах, максимальные значения отмечены на участках 1a, 2b, 3b, минимальное – на уч. 5a (рис. 2в). На станциях 1, 4 и 6 значения индекса были выше в зарослях гидатофитов, на остальных – гелофитов.

Биомасса зоопланктона на участках “a” варьировала от 0.585 (ст. 2) до 7.595 г/м^3 (ст. 5), на участках “b” – от 0.073 (ст. 2) до 0.560 г/м^3 (ст. 1) (рис. 2г). Средние величины биомассы таксономических групп беспозвоночных и сообществ в целом в зарослях гидатофитов достоверно больше, чем в зарослях гелофитов (табл. 1). Основу биомассы на большинстве биотопов составляли Cladocera, за исключением участков 4a, 5a, 1b и 2b, где максимальная доля принадлежала Copepoda (рис. 2г). Достоверных различий доли таксономических

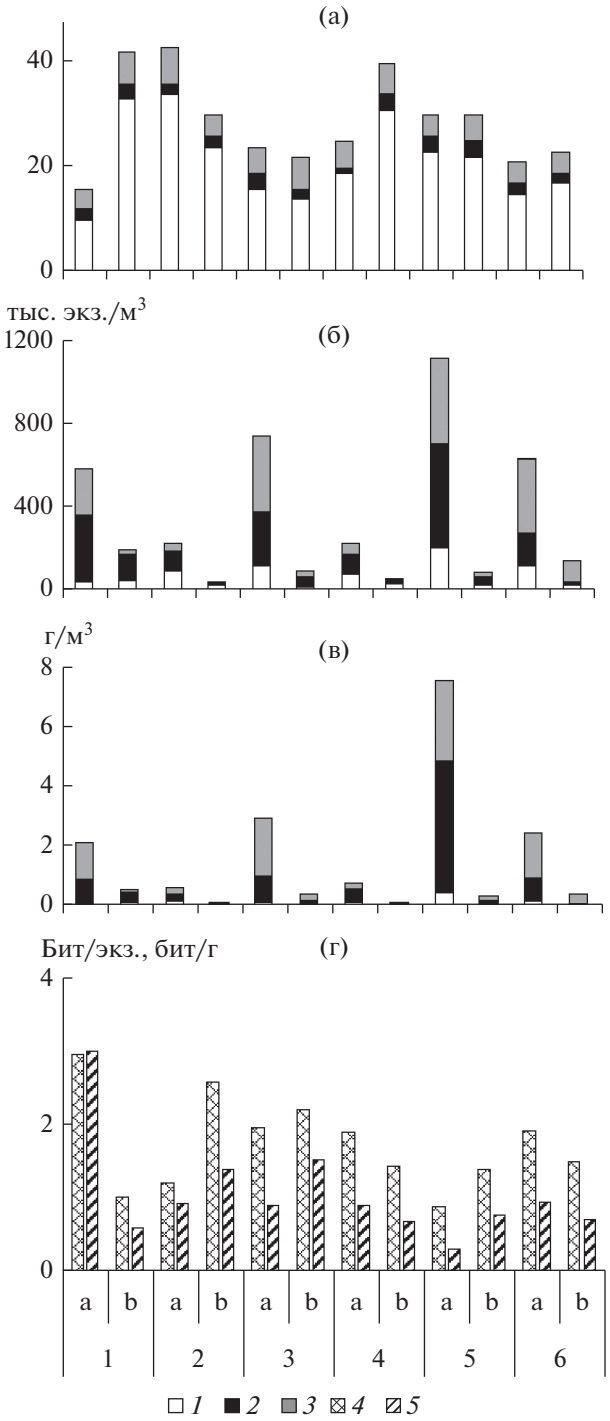

Рис. 2. Число видов (а), численность (б) и биомасса (в) зоопланктона, индекс Шеннона (г). *1* – Rotifera, *2* – Copepoda, *3* – Cladocera, *4* – индекс Шеннона по численности (бит/экз.), *5* – индекс Шеннона по биомассе (бит/г). На оси абсцисс: a – прибрежные участки с зарослями погруженных макрофитов, b – участки с зарослями воздушно-водных растений; 1–6 – номера станций.

групп беспозвоночных в общей биомассе зоопланктона между двумя группами участков не выявлено, однако, в зарослях гелофитов отмечена тенденция увеличения доли Rotifera и снижения Copepoda (табл. 2). Минимальное количество доминирующих по биомассе организмов зарегистрировано на участках 4a, 2b, 3b, 5a, лишь в зарослях гелофитов на ст. 5 среди доминантов отмечен один вид коловраток, а на ст. 3–6 отсутствовали Calanoida (табл. 2). Максимальное значение индекса Шеннона, рассчитанного по биомассе, зарегистрировано на уч. 1a, минимальное – на уч. 5a (рис. 2г). На станциях 2, 3 и 5 величины индекса были выше в зарослях воздушно-водных растений, на остальных станциях – погруженных растений.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В результате проведенного исследования оз. Тана выявлено 78 видов планктонных беспозвоночных (61 – Rotifera, 4 – Copepoda, 13 – Cladocera), это больше, чем было обнаружено при изучении зоопланктона в начале влажного сезона – 44 (16 – Rotifera, 12 – Copepoda, 16 – Cladocera) (Imoobe, Akoma, 2008), а также в ходе более продолжительных исследований: 26 (7 – Rotifera, 3 – Copepoda, 7 – Cladocera) (Brunelli, Cannicci, 1940), 26 (12 – Rotifera, 3 – Copepoda, 11 – Cladocera) (Dejen et al., 2004), 17 (7 – Rotifera, 3 – Copepoda, 7 – Cladocera) (Wudneh, 1998). Литературные данные и результаты настоящих исследований свидетельствуют, что на протяжении всей истории изучения водоема основной состав наиболее распространенных и доминирующих видов не изменялся.

Анализ основных показателей среды оз. Тана позволил выделить четыре сезона, которые в разных источниках несколько варьируют. Так, по Вуднэ (Wudneh, 1998), декабрь–февраль – сухой сезон, характеризующийся минимальной температурой воды; март–май – отличающийся снижением уровня воды, небольшими дождями и относительно высокой температурой воды; июнь–август – сезон с сильными дождями, повышением уровня воды; сентябрь–ноябрь – конец сезона дождей и самый высокий уровень воды. Дейен с соавт. (Dejen et al., 2004) выделяли декабрь–апрель как длинный сухой сезон; май–июнь – сезон перед дождями; июль–сентябрь – сезон дождей; октябрь–ноябрь – сезон после дождей. Сезоны дождей способствуют водной эрозии почвы в пределах водосбора оз. Тана, ее величина в течение года колеблется от 31 до 50 т/га (Teshale et al., 2001). В результате в сезоны дождей увеличивается мутность воды, которая в основном и определяет изменения обилия и структуры зоопланктона (Akoma, 2010; Dejen et al., 2004; Imoobe, Akoma, 2008; Wudneh, 1998). Высокая иловая нагрузка

Таблица 1. Средние ($M \pm SD$) величины основных характеристик зоопланктона на участках с зарослями погруженных (a) и воздушно-водных (b) макрофитов

Характеристика видов	Участки		*H*-критерий	*p*
	a	b		
Число видов:				
Rotifera	19.5 ± 3.4	23.5 ± 3.1	0.64	0.4233
Copepoda	2.2 ± 0.3	2.5 ± 0.2	0.65	0.4227
Cladocera	4.8 ± 0.5	5.2 ± 0.4	0.45	0.5001
Всего	26.5 ± 3.8	31.2 ± 3.4	0.65	0.4201
Численность, тыс. экз./м^3:				
Rotifera	106.9 ± 22.4	26.6 ± 4.8	**7.41**	**0.0065**
Copepoda	236.4 ± 63.7	40.8 ± 17.1	**6.56**	**0.0104**
Cladocera	241.7 ± 66.8	32.9 ± 14.2	**6.56**	**0.0104**
Всего	585.0 ± 136.6	100.3 ± 23.8	**8.31**	**0.0039**
Биомасса, г/м^3:				
Rotifera	0.17 ± 0.06	0.037 ± 0.011	**5.02**	**0.0250**
Copepoda	1.25 ± 0.64	0.11 ± 0.05	**7.41**	**0.0065**
Cladocera	1.33 ± 0.41	0.15 ± 0.05	**5.76**	**0.0163**
Всего	2.75 ± 1.04	0.30 ± 0.07	**8.31**	**0.0039**
Доля в общей численности, %:				
Rotifera	22.3 ± 5.1	33.7 ± 8.6	1.25	0.2623
Copepoda	40.5 ± 4.2	37.1 ± 7.5	0.02	0.8728
Cladocera	37.2 ± 6.0	29.2 ± 9.8	1.25	0.2623
Доля в общей биомассе, %:				
Rotifera	10.1 ± 4.4	15.5 ± 3.8	0.64	0.4233
Copepoda	41.7 ± 5.8	36.8 ± 8.5	0.02	0.8728
Cladocera	48.2 ± 6.9	47.7 ± 10.7	0.10	0.7488
Индекс Шеннона:				
по биомассе, бит/г	1.80 ± 0.29	1.69 ± 0.24	0.02	0.8728
по численности, бит/экз.	1.16 ± 0.38	0.94 ± 0.16	0.41	0.5218

Примечание. Жирным выделены достоверные различия.

способствует снижению доступности пищи для зоопланктеров из-за ограничения световых условий для первичных продуцентов, связывания растворенного органического вещества взвешенными в воде частицами и забивания фильтрационного аппарата беспозвоночных. Это нарушает ожидаемый стимулирующий эффект от поступления питательных веществ с водосбора при увеличении поверхностного стока (Wudneh, 1998).

Как правило, при описании результатов сезонных исследований зоопланктона оз. Тана авторы представляли средние значения численности и биомассы за отдельные периоды, при этом максимальные величины фиксировали в сухой сезон, в отдельных случаях указывали период с марта по май (Wudneh, 1998) или ноябрь–апрель (Dejen et al., 2004). Следовательно, во временной промежуток, отличающийся высокими количественными характеристиками зоопланктона, включались данные за март. Наши наблюдения также показали, что в марте 2018 г. численность и биомасса планктонных беспозвоночных достигали высоких величин, превышающих известные средние для сухого сезона. Так, численность ракообразных в сухой сезон 2000–2001 гг. в литоральной зоне была ~50 тыс. экз./м^3, в сублиторали – ~95 тыс. экз./м^3 (Dejen et al., 2004), а в марте 2018 г. – 74 и 478 тыс. экз./м^3 соответственно. Средние за сухой сезон 2000 и 2001 гг. доли Copepoda и Cladocera в общей численности ракообразных в литоральной зоне были 72 и 28% соответственно, в сублиторали – 68.5 и 31.5%. В марте 2018 г. в общей численности зоопланктона в разных зонах водоема также преобладали Copepoda: в литоральной – 59.5%, в сублиторальной – 53.2%, но доля Cladocera возросла до 40.5 и 46.8%

Таблица 2. Доминирующие по численности (*N*) и биомассе (*B*) организмы зоопланктона в Бахар-Дарском заливе оз. Тана

Участок	*N*	*B*
1a	Науплиусы и копеподиты Cyclopoida, *Bosmina longirostris*	Копеподиты Calanoida, *Thermodiaptomus galebi*, *Bosmina longirostris*, *Diaphanosoma excisum*
1b	Науплиусы и копеподиты Cyclopoida, *Bosmina longirostris*	Копеподиты Cyclopoida, *Thermodiaptomus galebi*, *Bosmina longirostris*
2a	*Polyarthra remata* Skorikov, 1896, науплиусы Cyclopoida	*Asplanchna brightwelli*, *Thermodiaptomus galebi*, *Ceriodaphnia cornuta*
2b	*Polyarthra remata*, науплиусы Cyclopoida	Копеподиты Calanoida, *Thermodiaptomus galebi*
3a	Науплиусы и копеподиты Cyclopoida, *Bosmina longirostris*	*Thermodiaptomus galebi*, *Diaphanosoma excisum*
3b	Науплиусы и копеподиты Cyclopoida, *Ceriodaphnia cornuta*	Копеподиты Cyclopoida, *Ceriodaphnia cornuta*
4a	Науплиусы и копеподиты Cyclopoida, *Bosmina longirostris*	*Thermodiaptomus galebi*
4b	*Lecane bulla*, копеподиты Cyclopoida	Копеподиты Cyclopoida, *Ceriodaphnia cornuta*, *Diaphanosoma excisum*
5a	Науплиусы и копеподиты Cyclopoida, *Bosmina longirostris*	*Thermodiaptomus galebi*, *Diaphanosoma excisum*
5b	Копеподиты Cyclopoida, *Ceriodaphnia cornuta*	*Asplanchna brightwelli*, копепо-диты Cyclopoida, *Ceriodaphnia cornuta*, *Diaphanosoma excisum*
6a	Копеподиты Cyclopoida, *Bosmina longirostris*	*Thermodiaptomus galebi*, *Bosmina longirostris*, *Diaphanosoma excisum*
6b	*Bosmina longirostris*	*Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia cornuta*, *Diaphanosoma excisum*

соответственно. Это косвенно свидетельствует о снижении мутности воды и формировании лучших условий для существования фильтраторов. Следовательно, есть основания полагать, что в марте создаются наиболее благоприятные условия среды для развития зоопланктона, которые выражаются в повышении температуры воды, снижении ее уровня и мутности из-за небольшого количества осадков, способствующих умеренному поступлению питательных веществ и взвеси с водосбора. По-видимому, формирование благоприятных условий для зоопланктона в оз. Тана может наблюдаться в определенные сезоны при оптимальном сочетании этого ряда факторов.

Распределение зоопланктона в основных зонах водоема так или иначе анализировалось в большинстве работ, освещающих результаты изучения оз. Тана. Наиболее часто сообщества, характеризующиеся максимальными количественными характеристиками, обнаруживали в литоральной зоне, а по направлению к глубоким участкам открытой акватории они сокращались (Akoma, 2010; Wudneh, 1998). Однако Дейен с соавт. (Dejen et al., 2004) наибольшую плотность ракообразных регистрировали в сублиторали, а наименьшую – в литоральной зоне. Такое распределение позже объяснялось тем, что участки литоральной зоны были лишены зарослей макрофитов (Akoma, 2010). Результаты наших исследований показали, что сообщества литорали также уступали сообществам сублиторали по уровню количественных характеристик, хотя на обоих типах мелководий были представлены заросли макрофитов. Следовательно, количественные характеристики зоопланктона в прибрежной зоне определяются не только наличием или отсутствием макрофитов, но и их принадлежностью к разным экологическим группам, плотностью растений, близостью расположения к береговой линии и колебаниями уровня воды. Для полностью заросших гелофитами прибрежных участков характерны меньшие численность и биомасса, но бóльшая доля коловраток в общей численности и биомассе зоопланктона. Это может определяться низкой емкостью среды из-за высокой плотности зарослей, а также влиянием макрофитов на абиотические и биотические условия водоема. В густых зарослях происходит гипераккумуляция органического вещества, ухудшается кислородный режим, накапливается аммонийный азот, сероводород и болотный газ (Дьяченко, 2011). Эти факторы также могут приводить к сокращению количества основной пищи планктонных беспозвоночных – фитопланктона, в первую очередь, вследствие повышенной затененности. Показано, что в густых зарослях воздушно-водных растений лишь <1% фотосинтетически активной радиации достигает поверхности воды, что обусловливает невысокую численность водорослей (Комаркова и др., 1983; Халиуллина, Яковлев, 2015). Необходимо отметить, что зоопланктон уч. 1b имел ряд существенных отличий от остальных участков с зарослями гелофитов –

высокое удельное число видов, максимальные численность и биомассу. На наш взгляд, это определяется положением станции в устьевой области реки, благодаря чему при смешении речных и озерных вод наблюдается краевой эффект. Кроме того, здесь аккумуляция органического вещества водосбора плавно распределяется в зарослях вдоль течения реки, по сравнению с озерными береговыми буферными участками зарослей гелофитов, которые принимают на себя всю нагрузку поверхностного стока. В разреженных зарослях гидатофитов, находящихся в необсыхающих в сухой сезон участках с бóльшими глубинами, условия среды были более благоприятными для зоопланктона.

Среди факторов, определяющих распределение зоопланктеров, ведущее значение имеет также контроль со стороны хищников. Роль рыб (*Clarias gariepinus* (Burchell, 1822), *Barbus brevicephalus* и *B. trispilopleura*) в горизонтальном распределении зоопланктона оз. Тана рассматривалась при сравнении сообществ в глубоководных и прибрежных участках. Показано, что в центральных глубоководных участках, где плотность рыб выше (Dejen et al., 2004), зоопланктон характеризуется меньшими количественными характеристиками и преобладанием мелких форм беспозвоночных (Akoma, 2010; Dejen et al., 2002; Imoobe, Akoma, 2008). Однако и на участках прибрежья концентрация рыб может различаться. Это может быть связано с прессом рыбоядных птиц и других рыбоядных хищников, а также с интенсивностью рыболовства и абиотическими факторами, в частности, с кислородным режимом. Рыбы характеризуются двумя типами поведения относительно жертвы: они могут выбирать более заметных жертв, либо переключаться на более многочисленную жертву, даже если она имеет небольшие размеры (Gliwicz, 2002; Murdoch, 1969; Murdoch et al., 1975). В результате изменяется степень доминирования видов и, как следствие, величины индекса Шеннона. Предположительно, одна из причин разного соотношения величин индексов Шеннона зоопланктона на участках, заросших разными экологическими группами водных растений в пределах одной станции, – плотность рыб и хищных нектонных беспозвоночных. На станциях 2, 3 и 5 они могли преобладать в зарослях воздушно-водных макрофитов, на станциях 1, 4 и 6 – погруженных, в результате чего в первой группе станций значения индексов были выше в зарослях гелофитов, а во второй – гидатофитов (рис. 2в). Об этом также свидетельствует разница количественных характеристик зоопланктона между двумя участками, характеризующая эффект выедания. Так, на станциях 2, 3 и 5 численность Cladocera в зоне гелофитов была ниже, чем в зоне гидатофитов в 16.4, 10.1 и 14.8 раз соответственно, на станциях 1, 4 и 6 – в 9.1, 7.3 и 6.1, общая численность – в 7.4, 7.8, 12.5 и в 3.0, 4.0, 4.5 раз соответственно (рис. 2б). Аналогичная разница наблюдалась по биомассе Cladocera, которая в зарослях гелофитов на станциях 2, 3 и 5 была меньше, чем в зарослях гидатофитов в 23.9, 9.2, 15.9 раз, в то время как на станциях 1, 4 и 6 – в 8.4, 4.1 и 4.8, а общая биомасса в 8.0, 8.1, 24.8 и 3.8, 6.9 и 6.6 раз соответственно (рис. 2г).

Выводы. В марте зоопланктон прибрежных участков оз. Тана характеризуется богатством качественного состава планктонных беспозвоночных (61 – Rotifera, 4 – Copepoda, 13 – Cladocera) и высокими количественными характеристиками. Максимальные численность и биомасса зоопланктона обнаружены в зарослях гидатофитов (степень зарастания 10–50%), в зарослях гелофитов (степень зарастания 100%) плотность и биомасса сообществ были достоверно меньше. Различия количественных характеристик зоопланктона в заросших гелофитами и гидатофитами участках в пределах отдельных станций могут определяться контролем со стороны рыб и беспозвоночных хищников, при увеличении которого возрастают индексы Шеннона и сокращаются количественные показатели планктонных беспозвоночных.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Н.К. Овчинниковой (Институт биологии внутренних вод РАН) за неоценимую помощь в обработке проб, а также А.А. Даркову и Ф.Н. Шкилю (Институт проблем и эволюции РАН) за организацию полевых работ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Сбор материала выполнен в рамках работ Совместной российско-эфиопской биологической экспедиции (JERBE), обработка и анализ – в рамках государственного задания № г/р АААА-А18-118012690106-7.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балушкина Е.Б., Винберг Г.Г. 1979. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Ленинград: Наука. С. 169.

Дьяченко Т.Н. 2011. Биологические и экологические особенности тростника южного (*Phragmites australis*) в аспекте оптимального использования его ресурсов // Гидробиол. журн. Т. 47. № 4. С. 23.

Комаркова И.Я., Марван П., Рычкова М.А. 1983. Первичная продукция и роль водорослей в литоральной зоне водоемов различного типа // Гидробиологические процессы в водоемах. Ленинград: Наука. С. 81.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. Москва: Наука.

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

Africa: Atlas of Our Changing Environment. 2008. Nairobi: United Nations Environment Program (UNEP).

African Economic Outlook. Sustainable Cities and Structural Transformation. 2016. Paris: OECD Publishing.

Akoma O.C. 2010. Hydrobiological Survey of the Bahir Dar Gulf of lake Tana, Ethiopia // African Research Review. V. 4(2). P. 57.

Brunelli G., Cannicci E.G. 1940. Le Caratteristiche Biologiche del Lag Tana. Missione di Studio al Lago Tana richerge limnologiche // Bollettino di Chemica e Biologia, Reale Accademia d'Italia. V. 3. P. 71.

Dejen E., Rutjes H.A., de Graaf M. et al. 2002. The "small barbs" *Barbus humilis* and *B. trispilopleura* of Lake Tana (Ethiopia): are they ecotypes of the same species? // Environ. Biol. Fishes. V. 65. P. 373.

Dejen E., Vijverberg J., Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A. 2004. Temporal and spatial distribution of microcrustacean zooplankton in relation to turbidity and other environmental factors in a large tropical lake L. Tana, Ethiopia // Hydrobiologia. V. 513. P. 39–49.

Gliwicz Z.M. 2002. On the different nature of top-down and bottom-up effects in pelagic food webs // Freshwater Biol. V. 47. P. 2296.

Imoobe T.O.T., Akoma O.C. 2008. Assessment of zooplankton community structure of the Bahir Dar gulf of Lake Tana, Ethiopia // Ethiopian J. Environmental Studies Management. V. 1. № 2. P. 26.

Murdoch W.W. 1969. Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations // Ecological Monographs. V. 39. P. 335.

Murdoch W.W., Avery S., Smyth M.E.B. 1975. Switching in predatory fish // Ecology. V. 56. P. 1094.

Rzóska J. 1976. Lake Tana, headwater of the Blue Nile // The Nile, Biology of Ancient River. The Hague; The Netherlands: Dr W. Junk Publishers. P. 223.

Teshale B., Lee R., Zawdie G. 2001. Development initiatives and challenges for sustainable resource management and livelihood in the Lake Tana region of Northern Ethiopia // Proceedings of the Wetland Awareness Creation and Activity Identification Workshop in Amhara National Regional State. January 23rd 2001. Bahar Dar, Ethiopia. P. 33.

Wondie A., Mengistu S., Vijverberg J., Dejen E. 2007. Seasonal variation in primary production of a high altitude tropical lake (Lake Tana, Ethiopia); effects of nutrient availability and water transparency // Aquat. Ecol. V. 4. P. 195.

Wudneh T. 1998. Biology and Management of Fish Stocks in Bahar Dar Gulf, Lake Tana, Ethiopia. PhD Thesis. Wageningen: Wageningen Agricultural University.

Zelalem W., Prokin A. 2017. Physico-chemical characteristics and macrozoobenthos abundance in the Gulf of Lake Tana // Ethiopian Journal of biological sciences. V. 16. № 2. P. 181.

Zooplankton of Different Shore Sites of Lake Tana (Ethiopia) in the End of Dry Season

A. V. Krylov[1, *], W. Zelalem[2], and A. A. Prokin[1]

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

[2]*Bahir Dar Fisheries and Other Aquatic Life Research Center, Bahir Dar, Ephiopia*

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

Studies of zooplankton on shore sites of Bahir Dar Bay of Lake Tana (Ethiopia), carried out in March 2018, revealed its high qualitative characteristics and species richness (61 species Rotifera, 4 – Copepoda, 13 – Cladocera). Also, high quantitative characteristics were recorded. Maximum total numbers and biomass of zooplankton were found in the sites with hydatophytes (with degree of overgrowing 10–50%). These parameters were significantly lower in the sites with helophytes (with degree of overgrowing up to 100%). We concluded that the difference between zooplankton communities in the sites with helophytes and in the sites with submerged macrophytes within separate stations is determined by top-down effect of preditors. In studied plankton invertebrates the Shannon indices increase and quantitative characteristics decrease with increase of preditors pressure.

Keywords: zooplankton, Lake Tana, Bakhir Dar Bay, littoral sites, helophytes, submerged macrophytes, degree of overgrowing

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 2, с. 145–155

ИХТИОЛОГИЯ

УДК 597.5/57.022

МИГРАЦИИ МОЛОДИ РЫБ В ЗАРЕГУЛИРОВАННЫХ РЕКАХ. ЭФФЕКТЫ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФИЛЬТРОВ (ОБЗОР)

© 2020 г. Д. С. Павлов[a], В. Н. Михеев[a], *, В. В. Костин[a]

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

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

Поступила в редакцию 15.10.2019 г.
После доработки 23.10.2019 г.
Принята к публикации 08.11.2019 г.

По сравнению с незарегулированной рекой, в водохранилище образуются новые экологические фильтры – структуры (градиентные зоны между биотопами), которые влияют на поведение и распределение молоди рыб и меняют параметры покатной миграции. Характерная черта фильтров – селективное воздействие на разные виды и возрастные группы мигрантов при прохождении ими границ между биотопами. Дифференциальная “проницаемость” границ существенно влияет на состав мигрантов и расселение молоди рыб по биотопам. Эти положения подкреплены данными многолетних исследований покатной миграции молоди карповых и окуневых рыб на нескольких водохранилищах Евразии: Шекснинское (р. Шексна), Иваньковское (р. Волга), Капчагайское (р. Или) и Сарыязинское (р. Мургаб). Показано формирование экологических фильтров в зоне выклинивания подпора (лотическо-лимническая трансформация), в зоне между прибрежным (резидентным) и пелагическим (миграционным) биотопами водохранилища и в приплотинном плесе. Эмиграция молоди из водохранилища определяется расположением водозабора (глубинный или поверхностный) и перекрыванием зон изъятия стока с пространственным распределением молоди. Разная селективность расположенных неподалеку друг от друга водозаборов ГЭС и судоходного шлюза формирует комплексы эмигрантов по видовому и возрастному составу. Рассмотрены механизмы и последствия функционирования экологических фильтров и экологических барьеров.

Ключевые слова: молодь рыб, миграционное поведение, покатная миграция, экологические фильтры, речной континуум, зарегулированные реки, водохранилище, гетерогенность среды, фрагментация речной системы

DOI: 10.31857/S0320965220020126

Антропогенная трансформация речных систем, связанная с зарегулированием рек, существенно меняет условия существования гидробионтов, в первую очередь, рыб. Чаще всего внимание привлекают такие нарушения жизнедеятельности рыб как прерывание путей миграции, исчезновение нерестилищ, образование заморных зон. Хорошо известно, что пик смертности в популяциях рыб приходится на личиночный период, когда рыбы переходят с эндогенного на экзогенное питание, и потери от позвоночных и беспозвоночных хищников, а также от неблагоприятных абиотических условий особенно высоки (Fuiman, Magurran, 1994; May, 1974). В этот период у большинства рыб, несмотря на их слабые локомоторные и ориентационные возможности, происходит расселение (покатная миграция), что в условиях зарегулированных рек создает дополнительные препятствия для мигрирующей молоди и порождает новые экологические риски (Павлов и др., 2019; Kramer et al., 1997; Northcote, 1984). Они могут возникать вследствие появления в реках новых гидрологических условий (образование обширных пространств без ориентиров и постоянного потока, появление глубоководных участков с вертикальными градиентами).

В незарегулированных реках мигрирующая молодь рыб перемещается в основном с потоком воды (покатная миграция), что существенно сокращает энергетические затраты на миграцию. Вопреки существовавшему до недавнего времени мнению о покатной миграции как преимущественно пассивном процессе (Wolter, Sukhodolov, 2008), накапливается все больше доказательств ключевой роли поведения рыб в регуляции их миграции уже на самых ранних стадиях жизненного цикла (Lechner et al., 2016; Pavlov, Mikheev, 2017; Schludermann et al., 2012).

У большинства массовых видов рыб в реках Евразии миграция занимает не один день и, кроме генерального перемещения вниз по течению, включает неоднократные переходы из прибреж-

ных (резидентных) биотопов в транзитный поток (миграционный биотоп) и обратно. Эти переходы включают пересечение пограничных градиентных зон, разделяющих биотопы (Lechner et al., 2013; Pavlov, Mikheev, 2017). Пограничные зоны между биотопами могут иметь различную (дифференциальная) "проницаемость" для молоди разных видов рыб, действуя как "экологические фильтры", влияющие на характеристики миграции. В целом, миграция рыб представляет собой не просто перемещение из начальной в конечную точку, а сложный процесс преодоления гетерогенной среды, состоящей из череды биотопов разного масштаба, отделенных друг от друга физическими границами/градиентами. Преодоление этих границ зависит как от свойств самих границ, так и характеристик мигрантов.

Зарегулирование – сооружение плотин и формирование водохранилищ – кардинально меняет гидрологическую и биотопическую структуру реки (Dynesius, Nilsson, 1994; Regulated Rivers, 1984; Sedell et al., 1990; Zwick, 1992). Плотины и водохранилища играют роль "экологических барьеров", препятствующих не только нерестовой миграции взрослых рыб (Pelicice et al., 2015), но и существенно влияющих на интенсивность покатной миграции молоди (Павлов и др., 2019). Основную роль в функционировании этих барьеров играют морфологическая (топографическая) характеристика водохранилища и интенсивность водообмена (Павлов и др., 2019).

Топографическая сложность зарегулированного водоема определяет иерархию биотопов/участков среды с пограничными зонами разной проницаемости для мигрантов. Миграция молоди, наиболее ярким проявлением которой служит покатная миграция, только перемещением в потоке не ограничивается. Механизмы миграции включают в себя как биологические (поведение), так и гидрофизические (латеральный, вертикальный перенос) элементы. Поведение и распределение мигрирующей молоди в потоке воды (миграционном биотопе) – наиболее изученная часть миграции (Pavlov, 1994; Pavlov, Mikheev, 2017). Гораздо меньше внимания уделяли перемещениям мигрирующей молоди между биотопами (Павлов и др., 2019). Мигранты могут при этом перемещаться как в горизонтальном, так и вертикальном направлении, пересекая пограничные зоны, действующие как экологические фильтры. Возможно, что в зарегулированном водоеме, представляющем собой водохранилище, сток из которого регулируется плотиной, такие фильтры формируются в зонах с наиболее выраженными топографическими и гидрологическими градиентами. Эти зоны возникают в первую очередь на границах между прибрежными биотопами и обширной водной массой открытой части водохранилища, в приплотинном плесе, а также в зоне выклинивания подпора, где лотические условия оставшейся части реки (или притоков) довольно резко сменяются лимническими условиями водохранилища.

При анализе пространственной структуры миграции прибрежные участки рассматривались как резидентные биотопы, открытая часть водохранилища – как миграционный биотоп (Павлов и др., 2019). В незарегулированной реке их аналогами служат прибрежное мелководье и транзитный поток воды. В водохранилище возникают новые гидрологические структуры, не имеющие аналогов в естественной реке.

Перед исследованием ставилась задача проверить гипотезу о формировании новых экологических фильтров при зарегулировании рек. Предположительно механизмы формирования экологических фильтров, возникающих в зоне выклинивания подпора, на границах между миграционным и резидентным биотопами и в приплотинном плесе, различны. Для проверки этих предположений использованы результаты исследований покатной миграции молоди массовых видов рыб, преимущественно карповых и окуневых, из водохранилищ с разным типом изъятия стока, а также данные о пространственном распределении и миграционном поведении молоди рыб в естественной реке.

Материал и методы исследования

Данные и эмпирические результаты о покатной миграции молоди рыб и их распределении в зарегулированных реках, прошедшие необходимую обработку и первичный анализ и пригодные для метаанализа, направленного на выявление закономерностей и механизмов функционирования экологических фильтров, взяты из ряда наших публикаций, посвященных покатной миграции молоди рыб в наиболее подробно изученных речных системах Евразии (Павлов и др., 1981, 1991, 1994, 1999). Таким образом, основной методический подход данной работы заключается в новом анализе уже опубликованных материалов.

Натурные и экспериментальные исследования пространственных и временных закономерностей покатной миграции молоди речных рыб проводили в верховьях р. Волга и водохранилищах европейской части России (Иваньковское (р. Волга, 1979–1980 и 1989–1990 гг.) и Шекснинское (р. Шексна, 1982–1983 гг.)) и Средней Азии (Капчагайское (р. Или, 1972–1975 гг.) и Сарыязинское (р. Мургаб, 1986–1988 гг.)). Данные, необходимые для оценки сезонной и суточной динамики покатной миграции, распределения молоди рыб в миграционных и резидентных биотопах, интенсивности эмиграции рыб из водохранилища, а также гидрофизические и топографические характеристики получены на единой методической основе, подробно изложенной

ранее (Павлов и др., 1981, 1991, 1994, 1999). Главное внимание уделено количественным аспектам миграции молоди двух групп речных рыб – карповых (Cyprinidae) и окуневых (Percidae). Всего в статье использованы данные для молоди 29 видов рыб: снеток *Osmerus eperlanus* L., хариус *Thymallus thymallus* L., вьюн *Misgurnus fossilis* Fatio, подкаменщик обыкновенный *Cottus gobio* L., китайский носатый бычок *Rhinogobius cheni* Nichols, амурский бычок *Rhinogobius brunneus* Temminck et Schlegek, голец Кесслера *Paraschistura kessleri* Günther, восточный гребенчатый голец *Paracobitis longicauda* Kessler, гребенчатый голец *Metaschistura cristata* Berg, усатый голец *Barbatula barbatula* L., закаспийская маринка *Schizothorax pelzami* Kessler, илийская маринка *Schizothorax pseudaksaiensis* Herzenstein, белый амур *Ctenopharingodon idella* Valenciennes, белый толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix* Valenciennes, лещ *Abramis brama* L., жерех *Aspius aspius* L., елец *Leuciscus leuciscus* L., аральский усач *Luciobarbus brachycephalus* Kessler, гольян *Phoxinus phoxinus* L., пескарь *Gobio gobio* L., подуст *Chondrostoma nasus* L., плотва *Rutilus rutilus* L., уклея *Alburnus alburnus* L., красноперка *Scardinius erythrophthalmus* L., судак *Sander lucioperca* L., берш *Sander volgensis* Gmelin, ерш *Gymnocephalus cernuus* Guldenstadt, речной окунь *Perca fluviatilis* L., балхашский окунь *Perca schrenki* Kessler (Аннотированный каталог..., 1998; Сальников, 2014).

Молодь рыб, мигрирующую в потоке воды, ловили коническими сетями, которые размещали вдоль поперечных разрезов или вертикальными сериями соответственно условиям и задачам исследования. Экспозиция обычно составляла 10–20 мин, в зависимости от концентрации рыб и количества взвеси в воде. Сезонную динамику покатной миграции изучали круглогодично (2 раза в месяц); наиболее подробно – в период с мая–апреля по сентябрь (4 раза в месяц). При изучении суточной динамики покатной миграции пробы обычно отбирали каждые 1–2 ч. В открытой части водохранилища со слабым стоковым течением молодь ловили путем траления с помощью конических сетей на разных горизонтах. Детальное описание объема материала, методов сбора, фиксации и обработки проб молоди рыб в реке и открытой части, приплотинном плесе и нижнем бьефе водохранилища приведено в ряде публикаций (Павлов и др., 1981, 1991, 1994, 1999). Концентрацию мигрирующих рыб выражали количеством особей в 1000 м^3.

Экологический фильтр в верховье водохранилища, обусловленный лотическо-лимнической трансформацией

В верховье водохранилища в зоне подпора речной континуум нарушается, что приводит не только к изменениям условий обитания речных рыб, но и резко меняет ситуацию для мигрирующей молоди. В качестве примеров, иллюстрирующих характер и степень этих изменений, была выбрана зона выклинивания подпора Сарыязинского (р. Мургаб) (Павлов и др., 1994) и Капчагайского (р. Или) (Павлов и др., 1981) водохранилищ, комплексное исследование которых проводили в 1986–1988 и в 1972–1975 гг. соответственно. Характерная особенность этих рек – повышенная мутность воды, что дает возможность молоди рыб совершать покатную миграцию круглосуточно, в отличие от рек с прозрачной водой, где молодь мигрирует лишь в темное время. В результате круглосуточного ската суточная продолжительность покатной миграции молоди в р. Или в ~8 раз больше, чем, например, в Верхней Волге, где она лишь 2.5–3 ч.

Основные черты зоны выклинивания подпора при переходе рек Или и Мургаб в водохранилища – резкое падение скорости течения (в ~3–10 раз на протяжении 8–9 км), интенсивное осадкообразование, и изменение гетерогенности среды по целому ряду параметров: глубине, рельефу дна, скорости течения, прозрачности воды (рис. 1), численности молоди хищных рыб.

Совместное влияние этих факторов приводило к значительному торможению покатной миграции молоди речных рыб и возрастанию их смертности. Рассмотрим механизмы этих явлений. Торможение покатной миграции происходит не только из-за снижения средней скорости потока, но и за счет выхода молоди из руслового потока в прибрежное мелководье. На мелководье р. Или, где скорость течения заметно ниже, чем на стрежне, а прозрачность воды гораздо выше, мигранты (личинки амурского бычка, леща, ельца и других видов) становятся легкой добычей хищных рыб (судака, окуня, жереха). Смертность от хищников, а также гибель икры и личинок на участках интенсивного осадкообразования (рис. 1) обусловливают высокую суммарную гибель мигрирующей молоди речного происхождения в зоне выклинивания подпора. Точных количественных оценок на основе полученных данных дать невозможно, но численность молоди массовых видов рыб, накапливающейся в мелководной части зоны выклинивания подпора, позволяет предполагать, что торможение миграции и гибель от хищников для одних видов выражены сильнее, чем для других. Торможение покатной миграции в зоне выклинивания подпора Капчагайского водохранилища характеризуется индексом задержки (разность рангов по численности вида в р. Или и в зоне выклинивания подпора). Чем больше величина этого индекса, тем большая часть покатников задерживается в зоне выклинивания подпора. Рыбы, обитающие в прибрежье, в бóльшей степени задерживаются в этой зоне, чем в пелагиали (рис. 2).

Таким образом, зона выклинивания подпора действует как экологический фильтр, обусловливающий дифференциальную смертность и снижающий пополнение пула молоди в водохрани-

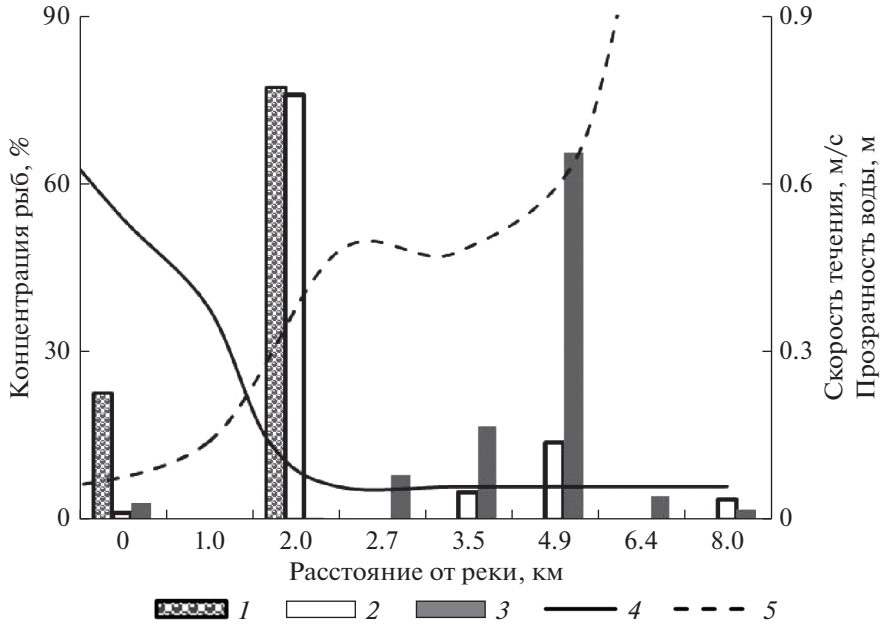

Рис. 1. Распределение икры (*1*) и личинок (*2*) растительноядных рыб (белый амур, белый толстолобик), китайского носатого бычка (*3*) в зоне выклинивания подпора Сарыязинского водохранилища: *4* – скорость течения, *5* – прозрачность воды. 100% – суммарная концентрация на всех станциях отлова. Различия в долях покатников на разных станциях достоверны (критерий Краскелла–Уоллеса, $p < 0.05$) для всех видов рыб. Объем выборки, экз.: растительноядные рыбы – икра 131, личинки 53, китайский носатый бычок 8290 (по: (Павлов и др., 1994)).

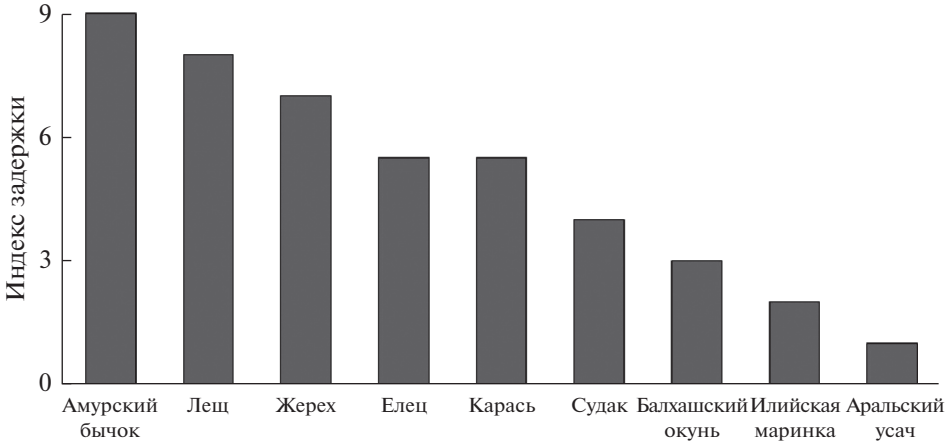

Рис. 2. Задержка мигрантов из р. Или в зоне выклинивания подпора Капчагайского водохранилища. Объем выборки, экз.: амурский бычок 194, лещ 154, жерех 162, елец 706, карась 69, судак 1626, балхашский окунь 504, илийская маринка 156, аральский усач 1110.

лище. Действие этого фильтра сказывается на формировании численности молоди рыб в водохранилище. Источниками пополнения служат нерестилища самого водохранилища и молодь, скатывающаяся из реки (Павлов и др., 1981). Фильтр в зоне подпора не только снижает общую численность мигрантов, но и, действуя избирательно, снижает численность одних видов гораздо сильнее, чем других. Из-за заиливания икры и личинок, а также выедания ее хищниками в водохранилища почти не попадает ранняя молодь белого амура, белого толстолобика и аральского усача. Очевидно, сходные процессы, связанные с экологическими фильтрами, могут наблюдаться и при впадении притоков в водохранилище.

Влияние лотическо-лимнической трансформации зарегулированной реки связано не только с зоной выклинивания подпора водохранилища. При создании водохранилищ резкая смена лотических условий лимническими ведет к не менее

резкому изменению количественного и качественного состава ихтиофауны за счет выпадения, прежде всего, стенобионтных реофильных видов и пелагофилов. На примере 13 разнотипных водохранилищ показано, что в первые годы после образования в водохранилищах происходит сокращение количества видов рыб на 14–78%, по сравнению с незарегулированной рекой (Камилов, 1973; Кудерский, 1986; Павлов и др., 1994). Реофильные виды рыб и пелагофилы могут частично проходить через зону выклинивания подпора, но их судьба зависит от наличия биотопов обитания этих рыб в водохранилищах, а вклад в численность ихтиофауны резко снижается, по сравнению с исходной. Некоторые реофильные виды полностью исчезают из водохранилища. Например, в бассейне Сарыязинского водохранилища наблюдаются четыре таких вида, которые не встречаются в самом водохранилище (закаспийская маринка, голец Кесслера, восточный гребенчатый голец, гребенчатый голец), в бассейне Иваньковского водохранилища – семь видов (хариус, усатый голец, вьюн, гольян, подкаменщик, пескарь и подуст) (Павлов и др., 1981, 1994).

Перемещения между резидентными и миграционными биотопами в реке и водохранилище

Неоднократные перемещения из прибрежных (резидентных) биотопов в транзитный поток (миграционный биотоп) и обратно связаны с суточной ритмикой покатной миграции. Они сопровождаются пересечением пограничных градиентных зон, разделяющих биотопы, при выходе в транзитный поток в вечерние сумерки и возвращении в прибрежье утром (Lechner et al., 2013; Pavlov, Mikheev, 2017). В естественных реках эти зоны, как правило, довольно узкие, что позволяет даже личинкам рыб совершать активный выбор и перемещения в условиях резких градиентов (Pavlov, Mikheev, 2017). Хотя перемещения между резидентным и транзитным биотопами в ходе миграции совершает молодь большинства видов речных рыб, параметры этих перемещений могут существенно различаться (Pavlov, Mikheev, 2017). Другими словами, пограничные зоны между биотопами могут иметь различную (дифференциальную) “проницаемость” для молоди разных видов рыб, действуя, таким образом, как экологические фильтры, влияющие на характеристики миграции и состав рыбного населения в разных биотопах.

В незарегулированной реке с достаточно прозрачной водой покатная миграция молоди в русловом потоке (миграционный биотоп) происходит преимущественно в темное время суток (рис. 3), что предотвращает выедание молоди хищниками. Иную картину мы наблюдаем в водохранилище (рис. 3) – концентрация молоди в миграционном биотопе (пелагиали водохранилища) примерно одинакова в светлое и темное время суток. Это, по-видимому, связано со значительным расширением зоны прибрежного мелководья и пограничной зоны между прибрежьем и пелагиалью, что не позволяет мигрирующей молоди перемещаться между этими биотопами в утренние и вечерние сумерки. Кроме того, ориентация молоди в пелагиали водохранилища затруднена большими расстояниями и разнонаправленными и изменчивыми ветровыми течениями, не имеющими четкой структуры и направленности. Шансы покинуть в светлое время пелагиаль и укрыться на мелководье есть лишь у части мигрантов. Значительная часть мигрирующей молоди, лишенной убежищ, гибнет от хищников (хищных рыб и рыбоядных птиц).

Действие экологического фильтра между прибрежным и пелагическим биотопами водохранилища в период покатной миграции неодинаково влияет на попадание разных видов в миграционный биотоп и дальнейшее продвижение к приплотинному плесу. На рис. 4 хорошо видно, что окуневые (судак и окунь) в гораздо большей степени связаны с пелагиалью водохранилища, чем карповые (плотва, лещ, уклея, красноперка). Далее показано, что различия между карповыми и окуневыми, наряду с особенностями их вертикального распределения в приплотинном плесе, значительно влияют на характеристики эмиграции этих групп рыб из водохранилища.

Селективная эмиграция из водохранилища при разных типах изъятия стока: водозабор ГЭС и судоходный шлюз

Молодь рыб, мигрирующая через водохранилище, накапливается в приплотинном плесе (Конобеева, 1983; Павлов и др., 2019), из которого эмигрирует в нижний бьеф через водозаборы ГЭС или судоходных шлюзов. Соотношение видов в комплексе мигрантов через ГЭС и шлюз Шекснинского водохранилища существенно различается (рис. 5). В свою очередь, соотношение численности массовых видов рыб, эмигрирующих как через ГЭС, так и через шлюз, сильно отличается от такового в приплотинном плесе верхнего бьефа (Павлов и др., 1991, 1999).

Основу численности мигрантов через водозабор ГЭС Шекснинского водохранилища составляют снеток и окуневые (окунь, судак, берш, ерш). У карповых рыб, напротив, более выражена миграция через судоходный шлюз (рис. 5). Столь существенные различия в закономерностях эмиграции из водохранилища через водозаборы ГЭС и шлюза определяют: 1) параметры зон изъятия стока (глубинный водозабор ГЭС охватывает открытую часть верхнего бьефа, включая в порядке убывания батипелагиаль, батиаль, эпипелагиаль и сублитораль; шлюз забирает воду из поверхностных слоев воды – эпипелагиали, а также сублиторали и литорали); 2) особенности экологии и поведения рыб.

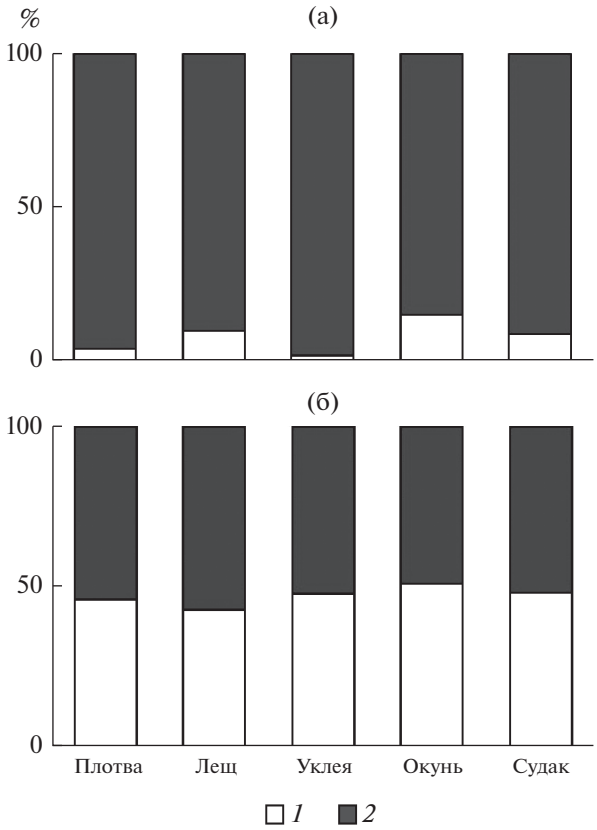

Рис. 3. Средняя концентрация молоди рыб в миграционном биотопе (русловом потоке) Верхней Волги (а) и в Иваньковском водохранилище (пелагиали) (б): *1* – день, *2* – ночь. Различия средних концентраций молоди днем и ночью в русловом потоке реки были высоко достоверны (критерий Стьюдента для долей, $p < 0.001$), а в пелагиали водохранилища недостоверны ($p > 0.05$) (по: (Павлов и др., 2019)).

В обобщенном виде комплекс экологических и поведенческих свойств видов и возрастных групп, в первую очередь, особенности пространственного распределения и их взаимодействие с зонами изъятия стока отражен в концепции “экологической зональности изъятия стока” (Павлов и др., 1999). Этот подход особенно полезен при анализе и сравнении закономерностей покатной миграции из большого числа водоемов с разными условиями изъятия стока. В конкретном случае, рассматриваемом в настоящей работе, отчетливо видно, что в регуляции эмиграции из водохранилища через разные типы водозаборов на первый план выходят особенности экологической зональности изъятия стока (рис. 6) и вертикального распределения рыб (рис. 7), рассматриваемые ниже.

Преобладание карповых рыб в литоральной зоне верхнего бьефа и окуневых в пелагиали (рис. 6б) закономерно воспроизводится в соотношении этих групп в относительном обилии мигрантов через ГЭС и шлюз (рис. 6в). Среди мигрантов через шлюз преобладали карповые рыбы, через ГЭС – окуневые.

Закономерности эмиграции, связанные с особенностями вертикального распределения молоди карповых и окуневых рыб, особенно наглядно проявляются при сравнении миграции разных возрастных групп – ранних и поздних личинок (рис. 7). Большая часть ранних личинок как карповых, так и окуневых рыб мигрировала через шлюз (рис. 7б), что обусловлено их преимущественно прибрежным и эпипелагическим распределением. Заглубление и отход поздних личинок в открытую часть водохранилища резко увеличивали долю мигрантов через водозабор ГЭС по сравнению со шлюзом (рис. 7в).

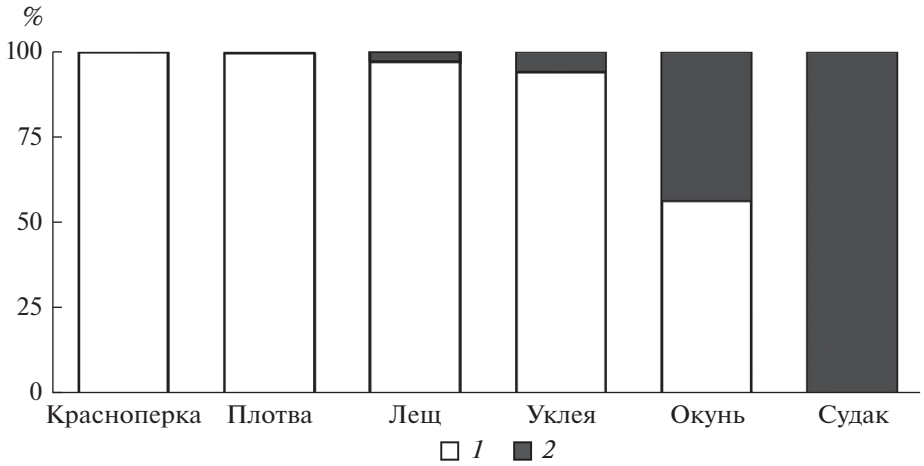

Рис. 4. Средняя относительная концентрация (%) в резидентном (*1*) и миграционном (*2*) биотопах Иваньковского водохранилища карповых и окуневых рыб в период покатной миграции. 100% – суммарная концентрация одного вида. Различия между видами достоверны (критерий Стьюдента для долей, $p < 0.01$) для всех пар видов, кроме плотвы с красноперкой ($p = 0.12$).

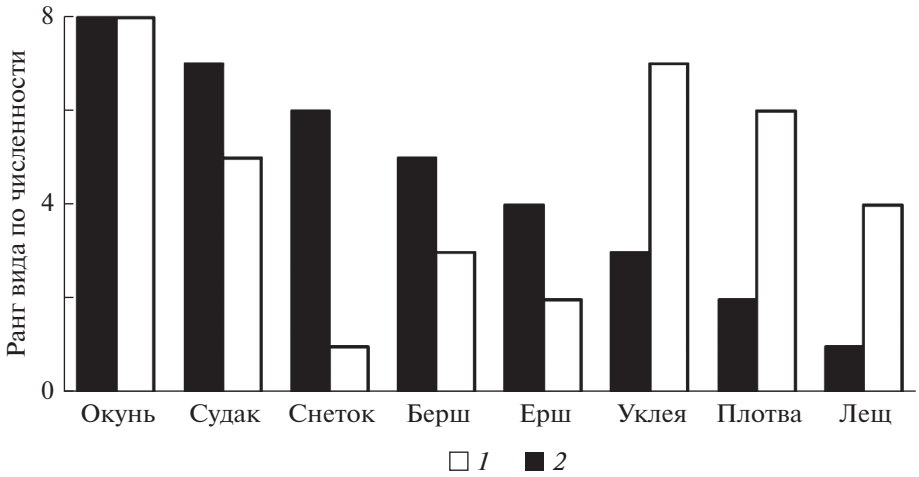

Рис. 5. Относительная численность (ранги) покатников через водозаборы Шекснинской ГЭС (*1*) и шлюза (*2*). Объем выборки (ГЭС/шлюз), экз.: окунь 22053/5438, судак 2469/203, снеток 2221/27, берш 548/79, ерш 327/63, уклея 298/465, плотва 79/346, лещ 43/161.

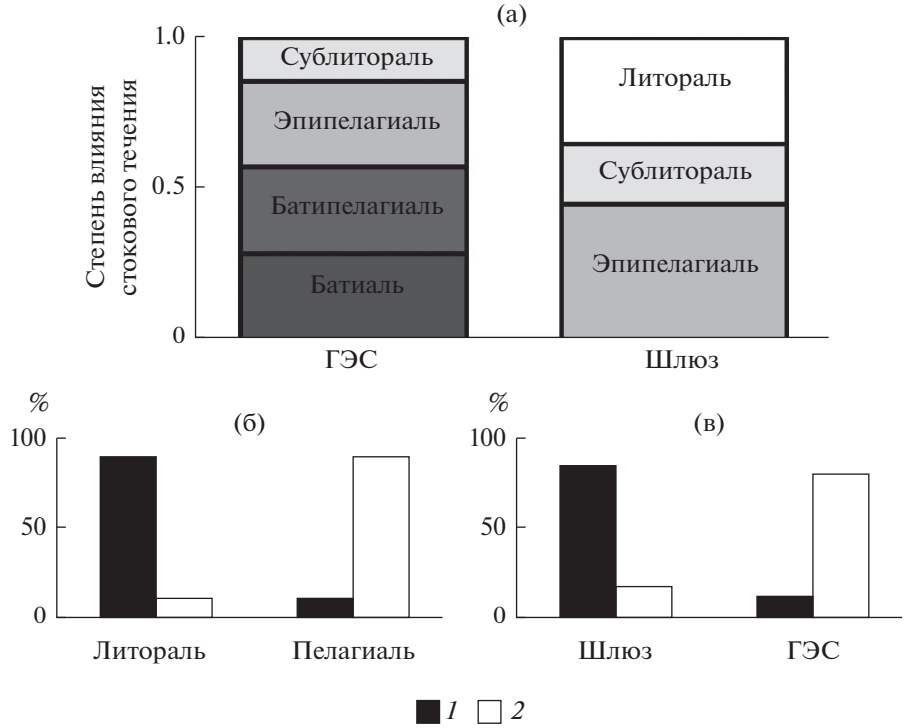

Рис. 6. Схема экологической зональности изъятия стока (а) и относительная численность (%) молоди карповых (*1*) и окуневых (*2*), обитающей в Шекснинском водохранилище (б) и эмигрирующей из него (в). 100% – суммарная численность рыб семейства во всех экологических зонах или в скате через оба водозабора. Объем выборки, экз.: карповые 7327, окуневые 51774. Различия в долях карповых и окуневых в разных экологических зонах и в скате через разные водозаборы достоверны (критерий Стьюдента для долей, $p < 0.01$).

Следует отметить, что общая численность личинок окуневых среди мигрантов почти на порядок выше, чем карповых. Тяготение к пелагиали (рис. 4) и тенденция к большему заглублению (рис. 7а) окуневых в онтогенезе создает предпосылки к более интенсивной эмиграции молоди окуневых из верхнего бьефа водохранилища. Таким образом, оба экологических фильтра – зона между резидентным и миграционным биотопами в водохранилище и зона взаимодействия между изъятием стока и биотопами приплотинного плеса – определяют более высокую миграционную

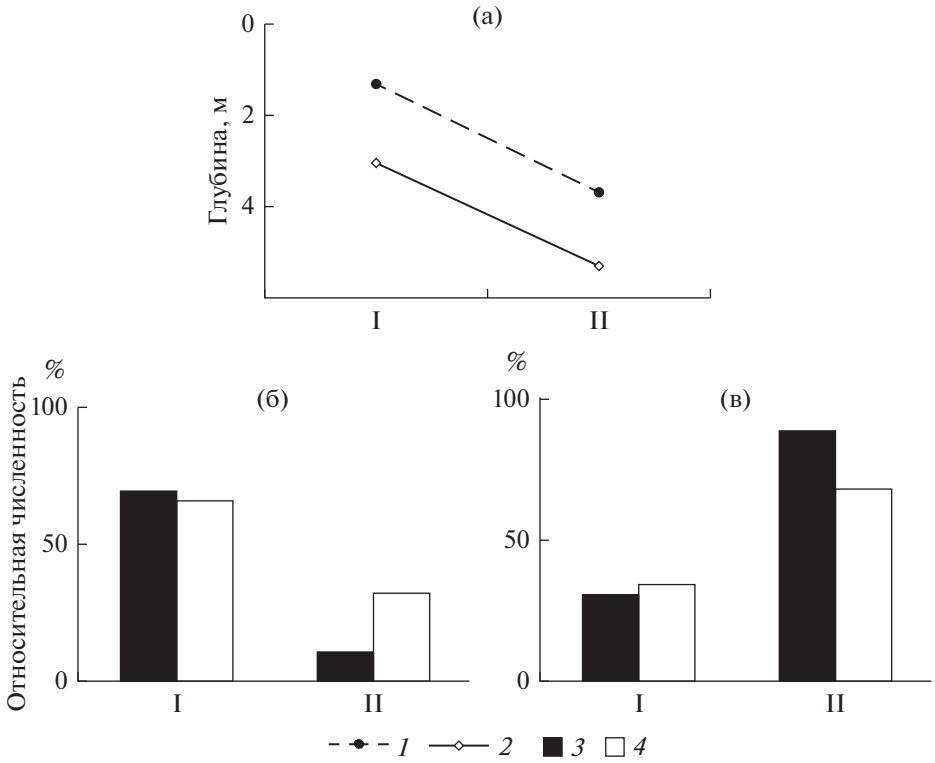

Рис. 7. Средняя глубина обитания ранних (I) и поздних (II) личинок карповых (*1*) и окуневых (*2*) в верхнем бьефе Шекснинского водохранилища (а) и относительная численность покатников карповых (*3*) и окуневых (*4*) через водозаборы шлюза (б) и ГЭС (в). 100% – суммарная численность рыб семейства в скате через оба водозабора. Объем выборки, экз.: карповые 6595, окуневые 47632. Все различия в долях покатников (по возрасту на одном водозаборе, и по водозабору при одном возрасте) достоверны (критерий Стьюдента для долей, $p < 0.01$).

активность молоди окуневых по сравнению с молодью карповых в зарегулированной реке.

Фрагментация речного континуума при зарегулировании стока и разнообразие экологических фильтров

Большинство рек представляет собой континуум геоморфологических, физико-химических и биологических характеристик (Sedell et al., 1989; Vannote et al., 1980), создающий благоприятные условия для жизнедеятельности и миграций молоди рыб. Расположение нерестилищ большинства видов рыб выше по течению, чем нагульных биотопов их молоди, позволяет личинкам и малькам эффективно использовать транспортные возможности потока воды при расселении и поиске оптимальных условий нагула. Представляя собой континуум в продольном направлении, река гетерогенна в поперечном направлении, что выражается в существовании довольно резких топографических, гидрофизических и гидробиологических градиентов, создающих биотопическую гетерогенность для гидробионтов, в частности для мигрирующей молоди рыб (Wiens, 2002). Поскольку миграция представляет собой не монотонный процесс, а чередование перемещений в потоке (миграционный биотоп) и отдыха/нагула в прибрежье (резидентный биотоп), то естественная гетерогенность реки создает необходимые условия для покатной миграции как ступенчатого процесса (Павлов и др., 2019; Pavlov, Mikheev, 2017). К такой гетерогенности молодь речных рыб хорошо приспособлена в ходе длительной эволюции. В частности, резкие мелкомасштабные гидрофизические градиенты между миграционным и резидентным биотопами позволяют мигрантам регулярно покидать резидентный биотоп в вечерние сумерки и к рассвету возвращаться в прибрежье при прекращении ночной миграции в потоке (Павлов и др., 2019).

Биотопическая гетерогенность приобретает совершенно иной характер в зарегулированной реке, к чему рыбы, вероятно, пока не выработали необходимые поведенческие адаптации. Во вновь возникшей картине искусственной гетерогенности, кроме экологических барьеров (плотины и обширные пространства водохранилищ, нарушающих как нерестовые, так и покатные миграции), добавляются различные экологические фильтры, играющие важную роль модификатора покатной миграции молоди рыб.

Как известно, гетерогенность среды – биотопическая основа формирования мета-популяций

(Hanski, 1998; Lima, Zollner, 1996). Миграции – процессы, связывающие элементы мета-популяций (Burgess et al., 2012; Day et al., 2019). В естественной реке рыбы приспособлены к использованию речного континуума при всех типах миграций (нерестовые, нагульные, зимовальные). Зарегулирование рек меняет характер гетерогенности. Появляются экологические барьеры, прерывающие миграции, и экологические фильтры, по-разному меняющие характеристики миграций для разных видов и возрастных групп рыб. Речной континуум распадается на несколько частично изолированных биотопов, разделенных экологическими барьерами и фильтрами с разными механизмами влияния на миграции рыб и структуру популяций и сообществ.

Разнообразие экологических фильтров зависит в первую очередь от различий в физических структурах, определяющих их разную "проницаемость" для разных видов (групп) мигрантов (Zollner, Lima, 1999). К ним относятся морфологические (рельеф дна и береговой линии, топографическая гетерогенность прибрежной зоны) и гидрофизические характеристики (скорость и градиентная структура потока, векторизованность и изменчивость течений, прозрачность, температура). Эти характеристики влияют не только на миграции, но и на другие аспекты поведения рыб. В зоне выклинивания подпора в реках с высокой мутностью на миграцию ранней молоди может сильно влиять седиментация, приводящая к гибели пелагической икры и ранних личинок. Обширные водные пространства водохранилищ с недостатком ориентиров и изменчивой структурой течений значительно снижают скорость покатной миграции (Fahrig, 2007).

Механизмы торможения покатной миграции в водохранилище связаны не только с затрудненным перемещением молоди между резидентным и миграционным биотопами, но и сложной и изменчивой структурой течений, нередко без четко различимого руслового потока. В масштабе всего водохранилища замедление покатной миграции может быть обусловлено высоким уровнем морфологической (топографической) сложности водоема (Павлов и др., 2019). Селективная эмиграция молоди из водохранилища через плотины больше всего зависит от характера забора воды (глубинный или поверхностный) и взаимодействия стоковых течений с биотопами верхнего бьефа (литораль, батиаль, эпипелагиаль). Кроме того, что в зонах экологических фильтров, возникающих при зарегулировании рек, существенно меняются характеристики миграций (скорость, направление, синхронность), в них нередко наблюдается повышенная смертность мигрантов.

Под влиянием экологических фильтров на участке "река–водохранилище–нижний бьеф" трижды происходит резкая модификация видового и количественного состава мигрантов. Первая модификация определяется различной "проницаемостью" фильтра, связанного с лотическо-лимнической трансформацией, прежде всего в зоне выклинивания подпора, а для некоторых реофильных видов – и в водохранилище в целом. Вторая модификация связана с условиями миграции рыб по водохранилищу как в масштабе всего водохранилища (водообмен и топографическая сложность водохранилища), так и при переходе из резидентного в миграционный биотоп и обратно. Третья модификация зависит от совпадения/несовпадения двух пространственно-временных структур – структуры распределения рыб в приплотинном участке и гидравлической структуры изъятия стока. В результате этих модификаций миграции количественный, видовой и возрастной состав мигрантов существенно изменяется. Например, из шести видов массовых покатников в р. Или выше Капчагайского водохранилища (судак, усач, елец, белый амур, балхашский окунь, илийская маринка) из самого водохранилища скатывается только один вид – судак.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В гетерогенной среде различия между популяциями или сообществами могут формироваться не только благодаря различиям в абиотических и биотических условиях между биотопами обитания, но и благодаря влиянию экологических барьеров и фильтров, модифицирующих миграционную активность животных. Экологические барьеры, прерывая/затрудняя миграции, или экологические фильтры, обеспечивая селективный переход из одного биотопа в другой для разных видов рыб, влияют на формирование популяций и сообществ.

В незарегулированной реке взаимодействие между различными внутрипопуляционными группировками рыб может, в какой-то мере, нарушаться большим расстоянием, изредка естественными барьерами (водопады, озера), но, в целом, перемещения разной протяженности, включая продолжительные миграции, происходят по всей длине речного континуума. В зарегулированной реке появляется несколько частично изолированных друг от друга биотопов: оставшаяся незарегулированной часть реки выше водохранилища, водохранилище, притоки водохранилища, река ниже плотины. Экологические барьеры и фильтры прерывают или затрудняют перемещения взрослых рыб и молоди между этими биотопами, частично или полностью изолируя отдельные части популяции. Эти барьеры и фильтры – не просто физические структуры, модифицирующие миграцию. Их влияние на миграции проявляется в результате взаимодействий между поведением мигрантов и физическими структурами (градиентами, препятствиями). Существование и функционирование экологических барьеров и фильтров оценивается при комплексном изучении физических и биологических процессов и структур, формирующих характер миграции. Среди механизмов разного уровня, влияющих на характеристики ми-

грации молоди рыб (Pavlov, 1994), экологические фильтры могут быть особенно важными модификаторами покатной миграции в зарегулированных реках. Их селективным влиянием обусловлены не только изменения интенсивности и продолжительности миграции в водохранилище по сравнению с рекой, но и повышенная смертность мигрантов (в первую очередь от хищников) в градиентных зонах, разделяющих биотопы. Селективность влияния фильтров проявляется в разной степени для разных видов и возрастных группировок.

Экологические барьеры и экологические фильтры не следует противопоставлять друг другу. Эти понятия могут быть связаны с одними и теми же физическими структурами и отражают их влияние на разные стороны одного и того же процесса – миграции рыб. И экологические барьеры, и фильтры по своей природе – это динамическое взаимодействие двух пространственно-временных структур: структуры морфологических, гидрофизических и гидрохимических параметров водохранилища и структуры распределения мигрирующих рыб. Экологический барьер действует как препятствие, тормозящее или вовсе прерывающее миграцию. Экологический фильтр действует избирательно, препятствуя миграции одних видов в большей степени, чем других.

Понятия экологические барьеры и фильтры и представления о механизмах их функционирования могут быть полезны при моделировании и прогнозировании динамики популяций и сукцессий в естественных и зарегулированных речных экосистемах. Знание особенностей функционирования экологических фильтров важно при разработке мер по управлению миграциями и охране рыб, а также для понимания процессов формирования рыбного населения в частично изолированных биотопах зарегулированных рек (верховье реки, водохранилище – верхний бьеф, нижний бьеф). Например, кроме рыбопропускных сооружений для рыб, мигрирующих на нерест в верховья, учет пространственно-временных закономерностей миграций молоди через плотины с разными типами водозаборов позволит прогнозировать и влиять на селективную эмиграцию молоди в нижний бьеф. В зарегулированных водоемах возможности управления особенно велики вблизи плотин и водозаборов (регулирование времени и места забора воды) (Павлов и др., 1999).

Роль экологических фильтров может заключаться не только в селективном пропуске мигрантов из одного биотопа в другой на уровне видов. В этом случае фильтр действует как экологический фактор, влияющий на структуру сообществ в соседних биотопах. Не менее важной может быть другая микроэволюционная роль, определяющая работу фильтра как фактора отбора на внутривидовом уровне (Bonte et al., 2010; Chapman et al., 2011). Результатом такого отбора может быть снижение со временем миграционной активности той части популяции, которая остается “выше по течению”. Альтернативная гипотеза: полиморфизм по мигрантности – резидентности постоянно воспроизводится, несмотря на эмиграцию (изъятие) более активных мигрантов. Эти гипотезы требуют проверки на зарегулированных речных системах разного возраста.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 19-14-00015) (написание статьи) и Программы Президиума РАН № 41 “Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России” (сбор и анализ материалов).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. 1998. Москва: Наука.

Камилов Г.К. 1973. Рыбы и биологические основы рыбохозяйственного освоения водохранилищ Узбекистана. Ташкент: Фан.

Конобеева В.К. 1983. Влияние течений на распределение молоди рыб в водохранилищах // Вопр. ихтиол. Т. 23. Вып. 1. С. 108.

Кудерский Л.А. 1986. Особенности структуры популяций промысловых рыб равнинных водохранилищ // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана: Тез. докл. XIX конф. Ашхабад: Ылым. С. 14.

Павлов Д.С., Нездолий В.К., Ходоревская Р.П. и др. 1981. Покатная миграция молоди рыб в р. Волга и р. Или. Москва: Наука.

Павлов Д.С., Костин В.В., Островский М.П. 1991. Влияние расположения зоны изъятия стока на покатную миграцию рыб из водоемов (на примере Шекснинского водохранилища и Лозско-Азатского озера). Москва: Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова.

Павлов Д.С., Алиев Д.С., Шакирова Ф.М. и др. 1994. Биология рыб Сарыязинского водохранилища. Москва: Гидропроект.

Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. 1999. Покатная миграция рыб через плотины ГЭС. Москва: Наука.

Павлов Д.С., Михеев В.Н., Костин В.В. 2019. Миграции молоди рыб в зарегулированных реках. Роль экологических барьеров // Вопр. ихтиол. Т. 59. № 2. С. 204.

Сальников В.Б. 2014. Гольцы семейства Nemacheilidae (Actinopterygii: Cypriniformes: Cobitoidei) водоемов Туркменистана // Selevinia. Зоологический ежегодник Казахстана и Центральной Азии. Т. 22. С. 40.

Bonte D., Hovestadt T., Poethke, H.-J. 2010. Evolution of dispersal polymorphism and local adaptation of dispersal distance in spatially structured landscapes // Oikos. V. 119. P. 560. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17943.x

Burgess S.C., Treml E.A., Marshall D.J. 2012. How do dispersal costs and habitat selection influence realized population connectivity? // Ecology. V. 93. P. 1378.

Chapman B.B., Bronmark C., Nilsson J.-A. 2011. The ecology and evolution of partial migration // Oikos. V. 120. P. 1764. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20131.x

Day C.C., McCann N.P., Zollner P.A. et al. 2019. Temporal plasticity in habitat selection criteria explains patterns of animal dispersal // Behavioral Ecology. V. 30. № 2. P. 528. https://doi.org/10.1093/beheco/ary193

Dynesius M., Nilsson C. 1994. Fragmentation and flow regulation of river systems in the northern third of the world // Science. V. 266 P. 753. https://doi.org/10.1126/science.266.5186.753

Fahrig L. 2007. Non-optimal animal movement in human-altered landscapes // Functional Ecology. V. 21. P. 1003.

Fuiman L.A., Magurran A.E. 1994. Development of predator defences in fishes // Reviews in Fish Biology and Fisheries. V. 4. P. 145.

Hanski I. 1998. Metapopulation dynamics // Nature. V. 396. P. 41.

Kramer D.L., Rangeley R.W., Chapman L.J. 1997. Habitat selection: patterns of spatial distribution from behavioural decision // Behavioural ecology of teleost fishes. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 37.

Lechner A., Keckeis H., Schludermann E. et al. 2013. Hydraulic forces impact larval fish drift in the free flowing section of a large European river // Ecohydrology. V. 7 № 2. P. 648. https://doi.org/10.1002/eco.1386

Lechner A., Keckeis H., Humphries P. 2016. Patterns and processes in the drift of early developmental stages of fish in rivers: a review // Rev. Fish Biol. Fish. V. 26. P. 471. https://doi.org/10.1007/s11160-016-9437-y

Lima S.L., Zollner P.A. 1996. Towards a behavioral ecology of ecological landscapes // Trends in Ecology & Evolution. V. 11. P. 131.

May R.C. 1974. Larval mortality in marine fishes and the critical period concept // The early life history of fish. New York: Springer-Verlag. P. 3.

Northcote T.G. 1984. Mechanisms of fish migration in rivers // Mechanisms of migration in fishes. New York; London: Plenum Press. P. 317.

Pavlov D.S. 1994. The downstream migration of young fishes in rivers: mechanisms and distribution // Folia Zoologica. V. 43. P. 193.

Pavlov D.S., Mikheev V.N. 2017. Downstream migration and mechanisms of dispersal of young fish in rivers // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 74. № 8. P. 1312. https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0298

Pelicice F.M., Pompeu P.S., Agostinho A.A. 2015. Large reservoirs as ecological barriers to downstream movements of neotropical migratory fish // Fish and Fisheries. V. 16. № 4. P. 697. https://doi.org/10.1111/faf.12089

Regulated Rivers. 1984. Oslo: Oslo University Press.

Schludermann E., Tritthart M., Humphries P. et al. 2012. Dispersal and retention of larval fish in a potential nursery habitat of a large temperate river: an experimental study // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 69. № 8. P. 1302. https://doi.org/10.1139/f2012-061

Sedell J.R., Richey J.E., Swanson F.J. 1989. The river continuum concept: A basis for the expected ecosystem behavior of very large rivers? // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. V. 106. P. 49.

Sedell J.R., Reeves G.H., Hauer F.R. et al. 1990. Role of refugia in recovery from disturbances: modern fragmented and disconnected river systems // Environ. Manage. V. 14. № 5. P. 711.

Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al. 1980. The river continuum concept // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 37. P. 130.

Wiens J.A. 2002. Riverine landscapes: taking landscape ecology into the water // Freshwater Biol. V. 47. P. 501.

Wolter C., Sukhodolov A. 2008. Random displacement versus habitat choice of fish larvae in rivers // River Research and Applications. V. 24. P. 661. https://doi.org/10.1002/Rra.1146

Zollner P.A., Lima S.L. 1999. Search strategies for landscape-level interpatch movements // Ecology. V. 80. P. 1019.

Zwick P. 1992. Stream habitat fragmentation – a threat to biodiversity // Biodiversity Conservation. V. 1. P. 80.

Migrations of Young Fish in Regulated Rivers. Effects of Ecological Filters (Review)

D. S. Pavlov[1], V. N. Mikheev[1, *], and V. V. Kostin[1]

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

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

Compared to non-regulated rivers new ecological filters are formed in reservoirs, the structures (gradient zones between biotopes) which affect the behavior and distribution of juvenile fish and change parameters of the downstream migration. A distinct feature of filters is the selective effect on different species and age groups of migrants when they pass boundaries between biotopes. The differential transparency of boundaries considerably affects the composition of migrants and dispersal of juvenile fish over biotopes. These suggestions are confirmed by the data of long-term studies on downstream migration of juvenile Cyprinidae and Percidae in several reservoirs in Eurasia: Sheksna (Sheksna River), Ivankovo (Volga River), Kapchagay (Ili River), and Saryyazinsk (Murgab River) Reservoirs. The formation of ecological filters is shown in the zone of wedging out backwaters (lotic-limnetic transformation), in the zone between the littoral (resident) and pelagic (migratory) biotopes in the reservoir and in the near-dam part. Emigration of juveniles from the reservoir depends on the location of the water intake (deep-water or surface) and overlapping of water intake zones with spatial distribution of juvenile fish. Different selectivity of water intake sites of the hydroelectric power station located not far from each other and a navigation lock forms different (in species and age composition) complexes of emigrants. Mechanisms and consequences of functioning the ecological filters and ecological barriers are considered.

Keywords: juvenile fish, migratory behavior, downstream migration, ecological filters, river continuum, regulated rivers, reservoir, environmental heterogeneity, fragmentation of river system

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 2, с. 156–161

ИХТИОЛОГИЯ

УДК 574.22:591.524.1

ИЗБИРАЕМАЯ ТЕМПЕРАТУРА И ТЕМПЕРАТУРНАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ ОЗЕРНОГО ГОЛЬЯНА *Rhynchocypris percnurus*

© 2020 г. А. К. Смирнов[a], *, В. К. Голованов[a], И. Л. Голованова[a], О. Н. Артаев[b]

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

[b] *ФГБУ Заповедная Мордовия, Саранск, Республика Мордовия, Россия*

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

Поступила в редакцию 07.03.2019 г.
После доработки 11.06.2019 г.
Принята к публикации 22.07.2019 г.

В экспериментальных условиях впервые получены данные, характеризующие термоадаптационные показатели озерного гольяна *Rhynchocypris percnurus* (Pallas, 1814). Окончательно избираемая температура у взрослых рыб, предварительно акклимированных к температуре воды 15°С, была ~23°С. Значение сублетальной температуры, полученное методом критического термического максимума при скорости нагрева воды 8°С/ч, у сеголетков и взрослых рыб достигало 31.6–31.9°С, значение верхней летальной температуры – 33.5–33.8°С. Установленные термоадаптационные характеристики озерного гольяна оказались выше таковых гольяна обыкновенного *P. phoxinus* (L., 1758), что предположительно связано с различием в экологии данных видов.

Ключевые слова: гольян озерный, окончательно избираемая температура, термоустойчивость, верхняя сублетальная температура

DOI: 10.31857/S0320965220020138

ВВЕДЕНИЕ

Гольян озерный *Rhynchocypris percnurus* (Pallas, 1814) – типичный представитель мелких непромысловых рыб Евразии, имеющий весьма обширный, но прерванный ареал: Западная Европа (озера бассейнов рек Одер и Висла), европейская часть России (озера бассейнов рек Днепр, Ока, Кама), реки бассейнов Ледовитого и Тихого океанов (Рыбы..., 2010).

Этот вид рыб предпочитает стоячие воды, населяя различные озера, карьеры и даже торфяные болота, где ведет преимущественно придонный образ жизни (Зуев, 2007; Рыбы..., 2010).

В настоящее время появляется все больше информации о постепенном повышении температуры воды в естественных и искусственных водоемах, которое может носить и глобальный (климатические изменения), и локальный (термальные сбросы) характер (Голованов, 2013а, 2013б; Литвинов, Законнова, 2012; Никаноров, 1977; Barceló et al., 2016; Bitukov, Shagarov, 2017; Borzée, Jang, 2018; Farmer, Cook, 2013; Goyer et al., 2014; Neill, Magnuson, 1974). Рыбы, как и другие гидробионты, приспосабливаются к новым температурным условиям, используя целый ряд поведенческих и физиолого-биохимических механизмов. Термоадаптационные характеристики рыб сем. Cyprinidae исследованы достаточно подробно (Голованов, 2013а, 2013б; Лапкин и др., 1981; Смирнов, Голованов, 2005). В то же время крайне мало информации о температурных характеристиках гольянов (Маврин и др., 2010; Kamiński et al., 2006; Wolnicki et al., 2004). Существуют данные об избираемой и верхней летальной температурах обыкновенного гольяна *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) (Маврин и др., 2010), обитающего на мелководных участках рек с относительно быстрым течением. Подобные сведения для озерного гольяна фактически отсутствуют, поэтому изучение терморегуляционного поведения и верхней границы термоустойчивости озерного гольяна представляет интерес в сравнительном аспекте с другими видами рыб сем. Cyprinidae.

Цель работы – определить избираемую (ИТ) и окончательно избираемую температуру (ОИТ), а также верхнюю сублетальную (КТМ) и летальную температуру (ВЛТ) у гольяна озерного *Rhynchocypris percnurus*.

Сокращения: ВЛТ – верхняя летальная температура, ИТ – избираемая температура, КТМ – верхняя сублетальная температура, ОИТ – окончательно избираемая температура.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работу проводили в октябре 2016 г. на трех возрастных группах (0+, 1+ и 2+) озерного гольяна. Рыб отлавливали в прибрежье мелководного (средняя глубина <1 м) пруда в пос. Пушта (Мордовский государственный природный заповедник, 54.7176° с.ш., 43.2264° в.д.) мальковым неводом в летне-осенний период. Длина и масса тела сеголетков была 44 ± 1 мм и 1.0 ± 0.1 г (12 экз.), двухлетков – 62 ± 1 мм и 3.6 ± 0.1 г (16 экз.), трехлетков – 81 ± 1 мм и 8.2 ± 0.4 г (12 экз.). После вылова рыб транспортировали в пос. Борок (Ярославская обл.) в течение 12 ч в пластиковом баке (15 л) при непрерывной аэрации воды. Перед экспериментом рыб акклимировали к лабораторным условиям в течение ≥10 сут. Отсортированных по размеру особей содержали в аквариумах объемом 340 л при температуре ~15 °С в условиях постоянного фотопериода 12 : 12 ч. Во время температурной акклимации рыб кормили *ad libitum* личинками хирономид *Chironomus* sp. 1 раз в сутки.

ИТ и ОИТ определяли методом термопреферендума (Голованов, 2013а) в двухканальной горизонтальной термоградиентной установке, представляющей собой два параллельных лотка из прозрачного стекла размерами 420 × 37 × 17 см. Каждый лоток с помощью неполных перегородок был разделен на 12 сообщающихся отсеков, в которых находилось по два аэратора, создававших слабый ток воды для предотвращения вертикальной температурной стратификации. Горизонтальный градиент температуры от 15 до 30 °С получали путем нагрева и охлаждения воды на противоположных концах лотков, используя электронный четырехканальный терморегулятор (NM8036) и цифровые датчики температуры (SN18B20). Гольянов помещали в оба канала установки (по 8 экз.) в отсеки с температурой, равной температуре акклимации. Распределение рыб в установке фиксировали 10 раз в светлое время суток с помощью четырех цифровых wi-fi-видеокамер, на основании этих данных вычисляли среднесуточные значения ИТ. Рыб кормили ежедневно личинками хирономид. Корм вносили только в те отсеки установки, где на момент кормления присутствовали рыбы, с целью исключить влияние данного фактора на терморегуляционное поведение (Смирнов, 2013; Смирнов, Смирнова, 2019). Опыты длились 12 сут. Все опыты проводили в условиях постоянного фотопериода 12 : 12 ч.

КТМ и ВЛТ определяли методом критического термического максимума (Becker, Genoway, 1979; Beitinger et al., 2000). Для этого группу рыб (по 6 экз.) помещали в экспериментальный аквариум объемом 60 л, оборудованный системой нагрева (нагреватель мощностью 0.63 кВт) и аэрации (два распылителя соединенных с воздушным компрессором). Температуру воды в аквариуме повышали со скоростью 8°С/ч до потери рыбами равновесия (переворот на бок или кверху брюшком), сублетальное значение температуры фиксировали как КТМ. Продолжая нагрев до прекращения движения жабр, фиксировали значение ВЛТ. Выбор скорости нагрева воды обусловлен интенсивностью температурных изменений при аварийных сбросах подогретых вод тепловых и атомных электростанций. Поскольку опыты были непродолжительны по времени (<2 ч), рыб не кормили.

Результаты представлены в виде средних значений и их ошибок ($M \pm m$). Данные по температурным параметрам рыб из двух повторностей эксперимента объединяли. При сравнении результатов использовали непараметрический критерий Манна–Уитни (U). Различия показателей считали статистически значимыми при $p \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Двухлетки гольяна, помещенные в термоградиентную установку, после непродолжительного периода адаптации к новым условиям начинали постепенно смещаться в направлении более высокой температуры (рис. 1). Уже в течение первых суток опыта средние значения ИТ превысили 18°С, а на вторые-третьи сутки достигли своего максимума 23.1–24.7°С. При этом в первые сутки опыта отмечена так называемая реакция избыточного реагирования, когда рыбы выбирали более высокую температуру по сравнению с последующим периодом. Начиная с четвертого дня среднесуточные значения ИТ изменялись в относительно узком диапазоне 21.2–23.6°С.

Несмотря на то, что в двух повторностях эксперимента использовали идентичных особей, взятых из одного акклимационного аквариума, они демонстрировали определенные различия в терморегуляционном поведении. Фактически в течение всего опыта средние значения ИТ у рыб из первой повторности были ниже, чем во второй. Лишь на 11–12 сут среднесуточные ИТ рыб из обеих выборок статистически не различались: 22.8 ± 0.1 и 23.1 ± 0.1°С (U = 38240, $p > 0.05$). В целом, в течение трех последних суток эксперимента рыбы выбирали близкие значения температуры 22.4–23.6°С. Однако и в этот период сохранялись различия в распределении особей из разных повторностей (рис. 2). Учитывая совокупность всех фактов, в том числе и наибольшую посещаемость двухлетками озерного гольяна отсеков с температурой 22–24°С, в качестве ОИТ можно указать значение ~23°С.

При нагреве воды со скоростью 8°С/ч достоверных различий в температурной устойчивости гольянов двух возрастных групп (сеголетков и трехлетков) не выявлено: значения КТМ были

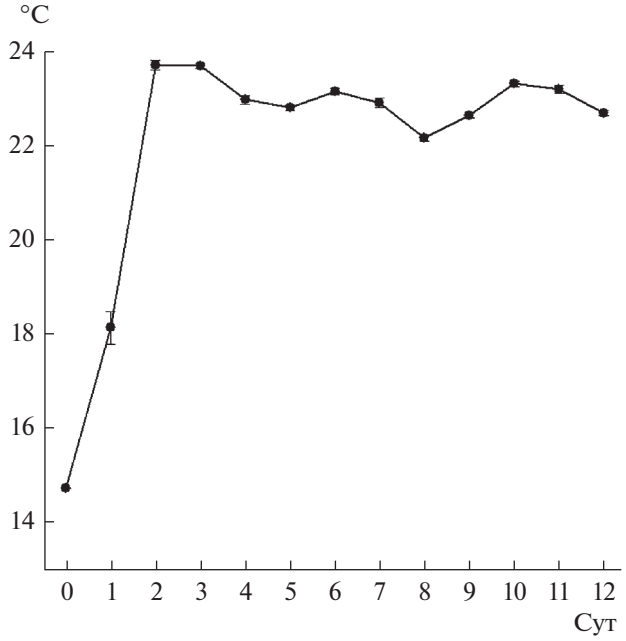

Рис. 1. Динамика температуры ($M \pm m$), избираемой двухлетками озерного гольяна в условиях 12-суточного эксперимента.

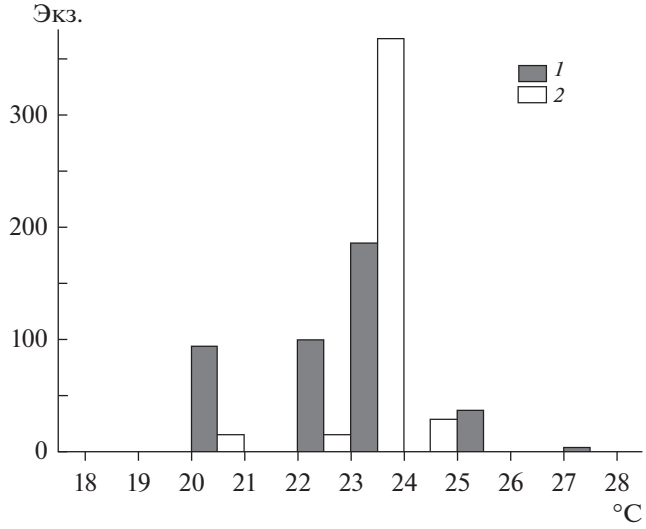

Рис. 2. Распределение двухлетков гольяна в температурно-неоднородной среде (ось абсцисс) на заключительном этапе опытов (10–12 сут) для первой (*1*) и второй (*2*) повторностей эксперимента.

31.6 ± 0.2 и 31.9 ± 0.2°C соответственно (U = = 59.5, $p > 0.05$). Значения ВЛТ у сеголетков и трехлетков превышали КТМ на ~6% – 33.5 ± 0.1 и 33.8 ± 0.1°C соответственно (U = 46.5, $p > 0.05$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Использованные в работе особи озерного гольяна при попадании в температурно-неоднородную среду продемонстрировали обычную для многих видов рыб реакцию термопреферендума. После помещения их в отсеки установки с температурой, равной акклимационной, они целенаправленно перемещались в более теплую температурную зону. Процесс выбора сопровождался реакцией избыточного реагирования: на начальном этапе опыта ("переходный процесс") рыбы предпочитали более теплую воду, чем впоследствии в период "стабильного выбора". Такая реакция, возникающая в ответ на помещение в термоградиентное поле, характерна и для других ранее исследованных видов рыб (Лапкин и др., 1979, Свирский, 1996).

Детальный анализ поведения рыб из отдельных повторностей эксперимента выявил, что распределение особей в температурно-неоднородной среде, даже на заключительном этапе опытов, несколько различалось (рис. 2). Так, в одном случае гольянов регулярно отмечали в отсеках установки с более широким диапазоном температуры 20–26°C, в другом – рыбы сосредотачивались фактически в одном отсеке с температурой 23–24°C и относительно редко посещали остальные. Вследствие этого среднесуточные значения ИТ у гольянов несколько разнились и были 22.9 ± ± 0.1 и 23.3 ± 0.1°C соответственно. Возможно, это обусловлено как различиями в физиологическом статусе исследованных особей и особенностями их внутригруппового поведения, так и неполной идентичностью физических параметров среды в двух лотках термоградиентной установки. Однако разница в значениях ИТ в 0.4°C не столь существенна. Кроме того, к концу опытов частота встречаемости рыб в отсеках с температурой 22–24°C была высока в обеих повторностях эксперимента (68 и 90% соответственно), что согласуется с установленным значением ОИТ (~23°C) для двухлеток озерного гольяна.

Ранее в идентичных экспериментальных условиях показано, что ОИТ у взрослых особей (4–5+, длина рыб ~80 мм) широко распространенного обыкновенного гольяна *Phoxinus phoxinus* равна 17°C (Маврин и др., 2010). Такое же значение приведено в работе Киллена (Killen, 2014) для рыб длиной ~50 мм, которое получено в краткосрочных (8 ч) экспериментах, проведенных в установке "шаттл-бокс". Близкие значения ИТ зарегистрированы у сеголетков (длина рыб 20–27 мм) и двухлетков (50–60 мм) обыкновенного гольяна при его нахождении в вертикальном температурном градиенте – ~17 и 13°C соответственно (Ward et al., 2010). Видно, что разновозрастные особи данного вида избирают менее теплую воду в сравнении с гольяном озерным. Вероятно, это связано с экологическими особенностями рассматриваемых видов. *P. phoxinus* – типичный обитатель

небольших рек и ручьев, где он предпочитает чистую и прохладную воду, и только на севере ареала может встречаться в озерах. *R. percnurus*, напротив, населяет в основном озера, отмечаясь также в искусственно созданных водоемах, карьерах и торфяных болотах, в том числе и сильно зарастаемых (Зуев, 2007; Свердлова, Книжин, 2011; Рыбы..., 2010). Температурные условия обитания в столь разных биотопах, вероятно, обусловливают повышенную теплолюбивость гольяна озерного по сравнению с гольяном обыкновенным.

По данным Камински с соавт. (Kamiński et al., 2006), температурный оптимум для роста и развития эмбрионов и личинок озерного гольяна находится в диапазоне температуры 22–25°C. В работе Волницки с соавт. (Wolnicki et al., 2004) указаны схожие значения температуры, благоприятные для личиночного (25°C) и более поздних (22°C) этапов развития данного вида. Установленное в настоящей работе значение ОИТ (23°C) для двухлеток озерного гольяна хорошо согласуется с вышеприведенными данными. Это отвечает представлениям о совпадении у рыб оптимальной температуры роста и значений ОИТ, характеризующих зону эколого-физиологического оптимума (Jobling, 1981).

Постепенное удаление температуры среды обитания от зоны оптимума вызывает заметное угнетение жизненных процессов в организме, а при выходе за границу пессимума – смерть. В естественных условиях умеренного климата гибель гидробионтов от перегрева наблюдается относительно редко. Однако антропогенное воздействие, особенно в небольших водоемах, может значительно повышать риск возникновения подобных событий (Голованов, 2013б). Вследствие этого определение верхней сублетальной и верхней летальной температур, характеризующих зону эколого-физиологического пессимума, может быть полезно при оценке негативного воздействия роста температуры на водные экосистемы.

Выявленный в эксперименте уровень КТМ для разных возрастных групп озерного гольяна относительно высок (~32°C), что вполне согласуется с экологическими особенностями вида. Обитание в небольших мелководных водоемах, хорошо прогреваемых в течение теплого времени года, требует от его представителей достаточной теплоустойчивости. Значение КТМ у гольяна обыкновенного несколько ниже – 30.0°C при схожих скоростях нагрева воды и температуре акклимации (Маврин и др., 2010). Сравнивая эти виды, следует учитывать, что *P. phoxinus* относят к бореально-предгорному, а *R. percnurus* к бореально-равнинному фаунистическим комплексам (Коновалов, 2016), это также может определять различия их термоадаптационных характеристик. Примечательно, что обитающий в ручьях и небольших реках Северной Америки *Chrosomus (Phoxinus) erythrogaster* (Rafinesque, 1820) также менее теплоустойчив (значение КТМ равно 29.3°C при температуре акклимации 10°C) в сравнении с гольяном озерным (Scott, 1987).

КТМ – это критерий, соответствующий значению температуры, при которой наблюдается потеря локомоторной способности, вследствие чего гидробионты не могут покинуть некомфортную температурную зону (Becker, Genoway, 1979). Прекращение нагрева или перенос в воду с температурой на 3–4°C ниже сохраняет жизнеспособность рыб. В связи с этим, момент смерти (по прекращению движения жаберных крышек) всегда отмечается при более высоких значениях температуры в сравнении с КТМ. Эта разность тем больше, чем выше скорость нагрева воды (Becker, Genoway, 1979). В нашей работе скорость нагрева воды была относительно низкой (8°C/ч) и различия значений КТМ и ВЛТ были невелики (~6%).

В процессе онтогенеза температурные характеристики рыб претерпевают определенные изменения (Голованов, 2013б), наиболее значительные совпадают с периодом полового созревания (Лапкин и др., 1981; Свирский, Лапкин, 1987). Как правило, уровень ИТ и ВЛТ у молоди выше, чем у взрослых, что можно объяснить лучшей приспособленностью первых к жизни в хорошо прогреваемом прибрежье. Известно, что озерный гольян становится половозрелым в возрасте двух лет при длине 6 см и массе 3.5 г (Рыбы..., 2010). Однако в нашем эксперименте термоустойчивость неполовозрелых (длина рыбы 44 мм) и половозрелых (81 мм) особей не различалась. Это может быть обусловлено как видовой спецификой (обитание разновозрастных особей в сходных условиях), так и рядом неучтенных факторов (общим физиологическим состоянием, степенью развития половых продуктов, паразитарной инвазией и др.).

Выше отмечалось, что озерный гольян чаще населяет относительно небольшие, мелководные и сильно зарастающие водоемы. Нередко условия жизни в них бывают достаточно экстремальными, в том числе и по температурному фактору, что препятствует заселению их другими видами рыб. Это, например, характерно для водоемов бассейна верхнего течения р. Лена (Свердлова, Книжин, 2011) и бассейна р. Мокша (Артаев, Ручин, 2017; Artaev, Ruchin, 2017). В западной части ареала совместно с озерным гольяном иногда могут встречаться мелкий карась *Carassius* sp., линь *Tinca tinca* (L.) и верховка *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843) (Мовчан, Смирнов, 1981). Принимая во внимание широкий диапазон термотолерантности (~0–34°C), значения избираемой (~23°C), а также нерестовой (9–11°C) температуры (Рыбы..., 2010), исследованный вид можно отнести к экологической группе эвритермных рыб (Дрягин,

1973) и охарактеризовать как умеренно теплолюбивый (Голованов, 2013б).

Выводы. Установленная в эксперименте относительно высокая теплолюбивость и термоустойчивость озерного гольяна обусловлены экологическими особенностями этого вида. Полученные данные могут быть использованы в теоретических и прикладных исследованиях функционирования водных экосистем.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Н.С. Некрутову (Институт биологии внутренних вод РАН) за помощь в выполнении части экспериментальной работы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артаев О.Н., Ручин А.Б. 2017. Рыбное население бассейна реки Мокши. Саранск.

Голованов В.К. 2013а. Эколого-физиологические закономерности распределения и поведения пресноводных рыб в термоградиентных условиях // Вопр. ихтиол. Т. 53. № 3. С. 286. https://doi.org/10.7868/S0042875213030016

Голованов В.К. 2013б. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. Москва: Изд-во ПОЛИГРАФ-ПЛЮС.

Дрягин П.А. 1973. Экологическая классификация рыб по температурному фактору // Лимнология Северо-Запада СССР. 1. А–И. Таллин: АН ЭССР. С. 167.

Зуев И.В. 2007. Гольяны рода *Phoxinus* (сем. Cyprinidae) бассейнов рек Енисея и Пясины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск: Томск. гос. ун-т.

Коновалов А.Ф. 2016. Многолетние изменения структуры фаунистических комплексов рыб и круглоротых в водоёмах Вологодской области // Труды Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. Т. 161. С. 115.

Лапкин В.В., Свирский А.М., Сопов Ю.Н. 1979. Избираемая температура и температура акклимации рыб // Зоол. журн. Т. 58. № 11. С. 1659.

Лапкин В.В., Свирский А.М., Голованов В.К. 1981. Возрастная динамика избираемых и летальных температур // Зоол. журн. Т. 60. Вып. 12. С. 1792.

Литвинов А.С., Законнова А.В. 2012. Термический режим Рыбинского водохранилища при глобальном потеплении // Метеорология и гидрология. № 9. С. 91.

Маврин А.С., Голованов В.К., Капшай Д.С. 2010. Поведение и распределение обыкновенного гольяна *Phoxinus phoxinus* L. в условиях градиента температур // Поведение рыб: Матер. докл. IV Всерос. конф. с международным участием. Москва: АКВАРОС. С. 209. https://doi.org/10.13140/RG.2.1.2574.2241

Мовчан Ю.В., Смирнов А.И. 1981. Т. 8. Вып. 2. Ч. 1. Киев: Наук. думка.

Никаноров Ю.И. 1977. Влияние сбросных вод тепловых электростанций на ихтиофауну и рыбное хозяйство водоемов-охладителей // Труды Всесоюзного гидробиологического общества. Т. 21. С. 135.

Рыбы в заповедниках России. 2010. Т. 1. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.

Свердлова Т.В., Книжин И.Б. 2011. Биологические показатели и экологические особенности гольянов (*Rhynchocypris, Phoxinus*) водоемов бассейна верхнего течения реки Лена // Байкальский зоол. журн. № 3(8). С. 42.

Свирский А.М. 1996. Поведение рыб в гетеротермальных условиях // Поведение и распределение рыб: Доклады II Всероссийского совещания. Борок. С. 140.

Свирский А.М., Лапкин В.В. 1987. Сезонная и возрастная изменчивость избираемых температур у рыб Рыбинского водохранилища: 1. Окунь (*Perca fluviatilis* L.) // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Ленинград: Наука. № 76. С. 45.

Смирнов А.К. 2013. Влияние наличия пищи в зоне температурного оптимума на поведение молоди речного окуня *Perca fluviatilis* L. // Вестник Астраханского государственного технического университета. Сер. Рыбное хозяйство. № 1. С. 75.

Смирнов А.К., Голованов В.К. 2005. Сравнение термоустойчивости молоди некоторых видов рыб Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиол. Т. 45. № 3. С. 430.

Смирнов А.К., Смирнова Е.С. 2019. Поведение молоди окуня *Perca fluviatilis* (Percidae) в гетеротермальной среде при разной обеспеченности пищей // Зоол. журн. Т. 98. № 2. С. 182. https://doi.org/10.1134/S0044513419020168

Artaev O.N., Ruchin A.B. 2017. The ichthyofauna of the Moksha River, a tributary of the Volga River basin, Russia // Check List. V. 13. № 4. P. 185. https://doi.org/10.15560/13.4.185

Barceló C., Ciannelli L., Olsen E.M. et al. 2016. Eight decades of sampling reveal a contemporary novel fish assemblage in coastal nursery habitats // Global Change Biology. V. 22. P. 1155. https://doi.org/10.1111/gcb.13047

Becker C.D., Genoway R.G. 1979. Evaluation of the critical thermal maximum for determining thermal tolerance of freshwater fish // Environ. Biol. Fish. V. 4. № 3. P. 245. https://doi.org/10.1007/BF00005481

Beitinger T.L., Bennet W.A., Mc Cauley R.W. 2000. Temperature tolerances of North American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature // Environ. Biol. Fish. V. 58. № 3. P. 237. https://doi.org/10.1023/A:100767632

Bitukov N.A., Shagarov L.M. 2017. Degradation of water protection function of the Western Caucasus mountain oakeries as a result of fellings // Nature Conservation Research. V. 2. № 3. P. 40. https://doi.org/10.24189/ncr.2017.006

Borzée A., Jang Y. 2018. Interference competition driven by hydric stress in Korean Hylids // Nature Conservation

Research. V. 3 (Suppl. 1). P. 120. https://doi.org/10.24189/ncr.2018.008

Farmer G.T., Cook J. 2013. Climate Change Science: A Modern Synthesis. V. 1. New York: Springer Dordrecht Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-94-007-5757-8

Goyer K., Bertolo A., Pépino M. 2014. Effects of lake warming on behavioural thermoregulatory tactics in a cold-water stenothermic fish // PLoS ONE. V. 9. № 3. P. 1. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0092514

Jobling M. 1981. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperatures // J. Fish. Biol. V. 19. P. 439. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1981.tb05847.x

Kamiński R., Kamler E., Korwin-Kossakowski M. et al. 2006. Effects of different incubation temperatures on the yolk-feeding stage of *Eupallasella percnurus* (Pallas) // J. Fish Biol. V. 68(4). P. 1077. https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2006.01008.x

Killen S.S. 2014. Growth trajectory influences temperature preference in fish through an effect on metabolic rate // J. Anim. Ecol. P. 1. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12244

Neill W.H., Magnuson J.J. 1974. Distributional ecology and behavioral thermoregulation of fishes in relation to heated effluent from a power plant at lake Monona, Wisconsin // Trans. Am. Fish. Soc. V. 103. № 4. P. 663. https://doi.org/10.1577/1548-8659(1974)103<663:DEABTO>2.0.CO;2

Scott N.L. 1987. Seasonal variation of critical thermal maximum in the redbelly dace, *Phoxinus erythrogaster* (Cyprinidae) // Southwestern Naturalist. V. 32. № 4. P. 435. https://doi.org/10.2307/3671475

Ward A.J.W., Hensor E.M.A., Webster M.M., Hart P.J.B. 2010. Behavioural thermoregulation in two freshwater fish species // J. Fish Biol. V. 76. P. 2287. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02576.x

Wolnicki J., Kamiński R., Korwin-Kossakowski M. et al. 2004. The influence of water temperature on laboratory-reared lake minnow *Eupallasella perenurus* (Pallas) larvae and juveniles // Arch. Polish Fish. V. 12. Fasc. 1. P. 61.

Preferred Temperature and Thermal Resistance of the Lake Minnow *Rhynchocypris percnurus*

A. K. Smirnov[1, *], V. K. Golovanov[1], I. L. Golovanova[1], and O. N. Artaev[2]

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

[2]*Mordovsky Nature Reserve, Saransk, Republic of Mordovia, Russia*

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

In the experimental conditions the thermoadaptive characteristics of the lake minnow *Rhynchocypris percnurus* (Pallas, 1814) were obtained for the first time. The final preferred temperature in adult fish previously acclimated to a water temperature of 15°C was ~23°C. The value of sublethal temperature, determined by the method of a critical thermal maximum at a water heating rate of 8°C/h, in fingerlings and adult fish was 31.6–31.9°C, and the upper lethal temperature was 33.5–33.8°C. The established thermoadaptation characteristics of lake minnow were higher than those compared to common minnow *P. phoxinus* (L.), which may be due to the difference in the ecology of these species.

Keywords: Rhynchocypris percnurus, preferred and final preferred temperature, heat resistance, upper sublethal and lethal temperature

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 2, с. 162–173

ПАРАЗИТОЛОГИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 595.122:576.895.122

МОРФОЛОГИЯ И ВСТРЕЧАЕМОСТЬ МЕТАЦЕРКАРИЙ ТРЕМАТОД (Clinostomidae) У РЫБ оз. ТАНА (ЭФИОПИЯ)

© 2020 г. А. Е. Жохов[a], *, Д. А. Морозова[a]

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

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

Поступила в редакцию 10.01.2019 г.
После доработки 15.06.2019 г.
Принята к публикации 22.07.2019 г.

Изучение 2536 экз. рыб, относящихся к 22 видам из оз. Тана в Эфиопии выявило присутствие пяти видов метацеркарий сем. Clinostomidae, Lühe, 1901 представленных двумя родами: *Clinostomum complanatum* (у *Enteromius humilis*, *E. tanapelagius* и *Garra tana*), *Euclinostomum* sp. и *Clinostomum brieni* (у *Clarias gariepinus*), *C. phalacrocoracis* и *Euclinostomum heterostomum* (у *Oreochromis niloticus*). Для всех найденных видов приведены рисунки и описания вместе с указанием встречаемости и интенсивности инвазии, локализации в хозяине.

Ключевые слова: Trematoda, метацеркарии, Clinostomidae, рыбы, озеро Тана, Эфиопия

DOI: 10.31857/S0320965220020175

ВВЕДЕНИЕ

Представители сем. Clinostomidae Lühe, 1901 имеют типичный для трематод гетероксенный жизненный цикл, в котором участвуют брюхоногие моллюски как первые промежуточные хозяева и рыбы (редко земноводные) как вторые промежуточные хозяева. Взрослые трематоды живут в ротовой полости, глотке или пищеводе рыбоядных птиц, реже рептилий и иногда млекопитающих, включая человека. Семейство Clinostomidae разделено (Kanev et al., 2002) на четыре подсемейства, объединяющие семь родов: *Clinostomoides* Dollfus, 1950; *Clinostomum* Leidy, 1856; *Clinostomatopsis* Dollfus, 1932; *Euclinostomum* Travassos, 1928; *Ithyoclinostomum*; *Nephrocephalus* Odhner, 1902 и *Odhneriotrema* Travassos, 1928. Истинное количество видов в семействе до сих пор остается неизвестным. Часть видов семейства описана по взрослой стадии из птиц, существенно большее число видов – по личинкам из рыб. Жизненные циклы трематод, которые позволяют соотнести принадлежность личинки и взрослой стадии к конкретному виду, известны для ограниченного числа видов (Caffara et al., 2011; Dias et al., 2003; Dönges, 1974; Gustinelli et al., 2010; Jhansilakshmibai, Madhavi, 1997; Ukoli, 1966б).

Современная таксономическая практика в паразитологии предполагает использование молекулярных маркеров в сочетании с морфологическим исследованием (Petkevičiūtė et al., 2018). Применение такого подхода может быть особенно важным при изучении жизненного цикла и идентификации тех видов клиностомид, которые описаны по метацеркарии. С помощью молекулярных данных подтверждена валидность семи видов семейства (*Clinostomum complanatum* (Rudolphi, 1819), *C. marginatum* (Rudolphi, 1819), *C. tataxumui* (Sereno-Uribe, Pinacho-Pinacho, Garcia-Varela & Perez-Ponce de Leon, 2013), *C. cutaneum* Paperna, 1964, *C. phalacrocoracis* Dubois, 1930, *C. brieni* Dollfus, 1950 n. comb., *Euclinostomum heterostomum* (Rudolphi, 1809)), также выявлены морфологические различия между этими видами (Caffara et al., 2011, 2013, 2014, 2016, 2017; Dzikowski et al., 2004; Gustinelli et al., 2010; Sereno-Uribe et al., 2013). В Африке у птиц и рыб зарегистрированы клиностомиды следующих видов: *Clinostomum brieni* (Barson et al., 2008; Caffara et al., 2019; Fischthal, Thomas, 1970; Jansen van Rensburg et al., 2013; Manter, Pritchard, 1969; Prudhoe, 1957); *C. complanatum* (Abd-Al-Aal et al., 2008; Barson et al., 2008; Caffara et al., 2017; Echi et al., 2014; Khalil, 1969; Oliver et al., 2009); *C. tilapiae* Ukoli, 1966 (Britz et al., 2000; Caffara et al., 2017; Echi et al., 2012; Olurin, Somorin, 2006; Ukoli, 1966а); *C. cutaneum* (Akoll et al., 2012; Gustinelli et al., 2010); *C. phalacrocoracis* Dubois, 1930 (Caffara et al., 2014, 2017; Gustinelli et al., 2010; Kabunda, Sommerville, 1984; Taher, 2009); *Euclinostomum heterostomum* (Britz et al., 2000; Echi et al., 2012; Mashego, Saayman, 1989; Morenikeji, Adepeju, 2009; Oliver et al., 2009); *Nephrocephalus bagriincapsulatus* (Wedl, 1861) (Scholz et al., 2018), а также несколько сомнительных ви-

дов, описанных по метацеркариям (Caffara et al., 2017; Scholz et al., 2018). Информация о трематодах сем. Clinostomidae у рыб оз. Тана, крупнейшего озера в Эфиопии, крайне ограничена. Метацеркарии *Clinostomum* spp. и *Euclinostomum* sp. найдены у рыб *Oreochromis niloticus* (L., 1758) и *Varincorhinus beso* (Rüppell, 1835) (Eshetu, Mulualem, 2003).

Цель работы – морфологическое описание метацеркарий пяти видов клиностомид, обнаруженных у рыб оз. Тана.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собирали в октябре–ноябре 2006 и 2007 гг., а также в мае и сентябре–октябре 2008 г. в юго-восточной части оз. Тана – в Бахар-Дарском заливе. Всего исследовано 2536 рыб разного размера (от взрослых до мальков), относящихся к 22 видам: *Oreochromis niloticus* L., *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822), *Enteromius tanapelagius* Graaf et al., 2000 (n = 26), *E. humilis* Boulenger, 1902, *E. pleurogramma* Boulenger, 1902 (n = 5), *Garra tana* Stiassny, Getahun, 2007 (n = 107), 15 видов крупных усачей рода *Labeobarbus* (n = 813), *Varicorhinus beso* (Rüppell, 1836) (n = 36). Рыб отлавливали в литоральной зоне озера на глубине ≤5 м с помощью сетей и ловушек и сохраняли живыми до исследования в лаборатории. На зараженность паразитами под световым микроскопом исследовали влажные препараты жабр, мозга, глаз, почек, печени, кишечника, селезенки, плавников, мышц и половых желез. Предварительно проводили наружный осмотр рыб.

Метацеркарий клиностомид извлекали из цист, переносили в физиологический раствор, умертвляли горячей водой и сразу фиксировали 70%-ным этанолом. Затем окрашивали квасцовым кармином, обезвоживали в спиртах, просветляли в диметилфталате и заключали в канадский бальзам. Измерения червей сделаны на тотальных препаратах и даны в мм.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Из 22 исследованных видов рыб в оз. Тана клиностомидные метацеркарии найдены только у пяти видов рыб – *Enteromius humilis, E. tanapelagius, Garra dembecha, Oreochromis niloticus* и *Clarias gariepinus*. Карповые рыбы рода *Labeobarbus* и храмуля *Varicorhinus beso* ни разу не отмечены как хозяева клиностомид. У гарры *Garra dembecha* за все годы исследований найден лишь 1 экз. *Clinostomum complanatum*.

Clinostomum complanatum (Rudolphi, 1819) metacercariae (рис. 1а, 2а).

Хозяева: *Enteromius humilis, E. tanapelagius, Garra tana.*

Локализация: брюшная полость, под кожей жаберной крышки.

Изученный материал: 45 экз., ваучерные экземпляры, препараты № 6/442 (1–8) хранятся в Коллекции паразитов Института биологии внутренних вод РАН.

Описание (измерены 12 экз.). Метацеркарии покрыты мягкой эластичной цистой округлой формы. Извлеченные из цисты черви весьма подвижны. Тело языковидной формы, длиной 4.6–5.95 (средняя 5.53), шириной 1.2–1.73 (1.5), покрыто очень мелкими шипиками, отсутствующими на переднем конце. Ротовая присоска субтерминальная или терминальная, 0.225–0.36 × 0.252–0.405 (0.306 × 0.334), окружена широким ротовым полем. Брюшная присоска в первой трети тела, 0.792–0.9 × 0.792–0.9 (0.846 × 0.853). Отношение длины ротовой присоски к длине брюшной присоски 1 : 2.7–4.2 (1 : 3.6). Глотка 0.09–0.153 × × 0.063–0.108 (0.113 × 0.081), пищевод отсутствует. Кишечные ветви слепо замыкаются в заднем конце тела, не соединяются с выделительным пузырем. Экскреторный пузырь в форме подковы; от него вперед по бокам тела до уровня брюшной присоски поднимаются экскреторные каналы. Экскреторная пора субтерминальная, открывается на брюшную сторону, редко – терминально. Половые зачатки расположены на середине расстояния между брюшной присоской и задним концом тела. Передний семенник 0.216–0.54 × 0.153–0.54 (0.406 × 0.397), слегка смещен влево от средней линии; задний семенник 0.252–0.396 × 0.315–0.612 (0.351 × 0.459) лежит медианно. Сумка цирруса 0.18–0.315 × 0.135–0.396 (0.239 × 0.307), расположена с правой стороны между передним семенником и кишечником, на уровне середины переднего семенника. Половое отверстие вправо от средней линии тела, у правой границы переднего семенника. Яичник бобовидный, реже другой формы, цельнокрайний, 0.135–0.216 × 0.09–0.18 (0.183 × 0.153). Матка в виде узкого канальца огибает слева передний семенник и тянется вперед, не достигая брюшной присоски, опускается назад к половому отверстию. Метратерм мускулистый. Расстояние между брюшной присоской и маткой 0.216–0.657 (0.422).

Замечания. Этот вид метацеркарий из *Enteromius humilis* по описанию и размерам соответствуют личинкам *Clinostomum complanatum*, найденным у различных видов рыб. Метацеркарии *C. complanatum* проявляют чрезвычайно широкую специфичность по отношению ко вторым промежуточным хозяевам. Их хозяевами на разных континентах зарегистрированы >100 видов рыб из различных отрядов. В Африке метацеркарии *C. complanatum* найдены у 16 видов рыб. У *Enteromius humilis* в оз. Тана метацеркарии всегда локализуются в брюшной полости. В других регионах и у разных ви-

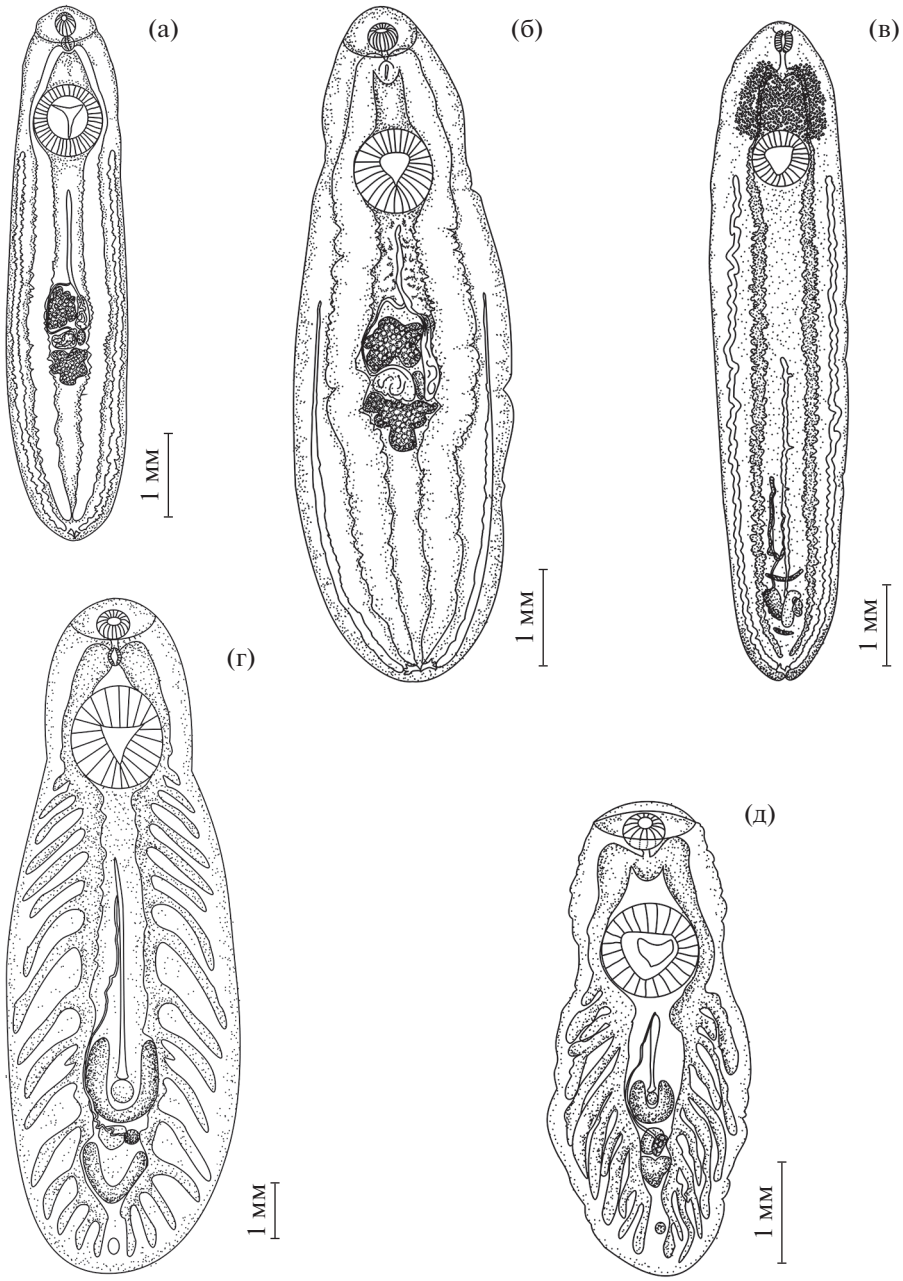

Рис. 1. Клиностомидные метацеркарии из рыб оз. Тана: а – *Clinostomum complanatum,* б – *C. phalacrocoracis*, в – *C. brieni,* г – *E.* sp, д – *Euclinostomum heterostomum*.

дов рыб локализация иная – жабры, плавники, кожа, мышцы, ротовая полость, глаза, гонады, желчный пузырь, полость тела. В табл. 1 дана зараженность разноразмерных особей. *Enteromius humilis* метацеркариями *Clinostomum complanatum.* Сильнее всего заражены рыбы с длиной тела 5–7 см, самые мелкие и самые крупные рыбы заражены крайне слабо. У *Enteromius tanapelagius* метацеркарии встречаются редко (встречаемость 7.7%, индекс обилия 0.12, интенсивность инвазии 1–2), у *Garra tana* найдена одна личинка *Clinostomum complanatum*.

Clinostomum phalacrocoracis metacercariae (рис. 1б, 2б).

Хозяин: *Oreochromis niloticus.*

Локализация*:* перикардиальная полость и вокруг нее.

Изученный материал: 30 экз., ваучерные экземпляры, препараты № 7/445 (1–6) хранятся в Коллекции паразитов Института биологии внутренних вод РАН.

Рис. 2. Клиностомидные метацеркарии из рыб оз. Тана: а – *Clinostomum complanatum* из *Enteromius humilis,* б – *C. phalacrocoracis* из *Oreochromis niloticus,* в – *C. brieni* из *Clarias gariepinus*.

Описание (измерены 10 экз.). Морфометрическая характеристика приведена в табл. 2.

Метацеркарии крупные, покрыты мягкой эластичной цистой желтовато-кремового цвета, при разрыве цисты в воду выходит зернистое содержимое желтого цвета. Циста овальная, уплощенная. Живые личинки имеют беловато-розовую окраску тела и яркий оранжево-желтый кишечник, активно двигаются, вытягивая и сокращая переднюю часть тела. Тело без шипиков, удлиненно-овальной формы, передний конец тела у́же заднего, максимальная ширина на уровне полового комплекса. Ротовая присоска субтерминальная, меньше брюшной, ротовой воротник выражен слабо. Брюшная присоска лежит на границе первой и второй четвертей длины тела. Отношение длины ротовой присоски к длине брюшной присоски 1 : 2.9–5.2 (1 : 4.1). Бульба пищевода 0.126–0.288 × × 0.135–0.252 (0.221 × 0.19) в диаметре. Кишечные стволы широкие, с дивертикулами в центральной и задней частях тела, слепо заканчиваются в заднем конце тела, не соединяясь с экскреторным пузырем. Экскреторный пузырь V-образной формы, с двумя дивертикулами на каждой вершине (рис. 1б). От пузыря вперед по бокам тела поднимаются экскреторные каналы, которые просматриваются до уровня переднего семенника. Экскреторная пора терминальная. Половой комплекс расположен в средней трети тела. У большинства экземпляров семенники изящные в виде рогаток с пальцевидными выступами, рукоятки рогаток направлены вперед и назад соответственно. Форма переднего семенника часто неправильная; у некоторых особей семенники массивные, почти треугольные, слабо и неглубоко изрезанные; задний семенник шире переднего. Оба семенника лежат медианно один под другим, редко передний семенник немного смещен влево. Сумка цирруса в форме боба, расположена у задней границы переднего семенника между яичником и правой кишечной ветвью. Половое отверстие справа от средней линии тела, всегда между серединой и задней границей переднего семенника. Яичник бобовидный или овальный, лежит под сумкой цирруса.

Таблица 1. Размерная зараженность *Enteromius humilis* метацеркариями *Clinostomum complanatum* в оз. Тана

SL, см	*n*	Показатель			
		встречаемость, %	*I*	интенсивность инвазии	*N*
2.0–2.9	104	1.0	0.010	1	1
3.0–3.9	91	1.1	0.011	1	1
4.0–4.9	130	1.5	0.020	1	2
5.0–5.9	206	8.3	0.800	1–61	154
6.0–6.9	186	9.1	0.440	1–17	81
7.0–7.9	127	4.7	0.130	1–6	16
8.0–8.9	43	7.0	0.580	2–20	25
9.0–10.0	5	0.0	0.000	0	0
Всего, среднее	892	5.3	0.310	1–61	280

Примечание. Здесь и в табл. 3, табл. 5: *SL* – длина рыб; *n* – количество исследованных рыб; *I* – индекс обилия; *N* – количество собранных паразитов.

Таблица 2. Морфометрическая характеристика метацеркарий *C. phalacrocoracis*

Показатель	оз. Тана (по данным авторов)		оз. Киннерет, Израиль (по: Caffara et al., 2014)	
	min–max	*M*	min–max	*M*
ДТ	8.840–11.400	10.100	9.500–15.200	12.06
ШТ	2.660–3.600	3.060	1.860–3.970	3.080
ДРП	0.360–0.576	0.484	0.410–0.530	0.460
ШРП	0.432–0.612	0.512	0.480–0.730	0.580
ДБП	1.000–1.300	1.192	0.926–1.253	1.094
ШБП	0.972–1.190	1.013	1.011–1.346	1.193
ДПС	0.612–0.900	0.576	0.677–1.466	1.074
ШПС	0.576–0.828	0.684	0.643–1.469	1.064
ДЗС	0.540–0.900	0.800	0.606–1.182	0.957
ШЗС	0.648–1.010	0.792	0.695–1.469	1.072
ДСЦ	0.396–0.720	0.512	0.389–0.717	0.564
ШСЦ	0.360–0.576	0.416	0.143–0.292	0.253
ДЯ	0.180–0.360	0.292	0.119–0.378	0.280
ШЯ	0.135–0.216	0.167	0.121–0.363	0.262

Примечание. ДТ – длина тела, ШТ – ширина тела, ДРП – длина ротовой присоски, ШРП – ширина ротовой присоски, ДБП – длина брюшной присоски, ШБП – ширина брюшной присоски, ДПС – длина переднего семенника, ШПС – ширина переднего семенника, ДЗС – длина заднего семенника, ШЗС – ширина заднего семенника, ДСЦ – длина сумки цирруса, ШСЦ – ширина сумки цирруса, ДЯ – длина яичника, ШЯ – ширина яичника. *M* – среднее значение.

Матка огибает слева передний семенник, поднимается вперед, не доходя до брюшной присоски, опускается назад к половому отверстию. Метратерм имеется. Расстояние между брюшной присоской и маткой 0.135–0.495 (0.347).

Зараженность тиляпии метацеркариями *C. phalacrocoracis* с возрастом увеличивается, наиболее заражены самые крупные рыбы (табл. 3). Однако мальки тиляпии (1.0–2.9 см) также имеют высокую интенсивность инвазии (до 10 цист).

З а м е ч а н и я. Первое подробное описание морфологии и молекулярный анализ метацеркарий *C. phalacrocoracis* даны по материалу от цихлид из оз. Киннерет в Израиле (Caffara et al., 2014). Эти же авторы сообщают, что ранее метацеркарий *C. phalacrocoracis* описан под названием *Clinostomum* sp. у *Oreochromis* sp. из Конго (Kabunda, Sommerville, 1984). Личинки *C. phalacrocoracis* (без описаний) найдены у *O. niloticus* в Кении (Gustinelli et al., 2010) и Египте (Taher, 2009). В последней работе указано, что цисты диаметром 2.7–5.2 имеют тонкую прозрачную оболочку, содержат внутри желтоватую жидкость, метацеркарии желтовато-оранжевой окраски, локализованы в жаберной полости и в районе глотки. Личинки *C.*

Таблица 3. Размерная зараженность *Oreochromis niloticus* метацеркариями *Clinostomum phalacrocoracis* в оз. Тана

SL, см	*n*	Показатель			
		встречаемость, %	*I*	интенсивность инвазии	*N*
1.0–2.9	74	13.3	0.40	1–10	30
3.0–4.9	19	10.5	0.11	1	2
5.0–11.9	15	13.3	0.67	3–7	10
12.0–15.9	27	48.1	1.00	1–8	27
16.0–20.9	27	55.6	3.30	1–25	90
21.0–24.9	29	96.6	4.60	1–19	134
25.0–30.0	13	92.3	12.20	1–89	158
Всего, среднее	484	46.3	2.90	1–89	451

Таблица 4. Морфометрическая характеристика метацеркарий *Clinostomum brieni*

Показатель	оз. Тана, Эфиопия (по данным авторов)		Южная Африка, Конго (по: Caffara et al., 2019)	
	min–max	*M* ± *SD*	min–max	*M* ± *SD*
ДТ	5.240–10.960	7.058 ± 1.333	6.760–10. 602	8.683 ± 1.425
ШТ	1.010–1.656	1.343 ± 0.208	1.250–1.530	1.392 ± 1.183
ДРП	0.207–0.315	0.265 ± 0.029	0.172–0.260	0.218 ± 0.038
ШРП	0.144–0.270	0.206 ± 0.036	0.172–0.280	0.233 ± 0.036
ДБП	0.540–0.621	0.597 ± 0.046	0.622–0.750	0.676 ± 0.054
ШБП	0.522–0.720	0.592 ± 0.058	0.678–0.794	0.733 ± 0.043
Расстояние между присосками	0.630–0.990	0.784 ± 0.126	0.531–1.709	1.277 ± 0.398
ДГ	0.078–0.216	0.137 ± 0.040	–	–
ШГ	0.081–0.180	0.124 ± 0.037	–	–
ДПС	0.063–0.315	0.121 ± 0.073	0.104–0.128	0.115 ± 0.010
ШПС	0.108–0.522	0.347 ± 0.108	0.317–0.526	0.426 ± 0.077
ДЗС	0.045–0.144	0.163 ± 0.230	0.114–0.190	0.145 ± 0.031
ШЗС	0.225–0.414	0.332 ± 0.058	0.254–0.444	0.326 ± 0.075
Расстояние между семенниками	0.369–0.720	0.563 ± 0.103	0.426–0.650	0.494 ± 0.083
ДСЦ	0.324–0.540	0.440 ± 0.058	0.437–0.652	0.577 ± 0.077
ШСЦ	0.990–0.153	0.121 ± 0.019	0.112–0.223	0.168 ± 0.039
ДЯ	0.207–0.495	0.406 ± 0.071	0.165–0.20	0.178 ± 0.013
ШЯ	0.162–0.243	0.210 ± 0.023	0.035–0.108	0.075 ± 0.025

Примечание. ДГ – длина глотки, ШГ – ширина глотки, остальные обозначения, как в табл. 2.

phalacrocoracis у рыб в оз. Тана морфологически и по размерам соответствуют таковым у рыб оз. Киннерет в Израиле (табл. 2).

***Clinostomum brieni* Dollfus, 1950** n. comb. (Syn. *Clinostomoides brieni* Dollfus, 1950) (рис. 1в, 2в).

Хозяин: *Clarias gariepinus.*

Локализация: жабры.

Изученный материал: 22 экз., ваучерные экземпляры, препараты № 6/443 (1–5) хранятся в Коллекции паразитов Института биологии внутренних вод РАН.

Описание (измерены 17 экз.). Морфометрическая характеристика дана в табл. 4.

Цисты белого цвета с мягкой тонкой оболочкой. Извлеченные из цист метацеркарии очень подвижны, ползают подобно пиявкам; будучи посажены в чашку Петри с водой, легко вылезают из нее и способны ползать по субстрату без воды. Тело языковидной формы, покрыто очень мелки-

Таблица 5. Размерная зараженность *Clarias gariepinus* клиностомидными метацеркариями в оз. Тана

SL, см	*n*	Показатель			
		встречаемость, %	*I*	интенсивность инвазии	*N*
5.0–20.9	15	6.70 / 6.67	0.270 / 0.070	4 / 1	4 / 1
21.0–30.9	69	4.30 / 8.70	0.070 / 0.087	1–3 / 1	5 / 6
31.0–40.9	33	6.10 / 6.10	0.610 / 0.061	1–19 / 1	20 / 2
41.0–50.9	15	0.00 / 6.67	0.000 / 0.070	0 / 1	0 / 1
51.0–60.9	15	13.30 / 0.00	0.270 / 0.000	1–3 / 0	4 / 0
61.0–80.9	18	5.60 / 0.00	0.060 / 0.000	1 / 0	1 / 0
81.0–120.0	8	0.00 / 0.00	0.00 / 0.00	0 / 0	0 / 0
Всего, среднее	173	5.40 / 6.78	0.220 / 0.058	1–19 / 1	34 / 10

Примечание. Над чертой – *Clinostomum brieni*; под чертой – *C.* sp.

ми шипиками, максимальная ширина позади брюшной присоски. Железистые клетки в передней части тела занимают пространство между присосками. Ротовая присоска терминальная. Брюшная присоска в середине первой трети тела, в 2 раза крупнее ротовой. Отношение длины ротовой присоски к длине брюшной присоски 1 : 3.5–5.0 (1 : 4.3). Имеется предглотка, 0.045–0.099 (0.069), глотка плохо видна из-за налегающего на нее расширенного пищевода. Кишечник раздваивается на уровне пищевода; ветви кишечника на всем протяжении с мелкими дивертикулами, особенно многочисленными позади брюшной присоски, редко с ровными краями. Экскреторный пузырь Y-образной формы. Половой комплекс расположен в последней трети тела. Семенники в виде двух узких поперечных слегка изогнутых полосок. Яичник овальный, лежит справа на середине расстояния между семенниками, на уровне сумки цирруса. Матка в виде узких трубочек образует две продольные, параллельные друг другу слепые петли в межкишечном пространстве. Правая петля матки в 2 раза короче левой петли, расположенной медианно вдоль тела. Семяприемник овальный, лежит слева в пространстве между сумкой цирруса и кишечным стволом, 0.108–0.297 × 0.017–0.225 (0.211 × 0.113). Сумка цирруса в виде булавы, располагается вдоль продольной оси тела медианно. Генитальная пора у передней границы заднего семенника, медианная. Экскреторный пузырь Y-образной формы, экскреторная пора терминальная.

Сомы в оз. Тана в целом слабо заражены метацеркариями *C. brieni*, четкая динамика зараженности рыб по мере их роста не прослеживается (табл. 5). Молодые рыбы (длиной ≤40 см) заражены сильнее, чем старые, хотя личинки встречаются и у крупных сомов.

З а м е ч а н и я. От других клиностомид данный вид отличается крупными размерами и расположением полового комплекса в задней части тела. На этом основании его выделили в отдельный род *Clinostomoides*. Однако, молекулярный и филогенетический анализы показали, что *Clinostoides brieni* принадлежит роду *Clinostomum* (Caffara et al., 2019). Метацеркарии *Clinostomum brieni* n. comb. найдены в Африке у клариевых сомов (*Clarias gariepinus, C. lazera, C. senegalensis, C.* sp.) (Barson et al., 2008; Fischthal, Thomas, 1970; Jansen van Rensburg et al., 2013; Manter, Pritchard, 1969; Prudhoe, 1957). Метацеркарии *C. brieni*, по которым сделан молекулярный анализ (Caffara et al., 2019), собраны в типовом регионе. Морфологические различия между этими экземплярами из других мест в Африке рассматриваются как внутривидовые вариации (Caffara et al., 2019). Экземпляры из оз. Тана также имеют небольшие отличия от экземпляров, описанных ранее (табл. 4): у них меньше расстояние между присосками и более крупный яичник.

Род *Euclinostomum* Travassos, 1928.

Euclinostomum heterostomum Rudolphi, 1809 (рис. 1д, 3а).

Х о з я и н: *Oreochromis niloticus.*

Л о к а л и з а ц и я: под серозной оболочкой почки.

И з у ч е н н ы й м а т е р и а л: 3 экз., ваучерные экземпляры, препараты № 2/45 (1–7) хра-

Рис. 3. Клиностомидные метацеркарии из рыб оз. Тана: а – *Euclinostomum heterostomum* из *O. niloticus,* б – *Euclinostomum* sp. из *Clarias gariepinus*.

нятся в Коллекции паразитов Института биологии внутренних вод РАН.

О п и с а н и е (измерены 3 экз.). Метацеркарии образуют цисты белого цвета с мягкой тонкой оболочкой. Тело метацеркарии цилиндрической формы, толстое и мясистое, боковые края в складках, 4.59–6.29 × 1.69–3.24 (5.16 × 2.28). Ротовая присоска сферическая, 0.279–0.297 × × 0.261–0.315 (0.288 × 0.288), выпячивается над ротовым полем, терминальная. Брюшная присоска круглая, 0.9–1.368 × 0.9–1.44 (1.09 × 1.116), крупнее ротовой. Глотка отсутствует, пищевод узкий и короткий, образует расширение в месте бифуркации кишечника. Ветви кишечника длинные, почти достигают заднего конца тела. Семенники расположены на границе второй и последней трети тела. Передний семенник в виде подковы 0.324–0.576 × 0.432–0.756 (0.414 × 0.54); задний семенник V-образной или треугольной формы, 0.252–0.468 × 0.27–0.54 (0.336 × 0.378). Сумка цирруса округлая, 0.288–0.405 × 0.18–0.36 (0.33 × 0.255). Яичник овальный, 0.162–0.243 × × 0.099–0.225 (0.195 × 0.168). Матка в виде узкой трубки, поднимается вперед вдоль левого края переднего семенника и, не достигая заднего края брюшной присоски, опускается назад, образуя петлю. Задняя часть петли матки шире передней. Генитальная пора медианная, расположена строго против сумки цирруса. Экскреторная пора на уровне концов последних слепых отростков кишечника. Количество кишечных дивертикулов 8–13 (11).

З а м е ч а н и я. В Африке метацеркарии *E. heterostomum* найдены у 12 видов рыб во многих стра-

нах (Britz et al., 2000; Caffara, Locke, Cristanini et al., 2016; Echi, Eyo, Okafor et al., 2012; Mashego, Saayman, 1989; Morenikeji, Adepeju, 2009; Oliver, Luus-Powell, Saayman, 2009; Taher, 2009). В Бахар-Дарском заливе оз. Тана эта личинка встречается у тиляпии очень редко. За три года исследований обнаружено лишь четыре метацеркарии. В других местах озера у тиляпии в почках были найдены метацеркарии *Euclinostomum* sp. (вероятно, *E. heterostomum* (Eshetu, Mulualem, 2003)). Зараженность рыб также была низкой.

***Euclinostomum* sp**. (рис. 1г, 3б).

Хозяин: *Clarias gariepinus.*

Локализация: глазная впадина.

Изученный материал: 9 экз., ваучерные экземпляры, препараты № 7/444 (1–6) хранятся в Коллекции паразитов Института биологии внутренних вод РАН.

Описание (измерены 6 экз). Метацеркарии без цист. Черви очень крупные, форма тела в виде стельки, имеет сужение в области брюшной присоски, без шипиков; боковые края тела ровные или слегка складчатые, оба конца тела плавно закруглены. Максимальная ширина на уровне середины длины матки. Ротовая присоска терминальная, окружена широким ротовым валиком; брюшная присоска круглая, в 4–5 раз крупнее ротовой, расположена в передней трети тела. Пищевод короткий, бульба пищевода в месте бифуркации кишечника, крупная. Кишечные стволы несут длинные отростки с внешней стороны, их количество с обеих сторон варьирует от 13 до 17. Семенники в последней трети тела. Передний семенник U-образной формы, между его ветвями медианно лежит круглая сумка цирруса. Задний семенник V-образной формы, меньше переднего. Яичник овальный, расположен справа от средней линии тела, соприкасается с правой кишечной ветвью. Матка в виде узкого канала поднимается вдоль левого края переднего семенника между ним и левой кишечной ветвью, не достигая заднего края брюшной присоски, и опускается назад, образуя узкую петлю. Генитальная пора строго против сумки цирруса, медианная. Экскреторная пора вблизи заднего конца тела между концами отростков кишечника.

Замечания. Подобная личинка (1 экз.) найдена у *Clarias gariepinus* в Южной Африке (Prudhoe, Hussey, 1977). Размеры и описание этой личинки и обнаруженных нами метацеркарий совпадают (табл. 6). Метацеркария *Euclinostomum* sp. (Prudhoe, Hussey, 1977) найдена в полости тела сома. Авторы не сообщают, была ли она в цисте или нет. Обнаруженные нами метацеркарии в глазных впадинах сомов всегда были неинцистированными. Это один из крупных видов метацеркарий, по размерам уступающий только *Clinostomum cutaneum* (Gustinelli et al., 2010). В роде *Euclinostomum* описано еще несколько видов, но все признаки, отличающие эти виды, попадают в диапазон изменчивости *E. heterostomum* (Caffara et al., 2016). Найденный вид отличается от метацеркарий *E. heterostomum* следующими признаками: у *Euclinostomum* sp. семенники сдвинуты к заднему концу тела и расположены в последней трети тела, у *E. heterostomum* они лежат между второй и последней третями тела; *Euclinostomum* sp. имеет большое мышечное расширение (бульбус) пищевода, отсутствующее у *E. heterostomum*; количество боковых ответвлений кишечника у *Euclinostomum* sp. больше (13–17), чем у *E. heterostomum* (8–13), хотя у последнего изредка встречается большее количество ответвлений (9–16); отношение ширины брюшной присоски к ширине ротовой присоски у *Euclinostomum* sp. (среднее 4.09) больше, чем у *E. heterostomum* (среднее 1.66); метацеркарии *Euclinostomum* sp. цист не образуют, *E. heterostomum* образуют цисту, хотя известны исключения (Echi et al., 2012); *Euclinostomum* sp. в 3 раза крупнее, чем *E. heterostomum*. Все девять метацеркарий *Euclinostomum* sp. извлечены из глазных впадин сомов, локализация *E. heterostomum* иная – стенка тела в районе почек, серозная оболочка почек, почки, печень, мышцы, полость тела, кожа, глаза. Наблюдаемые морфологические и размерные различия дают основание рассматривать метацеркарий *Euclinostomum* sp. как отдельный вид, но для подтверждения его валидности необходим молекулярный анализ. Данный вид в оз. Тана редкий, встречался у некрупных сомов всегда по одному экземпляру.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Всего у рыб оз. Тана обнаружено пять видов клиностомидных метацеркарий (*Clinostomum complanatum, C. brieni* n. comb., *C. phalacrocoracis, Euclinostomum heterostomum, Euclinostomum* sp.). Найденные виды дают достаточно полное представление о разнообразии этой группы трематод в озере. Ихтиофауна оз. Тана не отличается высоким разнообразием, здесь встречается всего 24 вида (Vijverberg et al., 2009). Мы зарегистрировали различные виды клиностомидных метацеркарий у *Oreochromis niloticus*, *Clarias gariepinus*, *Enteromius humilis*, *E. tanapelagius, Garra tana*. У храмули *Varicorhinus beso* в озере найдены метацеркарии *Euclinostomum* sp. (Eshetu, Mulualem, 2003). Все эти виды рыб ведут придонный образ жизни в литорали и сублиторали, в зоне зарослей макрофитов, где вступают в контакт с зараженными моллюсками. Первыми промежуточными хозяевами клиностомид служат брюхоногие моллюски семейств Limnaeidae и Planorbidae. В Африке в качестве хозяев для *E. heterostomum* зарегистрированы моллюски *Bulinus truncatus* (Audoin, 1827) и *B. globosus* Morelet, 1866 (Planorbidae) (Dönges, 1974; El-Naffar, Khalofa, 1981). Интересно, что у крупных усачей рода *Labeobarbus* (молоди и взрослых рыб), обитающих в прибрежной части озера, метацеркарии клиностомид отсутствуют. Из трех видов мелких усачей

Таблица 6. Морфометрическая характеристика метацеркарий *Euclinostomum* sp. из *Clarias gariepinus*

Показатель	оз. Тана, Эфиопия		Южная Африка (по: Prudhoe, Hussey, 1977)
	min–max	*M*	*M*
ДТ	13.600–18.000	15.80	19.300
ШТ	4.000–6.000	4.930	5.370
ДРП	0.360–0.468	0.396	0.400
ШРП	0.432–0.612	0.510	0.400
ДБП	1.800–2.250	2.030	1.750
ШБП	1.800–2.250	2.030	1.750
ШБП/ШРП	2.940–5.000	4.090	4.400
Расстояние между присосками	0.900–1.620	1.162	–
Пищевод	0.180–0.360	0.252	0.270
ДБП	0.360	0.360	0.275
ШБП	0.216–0.284	0.237	0.155
ДПС	1.650–2.250	1.936	2.200
ШПС	1.250–1.750	1.600	0.300
ДЗС	1.000–1.350	1.207	1.060
ШЗС	1.100–1.700	1.342	0.200
ДСЦ	0.288–0.360	0.317	0.430
ШСЦ	0.252–0.432	0.317	0.430
ДЯ	0.252–0.360	0.306	0.340
ШЯ	0.216–0.288	0.252	0.160
ДМ	4.250–6.300	5.414	6.900
Расстояние ЗС–задний конец тела	1.296–2.772	1.805	2.240
Число дивертикулов			
правые	13–17		16
левые	15–17		14

Примечание. ДМ – длина матки, ЗС – задний семенник. Остальные обозначения, как в табл. 2.

рода *Enteromius* в оз. Тана клиностомидные метацеркарии обычны только у *Enteromius humilis*. Пелагический вид *E. tanapelagius* обитает в открытой части озера и биотопически не связан с брюхоногими моллюсками, и поэтому очень слабо заражен *C. complanatum*.

Клиностомидные метацеркарии в оз. Тана показывают узкую специфичность к хозяевам, которая обусловлена, возможно, бедным видовым составом рыб. Так, *C. complanatum* встречался у *Enteromius humilis*, *E. tanapelagius* (редко) и *Garra tana* (случайно), хотя в целом этот вид чрезвычайно широко специфичен по отношению ко вторым промежуточным хозяевам. *Clinostomum phalacrocoracis* отмечен как паразит только нильской тиляпии, но этот вид специфичен именно цихлидовым рыбам (Caffara et al., 2014; Finkelman, 1988; Gustinelli et al., 2010; Kabunda, Sommerville,1984; Taher, 2009; Yekutiel, 1985). Редкий в озере *Euclinostomum heterostomum* найден только у тиляпии. Два других вида (*Clinostomum brieni* и *Euclinostomum* sp.) в озере инвазируют только клариевого сома, в других регионах Африки оба вида отмечены как паразиты сомов рода *Clarias* (Barson et al., 2008; Fischthal, Thomas, 1970; Jansen van Rensburg et al., 2013; Prudhoe, Hussey, 1977).

При анализе локализации метацеркарий клиностомид в теле рыб оз. Тана установлено, что ни один из видов не использует мышцы рыб как место паразитирования. Это немаловажное обстоятельство, поскольку взрослые трематоды способны паразитировать у человека, а заражение происходит в результате поедания сырой рыбы с личинками трематод. В некоторых районах Эфиопии употребление в пищу сырой рыбы – обычное явление. В мышцах рыб, помимо других органов, паразитируют личинки *C. complanatum* (у карповых и *Oreochromis niloticus*), *C. cutaneum* (у цихлидовых), *C. tilapiae* (у цихлидовых), *E. heterostomum* (у *O. mossambicus* и *O. niloticus*) (Britz et al., 2000; Caffara et al., 2014; Kabunda, Sommerville, 1984; Oliver et al., 2009; Taher, 2009). Однако такая локализация метацеркарий в рыбе наблюдается не повсеместно. Метацеркарии клиностомид известны как “желтые личинки” (yellow grubs) из-за цвета содержимого кишечника. Большинство случаев паразитирования этих трематод у человека относились к *Clinostomum complanatum* и имели место в Японии, Корее, Таиланде, Индии, Израиле. У инфицированных людей трематоды локализуются в толще слизистой оболочки глотки и вызывают острый ларингофарингит с различными симптомами (застой и раздражение слизистой

гортани и глотки, тошнота, боль и затруднение глотания, кашель, потеря крови, изменения голоса, одышка) и в серьезных случаях – смерть от удушья (Kamo et al., 1962). В Африке до сих пор не зарегистрированы случаи заболевания людей, вызванные клиностомидами. Значение *C. cutaneum, C. tilapiae* и *Euclinostomum heterostomum* как зоонозных видов требует подтверждения.

Выводы. При исследовании 22 видов рыб из оз. Тана у пяти из них найдены пять видов метацеркарий трематод сем. Clinostomidae: *Clinostomum complanatum* (у *Enteromius humilis*, *E. tanapelagius* и *Garra tana*), *Euclinostomum* sp. и *Clinostomum brieni* (у *Clarias gariepinus*), *Clinostomum phalacrocoracis* и *Euclinostomum heterostomum* (у *Oreochromis niloticus*), что характеризует озеро как уникальный водоем с самым богатым видовым составом личинок трематод данного семейства, известным на сегодняшний день.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят А.А. Даркова, Ф.Н. Шкиля (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН) и Эшети Дэджена (Bahir Dar Fish and Other Aquatic Life Research Center, ARARI, Ethiopia) за помощь и содействие в организации экспедиции и исследований на оз. Тана.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Финансирование работы осуществлялось в рамках совместной Эфиопско-российской биологической экспедиции (JERBE-II).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Abd-Al-Aal Z., Amer O.H., Badawy A.I.I., El-Ashram A.M.M. 2008. Digenetic trematodes of the little egret, *Egretta garzetta*, and possibility of transmission to *Oreochromis niloticus* at El-Abbassa Fish Farms, Egypt // Proceeding of the 8th Int. Symposium on Tilapia in Aquaculture. Egypt, Abbassa. P. 1351.

Akoll P., Konecny R., Mwanja W.W. et al. 2012. Parasite fauna of farmed Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) and African catfish (*Clarias gariepinus*) in Uganda // Parasitol. Res. V. 110. Issue 1. P. 315. https://doi.org/10.1007/s00436-011-2491-4

Barson M., Bray R.A., Ollevier F., Huyse T. 2008. Taxonomy and faunistics of the helminth parasites of *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822), and *Oreochromis mossambicus* (Peters, 1852) from temporary pans and pools in the Save-Runde River Floodplain, Zimbabwe // Comparative Parasitology. V. 75. P. 228.

Britz J., Van As J.G., Saayman J.E. 2000. Occurrence and distribution of *Clinostomum tilapiae* Ukoli, 1966 and *Euclinostomum heterostomum* (Rudolphi, 1809) metacercarial infections of freshwater fish in Venda and Lebowa, southern Africa // J. Fish Biol. V. 26(1). P. 21.

Caffara M., Locke S.A., Gustinelli A. et al. 2011. Morphologicaland molecular differentiation of *Clinostomum complanatum* and *Clinostomum marginatum* (Digenea: Clinostomidae) metacecariae and adult // J. Parasitol. V. 97(5). P. 884. https://doi.org/10.1645/GE-2781.1

Caffara M., Bruni G., Paoletti C. et al. 2013. Metacercariae of *Clinostomum complanatum* (Trematoda: Digenea) in European newts *Triturus carnifex* and *Lissotriton vulgaris* (Caudata: Salamandridae) // J. Helminthol. V. 88. P. 278. https://doi.org/10.1017/S0022149X13000151

Caffara M., Davidovich N., Falk R. et al. 2014. Redescription of *Clinostomum phalacrocoracis* metacercariae (Digenea: Clinostomidae) in cichlids from Lake Kinneret, Israel // Parasite. V. 21. P. 32. https://doi.org/10.1051/parasite/2014034

Caffara M., Locke S.A., Cristanini C. et al. 2016. A combined morphometric and molecular approach to identifying metacercariae of *Euclinostomum heterostomum* (Digenea: Clinostomidae) // J. Parasitol. V. 102(2). P. 239. https://doi.org/10.1645/15-823

Caffara M., Locke S.A., Echi P.C. et al. 2017. A morphological and molecular study of Clinostomid metacercariae from African fish with a redescription of *Clinostomum tilapiae* // Parasitology. V. 144(11). P. 1. https://doi.org/10.1017/S0031182017001068

Caffara M., Locke S.A., Halajian A. et al. 2019. Molecular data show Clinostomoides Dollfus, 1950 is a junior synonym of *Clinostomum* Leidy, 1856, with redescription of metacercariae of *Clinostomum brieni* n. comb. // Parasitology. V. 146. № 6. P. 805. https://doi.org/10.1017/S0031182018002172

Dias M.L.G.G., Eiras J.C., Machado M.H. et al. 2003. The life cycle of *Clinostomum complanatum* Rudolphi, 1814 (Digenea, Clinostomidae) on the floodplain of the high Parana' river, Brazil // Parasitol. Res. V. 89 P. 506. https://doi.org/10.1007/s00436-002-0796-z

Dönges J. 1974. The life cycle of *Euclinostomum heterostomum* (Rugolphi, 1809) (Trtematoda: Clinostomatidae) // Int. J. Parasitol. V. 4. P. 79. https://doi.org/10.1016/0020-7519(74)90012-5

Dzikowski R., Levy M.G., Poore M.F. et al. 2004. *Clinostomum complanatum* and *Clinostomum marginatum* (Rudolphi, 1819) (Digenea: Clinostomidae) are separate species based on differences in ribosomal DNA // J. Parasitol. 90. P. 413. https://doi.org/10.1645/GE-159R

Echi P.C., Eyo J.E., Okafor F.C. et al. 2012. First record of co – infection of three clinostomatid parasites in cichlids (Osteichthyes: Cichlidae) in a tropical freshwater lake // Iran. J. Publ. Health. V. 41. № 7. P. 86.

El-Naffar M.K., Khalofa R.M. 1981. *Euclinostomum ardeolae* sp. nov. (Trematoda: Clinostomatidae) // Journal of the Egyptian Society of Parasitology. V. 11. № 1. P. 175.

Eshetu Y., Mulualem E. 2003. Parasites of fish at Lake Tana, Ethiopia // SINET: An Ethiopian J. Science. V. 26. P. 31.

Finkelman S. 1988. Infections of Clinostomatidea in the Sea of Galilee fish. M.Sc. Thesis. Jerusalem: Hebrew University of Jerusalem. 62 p.

Fischthal J.H., Thomas J.D. 1970. Some metacercariae of digenetic trematodes in fishes from Nungua Lake, Ghana // Anales del Instituto de Biologia Universidad Nacional Autonoma de México. Serie Zoologia. V. 1. P. 73.

Gustinelli A., Caffara M., Florio D. et al. 2010. First description of the adult stage of *Clinostomum cutaneum* Paperna, 1964 (Digenea: Clinostomidae) from grey herons *Ardea cinerea* L. and a redescription of the metacercaria from the Nile tilapia *Oreochromis niloticus niloticus* (L.)

in Kenya // Systematic Parasitology. V. 76. P. 39. https://doi.org/10.1007/s11230-010-9231-5

Jansen van Rensburg C., van As J.G., King P.H. 2013. New records of digenean parasites of *Clarias gariepinus* (Pisces: Clariidae) from the Okavango Delta, Botswana, with description of *Thaparotrema botswanensis* sp. n. (Plathelminthes: Trematoda) // African Invertebrates. V. 54. P. 431. http://zoobank.org/References/CE0A3037-9617-4389-A447-1E92117966FA

Jhansilakshmibai K., Madhavi R. 1997. *Euclinostomum heterostomum* (Rudolphi, 1809) (Trematoda): life-cycle, growth and development of the metacercaria and adult // Systematic Parasitology. V. 38. P. 51. https://doi.org/10.1023/A:1005829625739

Kabunda M.Y., Sommerville C. 1984. Parasitic worm causing the rejection of tilapia (*Oreochromis* species) in Zaire // British Veterinary Journal. V. 140. P. 263.

Kamo H., Ogino K., Hatsushika R. 1962. A unique infection of man with *Clinostomum* sp., a small trematode causing acute laryngitis // Yonago Acta Med. V. 6(2). P. 37.

Kanev I., Radev V., Fried B. 2002. Family Clinostomidae Lühe, 1901 // Keys to the Trematoda. V. 1. Wallingford: CABI Publishing and the Natural History Museum. P. 113. https://doi.org/10.1079/9780851995472.0113

Khalil L.F. 1969. Studies on the helminth parasites of freshwater fishes of the Sudan // J. Zool. V. 158. P. 143.

Manter H.W., Pritchard M.H. 1969. Some digenetic trematodes of Central Africa chiefly from fishes // Rev. Zool. Botan. Africaines. V. 80. P. 51.

Mashego S.N., Saayman J.E. 1989. Digenetic trematodes and cestodes of *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) in Lebowa, South Africa, with taxonomic notes // South African J. Wildlife Res. V. 19. № 1. P. 17.

Morenikeji O.A., Adepeju A.I. 2009. Helminth communities in Cichlids in natural and man-made ponds in southwest Nigeria. https://sciencepub.net/researcher/0103/13_0727_helminth_research0103.pdf

Oliver P.A.S., Luus-Powell W.J., Saayman J.E. 2009. Report on some monogenean and clinostomid infestations of freshwater fish and waterbird hosts in Middle Letaba Dam, Limpopo Province, South Africa // Onderstepoort J. Vet. Res. V. 76. P. 187.

Olurin K.B., Somorin C.A. 2006. Intestinal helminths of the fishes of Owa Stream, south-west Nigeria // Res. J. Fisheries and Hydrobiol. V. 1(1). P. 6.

Petkevičiūtė R., Stunžėnas V., Zhokhov A.E. et al. 2018. Diversity and phylogenetic relationships of European species of *Crepidostomum* Braun, 1900 (Trematoda: Allocreadiidae) based on rDNA, with special reference to *Crepidostomum oschmarini* Zhokhov et Pugacheva, 1998 // Parasites & Vectors. V. 11. P. 530. https://doi.org/10.1186/s13071-018-3095-y

Prudhoe S. 1957. Trematoda // Exploration du Parc National de l'Upemba. Mission G. F. de Witte (1946–1949). Bruxelles: Institute Parc National Congo Belge. V. 48. P. 1.

Prudhoe S., Hussey C.G. 1977. Some parasitic worms in freshwater fishes and fish-predators from the Transvaal, South Africa // Zool. Africana. V. 12(1). P. 113.

Scholz T., Vanhove M.P.M., Smit N. et al. 2018. A guide to the parasites of African Freshwater Fishes // Abc-Taxa. V. 18. P. 425.

Sereno-Uribe A.L., Pinacho-Pinacho C.D., Garcıra-Varela M. et al. 2013. Using mitochondrial and ribosomal DNA sequences to test the taxonomic validity of *Clinostomum complanatum* Rudolphi, 1814 in fish-eating birds and freshwater fishes in Mexico, with the description of a new species // Parasitol. Res. V. 112. P. 2855. https://doi.org/10.1007/s00436-013-3457-5

Taher G.A. 2009. Some studies on metacercarial infection in *Oreochromis niloticus* in Assuit Governorate and their role in transmission of some trematodes to dogs // Ass. Univ. Bull. Environ. Res. V. 12(1). P. 63.

Ukoli F.M.A. 1966а. On *Clinostomum tilapiae* n. sp., and *C. phalacrocoracis* Dubois, 1930 from Ghana, and a discussion of the systematic of the genus *Clinostomum* Leidy, 1856 // J. Helminthol. V. 40(1/2). P. 187.

Ukoli F.M.A. 1966б. On the life history, growth and development from the metacercarial stages to adulthood, of *Clinostomum tilapiae* Ukoli, 1966 // J. Helminthol. V. 40(1/2). P. 215.

Vijverberg K., Ferdinand A.S., Eshete D. 2009. Lake Tana: Source of the Blue Nile // The Nile: Origin, Environments, Limnology and Human Use. V. 89. № 3. P. 163.

Yekutiel D. 1985. Metacercaria infections of cichlid fry in Lake Kinneret. M. Sc. Thesis. Jerusalem: Hebrew University of Jerusalem.

Morphology and Occurrence of Clinostomid Metacercariae (Clinostomidae) in Fishes of Lake Tana, Ethiopia

A. E. Zhokhov[1,*] and D. A. Morozova[1]

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

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

Examination of 2536 fishes of 22 species has revealed the presence of 5 clinostomid metacercariae family Clinostomidae, Lühe, 1901 represented by 2 genera as follows: *Clinostomum complanatum* (from *Enteromius humilis*, *E. tanapelagius, Garra tana*), *Euclinostomum* sp. and *Clinostomum brieni* (from *Clarias gariepinus*), *C. phalacrocoracis* and *Euclinostomum heterostomum* (from *Oreochromis niloticus*). Morphological descriptions of the detected metacercariae are provided, together with their prevalence, mean intensities, host and tissue-use.

Keywords: Trematoda, metacercariae, Clinostomidae, fishes, Lake Tana, Ethiopia

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 2, с. 174–179

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597:632.95.024.3

ВЛИЯНИЕ РАУНДАПА НА АКТИВНОСТЬ ГЛИКОЗИДАЗ В КИШЕЧНИКЕ ТИПИЧНЫХ И ФАКУЛЬТАТИВНЫХ ИХТИОФАГОВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ТЕМПЕРАТУРЫ И pH

© 2020 г. А. И. Аминов[a], И. Л. Голованова[b, *]

[a]*Ярославский государственный медицинский университет, Ярославль, Россия*

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

**e-mail: golovanova5353@mail.ru*

Поступила в редакцию 18.10.2018 г.
После доработки 06.02.2019 г.
Принята к публикации 09.04.2019 г.

Изучение *in vitro* действия гербицида Раундап (25 мкг/л) на активность гликозидаз, гидролизующих крахмал, в слизистой оболочке и химусе кишечника типичных (щука *Esox lucius* L., судак *Sander lucioperca* (L.), сом *Silurus glanis* L.) и факультативных (налим *Lota lota* (L.), окунь *Perca fluviatilis* L.) ихтиофагов выявило зависимость силы и направленности эффекта от вида рыб, локализации ферментов, а также от температуры и pH. Наибольший тормозящий эффект Раундап оказывает на амилолитическую активность, как слизистой оболочки кишечника, так и химуса при кислых значениях pH. Снижение температуры при нейтральных значениях pH, как правило, нивелирует тормозящий эффект Раундапа на гликозидазы слизистой оболочки, при кислых – усиливает его.

Ключевые слова: рыбы, ихтиофаги, пищеварение, гликозидазы, слизистая оболочка кишечника, химус, гербицид Раундап, температура, pH

DOI: 10.31857/S0320965220020023

ВВЕДЕНИЕ

Растущее применение глифосатсодержащих гербицидов для контроля роста сорняков в сельском, лесном и водном хозяйстве увеличивает риск их воздействия на нецелевые организмы, в том числе и гидробионтов. Глифосат (N-(phosphonomethyl) glycine) описан производителем как пестицид с низкой токсичностью, что продемонстрировано в ряде работ на водных животных (Kier, Kirkland, 2013; Le Mer et al., 2013; Sanden et al., 2011; Tsui, Chu, 2008). Период полураспада глифосата в воде составляет 7–14 сут, в донных отложениях водоемов – до 120 сут (Giesy et al., 2000), в его разложении активное участие принимает микробиота (Sviridov et al., 2015). Несмотря на то, что глифосат в водной среде весьма нестабилен, попадая в организм гидробионтов, он включается в метаболизм и приводит к развитию ранних биологических эффектов (Голованова, Аминов, 2017; Annett et al., 2014; Gill et al., 2018). Максимальная допустимая концентрации его для воды рыбохозяйственных водоемов в России составляет 1 мкг/л (Перечень.., 1999), в США – не выше 700 мкг/л (USEPA, 2003). Раундап, созданный на основе изопропиламиновой соли глифосата, – наиболее известный и широко применяемый в мировой практике гербицид (Benbrook, 2016). Полулетальная концентрация Раундапа ($ЛК_{50}$) за 96 ч для большинства видов рыб находится в диапазоне 2–55 мг/л, в зависимости от вида и стадии жизненного цикла (Giesy et al., 2000). Полиоксиэтиленамин (поверхностно-активное вещество, входящее в состав Раундапа) может быть более токсичен, чем активный ингредиент глифосат или Раундап (Tsui, Chu, 2003).

Многочисленные исследования показали, что у рыб, занимающих вершину водной трофической цепи, Раундап нарушает процессы развития (Webster et al., 2014), изменяет поведение (Sinhorin et al., 2014), морфологические (Rossi et al., 2011) и физиолого-биохимические показатели организма (Голованова и др., 2013; Annett et al., 2014; Gholami-Seyedkolaei et al., 2013; Gill et al., 2018; Kuz'mina et al., 2017), оказывает мутагенный и генотоксический эффект (Filho et al., 2013; Gholami-Seyedkolaei et al., 2013), приводит к развитию окислительного стресса и изменению активности антиоксидантных (De Moura et al., 2017; Nwani et al., 2013) и холинэргических ферментов (Gholami-Seyedkolaei et al., 2013; Sánchez et al., 2017). Изменения некоторых показателей угле-

Сокращения: АА – амилолитическая активность; $ЛК_{50}$ – полулетальная концентрация Раундапа.

водного обмена у рыб выявлены при действии Раундапа как в условиях *in vivo*, так и *in vitro*. Так, пребывание в растворе Раундапа концентрацией 4 мкг/л в течение 14 сут приводило к повышению активности глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы в жабрах, печени и белых мышцах, а также к снижению концентрации глюкозы в мозге и печени двухлетков карпа *Cyprinus carpio* (L.) (Жиденко и др., 2009). Снижение АА в кишечнике молоди ротана *Perccottus glenii* Dybowski отмечено при 30-суточной экспозиции в растворе Раундапа концентрацией 2 мкг/л. Активность мальтазы при этом не менялась, однако, увеличение константы Михаэлиса гидролиза мальтозы свидетельствует о снижении фермент-субстратного сродства при хроническом действии гербицида (Голованова и др., 2013). Повышение активности амилазы в кишечнике молоди лепорины *Leporinus obtusidens* (Valenciennes) выявлено через 90 сут воздействия Раундапа в концентрации 1 и 5 мг/л. Потребление пищи при этом не менялось, однако рост рыб снижался (Salbego et al., 2014). В экспериментах *in vitro* показано, что АА, а также активность мальтазы и сахаразы в кишечнике ряда видов пресноводных рыб в присутствии Раундапа в концентрациях 0.1–50 мкг/л изменяется разнонаправленно (Голованова, Аминов, 2011, 2017). При этом гликозидазы кишечника рыб бентофагов, особенно плотвы *Rutilus rutilus* (L.) и язя *Leuciscus idus* (L.), более чувствительны к действию гербицида, по сравнению с планктофагом тюлькой *Clupeonella cultriventris* (Nordmann) и типичными ихтиофагами – щукой *Esox lucius* L., судаком *Sander lucioperca* (L.) и сомом *Silurus glanis* L. Показано, что у молоди рыб чувствительность гликозидаз к Раундапу зависит от температуры и pH инкубационной среды (Голованова, Аминов, 2011), однако, для взрослых рыб такие данные отсутствуют.

Цель работы – изучить *in vitro* активность гликозидаз в слизистой оболочке и химусе кишечника половозрелых рыб-ихтиофагов в присутствии Раундапа в диапазоне физиологических значений температуры и pH.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования служили типичные ихтиофаги (щука массой 910 ± 25 г, судак массой 1400 ± 78 г, сом массой 16 275 ± 1907 г) и ихтиофаги-факультативные бентофаги (речной окунь *Perca fluviatilis* L. массой 250 ± 17 г и налим *Lota lota* (L.) массой 847 ± 131 г). Рыб отлавливали ставными сетями или тралом в летне-осенний период (налима зимой) в Рыбинском водохранилище (58°30′ с.ш., 38°30′ в.д.) и в течение 1–2 ч доставляли в лабораторию. Затем рыб обездвиживали, извлекали кишечник, помещали его на стекло ледяной бани и очищали от жира и прилегающих тканей. Кишечник разрезали вдоль, отбирали содержимое (химус) (у окуня он отсутствовал) и специальным скребком снимали слизистую оболочку. В работе использовали индивидуальные гомогенаты слизистой оболочки или химуса среднего отдела кишечника у восьми экземпляров окуня и налима, семи экземпляров щуки и судака, четырех экземпляров сома. Пробы гомогенизировали с добавлением охлажденного до 2–4°C раствора Рингера для холоднокровных животных (110 ммоль NaCl, 1.9 ммоль KCl, 1.3 ммоль $CaCl_2$, pH 7.4) в соотношении 1 : 9 (масса/объем). Раствор субстрата (растворимый крахмал концентрацией 18 г/л) готовили на таком же растворе Рингера. Гомогенаты использовали сразу после приготовления либо после хранения в герметичных контейнерах при температуре –18°C. При хранении гомогенатов в этих условиях активность панкреатических ферментов сохраняется в течение четырех месяцев, мембранных ферментов – до двух лет (Solovyev, Gisbert, 2016).

В работе использовали коммерческий препарат гербицида, имеющий торговое название “Раундап” (произведен и расфасован ЗАО “Август” (Россия) по лицензии фирмы “Монсанто Европа С.А.” (Бельгия)). Средство представляет собой 36%-ный водный раствор глифосата, дополнительные ингредиенты в аннотации не указаны. Для оценки влияния гербицида на АА 0.25 мл гомогената предварительно инкубировали с 0.25 мл Раундапа (50 мкг/л по глифосату) в течение одного часа, создавая действующую концентрацию токсиканта 25 мкг/л. Затем добавляли 0.5 мл субстрата и продолжали инкубацию в течение 20–60 мин при непрерывном перемешивании. Инкубацию проводили как при стандартных условиях (температура 20°C и pH 7.4), так и в более широких диапазонах температуры (0, 10, 20°C) и pH (5, 7.4, 8.3), отражающих естественные колебания этих показателей в природных водоемах и пищеварительном тракте рыб. Концентрация Раундапа 25 мкг/л соответствует содержанию глифосата в воде и донных отложениях в районах применения гербицида (Aparicio et al., 2013; Struger et al., 2008).

Уровень АА, отражающий суммарную активность ферментов, гидролизующих крахмал (α-амилаза КФ 3.2.1.1, глюкоамилаза КФ 3.2.1.3 и мальтаза КФ 3.2.1.20) оценивали по приросту гексоз модифицированным методом Нельсона (Уголев и др.1969). Активность ферментов определяли в трех–пяти биохимических повторностях и выражали в микромолях продуктов реакции, образующихся за 1 мин инкубации в расчете на 1 г влажной массы ткани (мкмоль/(г · мин)) с учетом фона (количество глюкозы в исходном гомогенате). Оптическую плотность определяли на спектрофотометре Lambda 25 (Perkin&Elmer, США) при длине волны 670 нм.

Таблица 1. Амилолитическая активность в слизистой оболочке и химусе кишечника рыб-ихтиофагов в отсутствие/присутствии Раундапа при разных значениях температуры и pH

Вид	pH	АА в слизистой оболочке кишечника при *T*, °C			АА в химусе кишечника при *T*, °C		
		0	10	20	0	10	20
Окунь	5.0	0.21 ± 0.01*** / 0.03 ± 0.00	0.36 ± 0.01*** / 0.08 ± 0.01	0.50 ± 0.02*** / 0.12 ± 0.01	–	–	–
	7.4	0.23 ± 0.02 / 0.19 ± 0.02	0.53 ± 0.02*** / 0.69 ± 0.03	0.96 ± 0.01*** / 0.69 ± 0.02	–	–	–
	8.3	0.13 ± 0.02*** / 0.17 ± 0.01	0.45 ± 0.02* / 0.51 ± 0.02	0.65 ± 0.01 / 0.69 ± 0.02	–	–	–
Налим	5.0	0.23 ± 0.01** / 0.10 ± 0.01	0.50 ± 0.00** / 0.37 ± 0.01	0.79 ± 0.02** / 0.56 ± 0.01	0.30 ± 0.02** / 0.14 ± 0.01	0.45 ± 0.01** / 0.22 ± 0.01	0.71 ± 0.02* / 0.37 ± 0.02
	7.4	0.24 ± 0.02 / 0.26 ± 0.01	0.54 ± 0.02 / 0.54 ± 0.02	0.88 ± 0.02** / 0.72 ± 0.01	0.21 ± 0.00** / 0.18 ± 0.01	0.43 ± 0.00 / 0.42 ± 0.01	0.74 ± 0.02 / 0.69 ± 0.01
	8.3	0.22 ± 0.01 / 0.25 ± 0.01	0.55 ± 0.01** / 0.59 ± 0.01	0.86 ± 0.01 / 0.89 ± 0.01	0.15 ± 0.01 / 0.16 ± 0.01	0.38 ± 0.01* / 0.33 ± 0.01	0.58 ± 0.01 / 0.58 ± 0.01
Щука	5.0	0.13 ± 0.01** / 0.08 ± 0.01	0.36 ± 0.00* / 0.32 ± 0.01	0.70 ± 0.01* / 0.62 ± 0.02	0.17 ± 0.00** / 0.05 ± 0.01	0.37 ± 0.02** / 0.17 ± 0.01	0.77 ± 0.01** / 0.45 ± 0.02
	7.4	0.19 ± 0.01 / 0.20 ± 0.01	0.47 ± 0.01* / 0.52 ± 0.01	0.71 ± 0.02 / 0.68 ± 0.01	0.36 ± 0.01* / 0.27 ± 0.01	0.49 ± 0.01* / 0.44 ± 0.01	1.03 ± 0.01** / 0.94 ± 0.01
	8.3	0.18 ± 0.01 / 0.18 ± 0.01	0.37 ± 0.00*** / 0.31 ± 0.01	0.71 ± 0.00** / 0.60 ± 0.02	0.33 ± 0.01** / 0.11 ± 0.01	0.47 ± 0.00** / 0.31 ± 0.01	0.79 ± 0.01** / 0.54 ± 0.02
Судак	5.0	0.21 ± 0.02*** / 0.06 ± 0.02	0.21 ± 0.03** / 0.09 ± 0.02	0.29 ± 0.00** / 0.10 ± 0.02	0.15 ± 0.01* / 0.11 ± 0.01	0.12 ± 0.01 / 0.13 ± 0.01	0.26 ± 0.01* / 0.20 ± 0.01
	7.4	0.19 ± 0.02 / 0.16 ± 0.02	0.19 ± 0.01 / 0.18 ± 0.02	0.32 ± 0.00** / 0.25 ± 0.01	0.08 ± 0.01* / 0.12 ± 0.01	0.18 ± 0.02 / 0.18 ± 0.01	0.24 ± 0.01 / 0.23 ± 0.01
	8.3	0.13 ± 0.01 / 0.10 ± 0.01	0.21 ± 0.00** / 0.10 ± 0.02	0.26 ± 0.01** / 0.15 ± 0.02	0.05 ± 0.01* / 0.02 ± 0.00	0.08 ± 0.01 / 0.06 ± 0.00	0.15 ± 0.01* / 0.10 ± 0.01
Сом	5.0	0.13 ± 0.01 / 0.14 ± 0.01	0.18 ± 0.00* / 0.22 ± 0.01	0.28 ± 0.00** / 0.24 ± 0.01	0.49 ± 0.00* / 0.39 ± 0.00	0.69 ± 0.01* / 0.62 ± 0.01	1.28 ± 0.02** / 1.08 ± 0.01
	7.4	0.22 ± 0.01* / 0.19 ± 0.00	0.27 ± 0.01 / 0.27 ± 0.01	0.34 ± 0.01** / 0.27 ± 0.01	0.62 ± 0.01 / 0.62 ± 0.01	0.77 ± 0.01 / 0.81 ± 0.01	1.33 ± 0.00 / 1.27 ± 0.02
	8.3	0.20 ± 0.01* / 0.15 ± 0.01	0.21 ± 0.01* / 0.25 ± 0.01	0.30 ± 0.01** / 0.25 ± 0.01	0.52 ± 0.01* / 0.44 ± 0.02	0.74 ± 0.01* / 0.69 ± 0.0	1.30 ± 0.02* / 1.20 ± 0.02

Примечание. Даны средние значения и ошибка. АА – амилолитическая активность, мкмоль/(г · мин). Над чертой – отсутствие Раундапа (контроль), под чертой – присутствие Раундапа (25 мкг/л). “–” – нет данных. Отличия от контроля достоверны при *p*: * <0.05, ** <0.01, *** <0.001.

Результаты представлены в виде средних значений и их ошибок ($M \pm m$). При их сравнении проводили однофакторный (ANOVA, Даннеттест) и многофакторный (MANOVA) дисперсионные анализы, используя критерий Фишера (F). Различия показателей считали статистически значимыми при $p \leq 0.05$. Силу влияния фактора рассчитывали по отношению суммы квадратов фактора к общей сумме квадратов и выражали в %.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Наиболее высокий уровень АА в слизистой оболочке кишечника у исследованных видов рыб выявлен при температуре 20°C , pH 7.4 в отсутствие Раундапа (табл. 1). Снижение температуры уменьшает ферментативную активность в 1.5–4 раза у всех исследованных видов, смещение pH в кислую сторону – в 2 раза лишь у окуня.

Степень и направленность действия Раундапа зависят от температуры и pH: снижение температуры нивелирует тормозящий эффект гербицида, снижение pH, напротив, усиливает его (табл. 1). Так, при температуре 20°C и нейтральных значениях pH торможение АА в присутствии Раундапа у окуня достигает 28%, у налима – 18%, у судака – 22%, по сравнению с контролем (активность без Раундапа при тех же значениях температуры и pH), при температуре 0°C статистически значимый эффект отсутствует. У сома ферментативная активность в присутствии Раундапа ниже контроля на 21% при температуре 20°C и лишь на 14%

Таблица 2. Статистическая значимость при оценке раздельного и комплексного влияния различных факторов на амилолитическую активность в слизистой оболочке и химусе кишечника рыб-ихтиофагов

Вид	Статистическая значимость (p) влияния факторов						
	T	pH	R	T + pH	T + R	pH + R	pH + R + T
				Слизистая оболочка			
Окунь	+(48.0)	+(27.1)	+(3.2)	+	+	+	+
Налим	+(87.3)	+(5.1)	+(1.5)	+	+	+	**0.0002**
Щука	+(91.7)	+(3.6)	+(0.7)	+	+	+	**0.0464**
Судак	+(23.6)	+(10.9)	+(34.5)	**0.0315**	**0.0037**	+	0.1305
Сом	+(56.6)	+(20.0)	+(2.6)	0.0673	+	+	**0.0159**
				Химус			
Налим	+(77.1)	+(3.2)	+(6.1)	+	+	+	+
Щука	+(69.0)	+(15.4)	+(9.4)	+	+	+	+
Судак	+(41.5)	+(36.6)	**0.0002** (2.4)	+	**0.0169**	**0.0056**	0.0620
Сом	+(93.5)	+(3.5)	+(1.2)	+	+	+	0.1108

Примечание. Жирный шрифт ($p < 0.05$) и “+” ($p < 0.0001$) – достоверное влияние факторов; в скобках – сила влияния температуры (T), pH и Раундапа (R), %.

при 0°С. В то же время при температуре 10°С АА у окуня выше контроля на 30%, у щуки на 11%. У всех исследованных видов (исключая сома) наибольшее торможение АА в присутствии Раундапа отмечено в зоне кислых значений pH: на 11–38% от контроля у щуки, 26–57% у налима, 57–71% у судака и 76–87% у окуня при температуре 0–20°С. У сома, судака и щуки тормозящий эффект Раундапа зарегистрирован и в зоне щелочных значений pH (табл. 1).

Применение многофакторного анализа выявило наибольшее снижение АА при комплексном действии температуры 0°С, pH 5.0 и Раундапа по сравнению с таковой при температуре 20°С, pH 7.4 в его отсутствие (табл. 1). Максимальное снижение АА достигало 59% у сома, 81% у судака, 89% у щуки и налима, 97% у окуня. Если у судака многофакторный эффект обусловлен в основном действием температуры и pH, то у остальных видов выявлено статистически значимое взаимодействие трех факторов (табл. 2).

В химусе исследованных видов рыб наибольшая активность гликозидаз также отмечена при температуре 20°С и pH 7.4 в отсутствие Раундапа (табл. 1). Снижение температуры уменьшало АА в 2–3.5 раза, смещение pH в кислую сторону – в 1.3 раза лишь у щуки. При температуре 20°С и нейтральных значениях pH в присутствии Раундапа АА была ниже контроля на 9% лишь у щуки, при температуре 0°С – ниже на 25% у щуки и на 14% у налима, а у судака, напротив, – выше контроля на 50%. При кислых значениях pH в присутствии Раундапа АА снижалась на 10–20% у сома, на 23–27% у судака, на 48–53% у налима и 42–71% у щуки при температуре 0–20°С, причем сила тормозящего эффекта у щуки росла с понижением температуры. У всех исследованных видов тормозящий эффект Раундапа зарегистрирован и в зоне щелочных значений pH, при этом у судака он превышал таковой при pH 5.0 (табл. 1).

Многофакторный анализ выявил наибольшее снижение АА в кишечном химусе ихтиофагов при комплексном действии температуры 0°С , pH 5.0 и Раундапа: на 71% у сома, 81% у налима и 95% у щуки (у судака на 54% при pH 8.3). Статистически значимое взаимодействие трех факторов отмечено лишь у щуки и налима (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Уровень АА в слизистой оболочке кишечника ихтиофагов-факультативных бентофагов (окуня, налима) при стандартных условиях (температура 20°С , pH 7.4 в отсутствие Раундапа) может в 1.4–3 раза превышать таковой у типичных ихтиофагов (судака, сома, щуки), что связано с большим содержанием углеводов в естественной пище рыб-бентофагов (Уголев, Кузьмина, 1993). В химусе различия менее выражены. Это может быть связано с тем, что в его составе помимо панкреатических ферментов консумента функционируют многочисленные ферменты всех тканей жертвы и ферменты микробиоты, а в составе слизистой оболочки кишечника – лишь собственные ферменты консумента (Уголев, Кузьмина, 1993).

Установлено, что Раундап в концентрациях 0.1–50 мкг/л, встречающихся в компонентах водной среды, может изменять активность гликозидаз в кишечнике пресноводных костистых рыб и в тканях их кормовых объектов (Голованова, Аминов, 2011, 2017). При этом чувствительность гликозидаз к Раундапу выше у рыб планкто- и

бентофагов по сравнению с типичными ихтиофагами (Голованова, Аминов, 2017). Это может быть обусловлено как более высоким уровнем активности гликозидаз у рыб планкто- и бентофагов, так и разным набором и соотношением изоформ гликозидаз, функционирующих в кишечнике рыб, различающихся по типу питания. При стандартных условиях (температуре 20°С и pH 7.4) Раундап, как правило, оказывает бóльший эффект на гликозидазы слизистой оболочки кишечника, чем химуса взрослых рыб (Голованова, Аминов, 2017), что согласуется с результатами, полученными в нашей работе. В то же время, при температуре 0°С и pH 7.4, напротив, Раундап в бóльшей степени снижает АА в химусе у налима и щуки, чем в слизистой оболочке кишечника. Следует отметить, что из трех изученных факторов температура оказывает наибольшее, а Раундап, как правило, наименьшее влияние на АА в слизистой оболочке и химусе исследованных рыб ихтиофагов.

У взрослых ихтиофагов снижение температуры при нейтральных или щелочных значениях pH уменьшает тормозящий эффект Раундапа на АА, при кислых значениях pH, как и у молоди окуня (Голованова, Аминов, 2011), усиливает его. В то же время у молоди карпа и тюльки снижение температуры инкубационной среды при щелочных значениях pH, напротив, усиливает тормозящий эффект Раундапа (25 мкг/л) на АА в слизистой оболочке кишечника (Голованова, Аминов, 2011). Максимальное снижение АА у молоди рыб (на 72% у окуня, 95% у карпа и на 98% у тюльки), как и у взрослых ихтиофагов, выявлено при комплексном действии температуры 0°С, pH 5.0 и Раундапа. Если у окуня этот эффект обусловлен в основном совместным действием температуры и pH, то у тюльки и карпа – всех трех факторов, $p < 0.0001$ (Голованова, Аминов, 2011). Ранее высказано предположение, что токсичность глифосата вызвана, главным образом, его высокой кислотностью (Tsui, Chu, 2003). Результаты настоящей работы показали, что наибольший тормозящий эффект Раундапа на активность гликозидаз слизистой оболочки и химуса кишечника рыб-ихтиофагов отмечен при кислых значениях pH, однако, он может проявляться и в зоне щелочных pH. Поэтому для корректной оценки действия Раундапа на пищеварительные ферменты рыб необходимо учитывать физиологический диапазон значений pH.

Выводы. Чувствительность гликозидаз кишечника рыб-ихтиофагов к действию Раундапа *in vitro* зависит от температуры и pH среды. Наибольший тормозящий эффект Раундапа на активность гликозидаз отмечен, как правило, при кислых значениях pH. Снижение температуры при нейтральных значениях pH нивелирует тормозящий эффект Раундапа на гликозидазы слизистой оболочки (на гликозидазы химуса лишь у щуки и налима), при кислых – усиливает его. Максимальное снижение АА слизистой оболочки кишечника и химуса отмечено при совместном действии температуры 0°С , pH 5.0 и Раундапа (25 мкг/л). Эти данные позволяют предположить, что Раундап в концентрациях, встречающихся в компонентах водной среды, может снижать скорость начальных этапов ассимиляции углеводов у взрослых рыб ихтиофагов, особенно при кислых значениях pH.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А18-118012690102-9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голованова И.Л., Аминов А.И. 2011. Влияние гербицида Раундап на активность гликозидаз рыб и их кормовых объектов // Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы: Материалы IV Всероссийской конференции по водной экотоксикологии. Борок. Ч. 1. С. 95.

Голованова И.Л., Аминов А.И. 2017. Влияние гербицида Раундап на активность гликозидаз в кишечнике рыб разных экологических групп // Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы. Ярославль: Филигрань. С. 9.

Голованова И.Л., Аминов А.И., Капшай Д.С., Голованов В.К. 2013. Физиолого-биохимические и температурные характеристики сеголетков ротана при хроническом действии Раундапа // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. № 3. С. 98.

Жиденко А.А., Бибчук Е.В., Мехед О.Б., Кривопиша В.В. 2009. Влияние гербицидов различной химической структуры на углеводный обмен в организме карпа // Гидробиол. журн. Т. 45. № 5. С. 70.

Перечень рыбохозяйственных нормативов, предельно допустимых концентраций (ПДК) и ориентировочно безопасных уровней воздействия (ОБУВ) вредных веществ для воды водных объектов, имеющих рыбохозяйственное значение. 1999. Москва: Изд-во ВНИРО.

Уголев А.М., Кузьмина В.В. 1993. Пищеварительные процессы и адаптации у рыб. Санкт-Петербург: Гидрометеоиздат.

Уголев А.М., Иезуитова Н.Н., Масевич Ц.Г. и др. 1969. Исследование пищеварительного аппарата у человека. Обзор современных методов. Ленинград: Наука.

Annett R., Habibi H.R., Hontela A. 2014. Impact of glyphosate and glyphosate-based herbicide on freshwater environment // J. Appl. Toxicol. V. 34. № 5. P. 458.

Aparicio V.C., De Geronimo E., Marino D. et al. 2013. Environmental fate of glyphosate and aminomethylphosphonic acid in surface waters and soil of agricultural basins // Chemosphere. V. 93. № 9. P. 1866.

Benbrook C.M. 2016. Trends in glyphosate herbicide use in the United States and globally // Environ. Sci. Eur. V. 28. № 3. P. 1.

De Moura F.R., Brentegani K.R., Gemelli A. et al. 2017. Oxidative stress in the hybrid fish jundiara (*Leiarius mar-*

moratus × *Pseudoplatystoma reticulatum*) exposed to Roundup Original® // Chemosphere. V. 185. P. 445.

Filho J.D.S., Sousa C.C.N., Da Silva C.C. et al. 2013. Mutagenicity and genotoxicity in gill erythrocyte cells of *Poecilia reticulata* exposed to a glyphosate formulation // Bull. Environ. Contam. Toxicol. V. 91. № 5. P. 583.

Gholami-Seyedkolaei S.J., Mirvaghefi A., Farahmand H., Asghar Kosari A. 2013. Optimization of recovery patterns in common carp exposed to roundup using response surface methodology: Evaluation of neurotoxicity and genotoxicity effects and biochemical parameters // Ecotoxicol. Environ. Saf. V. 98. P. 152.

Giesy J.P., Dobson S., Solomon K.R. 2000. Ecotoxicological risk assessment for Roundup herbicide // Rev. Environ. Contam. Toxicol. V. 167. P. 35.

Gill J.P.K., Sethi N., Mohan A. et al. 2018. Glyphosate toxicity for animals // Environ. Chem. Lett. V. 16. № 2. P. 401.

Kier L.D., Kircland D.J. 2013. Review of genotoxicity studies of glyphosate and glyphosate-based formulations // Crit. Rev. Toxicol. V. 43. № 4. P. 283.

Kuz'mina V.V., Tarleva A.F., Sheptitskii V.A. 2017. Influence of Roundup Herbicide on the Activities of Peptidases in the Intestines of Various Fish Species // J. Ichthyology. V. 57. № 5. P. 761.

Le Mer C., Roy R.L., Pellerin J. et al. 2013. Effects of chronic exposures to the herbicides altrazine and glyphosate to larvae of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) // Ecotoxicol. Environ. Saf. V. 89. P. 174.

Nwani C.D., Nagpure N.S., Kumar R. et al. 2013. DNA damage and oxidative stress modulatory effects of glyphosate-based herbicide in freshwater fish, *Channa punctatus* // Environ. Toxicol. Pharmacol. V. 36. № 2. P. 539.

Rossi C.R., da Silva M.D., Piancini L.D.S. et al. 2011. Sublethal effects of waterborne herbicides in tropical freshwater fish // Bull. Environ. Contam. Toxicol. V. 87. № 6. P. 603.

Salbego J., Pretto A., da Silva V.M.M. et al. 2014. Glifosato sobre a atividade de enzimas digestivas em piavas (*Leporinus obtusidens*) // Ciência Rural, Santa Maria. V. 44. № 9. P. 1603.

Sánchez J.A.A., Varela Junior A.S., Corcini C.D. 2017. Effects of Roundup formulations on biochemical biomarkers and male sperm quality of the livebearing *Jenynsia multidentata* // Chemosphere. V. 177. P. 200.

Sanden M., Johannessen L.E., Berdal K.G. et al. 2011. Uptake and clearance of dietary DNA in the intestine of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) fed conventional or genetically modified soybeans // Aquatic Nutrition. V. 17. № 3. P. 750.

Sinhorin V.D.G., Sinhorin A.P., Teixeira J.M.S. et al. 2014. Metabolic and behavior changes in surubim acutely exposed to a glyphosate-based herbicide // Arch. Environ. Contam. Toxicol. V. 67. № 4. P. 659.

Solovyev M., Gisbert E. 2016. Influence of time, storage temperature and freeze/thaw cycles on the activity of digestive enzymes from gilthead sea bream (*Sparus aurata*) // Fish Physiol. Biochem. V. 42. № 5. P. 1383.

Struger J., Thompson D., Staznik B. et al. 2008. Occurrence of glyphosate in surface waters of Southern Ontario // Bull. Environ. Contam. Toxicol. V. 80. № 4. P. 378.

Sviridov A.V., Shushkova T.V., Ermakova I.T. et al. 2015. Microbial degradation of glyphosate herbicides (review) // Appl. Biochem. Microbiol. V. 51. № 2. P. 188.

Tsui M.T.K., Chu L.M. 2003. Aquatic toxicity of glyphosate-based formulations: comparison between different organisms and the effects of environmental factors // Chemosphere. V. 52. № 7. P. 1189.

Tsui M.T.K., Chu L.M. 2008. Environmental fate and non-target impact of glyphosate-based herbicide (Roundup) in a subtropical wetland // Chemosphere. V. 71. № 3. P. 439.

USEPA (U.S. Environmental Protection Agency) edition of the drinking water Standards and Health Advisories. 2003. 12 p.

Webster T.M.U., Laing L.V., Florance H. et al. 2014. Effects of glyphosate and its formulation, Roundup, on reproduction in Zebrafish (*Danio rerio*) // Environ. Sci. Technol. V. 48. P. 1271.

Effect of Roundup on the Activities of Glycosidase in the Intestines of Typical and Facultative Ichthyophages as a Function of Temperature and pH

A. I. Aminov[1] and I. L. Golovanova[2, *]

[1]*Yaroslavl State Medical University, Yaroslavl, Russia*

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

**e-mail: golovanova5353@mail.ru*

In vitro study of the effects of the Roundup herbicide (25 μg/L) on the activity of glycosidase, hydrolyzing starch, in the intestinal mucosa and chyme of typical ichthyophages (pike *Esox lucius* L., zander *Sander lucioperca* (L.), catfish *Silurus glanis* L.) and facultative ichthyophages perca *Perca fluviatilis* L. and burbot *Lota lota* (L.) revealed the dependence of the strength and direction of the effect from the fish species, the localization of enzymes, as well as temperature and pH. Roundup has a greater effect on the amylolytic activity of the intestinal mucosa than chyme. The greatest inhibitory effect of Roundup on the glycosidase activity was demonstrated at acidic pH. The decrease in temperature at neutral pH, as a rule, eliminated the inhibitory effect, but increased it at acidic pH.

Keywords: fish, ichthyophages, digestion, glycosidase, intestinal mucosa, chyme, Roundup herbicide, temperature, pH

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 2, с. 180–191

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 612.017:615.37

ВЛИЯНИЕ ЗАРАЖЕНИЯ И ИНЪЕКЦИЙ СУБСТАНЦИЙ РАЗЛИЧНОЙ ПРИРОДЫ НА ЛИЗОЦИМ КАРПОВЫХ РЫБ (Cyprinidae) (ОБЗОР)

© 2020 г. М. Ф. Субботкин[a], *, Т. А. Субботкина[a]

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

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

Поступила в редакцию 18.07.2019 г.
После доработки 18.07.2019 г.
Принята к публикации 23.09.2019 г.

Дан обзор литературы за период 2000–2016 гг. по реакциям лизоцима карповых рыб (сем. Cyprinidae), полученным в экспериментальных условиях под воздействием субстанций различной природы. Исследованы 10 видов – объектов аквакультуры. Рассмотрено влияние инфекционного и паразитарного заражения, вакцинации и иммунизации, а также иммуностимуляторов, включая эндотоксины, вторичные метаболиты, компоненты растительной природы и гормоны, вводимые путем инъекций. Инфекционное заражение карпа *Cyprinus carpio* L. возбудителем *Aeromonas hydrophila* (Chester) показало разнонаправленные изменения активности лизоцима и их отсутствие. Паразитарное заражение разных видов рыб, как правило, оказывало иммуносупрессивное действие. Вакцинация и иммунизация вызывали подъем активности сывороточного лизоцима, в 7–8 раз превышающий таковую у контрольных рыб. Однако наблюдаемый эффект отличался по времени и зависел от ряда факторов, в том числе структуры активной субстанции и состава инъекций. Большинство иммуностимуляторов в разной степени способствуют повышению активности и содержания лизоцима в сыворотке крови и органах карповых рыб. В зависимости от дозы активной субстанции ответные реакции могут меняться на противоположные. Многообразие используемых единиц активности лизоцима затрудняет систематизацию иммунных ответов даже в рамках одного вида рыб. Диапазон варьирования активности лизоцима в сыворотке *Cyprinus carpio* и *Labeo rohita* (Hamilton) в исследованиях разных авторов очень широкий, что, вероятно, не может соответствовать адекватным физиологическим значениям. Имеются данные, о самой высокой смертности экспериментальных рыб при наиболее высокой активности сывороточного лизоцима.

Ключевые слова: лизоцим, активность, содержание, сыворотка, органы, карповые рыбы Cyprinidae, заражение, инъекция

DOI: 10.31857/S0320965220020151

Аквакультура относится к бурно развивающейся индустрии, чья продукция направлена на удовлетворение постоянно растущего спроса населения на животный белок. Интенсификация процесса выращивания рыб в целях увеличения выхода продукции часто вызывает развитие неблагоприятных ситуаций, которые приводят к большим экономическим потерям. Разработка подходов для повышения устойчивости рыб к разного рода заболеваниям и неблагоприятным факторам среды – одно из актуальных направлений современных исследований в области аквакультуры. Среди таких направлений важная роль отводится иммунитету рыб, функции которого заключаются в поддержании гомеостаза и сохранении индивидуальной целостности организма. Параметры иммунитета, как особо чувствительной физиолого-биохимической системы, рассматриваются в качестве перспективных биоиндикаторов для оценки состояния рыб и их среды обитания (Betoulle et al., 2002; Bols et al., 2001; Skouras et al., 2003; Thilagam et al., 2009). Лизоцим – фермент группы гликозидаз (НФ 3.2.1.17) – компонент врожденного иммунитета. Он способен разрушать стенки бактерий, проявляя таким образом бактерицидные свойства, которые рассматриваются как основная функция лизоцима. Лизоцим считается одним из наиболее изученных факторов врожденного иммунитета рыб (Tort et al., 2003). Его свойства и функции детально отражены в обзоре Саурабха, Саху (Saurabh, Sahoo, 2008).

Карповым рыбам принадлежит большая доля в мировой аквакультуре. Поэтому закономерно, что именно на этой группе рыб проводят значительную часть исследований влияния неблаго-

приятных воздействий и мероприятий по повышению устойчивости к ним.

Работа посвящена обобщению данных, опубликованных, в основном, в текущем столетии, и оценке ответных реакций лизоцима на действие различных видов заражения и инъекций субстанций различной природы у группы рыб сем. Cyprinidae.

ИНФЕКЦИОННОЕ ЗАРАЖЕНИЕ

Aeromonas hydrophila (Chester) относится к одному из распространенных возбудителей инфекционных заболеваний у рыб в аквакультуре. Экспериментальное воздействие патогена широко изучено на карповых рыбах. Показано, что заражение разных видов карповых – *Cyprinus carpio* L., *Carassius auratus* L., *Labeo rohita* (Hamilton), *Megalobrama amblycephala* Yih – вызывало снижение активности лизоцима сыворотки или плазмы в конце эксперимента до 37% (Das et al., 2009, 2013; Harikrishnan et al., 2010; Liu et al., 2012; Maqsood et al., 2009; Sahu et al., 2007, 2008), а в некоторых случаях в 2 и более раз (Chen et al., 2014; Fatima et al., 2007; Nayak et al., 2004). Предварительное воздействие биологически активными веществами приводило к повышению активности фермента у *Cyprinus carpio*, *Labeo rohita* и *Barbus grypus* Heckel. Однако при последующем заражении рыб *Aeromonas hydrophila* наблюдалось снижение активности, зарегистрированной после первичного воздействия (Abasali, Mohamad, 2010; Das et al., 2013; Das et al., 2015; Mohammadian et al., 2016; Sahu et al., 2007, 2008). В ряде опытов отмечено отсутствие влияния патогена на активность лизоцима в сыворотке у карпа *Cyprinus carpio* (Abasali, Mohamad, 2010; Ardo et al., 2010), тропических видов *Labeo rohita* и *Barbus grypus* (Fawole et al., 2016; Mohammadian et al., 2016) и в плазме белого амура *Ctenopharingodon idella* (Valenciennes) (Jin et al., 2013). Токсикант α-перметрин, вероятно, блокировал снижение активности фермента у *Labeo rohita* при заражении рыб *Aeromonas hydrophila* (Nayak et al., 2004) (табл. 1).

В некоторых других экспериментах *A. hydrophila* вызывала рост активности лизоцима. При заражении молоди катлы *Catla catla* (Hamilton) наблюдалось повышение активности фермента в сыворотке рыб почти на 62% (Kumar et al., 2015). Семьи карпа *Cyprinus carpio*, предварительно дифференцированные по устойчивости к *Aeromonas hydrophila*, заражали этим патогеном. Активность лизоцима в плазме устойчивых рыб через неделю была вдвое выше, чем у неустойчивых рыб и в контроле ($p < 0.05$), сохраняя высокий уровень до 3 нед. ($p < 0.05$) (Ardo et al., 2010) (табл. 1).

У золотой рыбки *Carassius auratus*, обработанной смесью гербицидов, в воде с живыми клетками *Aeromonas hydrophila* наблюдали более чем двукратный рост активности сывороточного лизоцима в зависимости от содержания патогена (Fatima et al., 2007). В другом эксперименте заражение сопровождалось повышением активности лизоцима плазмы до 20% в течение 3 нед. У рыб, предварительно инъецированных смесью биологически активных экстрактов трав, это повышение было еще более значимым – до 40% ($p < 0.05$) (Harikrishnan et al., 2009а). Заражение серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch), которого кормили с добавлением высокой дозы экзогенного лизоцима, также вызывало рост активности сывороточного лизоцима. Это происходило на фоне резкого падения активности фермента у рыб из контроля, которым до заражения не давали лизоцим (Chen et al., 2014). Индийский карп *Labeo rohita* после некоторых экспериментальных диет реагировал на заражение *Aeromonas hydrophila* повышением активности сывороточного лизоцима на 13–50% (Alexander et al., 2011; Fawole et al., 2016; Kumar et al., 2007; Misra et al., 2006б; Sharma et al., 2010). Подъем активности фермента еще на 43–56% у зараженных экземпляров зарегистрирован у другой индийской карповой рыбы *Catla catla* при добавлении в корм пробиотика *Bacillus subtilis* Cohn (Kumar et al., 2015) (табл. 1).

Действие других патогенов, таких как *Pseudomonas alcaligenes* Monias и *Aeromonas punctata* Snieszko, сопровождалось повышением активности лизоцима в сыворотке карпа *Cyprinus carpio* от 35 до 110% ($p < 0.05$) в течение первых двух недель, но через 3 нед активность упала ниже исходных значений ($p < 0.05$) (Siwicki, Studnicka, 1987; Siwicki et al., 1990). Рыбы, отравленные трихлорфоном, демонстрировали иммуносупрессию и более низкие уровни фермента при заражении этими микроорганизмами (Siwicki et al., 1990) (табл. 1).

Возбудитель эпизоотического язвенного синдрома *Aphanomyces invadans* Willoughby, Roberts, Chinabut снижал активность сывороточного лизоцима у мригалы *Cirrhina mrigala* (Hamilton), но рыбы, получившие внутримышечные иммуностимулирующие инъекции из трех лекарственных трав, в большинстве случаев реагировали на него повышенной активностью фермента (Harikrishnan et al., 2009б). Заражение другого тропического вида карповых *Catla catla* этим патогеном путем внутрибрюшинной инъекции сопровождалось повышением активности лизоцима в сыворотке на 45% ($p < 0.05$). При заражении рыб через контакт с больными особями родственного вида *Labeo bata* (Hamilton) активность фермента возросла только на 20% ($p < 0.05$) (Baruah et al., 2012) (табл. 1).

Возбудитель *Edwardsiella tarda* Ewing et al. вызывал рост активности сывороточного лизоцима у *Labeo rohita* более чем в 3 раза (Mohanty, Sahoo,

Таблица 1. Активность лизоцима у карповых рыб

Локализация	Активность (содержание, концентрация лизоцима)		Действующая субстанция (заражение, интоксикация, вакцинация, иммунизация)	Литературный источник
	незараженные особи (контроль)	зараженные рыбы (опыт)		
			Cyprinus carpio	
Плазма	0.22–0.40 мкг/мл	0.28–1.5 мкг/мл	*Astragalus radix, Ganoderma lucidum, Aeromonas hydrophila/A. salmonicida*	Yin et al., 2009
Сыворотка	0.26–0.64 мкг/мл	0.12–2.23 мкг/мл	*Aeromonas bestiarum*	Kozinska, Guz, 2004
Слизь кожная	20.90–25.33 мкг/мл	14.67–58.75 мкг/мл	То же	
Сыворотка	0.528–0.548 мкг/мл	0.484–1.451 мкг/мл	Вторичные метаболиты *Anoxybacillus flavithermus*	Liu et al., 2011
	0.55–0.73 мкг/мл	0.32–0.41 мкг/мл	Трихлорфон,	Siwicki et al., 1990
	0.55–0.73 мкг/мл	0.14–1.13 мкг/мл	*Pseudomonas alcaligenes, Aeromonas punctata*	
	0.71 мкг/мл	0.51–1.12 мкг/мл	*Pseudomonas alcaligenes, Aeromonas punctata*	Siwicki, Studnicka, 1987
Плазма	0.81–0.98 мкг/мл	0.80–1.76 мкг/мл	*Aeromonas hydrophila*	Ardo et al., 2010
Сыворотка	0.003–0.012 ед.	0.012–0.03 ед.	Олиго-дезоксинуклеотиды	Tassakka, Sakai, 2002
	30–71.7 ед./мл	27.1–78.3 ед./мл	*Aeromonas hydrophila*	Jiang et al., 2016
	88.8–102.4 ед./мл	84.0–178.4 ед./мл	Вторичные метаболиты *Anoxybacillus kamchatkensis*	Wang et al., 2011a
	99.274–123.21 ед./мл	81.190–274.772 ед./мл	Вторичные метаболиты *Bacillus simplex*	Wang et al., 2010
	922–975 ед./мл	1708–4148 ед./мл	*Ocimum basilicum, Cinnamomum zeylanicum, Juglans regia, Mentha piperita, Aeromonas hydrophila*	Abasali, Mohamad, 2010
Плазма	Не обнаружено	1.0–9.6 ед./мг белка	Медь, хитозан, *Ptychobothrium* sp.	Dautremepuits et al., 2004
	Не обнаружено	22.63–50.53 ед./мг белка		
Головная почка	3.93 ед./мг белка	0.72–5.66 ед./мг белка	То же	
Печень	Не обнаружено	Не обнаружено	»	
Сыворотка	860, 1296 ед./(мл белка сыворотки)	1884–3257 ед./(мл белка сыворотки)*	Левамизол, *Aeromonas hydrophila*	Maqsood et al., 2009
			Carassius auratus	
Сыворотка	28.4 ед./мл	8.5–15.9 ед./мл	Дексаметазон, *Aeromonas hydrophila*	Qi et al., 2016
	0.010–0.017 ед. оптической плотности	0.011–0.072 ед. оптической плотности	Вторичный метаболит *Alcaligenes faecalis*	Wang et al., 2011б
Плазма	4 мг/мл	3.3–5.9 мг/мл*	*Azadirachta indica, Oscimum sanctum, Curcuma longa, Aeromonas hydrophila*	Harikrishnan et al., 2010
	12.3–18.7 мг/мл	9.2–22.4 мг/мл	*Azadirachta indica, Oscimum sanctum, Curcuma longa, Aeromonas hydrophila*	Harikrishnan et al., 2009a
	2.6–3.2 ед./(мин мл)	3.4–5.5 ед./(мин мл)	Атразин, симазин, диурон, изопротурон,	Fatima et al., 2007
Сыворотка	7.9–13.9 ед./(мин мл)	10.5–24.1 ед./(мин мл)	*Aeromonas hydrophila*	

Таблица 1. Продолжение

Локализация	Активность (содержание, концентрация лизоцима)		Действующая субстанция (заражение, интоксикация, вакцинация, иммунизация)	Литературный источник
	незараженные особи (контроль)	зараженные рыбы (опыт)		
		Carassius auratus gibelio		
Сыворотка	4.3 мкг/мл	1.5 мкг/мл	*Ichthyophthirius multifiliis, Trichodina* sp.,	Куровская, Стрилько, 2016
Печень	154.3 мкг/г	53.7 мкг/г	*Dactylogyrus* sp., *Gyrodactylus* sp.	
Почки	316.0 мкг/г	82.3 мкг/г	То же	
Селезенка	58.7 мкг/г	58.2 мкг/г	»	
Сыворотка	210–250 ед.	210–866 ед.	*Coriolus versicolor, Aeromonas hydrophila*	Wu et al., 2013
	34.4–43.3 ед./мл	12.1–44.1 ед./мл	Лизоцим, *Aeromonas hydrophila*	Chen et al., 2014
	87.1–104.2 ед./мл	83.3–170.4 ед./мл	Вирус герпеса карповых (CyHV-2)	Zhang et al., 2016
		Ctenopharyngodon idella		
Сыворотка	0.12 ед. абсорбции	0.11–0.53 ед. абсорбции	*Aeromonas hydrophila*	Sun et al., 2011
	21.9 – 27.4 ед./мл	33.6–85.6 ед./мл	*Ficus carica*	Yang et al., 2015
	33 ед./мл	35–52 ед./мл	Рыбий жир/кукурузное масло, *Aeromonas hydrophila*	Jin et al., 2013
	109 ед./мл	101–260 ед./мл	Кортизол, масло какао	Wang et al., 2005
		Tinca tinca		
Плазма	0.146–0.186 ед. абсорбции	0.144–0.178 ед. абсорбции	Тестостерон, β-глюкан, кокосовое масло	Vainikka et al., 2005
		Megalobrama amblycephala		
Сыворотка	3.9 мкг/мл	2.8–5.6 мкг/мл	Антрахинон из *Rheum officinale* Bail, *Aeromonas hydrophila*	Liu et al., 2012
	1.9–2.1 ед./мл	2.2–2.6 ед./мл	*Aeromonas hydrophila* J-1	Wang et al., 2013
		Labeo rohita		
Сыворотка	3.2–3.3 ед. оптической плотности, мкг/мл	4.2–7.3 ед. оптической плотности, мкг/мл	*Aeromonas hydrophila*	Dash et al., 2011
	4.7 мкг/мл	3–4.6 мкг/мл	*Argulus siamensis*	Saurabh et al., 2010
	8.2 мкг/мл	12–26 мкг/мл	*Edwardsiella tarda*	Mohanty, Sahoo, 2010
	29.73 мкг/мл	23.25–38.68 мкг/мл	*Argulus siamensis*	Kar et al., 2015
	1.04–1.66 ед./мл или мкг/мл	4.29–8.89 ед./мл или мкг/мл	*Edwardsiella tarda*	Behera, Swain, 2012
	108–125 ед./мл	103–160.88 ед./мл*	*Allium sativum*, *Aeromonas hydrophila*	Sahu et al., 2007
	117 ед./мл	178.1–188 ед./мл	*Aeromonas hydrophila*	Behera, Swain, 2013
	120 ед./мл	140–180 ед./мл	*Aeromonas hydrophila*	Behera, Swain, 2014
	123.3–125.8 ед./л	132.5–236.8 ед./л	β-глюкан	Misra et al., 2006a
	126–142 ед./мл	127–229 ед./мл*	*Curcuma longa, Aeromonas hydrophila*	Sahu et al., 2008
	130.6–207.6 ед./мл	130–432.6 ед./мл	*Euglena viridis, Aeromonas hydrophila*	Das et al., 2009
	160.6–163.9 ед./мл	140.5–206.6 ед./мл	*Escherichia coli*	Nayak et al., 2008

Таблица 1. Окончание

Локализация	Активность (содержание, концентрация лизоцима)		Действующая субстанция (заражение, интоксикация, вакцинация, иммунизация)	Литературный источник
	незараженные особи (контроль)	зараженные рыбы (опыт)		
	220–461 ед./л	230–501.7 ед./л	*Microcystis aeruginosa*, *Aeromonas hydrophila*	Das et al., 2013
Плазма	18.7–21 ед./мг белка	8–33 ед./мг белка	*Withania somnifera*, *Aeromonas hydrophila*	Sharma et al., 2010
	22.1 ед./мг белка	18.1–36 ед./мг белка	*Oscimum sanctum*, *Aeromonas hydrophila*	Das et al., 2015
Сыворотка	483.06–612.02 ед./мг белка сыворотки	677.60–808.74 ед./мг белка сыворотки	Желатинизированный крахмал, температура, *Aeromonas hydrophila*	Alexander et al., 2011
	25.2 ед./(мин мг белка сыворотки)	27.5–45.4 ед./(мин мг белка сыворотки)	Листья гуавы и манго, *Aeromonas hydrophila*	Fawole et al., 2016
	–	569.02–1008.20 ед./(мин мг белка)	Кукурузный крахмал, n-3-полиненасыщенные жирные кислоты, *Aeromonas hydrophila*	Misra et al., 2006б
	–	675.41–1122.34 ед./(мин мг белка сыворотки)	Кукурузный крахмал, *Aeromonas hydrophila*	Kumar et al., 2007
	0.5 ед., оптическая плотность/(мл мин)	0.2–0.3 ед., оптическая плотность/(мл мин)	α-Перметрин, *Aeromonas hydrophila*	Nayak et al., 2004
	27–31 ед. оптической плотности	31–54 ед. оптической плотности	Три антигена *Aeromonas hydrophila*	Sen et al., 2014
			Catla catla	
Сыворотка	4.69–4.75 мкг/мл	4.76–12.49 мкг/мл	*Bacillus subtilis, Aeromonas hydrophila*	Kumar et al., 2015
	93.33 ед./мл	112.0–136.0 ед./мл	*Aphanomyces invadans*	Baruah et al., 2012
	107 ед./мл	114–145.4 ед./мл	*Edwardsiella tarda*	Devi et al., 2012
	20.7–31.6 ед. оптической плотности	20.7–52.7 ед. оптической плотности	*Aphanomyces invadans*	Saikia, Kamilya, 2012
			Cirrhina mrigala	
Сыворотка	706–731 ед./мин	572–830 ед./мин	Азадирахтин, камфора, куркумин, *Aphanomyces invadans*	Harikrishnan et al., 2009б
			Barbus grypus	
Сыворотка	21–29 ед./мл	20–73 ед./мл*	*Lactobacillus plantarum, L. delbrueckii* ssp. *bulguricus*, *L. casei* (Orla-Jensen)	Mohammadian et al., 2016
			Puntius gonionotus	
Плазма	13.4–15.7 мкг/(мл × 10^2)	11.7–13.6 мкг/(мл × 10^2)	Медь, *Aeromonas hydrophila*	Shariff et al., 2001
		21.3–33.5 мкг/(мл × 10^2)	То же	

* Данные получены под воздействием различных факторов, поэтому реакции на заражение рыб могли регистрироваться при более высоких показателях лизоцима, чем в контроле; “–” – данные отсутствуют.

2010). Реакция другой тропической рыбы *Catla catla* также сопровождалась повышением активности фермента до 35% ($p < 0.05$) на 10–14 сут после инъекции патогена и снижением активности в последующие 2 нед. (Devi et al., 2012) (табл. 1).

Попытка использовать лизоцим в качестве критерия для оценки устойчивости молоди индийского карпа *Labeo rohita* из различных семей к инфекционному возбудителю *Edwardsiella tarda* не дала результата. Содержание лизоцима в сыворотке широко варьировало между отдельными особями, а по средним значениям семьи различались в 11 раз. Корреляции между выживаемостью зараженных рыб и уровнем лизоцима не обнаружено (Mohanty et al., 2007). Подобные результаты получены и в отношении возбудителя *Aeromonas hydrophila* в семьях от различных пар производителей, у которых содержание лизоцима в сыворотке не коррелировало с выживаемостью зараженных рыб (Sahoo et al., 2008).

ПАРАЗИТАРНОЕ ЗАРАЖЕНИЕ

Заражение карпа *Cyprinus carpio* цестодами *Ptychobothrium* sp. вызывало снижение активности лизоцима в головной почке на 22% ($p < 0.05$). Однако при экспозиции в сублетальных концентрациях меди в воде, напротив, наблюдалось повышение лизоцимной активности у зараженных рыб на 24–41% ($p < 0.05$). В плазме чистых и зараженных рыб лизоцимная активность не проявлялась, но под влиянием меди у зараженных особей она возросла до 50-кратных значений по сравнению с незараженными рыбами. Активность фермента в печени не обнаружена ни у здоровых, ни у зараженных рыб (Dautremepuits et al., 2004) (табл. 1).

Пресноводные вши *Argulus siamensis* Wilson через 15 сут после заражения индийского карпа *Labeo rohita* вызывали снижение активности сывороточного лизоцима на треть при низкой степени заражения ($p < 0.05$), и слабо влияли или не влияли на активность фермента при средней и высокой степени заражения (Saurabh et al., 2010) (табл. 1). Также показано, что на третьи сутки после заражения метанауплиями *Argulus siamensis* активность лизоцима в сыворотке рыб возросла на треть ($p < 0.05$), но затем снизилась до исходного уровня и была минимальной через 21 сут после заражения ($p < 0.05$). Максимально повышенная экспрессия гена лизоцима G-типа в коже *Labeo rohita* была зарегистрирована через 12 ч после заражения. В головной почке в самые ранние и самые поздние сроки после заражения наблюдалась пониженная экспрессия гена лизоцима G-типа ($p < 0.05$), хотя через 12–24 ч она соответствовала исходному уровню. Ген лизоцима C-типа был обнаружен только в головной почке и показал повышенную экспрессию через 6 ч после заражения ($p < 0.05$) (Kar et al., 2015).

Заражение серебряного карася *Carassius auratus gibelio* группой эктопаразитов *Ichthyophthirius multifiliis* Fouquet, *Trichodina* sp., *Dactylogyrus* sp. и *Gyrodactylus* sp. вызвало через 8 сут значительное снижение содержания лизоцима: в почках – в 3.8 раз, в печени и сыворотке – в 2.9 раза ($p < 0.05$). В то же время, содержание фермента в селезенке оставалось без изменений (Куровская, Стрилько, 2016) (табл. 1).

ВАКЦИНАЦИЯ И ИММУНИЗАЦИЯ

Для защиты рыб от инфекционных заболеваний в условиях высоко интенсифицированной аквакультуры проводят вакцинацию или иммунизацию рыб. С этой целью используют различные антигенные субстанции на основе возбудителей, которые, как правило, инъецируют внутрибрюшинно.

При внутрибрюшинной иммунизации индийского карпа *Labeo rohita* антигенными фрагментами поверхностных мембран *Edwardsiella tarda*, адсорбированными на модифицированные микросферы поли-ε-капролактона хитозана и альгината, активность лизоцима в сыворотке рыб была в 7–8 раз выше, чем у контрольных неиммунизированных рыб ($p < 0.05$). Чистые антигенные фрагменты и с неполным адъювантом Фрейнда вызывали четырех-, –пятикратное повышение активности фермента ($p < 0.05$) (Behera, Swain, 2012) (табл. 1).

Вероятно, менее выраженное действие на лизоцим оказывают субстанции от *Aeromonas hydrophila*. Обнаружено, что чистый препарат белков поверхностной мембраны этого возбудителя не вызывал изменений в активности лизоцима в сыворотке крови у молоди *Labeo rohita* (Behera, Swain, 2013). В другом исследовании вакцинация годовиков этого вида рыб разными дозами убитых формалином клеток *Aeromonas hydrophila* через 1 нед. вызвала повышение активности лизоцима в сыворотке крови на 53–128% ($p < 0.05$). Затем, к четвертой неделе, неспецифическая реакция постепенно снизилась, но активность фермента оставалась выше контрольных значений (Dash et al., 2011). Внутрибрюшинная иммунизация *Labeo rohita* белковым препаратом *Aeromonas hydrophila* с неполным адъювантом Фрейнда, с микросферами полилактида-ко-гликолевой кислоты (PLGA) и альгинат-хитозан-PLGA композитными микросферами привела к росту активности фермента у опытных рыб в 1.5–1.6 раз относительно контроля на 21 и 42 сут ($p < 0.05$) (Behera, Swain, 2013). Близкие или более высокие значения активности сывороточного лизоцима наблюдались у *Labeo rohita* на 10 сут после вакцинирования одними антигенами инактивированной формалином *Aeromonas hydrophila* и в сочетании с неполным адъювантом Фрейнда. Однако к 30 сут активность фермента значительно понизилась,

но в опыте с адъювантом оставалась выше, чем у контрольных рыб ($p < 0.05$) (Sen et al., 2014). Внутрибрюшинные инъекции яванскому карпу *Puntius gonionotus* (Bleeker) убитых формалином клеток *Aeromonas hydrophila* через 5 сут вызвали значительное, более чем в 2 раза, увеличение активности лизоцима в плазме ($p < 0.05$). В присутствии в воде меди активность фермента возрастала в меньшей степени (Shariff et al., 2001) (табл. 1).

Вакцинация молоди карася *Carassius auratus gibelio* убитыми формалином *Aeromonas hydrophila* вызывала рост активности лизоцима в сыворотке более чем в 2.5 раза до третьей недели, но к пятой неделе активность значительно снизилась ($p < 0.05$) (Wu et al., 2013). Внутрибрюшинные инъекции молоди белого амура *Ctenopharingodon idella* липополисахаридов, белков наружной мембраны и убитых формалином клеток *Aeromonas hydrophila* вызывали существенное, до пяти раз ($p < 0.05$), увеличение активности сывороточного лизоцима на второй и третьей неделях, с последующим снижением к исходным значениям на пятой неделе (Sun et al., 2011). При вакцинации молоди тупомордого леща *Megalobrama amblycephala* целыми клетками инактивированной формалином *Aeromonas hydrophila* и рекомбинантным белком наружной мембраны наибольший эффект наблюдался в начале эксперимента с инактивированными клетками возбудителя, когда активность лизоцима в сыворотке была на четверть выше у опытных рыб. В дальнейшем активность фермента у рыб с разными вакцинами выровнялась, но оставалась более высокой ($p < 0.05$) в сравнении с невакцинированным контролем (Wang et al., 2013) (табл. 1).

Вакцинация молоди карпа *Cyprinus carpio* коммерческим препаратом против *Aeromonas hydrophila/A. salmonicida* Griffin et al. способствовала сохранению активности лизоцима плазмы на одном уровне в течение 5 нед. наблюдений, тогда как у невакцинированных рыб наблюдалось снижение активности. Вакцинация, вероятно, может оказывать иммуносупрессивный эффект на активность фермента у рыб при кормлении растительными экстрактами *Astragalus radix* Bunge и *Ganoderma lucidum* Karst (Yin et al., 2009). В другом исследовании вакцинация молоди карпа *Cyprinus carpio* клетками *Aeromonas hydrophila*, убитыми формалином и измененными под влиянием антибиотика рифамицина, не оказывала влияния на активность лизоцима в сыворотке рыб. Вместе с тем, во всех опытах за 28 сут активность снизилась почти в 2.5 раза (Jiang et al., 2016). У молоди карпа *Cyprinus carpio* вакцины на основе *Aeromonas bestiarum* Ali et al. в виде масляных эмульсий, с убитыми формалином клетками и убитой формалином культурой, через 30 сут вызывали подъем уровня сывороточного лизоцима в 2–3.5 раза и лизоцима кожной слизи в 1.5–2.3 раза ($p < 0.05$). Вакцина с клеточными липополисахаридами возбудителя такого эффекта не имела (Kozinska, Guz, 2004) (табл. 1).

Молодь катлы *Catla catla* вакцинировали внутримышечно чистым экстрактом грибка *Aphanomyces invadans*, экстрактом с неполным адъювантом Фрейнда и внеклеточным продуктом этого патогена. Наибольший рост активности лизоцима сыворотки – в 1.8 раза ($p < 0.05$) отмечен в опытах с адъювантом Фрейнда на пятые сутки после иммунизации, но через 25 сут эффект вакцинации закончился (Saikia, Kamilya, 2012).

Иммунизация серебряного карася *Carassius gibelio* против вируса герпеса карповых рыб (CyHV-2) возбудителем, инактивированным с помощью β-пропиолактона, вызывала повышение активности сывороточного лизоцима через 4–14 сут на 20–85% ($p < 0.05$). Однако через 21 сут активность фермента вновь вернулась к исходному уровню (Zhang et al., 2016) (табл. 1).

Оральное вакцинирование рассматривается как вариант более предпочтительный, чем инъекции. Оральное введение молоди *Labeo rohita* различных антигенных композиций *Aeromonas hydrophila*, а именно: нагруженных антигеном, покрытых и непокрытых альгинатом микросфер хитозана, а также свободных антигенов и убитых формалином целых клеток возбудителя, показало, что наибольшее повышение активности сывороточного лизоцима на 40–45% ($p < 0.05$) вызывают микросферы хитозана с клеточными антигенами (Behera, Swain, 2014).

ИММУНОСТИМУЛЯТОРЫ

Иммуностимуляторы – обширная группа веществ различной природы, включая синтетические соединения. Роль иммуностимуляторов заключается в повышении общей устойчивости животных к различным заболеваниям, в том числе инфекционным, в основном, путем активизации неспецифических механизмов защиты. Их использование в аквакультуре рассматривается в качестве альтернативы антибиотикам, лекарственным химиопрепаратам, вакцинам, пробиотикам. Однако, наличие ряда ограничений сдерживает их широкое применение в практике (Liu et al., 2011; Raa, 1996; Wang et al., 2010, 2011а, 2011б; Watanuki et al., 2009).

Внутрибрюшинная инъекция синтетических олигодезоксинуклеотидов вызывала у карпа *Cyprinus carpio* более чем 2.5-кратное повышение активности сывороточного лизоцима (Tassakka, Sakai, 2002). Инъекции высокой дозы β-глюкана 150 мг/кг не влияли на активность лизоцима в плазме взрослого линя *Tinca tinca* (L.) (Vainikka et al., 2005). В другом исследовании инъекции малькам индийского карпа *Labeo rohita* меньших

доз такого иммуностимулятора повышали активность сывороточного лизоцима до двух раз ($p < 0.05$) (Misra et al., 2006а) (табл. 1).

ЭНДОТОКСИНЫ

К эндотоксинам относят бактериальные липополисахариды, являющиеся компонентами внешней стенки оболочки клетки грамотрицательных бактерий. Их считают основным фактором вирулентности и клинического проявления заболеваний среди животных. Несмотря на это, липополисахариды обладают потенциалом для формирования положительных иммунных реакций (Swain et al., 2008). Инъекции эндотоксина *Escherichia coli* Castellani and Chalmers годовикам индийского карпа *Labeo rohita* повысили уровень сывороточного лизоцима при низких дозах ($p < 0.01$), но вызывали супрессивный эффект при более высоких дозах ($p < 0.01$) (Nayak et al., 2008).

ВТОРИЧНЫЕ МЕТАБОЛИТЫ

Внутрибрюшинные инъекции карпу *Cyprinus carpio* циклических дипептидов и других компонентов из состава вторичных метаболитов *Anoxybacillus kamchatkensis* Kevbrin et al., *A. flavithermus* Pikuta et al., *Bacillus simplex* способствовали повышению активности сывороточного лизоцима на 30–170% (Liu et al., 2011, Wang et al., 2010, 2011а). Циклический пептид из вторичных метаболитов *Alcaligenes faecalis* Castellani and Chalmers повышал активность сывороточного лизоцима серебряного карася в 2.5–5 раз (Wang et al., 2011б) (табл. 1).

КОМПОНЕНТЫ РАСТИТЕЛЬНОЙ ПРИРОДЫ

Кокосовое масло в виде инъекции через 7 сут вызывало рост активности лизоцима в плазме взрослого линя *Tinca tinca* на 28%. Далее активность снижалась и достигла начального уровня после четвертой недели (Vainikka et al., 2005). Действие водных, этанольных и метанольных экстрактов смеси трех трав *Azadirachta indica* A. Juss, *Oscimum sanctum* L. и *Curcuma longa* L. сравнивали на золотой рыбке *Carassius auratus*. Наиболее высокую активность лизоцима плазмы вызывали этанольные и метанольные экстракты в самой большой дозе – 100 мг/кг массы тела. Однако у рыб, зараженных *Aeromonas hydrophila*, лучшая выживаемость наблюдалась при дозах 50 и 5 мг/кг, независимо от экстрагирующей среды (Harikrishnan et al., 2009а). Внутримышечное введение этанольной смеси из азадирахтина, камфоры и куркумина, в зависимости от дозы и срока, вызывало как повышение, так и понижение активности сывороточного лизоцима у индийского карпа *Cirrhina mrigala*, дважды зараженного *Aphanomyces invadans*. У рыб, не получивших инъекции растительных компонентов, активность фермента постоянно снижалась (Harikrishnan et al., 2009б). Полисахарид, выделенный из плодов инжира *Ficus carica* L., оказывал иммуностимулирующее действие на белого амура *Ctenopharingodon idella* во всех дозах инъекции в течение 7–21 сут, повысив активность сывороточного лизоцима на 53–212% ($p < 0.05$) (Yang et al., 2015) (табл. 1).

ГОРМОНЫ

Разные дозы кортизола (гормона стресса) после внутрибрюшинного введения белому амуру *C. idella* повышали активность лизоцима в сыворотке рыб в начале эксперимента до 7 сут ($p < 0.05$). Масло какао стимулировало пролонгированный ответ, проявляющийся максимальными значениями активности фермента через 2 нед. ($p < 0.05$) и сохраняющийся до 30 сут (Wang et al., 2005). Дексаметазон (синтетический глюкокортикостероид), имеющий сходство функций с кортизолом, но обладающий иммуносупрессивным действием, вызывал снижение активности лизоцима в сыворотке карася *Carassius auratus* на 44–70% ($p < 0.05$), в зависимости от ежедневных инъекций, в течение 3, 6 и 9 сут (Qi et al., 2016). Инъекция тестостерона в кокосовом масле в дозе 80 мг/кг не оказывала существенного влияния на активность лизоцима в плазме взрослого линя *Tinca tinca* в течение 5 нед. (Vainikka et al., 2005) (табл. 1).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Заражение карповых рыб патогенными возбудителями показало разнонаправленный характер иммунных ответов. В большинстве случаев рыбы реагируют снижением активности сывороточного лизоцима, но наряду с этим, отмечается отсутствие реакций или повышение активности. Колебания в обе стороны могут превышать двукратные значения относительно контрольных показаний. Данные обзора отражают проблемы, связанные с оценкой результатов анализа реакции лизоцима карповых рыб, при воздействии не только различных, но и одинаковых по природе субстанций. Разнонаправленные изменения активности фермента у различных видов рыб на действие одного и того же патогена могут быть объяснены их видовыми особенностями. Однако заражение обыкновенного карпа *Cyprinus carpio* возбудителем *Aeromonas hydrophila* в совокупности показывает все виды ответных реакций. Такие результаты вызывают больше вопросов, чем однозначных ответов. Эта проблема не связана с видовыми характеристиками рыб, а, вероятно, обусловлена существенными различиями исходного физиологического состояния особей, отобранных для экспериментов, или какими-то методическими

особенностями. Паразитарные заражения, как правило, сопровождаются в итоге снижением активности лизоцима в сыворотке и органах рыб, но эти изменения имеют сложный характер. Токсиканты, присутствующие в воде, способны оказывать воздействие на зараженных рыб, подавляя или усиливая ответные реакции.

Иммунизация или вакцинация рыб различными субстанциями на основе *A. hydrophila* обычно вызывает реакции в сторону повышения активности фермента. Скорость, продолжительность и сила ответных реакций, в зависимости от условий экспериментов, может существенно различаться. В отдельных случаях активность лизоцима в сыворотке крови возрастает до 5 раз. Подобные иммунные ответы наблюдаются и при иммунизации против других возбудителей, а рост активности фермента превышает восьмикратные значения. Инъекции других субстанций разной природы, исключая гормоны, в большинстве случаев оказывают иммуностимулирующее действие, повышая активность сывороточного лизоцима у разных видов карповых. Доза действующего агента может значительно влиять на ответную активность фермента, оказывая иммуностимулирующий или иммуносупрессивный эффект. Это отмечено также при паразитарном заражении.

Проблемы методического плана, заключающиеся в очень широком диапазоне варьирования значений показателя и разнообразии используемых единиц для обозначения активности или содержания лизоцима, существенно затрудняют сопоставимость полученных результатов. У обыкновенного карпа *Cyprinus carpio* активность сывороточного лизоцима в сопоставимых единицах варьирует от 30 до 4148 ед./мл, у индийского роху *Labeo rohita* – от 1.04 до 432.6 ед./мл. Сложно оценить эффективность манипуляций по повышению реакций неспецифической защиты в работах одних авторов, когда в результате иммуностимуляции повышенная активность сывороточного лизоцима оказывается в десятки раз ниже контрольных значений у других. Высокая активность лизоцима в сыворотке может не соответствовать физиологически нормальному уровню и не отражать способность рыб сопротивляться какому-либо негативному воздействию. У золотой рыбки *Carassius auratus* после заражения *Aeromonas hydrophila* более высокая смертность рыб наблюдалась при самой высокой активности фермента. Поэтому высокую активность лизоцима карповых рыб следует рассматривать с осторожностью.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Куровская Л.Я., Стрилько Г.А. 2016. Влияние pH водной среды на уровень заражения эктопаразитами, содержание белка и лизоцима у некоторых видов карповых рыб (Cyprinidae) // Рибогосподарська наука України. Т. 1. № 35. С. 88. https://doi.org/10.15407/fsu2016.01.088

Abasali H., Mohamad S. 2010. Immune response of common carp (*Cyprinus carpio*) fed with herbal immunostimulants diets // Agric. J. V. 5. № 3. P. 163. https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2007.01660.x

Alexander C., Sahu N.P., Pal A.K. et al. 2011. Haemato-immunological and stress responses of *Labeo rohita* (Hamilton) fingerlings: effect of rearing temperature and dietary gelatinized carbohydrate // J. Anim. Physiol. An. N. V. 95. № 5. P. 53. https://doi.org/10.1111/j.1439-0396.2010.01096.x

Ardo L., Jeney Z., Adams A. et al. 2010. Immune responses of resistant and sensitive common carp families following experimental challenge with *Aeromonas hydrophila* // Fish Shellfish Immunol. V. 29. № 1. P. 111. https://doi.org/10.1016/j.fsi.2010.02.029

Baruah A., Saha R.K, Kamilya D. 2012. Inter-species transmission of the epizootic ulcerative syndrome (EUS) pathogen, *Aphanomyces invadans*, and associated physiological responses // Bamidgeh. V. 64. P. 9.

Behera T., Swain P. 2012. Antigen adsorbed surface modified poly-ε-caprolactone microspheres stimulates both adaptive and innate immune response in fish // Vaccine. V. 30. № 35. P. 5278. https://doi.org/10.1016/j.vaccine.2012.05.028

Behera T., Swain P. 2013. Alginate–chitosan–PLGA composite microspheres induce both innate and adaptive immune response through parenteral immunization in fish // Fish Shellfish Immunol. V. 35. № 3. P. 785. https://doi.org/10.1016/j.fsi.2013.06.012

Behera T., Swain P. 2014. Antigen encapsulated alginate-coated chitosan microspheres stimulate both innate and adaptive immune responses in fish through oral immunization // Aquacult. Int. V. 22. № 2. P. 673. https://doi.org/10.1007/s10499-013-9696-8

Betoulle S., Etienne J.C., Vernet G. 2002. Acute Immunotoxicity of Gallium to Carp (*Cyprinus carpio* L.) // Bull. Environ. Contam. Toxicol. V. 68. № 6. P. 817. https://doi.org/10.1007/s00128-002-0028-3

Bols N.C., Brubacher J.L., Ganassin R.C. et al. 2001. Ecotoxicology and innate immunity in fish // Dev. Comp. Immunol. V. 25. № 8–9. P. 853. https://doi.org/10.1016/s0145-305x(01)00040-4

Chen Y., Zhu X., Yang Y. et al. 2014. Effect of dietary lysozyme on growth, immune response, intestine microbiota, intestine morphology and resistance to *Aeromonas hydrophilia* in gibel carp (*Carassius auratus gibelio*) // Aquacult. Nutr. V. 20. № 3. P. 229. https://doi.org/10.1111/anu.12069

Das B.K., Pradhan J., Sahu S. 2009. The effect of *Euglena viridis* on immune response of rohu, *Labeo rohita* (Ham.) // Fish Shellfish Immunol. V. 26. № 6. P. 871. https://doi.org/10.1016/j.fsi.2009.03.016

Das B.K., Pradhan J., Sahu S. et al. 2013. *Microcystis aeruginosa* (Kütz) incorporated diets increase immunity and survival of Indian major carp *Labeo rohita* (Ham.)

against *Aeromonas hydrophila* infection // Aquacult. Res. V. 44. № 6. P. 918.
https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2012.03098.x

Das R., Raman R.P., Saha H. et al. 2015. Effect of *Ocimum sanctum* Linn. (Tulsi) extract on the immunity and survival of *Labeo rohita* (Hamilton) infected with *Aeromonas hydrophila* // Aquacult. Res. V. 46. № 5. P. 1111.
https://doi.org/10.1111/are.12264

Dash S., Das S.K., Samal J. et al. 2011. Dose dependence specific and non-specific immune responses of Indian major carp (*L. rohita* Ham) to intraperitoneal injection of formalin killed *Aeromonas hydrophila* whole cell vaccine // Vet. Res. Commun. V. 35. № 8. P. 541.
https://doi.org/10.1007/s11259-011-9498-2

Dautremepuits C., Betoulle S., Paris-Palacios S. et al. 2004. Humoral immune factors modulated by copper and chitosan in healthy or parasitised carp (*Cyprinus carpio* L.) by *Ptychobothrium* sp. (Cestoda) // Aquat. Toxicol. V. 68. № 4. P. 325.
https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2004.04.003

Devi T.B., Kamilya D., Abraham T.J. 2012. Dynamic changes in immune-effector activities of Indian major carp, catla (*Catla catla*) infected with *Edwardsiella tarda* // Aquaculture. V. 366–367. № 5. P. 62.
https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2012.09.002

Fatima M., Mandiki S.N.M., Douxfils J. et al. 2007. Combined effects of herbicides on biomarkers reflecting immune-endocrine interactions in goldfish. Immune and antioxidant effects // Aquat. Toxicol. V. 81. № 2. P. 159.
https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2006.11.013

Fawole F.J., Sahu N.P., Pal A.K. et al. 2016. Haemato-immunological response of *Labeo rohita* (Hamilton) fingerlings fed leaf extracts and challenged by *Aeromonas hydrophila* // Aquacult. Res. V. 47. № 12. P. 3788.
https://doi.org/10.1111/are.12829

Harikrishnan R., Balasundaram C., Kim M.-C. et al. 2009a. Innate immune response and disease resistance in *Carassius auratus* by triherbal solvent extracts // Fish Shellfish Immunol. V. 27. № 3. P. 508.
https://doi.org/10.1016/j.fsi.2009.07.004

Harikrishnan R., Balasundaram C., Dharaneedharan S. et al. 2009б. Effect of plant active compounds on immune response and disease resistance in *Cirrhina mrigala* infected with fungal fish pathogen, *Aphanomyces invadans* // Aquacult. Res. V. 40. № 10. P. 1170.
https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2009.02213.x

Harikrishnan R., Balasundaram C., Heo M.-S. 2010. Herbal supplementation diets on hematology and innate immunity in goldfish against *Aeromonas hydrophila* // Fish Shellfish Immunol. V. 28. № 2. P. 354.
https://doi.org/10.1016/j.fsi.2009.11.013

Jiang X., Zhang C., Zhao Y. et al. 2016. Immune effects of the vaccine of live attenuated *Aeromonas hydrophila* screened by rifampicin on common carp (*Cyprinus carpio* L.) // Vaccine. V. 34. № 27. P. 3087.
https://doi.org/10.1016/j.vaccine.2016.04.075

Jin Y., Tian L., Zeng S. et al. 2013. Dietary lipid requirement on non-specific immune responses in juvenile grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) // Fish Shellfish Immunol. V. 34. № 5. P. 1202.
https://doi.org/10.1016/j.fsi.2013.01.008

Kar B., Mohanty J., Hemaprasanth K.P. et al. 2015. The immune response in rohu, *Labeo rohita* (Actinopterygii: Cyprinidae) to *Argulus siamensis* (Branchiura: Argulidae) infection: kinetics of immune gene expression and innate immune response // Aquacult. Res. V. 46. № 6. P. 1292.
https://doi.org/10.1111/are.12279

Kozinska A., Guz L. 2004. The effect of various *Aeromonas bestiarum* vaccines on non-specific immune parameters and protection of carp (*Cyprinus carpio* L.) // Fish Shellfish Immunol. V. 16. № 3. P. 437.
https://doi.org/10.1016/j.fsi.2003.08.003

Kumar V., Sahu N.P., Pal A.K. et al. 2007. Immunomodulation of *Labeo rohita* juveniles due to dietary gelatinized and non-gelatinized starch // Fish Shellfish Immunol. V. 23. № 2. P. 341.
https://doi.org/10.1016/j.fsi.2006.11.008

Kumar R., Mukherjee S.C., Ranjan R. et al. 2015. Effect of dietary supplementation of *Bacillus subtilis* on haematological and immunological parameters of *Catla catla* (Hamilton) // Aquacult. Int. V. 23. № 5. P. 1275.

Liu J., Lei Y., Wang F. et al. 2011. Immunostimulatory activities of specific bacterial secondary metabolite of *Anoxybacillus flavithermus* strain SX-4 on carp, *Cyprinus carpio* // J. Appl. Microbiol. V. 110. № 4. P. 1056.
https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2011.04963.x

Liu B., Ge X., Xie J. et al. 2012. Effects of anthraquinone extract from *Rheum officinale* Bail on the physiological responses and HSP70 gene expression of *Megalobrama amblycephala* under *Aeromonas hydrophila* infection // Fish Shellfish Immunol. V. 32. № 1. P. 1.
https://doi.org/10.1016/j.fsi.2011.02.015

Maqsood S., Samoon M.H., Singh P. 2009. Immunomodulatory and growth promoting effect of dietary levamisole in *Cyprinus carpio* fingerlings against the challenge of *Aeromonas hydrophila* // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. V. 9. № 1. P. 111.

Misra C.K., Das B.K., Mukherjee S.C. et al. 2006a. Effect of multiple injections of β-glucan on non-specific immune response and disease resistance in *Labeo rohita* fingerlings // Fish Shellfish Immunol. V. 20. № 3. P. 305.
https://doi.org/10.1016/j.fsi.2005.05.007

Misra S., Sahu N.P., Pal A.K. et al. 2006б. Pre- and post-challenge immuno-haematological changes in *Labeo rohita* juveniles fed gelatinised or non-gelatinised carbohydrate with n-3 PUFA // Fish Shellfish Immunol. V. 21. № 4. P. 346.
https://doi.org/10.1016/j.fsi.2005.12.010

Mohammadian T., Alishahi M., Tabandeh M.R. et al. 2016. Probiotic effects of *Lactobacillus plantarum* and *L. delbrueckii* ssp. *bulguricus* on some immune-related parameters in *Barbus grypus* // Aquacult. Int. V. 24. № 1. P. 225.
https://doi.org/10.1007/s10499-015-9921-8

Mohanty B.R., Sahoo P.K., Mahapatra K.D. et al. 2007. Innate immune responses in families of Indian major carp, *Labeo rohita*, differing in their resistance to *Edwardsiella tarda* infection // Curr. Sci. India. V. 92. № 9. P. 1270.
https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2004.06.008

Mohanty B.R., Sahoo P.K. 2010. Immune responses and expression profiles of some immune-related genes in Indian major carp, *Labeo rohita* to *Edwardsiella tarda* in-

fection // Fish Shellfish Immunol. V. 28. № 4. P. 613. https://doi.org/10.1016/j.fsi.2009.12.025

Nayak A.K., Das B.K., Kohli M.P.S. et al. 2004. The immunosuppressive effect of α-permethrin on Indian major carp, rohu (*Labeo rohita* Ham.) // Fish Shellfish Immunol. V. 16. № 1. P. 41. https://doi.org/10.1016/S1050-4648(03)00029-9

Nayak S.K., Swain P., Nanda P.K. et al. 2008. Effect of endotoxin on the immunity of Indian major carp, *Labeo rohita* // Fish Shellfish Immunol. V. 24. № 4. P. 394. https://doi.org/10.1016/j.fsi.2007.09.005

Qi X-Z., Li D-L., Tu X. et al. 2016. Preliminary study on the relationship between dexamethasone and pathogen susceptibility on crucian carp (*Carassius auratus*) // Fish Shellfish Immunol. V. 48. P. 79. https://doi.org/10.1016/j.fsi.2016.10.017

Raa J. 1996.The use of immunostimulatory substances in fish and shellfish farming // Rev. Fish. Sci. V. 4. № 3. P. 229. https://doi.org/10.1080/10641269609388587

Sahoo P.K., Mahapatra K.D., Saha J.N. et al. 2008. Family association between immune parameters and resistance to *Aeromonas hydrophila* infection in the Indian major carp, *Labeo rohita* // Fish Shellfish Immunol. V. 25. № 1–2. P. 163. https://doi.org/10.1016/j.fsi.2008.04.003

Sahu S., Das B.K., Mishra B.K. et al. 2007. Effect of *Allium sativum* on the immunity and survival of *Labeo rohita* infected with *Aeromonas hydrophila* // J. Appl. Ichthyol. V. 23. № 1. P. 80. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2006.00785.x

Sahu S., Das B.K., Mishra B.K. et al. 2008. Effect of dietary *Curcuma longa* on enzymatic and immunological profiles of rohu, *Labeo rohita* (Ham.), infected with *Aeromonas hydrophila* // Aquacult. Res. V. 39. № 16. P. 1720–1730. https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2008.02048.x

Saikia D., Kamilya D. 2012. Immune responses and protection in catla (*Catla catla*) vaccinated against epizootic ulcerative syndrome // Fish Shellfish Immunol. V. 32. № 2. P. 353. https://doi.org/10.1016/j.fsi.2011.11.030

Saurabh S., Sahoo P.K. 2008. Lysozyme: an important defence molecule of fish innate immune system // Aquacult. Res. V. 39. № 3. P. 223. https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2007.01883.x

Saurabh S., Sahoo P.K., Mohanty B.R. et al. 2010. Modulation of the innate immune response of rohu *Labeo rohita* (Hamilton) by experimental freshwater lice *Argulus siamensis* (Wilson) infection // Aquacult. Res. V. 41. № 9. P. 326. https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2010.02538.x

Sen S.S., Giri S.S., Sukumaran V. 2014. Immune responses and protection in rohu vaccinated against *Aeromonas hydrophila* infection // Aquacult. Int. V. 22. № 5. P. 1637. https://doi.org/10.1007/s10499-014-9770-x

Shariff M., Jayawandena P.A.H.L., Yusoff F.M. et al. 2001. Immunological parameters of Javanese carp *Puntius gonionotus* (Bleeker) exposed to copper and challenged with *Aeromonas hydrophila* // Fish Shellfish Immunol. V. 11. № 4. P. 281. https://doi.org/10.1006/fsim.2000.0309

Sharma A., Deo A.D., Riteshkumar S.T. et al. 2010. Effect of *Withania somnifera* (L. Dunal) root as a feed additive on immunological parameters and disease resistance to *Aeromonas hydrophila* in *Labeo rohita* (Hamilton) fingerlings // Fish Shellfish Immunol. V. 29. № 3. P. 508. https://doi.org/10.1016/j.fsi.2010.05.005

Siwicki A., Studnicka M. 1987. The phagocytic ability of neutrophils and serum lysozyme activity in experimentally infected carp, *Cyprinus carpio* L. // J. Fish Biol. V. 31. (Suppl. A). P. 57. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1987.tb05293.x

Siwicki A.K., Cossarini-Dunier M., Studnicka M. et al. 1990. *In vivo* Effect of the Organophosphorus Insecticide Trichlorphon on Immune Response of Carp (*Cyprinus carpio*). II. Effect of High Doses of Trichlorphon on Nonspecific Immune Response // Ecotoxicol. Environ. Saf. V. 19. № 1. P. 99. https://doi.org/10.1016/0147-6513(90)90084-I

Skouras A., Lang T., Vobach M. et al. 2003. Assessment of some innate immune responses in dab (*Limanda limanda* L.) from the North Sea as part of an integrated biological effects monitoring // Helgoland Mar. Res. V. 57. № 3. P. 181. https://doi.org/10.1007/s10152-003-0143-5

Sun J., Wang Q., Qiao Z. et al. 2011. Effect of Lipopolysaccharide (LPS) and Outer Membrane Protein (OMP) Vaccines on Protection of Grass Carp (*Ctenopharyngodon idella*) against *Aeromonas hydrophila* // Bamidgeh. V. 63. P. 8.

Swain P., Nayak S.K., Nanda P.K. et al. 2008. Biological effects of bacterial lipopolysaccharide (endotoxin) in fish: A review // Fish Shellfish Immunol. V. 25. № 3. P. 191. https://doi.org/10.1016/j.fsi.2008.04.009

Tassakka A.C.M.A.R., Sakai M. 2002. CpG oligodeoxynucleotides enhance the non-specific immune responses on carp, *Cyprinus carpio* // Aquaculture. V. 209. № 1–4. P. 1. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(01)00764-5

Thilagam H., Gopalakrishnan S., Bo J. et al. 2009. Effect of 17 β-estradiol on the immunocompetence of Japanese sea bass (*Lateolabrax japonicus*) // Environ. Toxicol. Chem. V. 28. № 8. P. 1722. https://doi.org/10.1897/08-642.1

Tort L., Balasch J.C., Mackenzie S. 2003. Fish immune system. A crossroads between innate and adaptive responses // Immunologia. V. 22. № 3. P. 277.

Vainikka A., Jokinen E.I., Kortet R. et al. 2005. Effects of testosterone and β-glucan on immune functions in tench // J. Fish. Biol. V. 66. № 2. P. 348. https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00598.x

Wang W.B., Li A.H., Cai T.Z. et al. 2005. Effects of intraperitoneal injection of cortisol on non-specific immune functions of *Ctenopharyngodon idella* // J. Fish. Biol. V. 67. № 3. P. 779. https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00779.x

Wang G.-X., Liu Y.-T., Li F.-Y. et al. 2010. Immunostimulatory activities of *Bacillus simplex* DR-834 to carp (*Cyprinus carpio*) // Fish Shellfish Immunol. V. 29. № 3. P. 378. https://doi.org/10.1016/j.fsi.2010.03.014

Wang G.-X., Wang Y., Wu Z.-F. et al. 2011a. Immunomodulatory effects of secondary metabolites from thermophilic *Anoxybacillus kamchatkensis* XA-1 on carp, *Cyprinus*

carpio // Fish Shellfish Immunol. V. 30. № 6. P. 1331. https://doi.org/10.1016/j.fsi.2011.03.011

Wang G.-X., Li F.-Y., Cui J. et al. 2011б. Immunostimulatory activities of a decapeptide derived from *Alcaligenes faecalis* FY-3 to Crucian carp // Scand. J. Immunol. V. 74. № 1. P. 14. https://doi.org/10.1111/j.1365-3083.2011.02533.x

Wang N., Yang Z., Zang M. et al. 2013. Identification of Omp38 by immunoproteomic analysis and evaluation as a potential vaccine antigen against *Aeromonas hydrophila* in Chinese breams // Fish Shellfish Immunol. V. 34. № 1. P. 74. https://doi.org/10.1016/j.fsi.2012.10.003

Watanuki H., Chakraborty G., Korenaga H. et al. 2009. Immunostimulatory effects of natural human interferon-alpha (huIFN-α) on carps *Cyprinus carpio* L. // Vet. Immunol. Immunop. V. 131. № 3–4. P. 273. https://doi.org/10.1016/j.vetimm.2009.04.005

Wu Z.X., Pang S.F., Liu J.J. et al. 2013. *Coriolus versicolor* polysaccharides enhance the immune response of crucian carp (*Carassius auratus gibelio*) and protect against *Aeromonas hydrophila* // J. Appl. Ichthyol. V. 29. № 3. P. 562. https://doi.org/10.1111/jai.12105

Yang X., Guo J.L., Ye J.Y. et al. 2015. The effects of *Ficus carica* polysaccharide on immune response and expression of some immune-related genes in grass carp, *Ctenopharyngodon idella* // Fish Shellfish Immunol. V. 42. № 1. P. 132. https://doi.org/10.1016/j.fsi.2014.10.037

Yin G., Ardo L., Thompson K.D. et al. 2009. Chinese herbs (*Astragalus radix* and *Ganoderma lucidum*) enhance immune response of carp, *Cyprinus carpio*, and protection against *Aeromonas hydrophila* // Fish Shellfish Immunol. V. 26. № 1. P. 140. https://doi.org/10.1016/j.fsi.2008.08.015

Zhang L., Ma J., Fan Y. et al. 2016. Immune response and protection in gibel carp, *Carassius gibelio*, after vaccination with β-propiolactone inactivated cyprinid herpesvirus 2 // Fish Shellfish Immunol. V. 49. P. 344. https://doi.org/10.1016/j.fsi.2016.01.003

Effect of Infection and Injections of Substances from Different Origin on Lysozyme in Cyprinids (Cyprinidae) (Review)

M. F. Subbotkin[1, *] and T. A. Subbotkina[1]

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

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

In the review for the period of 2000–2016 the reactions of lysozyme in carp fishes (Family Cyprinidae), found under experimental conditions by the impact of substances from different origin, are shown. Ten species that are the objects of aquaculture are studied. The effect of pathogenic and parasitic infection, vaccination and immunization, as well as immunostimulants, including endotoxins, secondary metabolites, components of plant origin and hormones by means of injections, is considered. Pathogenic challenge of carp *Cyprinus carpio* L. by *Aeromonas hydrophila* (Chester) shows multidirectional changes and their absence in the activity of lysozyme. Parasitic infection of different fish species usually has an immunosuppressive effect. Vaccination and immunization cause an increase in serum lysozyme activity to 7–8 folds relative to control fish. However, the immune responses differ in time and depend on some factors, including the structure of the active substance and the composition of vaccine. Most immunostimulants contribute to a different degree to the increase in the activity and content of lysozyme in serum and organs of carps. The immune responses can be reversed depending on the dose of the active substance. The diversity of units of lysozyme activity makes it difficult to systematize immune responses even within a single fish species. The range of variation in serum lysozyme activity of *Cyprinus carpio* and *Labeo rohita* in studies of different researchers is very wide, which, probably, cannot correspond to adequate physiological values. There are data indicating the highest mortality among experimental fishes which have the highest serum lysozyme activity.

Keywords: lysozyme, activity, content, serum, organs, Cyprinidae, infection, injection

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 2, с. 192–197

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 57.044:57.026

ВЛИЯНИЕ ХОЛИНОЛИТИКОВ НА СКОРОСТЬ ПИЩЕВОЙ РЕАКЦИИ КАРПА *Cyprinus carpio* L.

© 2020 г. Е. С. Смирнова[a], В. В. Кузьмина[a], *

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

**e-mail: vkuzmina@ibiw.yaroslavl.ru*

Поступила в редакцию 25.01.2018 г.
После доработки 29.05.2018 г.
Принята к публикации 27.11.2018 г.

Исследовано влияние холинолитиков, блокирующих передачу сигналов в холинергической системе, на скорость пищевой реакции молоди карпа *Cyprinus carpio* L. Выявлены различия в величине и продолжительности эффектов холинолитиков, действующих на М- и Н-холинорецепторы, на один из показателей пищевого поведения рыб – скорость пищевой реакции. При введении наибольшей дозы (1.0 мг/кг массы тела) атропина и метацина максимальное увеличение латентного времени питания (уменьшение скорости пищевой реакции) рыб на 710 и 224% соответственно наблюдается через 1.5 ч, пентамина – на 249% через 30 мин после введения; возвращение к норме – через 9 ч при использовании атропина и метацина, через 8 ч – пентамина. Уменьшение дозы всех исследованных препаратов вызывает дозозависимое снижение времени их действия и величины латентного времени питания. Разная степень снижения скорости пищевой реакции при введении препаратов, оказывающих преимущественно центральное (атропин) и периферическое (метацин, пентамин) действие, свидетельствует о зависимости этого параметра от их влияния на М- или Н-холинорецепторы.

Ключевые слова: Cyprinus carpio L., нервная система, холинолитики, атропин, метацин, пентамин, М-холинорецепторы, Н-холинорецепторы

DOI: 10.31857/S032096522002014X

ВВЕДЕНИЕ

Известна важная роль нервной системы в регуляции пищевого поведения рыб и особая значимость рефлекторного торможения и возбуждения пищевого центра, а также слабая степень его развития у рыб (Пегель, 1979). Показано, что в контроль за питанием рыб вовлечены теленцефалон, гипоталамус и другие области головного мозга (Андреева, Обухов, 1999; Кузьмина, 2015; Cerda-Reverter, Canosa, 2009; Peter, 1979). У рыб разных таксономических групп выявлена зона гипоталамуса (inferior lobes), связанная с регуляцией питания. Нейроны этой зоны возбуждаются при стимуляции вкусовых и обонятельных рецепторов, а также ядер блуждающего нерва. Их электрическая стимуляция вызывает поисковую пищевую реакцию (Demski, 1982, 2012).

Поскольку пищевой центр гипоталамуса тесно связан с мозжечком, стволом мозга и спинным мозгом, он опосредует координацию сенсомоторных компонентов питания, визуальную, акустическую, механо- и электрорецептивную, а также соматосенсорную информацию, включая контроль за энергетическими запасами, обеспечивает мультисенсорный контроль питания хрящевых и костистых рыб (Андреева, Обухов, 1999; Demski, 2012). При этом особенно важна связь пищевого центра с передним мозгом, обрабатывающим указанную выше информацию (Андреева, Обухов, 1999).

Известно, что в регуляции питания и пищеварения рыб участвуют холинергические механизмы. Выделяют два основных типа холинэстераз: ацетилхолинэстераза (ацетилхолин ацетилгидролаза, К.Ф. 3.1.1.7) и холинэстераза (ацилхолин ацилгидролаза, К.Ф. 3.1.1.8), представленная рядом ферментов, в том числе бутирилхолинэстеразой. Ацетилхолинэстераза гидролизует ацетилхолин, роль бутирилхолинэстеразы не достаточно выяснена (Чуйко, Подгорная, 2007).

Ацетилхолин – один из наиболее важных трансмиттеров, контролирующих когнитивные функции (Захарова, Дудченко, 2012), а также моторику и секрецию кислоты в пищеварительной системе (Шпарковский, 1986; Tobin et al., 2009). Ключевой фермент синтеза ацетилхолина – холинацетилтрансфераза, катализирующая синтез медиатора из холина и ацетилкоэнзима А. Аце-

Сокращения: ЛВП – латентное время питания.

тилхолин синтезируется в нервных окончаниях нейронов. Биомаркеры холинергических нейронов – холинацетилтрансфераза (ChAT), ацетилхолинэстераза и везикулярный транспортер ацетилхолина (VAChT) (Arvidsson et al., 1997; Olsson, 2011; Schemann et al., 1993). Иммуногистохимические и фармакологические эксперименты позволили предположить, что у атлантической трески *Gadus morhua* L. ChAT- и VAChT-иммунореактивные нервные клетки содержат как моторные нейроны, так и интернейроны (Karila, Holmgren, 1995; Uyttebroek et al., 2010). Однако недостаток специфических антисывороток холинацетилтрансферазы и везикулярного транспортера ацетилхолина не позволяет получить данные о распределении холинергических нейронов у рыб (Olsson, 2011).

В качестве маркера холинергических нейронов чаще рассматривают ацетилхолинэстеразу, выявленную у многих видов рыб. Ее отмечали в телах нервных клеток и в нервных окончаниях, контактирующих с мышечными волокнами поперечно-полосатой мускулатуры пищеварительного тракта рыб (Чуйко, Подгорная, 2007; Шпарковский, 1986; Domeneghini et al., 1999, 2000; Radaelli et al., 2001). При исследовании гибрида спаровых рыб *Pagrus major* (Temminck & Schlegel, 1843) × *Dentex dentex* L. сильная реакционная способность обнаружена в телах нервных клеток Ауэрбахова сплетения дистальной части кишечника рыб (Radaelli et al., 2001). Фармакологические данные также показали вагусную холинергическую иннервацию у костистых (Nilsson, 1983).

Особого внимания заслуживает блуждающий нерв, осуществляющий связь между центральной нервной системой и периферией. При исследовании *Danio rerio* (Hamilton) показано, что первые нервные клетки появляются в кишечнике в течение 48 ч после оплодотворения (Holmberg et al., 2004), а через 3 сут после него (за 2–3 сут до начала экзогенного питания) нервные волокна большей части кишечника начинают экспрессировать различные сигнальные вещества (Holmberg et al., 2003; Olsson et al., 2008). У большинства видов рыб блуждающий нерв иннервирует часть пищевода, желудок и проксимальную часть кишечника, у некоторых видов рыб – только пищевод (Краюхин, 1963; Holmgren, Olsson, 2009; Nilsson, 1983). Помимо этого, пищеварительная система рыб находится под контролем автономной нервной системы, представленной парасимпатическим, симпатическим и метасимпатическим отделами (Краюхин, 1963; Шпарковский, 1986; Fange, Grove, 1979). Холинергические механизмы, обеспечивающие передачу информации от межмышечного, подслизистого и субсерозного нервных сплетений, играют важную роль в осуществлении периферических рефлексов (Шпарковский, 1986).

Активность ацетилхолинэстеразы обнаружена в различных органах и плазме крови, однако, наибольшая активность выявлена в мозге, где она играет важную роль в регуляции пищевого поведения рыб (Чуйко, Подгорная, 2007). Снижение активности ацетилхолинэстеразы при хроническом действии фосфорорганических соединений на рыб вызывает дискоординацию пищевого поведения и приводит к снижению количества потребляемого корма (Чуйко, Подгорная, 2007). Так, введение атропина (блокатора М-холинергических синапсов) лещу *Abramis brama* L., подвергшемуся действию фосфорорганического пестицида, приводит к восстановлению интенсивности питания и активности ацетилхолинэстеразы в мозге рыб, что подтверждает важную роль холинергической системы в регуляции их пищевого поведения (Chuiko et al., 2004). Сведения о влиянии холинолитиков различной природы на скорость пищевой реакции, одну из важных характеристик пищевого поведения рыб, до начала нашей работы отсутствовали.

Цель работы – исследовать влияние холинолитиков на скорость пищевой реакции пресноводных костистых рыб (на примере карпа).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования была молодь карпа *Cyprinus carpio* L. массой тела 7.31 ± 0.26 г. Опыты проводили при температуре 15 ± 2°C в непроточных аквариумах с принудительно аэрируемой водой объемом 40 л, площадью поверхности 30 × 50 см. До начала опытов рыб кормили ежедневно комбикормом в количестве 5% массы тела. Предварительно рыб акклимировали в течение 2 нед. к условиям эксперимента, приучая их брать корм с пинцета у поверхности воды. В качестве корма использовали мышечные волокна плотвы, близкие по форме и массе таковой личинок хирономид *Chironomus* sp. За 2 сут до опытов кормление рыб прекращали. В течение всего эксперимента рыб не кормили (получали только мышечные волокна плотвы во время каждого опыта). Для исследования влияния холинолитиков на скорость пищевой реакции молоди карпа формировали четыре группы рыб (одну контрольную и три опытных) по семь особей в каждой. Рыбам контрольной группы при помощи инсулинового шприца внутрибрюшинно вводили 0.2 мл раствора Рингера для холоднокровных животных (109 мМ NaCl, 1.9 мМ KCl, 1.1 мМ $CaCl_2$, 0.84 мМ $NaHCO_3$). Рыбам опытных групп вводили тот же объем раствора холинолитиков, приготовленных на основе раствора Рингера: метоциния йодид $C_{19}H_{24}INO_3$ (метацин), атропина сульфат $C_{17}H_{23}NO_3$ (атропин) – М-холинолитики, и азаметония бромид $C_{13}H_{33}Br_2NO_3$ (пентамин) – Н-холинолитик. Исследуемые вещества вводили в дозах 1.0, 0.75, 0.5,

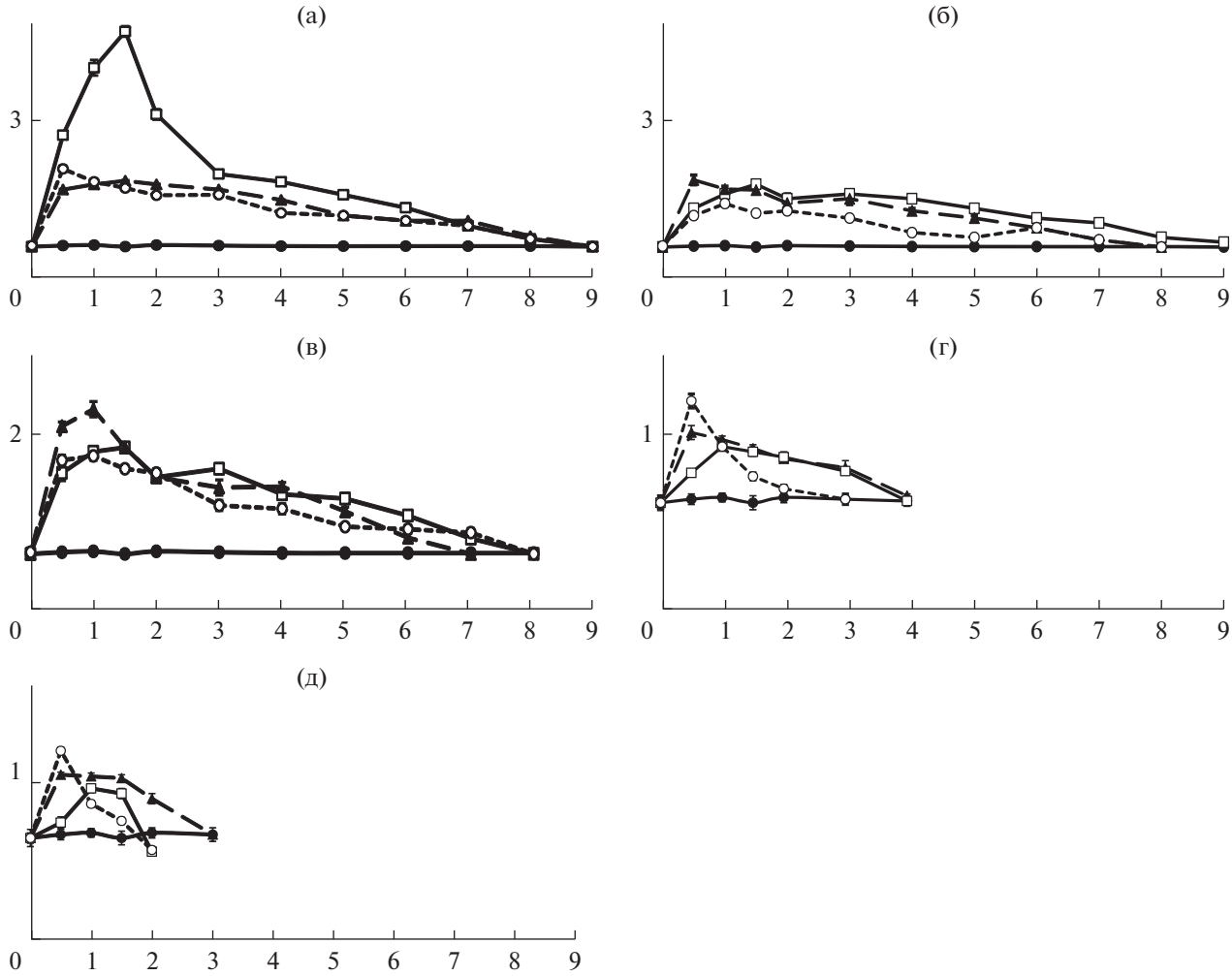

Рис. 1. Зависимость влияния холинолитиков на ЛВП *Cyprinus carpio* L. По оси ординат – ЛВП, с; по оси абсцисс – время, ч. Доза препарата, мг/кг: а – 1.0, б – 0.75, в – 0.5, г – 0.1, д – 0.05 мг/кг. ● – контроль, □ – атропин, ▲ – метацин, ○ – пентамин.

0.1 или 0.05 мг/кг массы тела. Рыбам каждой группы исследуемый препарат вводили последовательно, начиная с минимальной дозы. Интервал между опытами в зависимости от дозы препарата колебался от одной до двух недель. В этот период рыб кормили ежедневно комбикормом в количестве 5% массы тела. Следующая серия опытов начиналась после полного восстановления нормы.

Скорость пищевой реакции оценивали по ЛВП рыб – величине, обратно пропорциональной скорости пищевой реакции. Критерием служил промежуток времени (с) от момента соприкосновения пищи с поверхностью воды в центре аквариума до момента схватывания ее первой из группы рыб (Пегель, 1979). Опыты проводили один раз в сутки. За 1 ч до опыта в аквариумах меняли 1/2 объема воды. Рыб контрольной группы инъецировали в 9 ч, опытных – последовательно через каждые 5 мин после окончания процедуры инъецирования рыб соответствующей группы. Показания снимали сразу после инъекции (“нулевая” точка), через 30 мин и далее через каждый час в течение 9 ч после инъекции исследуемых веществ. Всего проведено 20 опытов (129 определений ЛВП).

Вычисляли значения средних арифметических и ошибок среднего. С помощью *t*-критерия Стьюдента для малых выборок рассчитывали достоверность различий между данными опыта и контроля при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

При исследовании влияния максимальной дозы (1 мг/кг массы тела) метацина, атропина и пентамина на пищевое поведение рыб зарегистрированы увеличение ЛВП и различия в величине и продолжительности эффекта указанных

препаратов (рис. 1). При введении атропина максимальное увеличение ЛВП (на 710%) наблюдали через 1.5 ч после начала эксперимента, при введении метацина – на 224% в то же время, при введении пентамина – на 249% через 30 мин после начала эксперимента. Несмотря на снижение ЛВП у рыб опытных групп, в течение 7 ч эксперимента их показатели достоверно отличались от таковых контроля ($p < 0.05$). Возвращение ЛВП к норме в первых двух случаях наблюдалось через 9 ч, в последнем – через 8 ч.

При исследовании влияния меньших доз этих веществ (0.75 и 0.5 мг/кг массы тела) на пищевое поведение рыб установлено более чем двукратное снижение ЛВП под влиянием атропина по сравнению с дозой 1 мг/кг массы тела, а также уменьшение продолжительности эффектов метацина и пентамина до 8 ч (в случае метацина в дозе 0.5 мг/кг массы тела до 7 ч). Следует отметить более резкое снижение ЛВП под влиянием атропина, особенно через 1.5 ч после введения препарата в этих дозах по сравнению с бóльшей дозой (1 мг/кг массы), а также укорочение сроков возвращение ЛВП к норме, когда наблюдались достоверные отличия показателей опытов от таковых контроля.

При исследовании влияния низких доз (0.1 и 0.05 мг/кг массы тела) указанных веществ отмечено еще большее снижение величины ЛВП, особенно при использовании атропина и метацина, по сравнению дозами препаратов 0.5–1.0 мг/кг массы тела. Максимальное увеличение ЛВП под влиянием метацина наблюдалось через 30 мин, атропина – через 1 ч после введения (на 65.6 и 57.4% соответственно при дозе 0.1 мг/кг массы тела и на 48.4 и 11.5% при дозе 0.05 мг/кг массы тела). При использовании пентамина ЛВП увеличивалось на 93.4 и 75.4% соответственно. Продолжительность эффекта препаратов при дозе 0.1 мг/кг массы тела снижалась до 4 ч (атропин, метацин) и 3 ч (пентамин), при дозе 0.05 мг/кг массы тела – до 3 ч (метацин) и 2 ч (атропин, пентамин).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Поскольку сведения о влиянии холинолитиков на пищевое поведение рыб ограничены (Chuiko et al., 2004), важно отметить, что полученные данные подтверждают участие парасимпатической нервной системы (Шпарковский, 1986; Domeneghini et al., 1999, 2000; Radaelli et al., 2001) и значительную роль М- и Н-холинорецепторов в проведении импульсов, обеспечивающих реализацию процессов пищеварения (Шпарковский, 1986; Nilsson, 1983), существенно влияющих на их пищевое поведение.

Действительно, блокада М- и Н-рецепторов различными холинолитиками вызывает дозозависимое увеличение ЛВП рыб. При этом степень увеличения и характер изменения показателя различны. Так, эффект метацина и пентамина резко возрастает при увеличении дозы от 0.1 до 0.5 мг/кг массы тела. Зависимость эффекта атропина от дозы в большинстве случаев сходна с описанной выше, однако наблюдается резкое увеличение показателя при повышении дозы до 1 мг/кг массы тела.

Также обращают на себя внимание значительно бóльшие эффекты атропина по сравнению с метацином и пентамином в течение первых 1.5 ч после введения препарата. Последнее может быть обусловлено их различным действием на нервную систему. Действительно, атропин – классический М-холиноблокатор, нарушающий проведение нервного импульса в результате конкуренции с ацетилхолином и блокирования разных подтипов М-холинорецепторов в области окончаний парасимпатических нервных волокон (Усов и др., 1990).

Метацин и пентамин, будучи периферическими холинолитиками, действуют на холинорецепторы периферических тканей. Этот факт свидетельствует о важной роли сигналов, поступающих из периферии, в том числе пищеварительной системы (Holmgren, Olsson, 2009; Olsson, 2011), в реализации пищевого поведения рыб. Метацин конкурентно блокирует М-холинорецепторы преимущественно периферических холинергических структур. Пентамин прерывает проведение нервных импульсов через вегетативные ганглии, блокируя Н-холинорецепторы парасимпатических и симпатических вегетативных ганглиев, а также уменьшает выделение адренергических веществ надпочечниками. При этом первый не проникает через гематоэнцефалический барьер, второй может частично преодолевать его (Усов и др., 1990).

Кроме того, при использовании минимальных доз пенамина показано, что его эффект снижается в меньшей степени по сравнению с таковым атропина и метацина. Выявленные различия могут быть обусловлены тем, что пентамин блокирует не только Н-холинорецепторы, расположенные в парасимпатических, но и в симпатических ганглиях, а также в хромаффинной ткани надпочечников, что может приводить к уменьшению выделения адреналина.

Поскольку холинолитики, действующие на периферические холинорецепторы и блокирующие информацию, поступающую от пищеварительного тракта, оказывают меньшее воздействие на скорость пищевой реакции рыб, чем холинолитик, обладающий центральным действием, не исключено, что последний может блокировать передачу сигналов не только от пищеварительной системы, но и от сенсорных систем. При этом создается впечатление, что более ярко выраженный

дозозависимый эффект атропина может быть обусловлен его участием в проведении импульсов, поступающих от различных сенсорных систем – визуальной, акустической, механо- и электрорецептивной – и обеспечивающих мультисенсорный контроль питания (Андреева, Обухов, 1999). Сопоставление данных, касающихся малых доз М-холинолитиков, свидетельствует о большей продолжительности действия М-холинолитиков по сравнению с Н-холинолитиками, что, по-видимому, связано с разным количеством рецепторов тех и других.

Выводы. Выявлены различия в величине и продолжительности эффектов холинолитиков, действующих на М- и Н-холинорецепторы, на один из показателей пищевого поведения рыб – скорость пищевой реакции. При введении наибольшей дозы (1.0 мг/кг массы тела) атропина и метацина максимальное увеличение ЛВП рыб на 710 и 224% соответственно наблюдается через 1.5 ч, пентамина – на 249% через 30 мин после введения, возвращение к норме – через 9 ч (в опытах с атропином и метацином) и 8 ч (с пентамином). Снижение дозы препаратов вызывает дозозависимое укорочение времени их действия и снижение ЛВП. Эффект меньших доз пентамина снижается в меньшей степени по сравнению с таковым метацина и атропина. Разная степень снижения скорости пищевой реакции при введении препаратов, оказывающих преимущественно центральное (атропин) и периферическое (метацин, пентамин) действие, свидетельствует о зависимости этого параметра от их влияния на М- или Н-холинорецепторы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России (тема № АААА-А18-118012690102-9).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреева Н.Г., Обухов Д.К. 1999. Эволюционная морфология нервной системы позвоночных. Санкт-Петербург: Лань.

Захарова Е.И., Дудченко А.М. 2012. Холинацетилтрансфераза и ее роль в регуляции обмена и секреции ацетилхолина // Патогенез. Т. 10. № 4. С. 29.

Краюхин Б.В. 1963. Физиология пищеварения пресноводных костистых рыб. Москва: Изд-во АН СССР.

Кузьмина В.В. 2015. Процессы экзотрофии у рыб. Организация. Регуляция. Адаптации. Москва: Полиграф-Плюс.

Пегель В.А. 1979. Эколого-физиологические особенности пищеварения у рыб // Современные вопросы экологической физиологии рыб. Москва: Наука. С. 42.

Чуйко Г.М., Подгорная В.А. 2007. Холинэстеразы пресноводных костистых рыб // Физиология и токсикология пресноводных животных. Рыбинск: Дом печати. С. 100.

Шпарковский И.А. 1986. Физиология пищеварения рыб. Двигательная функция. Ленинград: Наука.

Усов И.Н., Фурсевич В.М., Кевра М.К. 1990. Фармакорецептурный справочник педиатра. Минск: Вышэйша школа.

Arvidsson U., Riedl M., Elde R. et al. 1997. Vesicular acetylcholine transporter (VAChT) protein: a novel and unique marker for cholinergic neurons in the central and peripheral nervous systems // J. Comp. Neurol. V. 378. P. 454.

Cerda-Reverter J.M., Canosa L.F. 2009. Neuroendocrine systems of the fish brain // Fish Physiology. Cambridge, MA: Academic Press. P. 3.

Chuiko G.M., Gerassimov Y.V., Pavlov D.D. 2004. Cholinergic regulation of feeding behavior of bream *Abramis brama,* a freshwater teleost // Abstr. Pavlov Centenary Symposium Integrative physiology&behaviour. Saint Petersburg. P. 50.

Demski L.S. 1982. A hypothalamic feeding area in the brain of sharks and teleosts // Florida Mar. Res. Publ. V. 45. № 1. P. 34.

Demski L.S. 2012. The neural control of feeding in elasmobranchs: A review and working model // Environ. Biol. Fish. V. 95. Issue 1. P. 169.

Domeneghini C., Arrighi S., Radaelli G. et al. 1999. A morphological and histochemical analysis of the neuroendocrine system of the gut in *Acipenser transmontanus* // J. Appl. Ichthyol. V. 15. P. 81.

Domeneghini C., Radaelli G., Krighi S. et al. 2000. Neurotransmitters and putative neuromodulators in the gut of *Anguilla anguilla* (L.). Localizations in the enteric nervous and endocrine systems // Eur. J. Histochem. V. 44. P. 295.

Fange R., Grove D. 1979. Digestion // Fish physiology. New York: Acad. Press. V. 8. P. 162.

Holmgren S., Olsson C. 2009. The neuronal and endocrine regulation of gut function // Fish Physiology. Cambridge: Academic Press. V. 28. P. 467.

Holmberg A., Schwerte T., Fritsche R. et al. 2003. Ontogeny of intestinal motility in correlation to neuronal development in zebrafish embryos and larvae // J. Fish Biol. V. 63. P. 318.

Holmberg A., Schwerte T., Pelster B. et al. 2004. Ontogeny of the gut motility control system in zebrafish *Danio rerio* embryos and larvae // J. Exp. Biol. V. 207. P. 4085.

Karila P., Holmgren S. 1995. Enteric reflexes and nitric oxide in the fish intestine // J. Exp. Biol. V. 198. P. 2405.

Nilsson S. 1983. Autonomic Nerve Function in the Vertebrates // Zoophysiology. V. 13. Berlin: Springer. P. 5.

Olsson C. 2011. The Enteric Nervous System // Fish Physiology. The multifunctional gut of fish. Amsterdam: Acad. Press. V. 30. P. 320.

Olsson C., Holmberg A., Holmgren S. 2008. Development of enteric and vagal innervation of the zebrafish (*Danio rerio*) gut // J. Comp. Neurol. V. 508. P. 756.

Peter R.E. 1979. The brain and feeding behaviour // Fish Physiology. V. 8. New York: Acad. Press. P. 121.

Radaelli G., Domeneghini C., Arrighi S. et al. 2001. Neurotransmitters, neuromodulators, and neurotrophin receptors in the gut of pantex, a hybrid sparid fish (*Pagrus major* x *Dentex dentex*). Localizations in the enteric ner-

vous and endocrine systems // Histol. Histopathol. V. 16. P. 845.
https://doi.org/10.14670/HH-16.845

Schemann M., Sann H., Schaaf C. et al. 1993. Identification of cholinergic neurons in enteric nervous system by antibodies against choline acetyltransferase // Amer. J. Physiol. V. 265. P. G1005.

Tobin G., Giglio D., Lundgren O. 2009. Muscarinic receptor subtypes in the alimentary tract // J. Physiol. Pharmacol. V. 60. P. 3.

Uyttebroek L., Shepherd I.T., Harrisson F. et al. 2010. Neurochemical coding of enteric neurons in adult and embryonic zebrafish (*Danio rerio*) // J. Comp. Neurol. V. 518. № 21. P. 4419.

The Effect of Cholinolytics on the Rate of Feeding Reaction in Carp *Cyprinus carpio* L.

E. S. Smirnova[1] and V. V. Kuz'mina[1], *

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

**e-mail: vkuzmina@ibiw.yaroslavl.ru*

The effect of cholinolytics blocking signal transmission in the cholinergic system on the rate of feeding reaction of juvenile carp *Cyprinus carpio* L. was studied. Differences in the magnitude and duration of the effects of cholinolytics acting on M- and N-cholinergic receptors on one of the indicators of the feeding behavior of fish, the rate of feeding reaction, were revealed. With the administration of the highest dose (1.0 mg/kg body weight) of atropine and metacin, the maximum increase in latent feeding time (or a decrease in the rate of feeding reaction) of fish by 710 and 224%, respectively, is observed after 1.5 hours, pentamine – by 249% 30 minutes after administration; the return to normal – after 9 hours with atropine and metacin, after 8 hours – with pentamine. A decrease in the dose of all the studied cholinolytics causes a dose-dependent decrease in the time of their action and the feeding latent time. A different degree of decrease in the rate of feeding reaction with the administration of cholinolytics that have a predominantly central (atropine) and peripheral (metacin, pentamine) effect indicates the dependence of this parameter on their effect on M- or N-cholinergic receptors.

Keywords: Cyprinus carpio L., nervous system, cholinolytics, atropine, metacin, pentamine, M-cholinergic receptors, N-cholinergic receptors

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 2, с. 198–200

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 595.14:591.152(282.2)

РАСШИРЕНИЕ АРЕАЛА КАСПИЙСКОГО ВСЕЛЕНЦА ПИЯВКИ *Archaeobdella esmonti* (Annelida: Clitellata: Hirudinida) В БАССЕЙНЕ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

© 2020 г. С. Н. Перова*

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

**e-mail: perova@ibiw.yaroslavl.ru*

Поступила в редакцию 31.01.2019 г.
После доработки 04.03.2019 г.
Принята к публикации 09.04.2019 г.

Представитель каспийской фауны пиявка *Archaeobdella esmonti* Grimm, 1876, ранее вселившаяся в большинство водохранилищ Волжско-Камского каскада, летом 2017 г. впервые обнаружена в Угличском водохранилище. В 2009 г. *A. esmonti* зарегистрирована в Рыбинском водохранилище, где к 2015 г. она успешно натурализовалась и частота ее встречаемости увеличилась до 50%. Приведены размерно-массовые характеристики и обилие вида в Рыбинском водохранилище.

Ключевые слова: пиявка, *Archaeobdella esmonti*, новые местообитания, каспийский вселенец, Угличское и Рыбинское водохранилища, Верхняя Волга

DOI: 10.31857/S0320965220010155

Во второй половине XX в. значительно возросла интенсивность расселения чужеродных видов за пределы их естественных ареалов. В бассейне р. Волги этому способствовали гидростроительство, судоходство, а также плановая интродукция чужеродных видов (Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976). В водохранилищах Волжского каскада пополнение фауны происходит в основном за счет видов понто-каспийского комплекса, обладающих значительным акклиматизационным потенциалом (Мордухай-Болтовской, 1960).

Материалом для статьи послужили данные многолетнего мониторинга макрозообентоса в составе комплексных экспедиций, проведенных Институтом биологии внутренних вод РАН на волжских водохранилищах. Материал собирали в летний и осенний периоды 2009–2018 гг. Пробы грунта отбирали модифицированным дночерпателем Экмана–Берджа (ДАК-250) с площадью захвата 1/40 м^2 и ДАК-100 с площадью захвата 1/100 м^2, по один-два подъема на каждой станции. В 2018 г. дополнительно отбирали качественные пробы с помощью гидробиологического сачка и драги. Сбор, разборку, камеральную и статистическую обработку собранного материала проводили по стандартной методике (Методика..., 1975).

Пиявка *Archaeobdella esmonti* Grimm, 1876, приспособленная к жизни в илистом грунте, – обитатель солоновато-водных водоемов, элемент автохтонной фауны Каспийского моря. Она встречается в Азовском море, устьях рек Волга, Дон и Днепр, а также в лиманах около г. Одессы (Лукин, 1976). По своему ареалу *A. esmonti* считалась палеарктическим эндемиком с ограниченным распространением (Лукин, 1976), но в конце XX в. началось ее продвижение на север. Как показали исследования многих авторов, этот вид пиявок обладает высокой способностью к расселению и освоению новых местообитаний. В 1990 г. *A. esmonti* впервые обнаружена в Волгоградском и Саратовском водохранилищах (Баканов, 1993). В начале XXI в. вид отмечен в макрозообентосе Чебоксарского водохранилища (Баканов, 2005) и в верховьях Куйбышевского водохранилища (Зинченко и др., 2008). В настоящее время продолжается колонизация пиявкой *A. esmonti* новых местообитаний в Куйбышевском водохранилище – в 2016 г. найдена в Волжском и Волго-Камском плесах (Tokinova, 2017). Кроме того, по последним данным, эта пиявка начала продвижение вверх по р. Каме и в 2017 г. обнаружена в Нижнекамском водохранилище (Мельникова, 2018).

В бассейне Верхней Волги *A. esmonti* впервые отмечена А.И. Бакановым в 2001 г. в Горьковском водохранилище ниже г. Костромы (Скальская, 2010). В 2009 г. пиявка зарегистрирована нами в Рыбинском водохранилище, частота ее встречаемости достигала 20%. К 2015 г. она расселилась по водохранилищу, освоив новые местообитания

Таблица 1. Размерно-массовые характеристики и обилие пиявки *Archaeobdella esmonti* в Рыбинском водохранилище в 2015–2017 гг.

Биотоп	Длина, мм	Масса, мг	*N*, экз./м^2	*B*, г/м^2
СИ	6.0–33.0 / 14.2 ± 1.3	4.0–60.5 / 17.8 ± 3.4	20–80 / 54 ± 6	0.28–1.89 / 0.89 ± 0.20
ЗР + Д	8.0–16.5 / 11.9 ± 2.1	7.0–31.0 / 15.4 ± 6.1	20–200 / 60 ± 32	0.14–2.40 / 0.94 ± 0.44
ЗП	3.0–10.0 / 6.5 ± 0.8	0.5–11.0 / 4.5 ± 0.9	20–50 / 25 ± 3	0.01–0.22 / 0.10 ± 0.03

Примечание. СИ – серый ил, ЗР + Д – заиленный ракушечник в биоценозе моллюсков сем. Dreissenidae, ЗП – заиленный песок, *N* – численность, *B* – биомасса. Над чертой – min–max, под чертой – среднее и его ошибка.

(Perova et al., 2019). В 2009–2014 гг. частота встречаемости пиявки в Рыбинском водохранилище не превышала 25%, а в 2015 г. она увеличилась до 50%, что позволило сделать вывод об успешной натурализации *A. esmonti* в этом водоеме.

В Угличском водохранилище *A. esmonti* впервые обнаружена летом 2017 г. у пос. Белый Городок (56°59″114′ с.ш., 37°28″464′ в.д.). Пиявка найдена в пробе макрозообентоса, отобранной на глубине 2.5 м на заиленном песке. Ее длина была 9 мм, масса – 6.5 мг. В августе 2018 г. *A. esmonti* повторно найдена у пос. Белый Городок в русле на глубине 11 м, на биотопе заиленного песка с ракушечником. Ее длина была 8 мм, масса – 5.3 мг. Кроме того, в 2018 г. два экземпляра *A. esmonti* (длиной 7.0 и 8.5 мм, массой 3.6 и 5.0 мг соответственно) отмечены в качественной пробе у г. Дубна (56°52.562′ с.ш., 37°5.068′ в.д.). Несмотря на единичные находки, видовая принадлежность пиявки не вызывает сомнений, поскольку *A. esmonti* имеет присущие только этому виду морфологические особенности: отсутствие глаз, наружные покровы без пигментации, передний конец тела сильно сужен в виде хоботка, задняя присоска редуцирована и имеет вид тонкой пластинки, прижатой к заднему концу тела (Лукин, 1976).

Ранее считали, что *A. esmonti* обитает исключительно на илистых грунтах (Гримм, 1876; Лукин, 1976), однако в водохранилищах р. Волги она встречается и на песках (Perova et al., 2019). Следует отметить, что, по сравнению с другими водохранилищами волжского каскада, наибольшая частота встречаемости, а также численность и биомасса *A. esmonti* зарегистрированы в Рыбинском водохранилище (Perova et al., 2019). По-видимому, условия обитания в Рыбинском водохранилище (илистые грунты и слабая проточность) оказались благоприятными для пиявки-вселенца. Как и другие пиявки, *A. esmonti* часто встречается в биоценозах моллюсков сем. Dreissenidae и имеет в них наиболее высокие показатели численности и биомассы (табл. 1). Наибольшая средняя длина и индивидуальная масса пиявок *A. esmonti* зарегистрирована на биотопе серого ила, наименьшие размерно-массовые характеристики и показатели обилия – на заиленном песке (табл. 1).

Предположительно, изменения климата, а именно, устойчивая тенденция к потеплению, наблюдающаяся в бассейне Верхней Волги со второй половины XX в., создала условия для расширения ареала солоновато-водной пиявки *A. esmonti* в верхневолжских водохранилищах. Продвижению пиявки вверх по каскаду волжских водохранилищ способствовало судоходство. Потепление привело к изменению экологических условий в Рыбинском водохранилище (Литвинов, Законнова, 2014), которые, по-видимому, стали благоприятны для натурализации в нем *A. esmonti*. Так, за последние 50 лет отмечено повышение минерализации воды Волжских водохранилищ в результате увеличения влияния меженного стока (Цельмович, Отюкова, 2018). В последние годы наблюдений отмечен рост трофического статуса Рыбинского водохранилища по показателям содержания осадочных пигментов в грунтах на участках накопления илов (Сигарева и др., 2016). Одновременно на этих участках наблюдался интенсивный рост численности и биомассы макрозообентоса за счет полисапробных видов олигохет и личинок мотыля (Perova et al., 2019), что также может служить косвенным признаком продолжающегося эвтрофирования Рыбинского водохранилища. По-видимому, рост обилия олигохет и личинок хирономид – кормовых объектов хищной *A. esmonti* – способствовал ее успешной натурализации в Рыбинском водохранилище. Вселение *A. esmonti* не имеет негативных последствий для экосистемы водоема, поскольку пиявка в условиях водохранилищ не образует значительных скоплений, она не конкурирует с бентосоядными рыбами, но сама может быть их кормовым объектом.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен Е.Г. Пряничниковой (Институт биологии внутренних вод РАН) за участие в обработке проб макрозообентоса и предоставленные материалы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России (темы № АААА-А18-118012690106-7 и АААА-А18-118012690105-0).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баканов А.И. 1993. О появлении пиявки *Archaeobdella esmonti* (Arhynchobdella, Herpobdellidae) в волжских водохранилищах // Зоол. журн. Т. 72. Вып. 6. С. 135.

Баканов А.И. 2005. Бентос Чебоксарского водохранилища: таксономический состав и обилие // Биол. внутр. вод. № 1. С. 69.

Гримм О.А. 1876. Труды Арало-Каспийской экспедиции. Вып. 2. Тетр. 1. Санкт-Петербург. 168 с.

Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Загорская Е.П., Антонов П.И. 2008. Распределение инвазионных видов в составе донных сообществ Куйбышевского водохранилища: анализ многолетних исследований // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 10. № 2. С. 547.

Литвинов А.С., Законнова А.В. 2014. Экологические условия в Рыбинском водохранилище при потеплении климата // Географический вестник. Физическая география и геоморфология. № 2(29). С. 41.

Лукин Е.И. 1976. Фауна СССР. Т. 1. Ленинград: Наука.

Мельникова А.В. 2018. Биологическое разнообразие донных беспозвоночных Нижнекамского водохранилища по данным 2017 г. // Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса: Матер. VI науч.-практ. конф. молодых учёных с международным участием. Москва: Изд-во ВНИРО. С. 174.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. Москва: Наука.

Мордухай-Болтовской Ф.Д. 1960. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. Москва: Изд-во АН СССР.

Мордухай-Болтовской Ф.Д., Дзюбан Н.А. 1976. Изменения в составе и распределении фауны Волги в результате антропогенных воздействий // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Ленинград: Наука. С. 67.

Сигарева Л.Е., Пырина И.Л., Тимофеева Н.А. 2016. Межгодовая динамика хлорофилла в планктоне и донных отложениях Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. № 76(79). С. 119.

Скальская И.А. 2010. О базе данных “Freshwater Invasion” // Экология и морфология беспозвоночных континентальных вод. Махачкала: Изд-во “Наука ДНЦ”. С. 467.

Цельмович О.Л., Отюкова Н.Г. 2018. Содержание железа и главных компонентов солевого состава в воде волжских водохранилищ в период открытой воды 2015 г. // Тр. Ин-та биологии внутренних вод РАН. № 81(84). С. 7.

Perova S.N., Pryanichnikova E.G., Zhgareva N.N. 2019. Appearance and Distribution of New Alien Macrozoobenthos Species in the Upper Volga Reservoirs // Rus. J. Biol. Invasions. V. 10 № 1. P. 30. https://doi.org/10.1134/S2075111719010119

Tokinova R.P. 2017. New Data on the Distribution of the Invader Leech Species *Archaeobdella esmonti* (Clitellata: Hirudinida) in the Kuybyshev Reservoir // Russ. J. Biol. Invasions. V. 8. № 4. P. 370. https://doi.org/10.1134/S2075111717040129

Range Expansion of the Caspian Invader, Leech *Archaeobdella esmonti* (Annelida: Clitellata: Hirudinida) in the Upper Volga Basin

S. N. Perova*

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

**e-mail: perova@ibiw.yaroslavl.ru*

A representative of the Caspian fauna, the leech *Archaeobdella esmonti* Grimm, 1876 which was earlier introduced into most reservoirs of the Volga cascade was first recorded in the Uglich Reservoir in summer 2017. In 2009, *A. esmonti* was first detected in the Rybinsk Reservoir where it successfully naturalized by 2015 and its frequency of occurrence increased to 50%. The quantitative and size-weight characteristics of the species in the Rybinsk Reservoir are presented.

Keywords: leech, *Archaeobdella esmonti*, new habitats, Caspian invader, Uglich and Rybinsk Reservoir, Upper Volga

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 2, с. 201–204

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 582.252

ПЕРВАЯ НАХОДКА *Borghiella dodgei* (Dinoflagellata) В ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЕ

© 2020 г. А. Ф. Крахмальный[a], *, Л. П. Гапонова[a], А. Г. Костенко[a]

[a] *Институт эволюционной экологии Национальной академии наук Украины, Киев, Украина*

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

Поступила в редакцию 13.05.2019 г.
После доработки 22.07.2019 г.
Принята к публикации 23.09.2019 г.

Исследована морфология редкого криофильного вида динофлагеллят *Borghiella dodgei* Moestrup, Hansen & Daugbjerg из Восточной Европы (г. Киев, Украина). До настоящего времени было известно только два местонахождения этого вида (пресные водоемы Италии и Португалии). В работе приводятся оригинальное описание *B. dodgei* из нового локалитета, рисунки и фотографии. Обсуждаются вопросы морфологической изменчивости, экологии и распространения *B. dodgei*.

Ключевые слова: динофлагелляты, Dinoflagellata, Dinophyta, морфология, таксономия, распространение, Украина

DOI: 10.31857/S0320965220020084

Ранней весной 2019 г. в небольшом временном водоеме с талой водой, расположенном на территории парка “Феофания” (Голосеевский национальный природный парк, г. Киев), было зарегистрировано массовое развитие неизвестного ранее для Восточной Европы вида динофлагеллят (Moestrup, Calado, 2018). Предварительно вид был отнесен к роду *Gymnodinium* Stein. Однако при дальнейшем изучении удалось обнаружить у нового вида многочисленные очень тонкие амфиесмальные пластинки и едва заметную в режиме флюоресценции апикальную борозду. Полученные данные позволили отнести найденные образцы динофлагеллят к недавно описанному роду *Borghiella* Moestrup, Hansen & Daugbjerg (Moestrup et al., 2008), ранее неизвестному для Украины и Восточной Европы.

Род *Borghiella* характеризуется следующими признаками: клетки с перипластом, состоящим из множества тонких, чаще шестиугольных пластинок. На вершине клеток находится апикальная борозда. По периферии клеток располагаются многочисленные золотистые или желто-зеленые хлоропласты. В области продольной борозды присутствует красного цвета глазное пятно (стигма). Клетки очень нежные, все время находятся в движении, не переносят фиксации, после гибели теряют характерную форму. Все известные виды *Borghiella* – криофильные (Daugbjerg et al., 2014; Moestrup, Calado, 2018; Moestrup et al., 2008).

По совокупности признаков найденный вид идентифицирован как *Borghiella dodgei* Moestrup, Hansen & Daugbjerg – типовой вид рода *Borghiella*. До настоящего времени было известно лишь два местонахождения этого вида – горные озера Итальянских Альп (Flaim et al., 2010; Hansen, Flaim, 2007; Hansen et al., 2007; Moestrup, Calado, 2018; Moestrup et al., 2008) и пресные водоемы провинции Бейра-Литорал, Португалия (Pandeirada et al., 2013).

Клетки динофлагеллят отбирали в водоеме овальной формы, 1–2 м в поперечнике, заполненном опавшими листьями и кусочками тающего льда, температура воды 4°C (рис. 1). Цвет воды красновато-коричневый. Гидрохимические показатели: кислород 59.4%, DO (растворенный кислород) 7.08 мг/л, NO_3 2.2 мг/л, NO_2 < 0.000 мг/л, PO_4 > 2.75 мг/л, pH 7.3.

Динофлагеллят не фиксировали и не концентрировали, в процессе изучения (в течение нескольких суток) хранили в холодильнике при температуре 5°C. Клетки рассматривали с помощью светового микроскопа “Olympus BX51” в режимах просвета, рельефно-фазового контраста (контраст Номарского, DIC) и флюоресценции с предварительным окрашиванием клеточных покровов Calcofluor White Stain 18909-100ML-F (Fritz, Triemer, 1985). Использовали объективы UPlanFLN 40x/0.67 и UPlanFLN 100x/1.30 Oil. Для фотографирования применяли фотоаппарат “Canon EOS 1000D”. Размеры клеток определяли с помощью программы AmScope 3.7.

Class Dinophyceae Fritsch in West & Fritsch, 1927.

Order Suessiales Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton, Williams, 1993.

Family Borghiellaceae Moestrup, Lindberg & Daugbjerg, 2009.

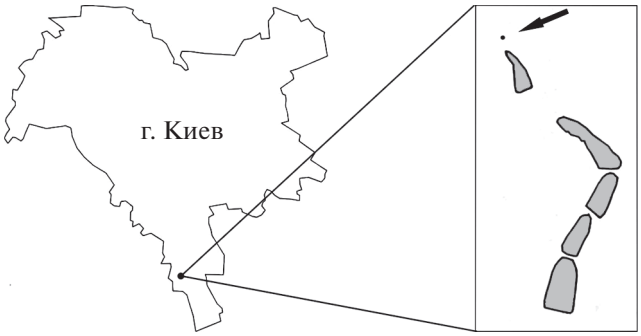

Рис. 1. Карта-схема расположения водоемов в парке “Феофания” (стрелкой указано место отбора образцов).

Genus ***Borghiella*** Moestrup, Hansen & Daugbjerg, 2008.

Borghiella dodgei Moestrup, Hansen & Daugbjerg, 2008 (рис. 2, рис. 3).

Описание. Вегетативные клетки очень нежные, находятся в постоянном движении, более или менее овальные или почти округлые, слегка дорзо-вентрально сжатые. Эпикон и гипокон почти одинакового размера или гипокон чуть больше. Эпикон слегка конусообразный, иногда овальный. Гипокон сужающийся, часто обратнотрапециевидный, дорзо-вентрально сжатый в большей степени, чем эпикон. Эпикон в районе пересечения пояска и борозды образует вентральный гребень. Поясок глубокий, широкий, неокаймленный, нисходящий на одну ширину. Борозда широкая, с гладкими краями, расширяющаяся, переходит в антапикальное понижение. Клетка с очень тонкой амфиесмой и многочисленными пластинками, заметными в световом микроскопе в режиме флюоресценции. Пластинки в большинстве гексагональные, с редкими микробугорками. Хлоропласты овальные, сравнительно мелкие (1.8–3.0 мкм), многочисленные, располагаются под клеточными покровами, нерадиальные, золотистого или желто-зеленого цвета. В цитоплазме часто видны коричневые капли, которые, возможно, указывают на миксотрофный способ питания. Присутствуют многочисленные сравнительно мелкие бесцветные вакуоли. Ядро центральное, чаще бóльшая его часть находится в эпиконе. У некоторых клеток в области борозды можно разглядеть небольшой красного цвета глазок (стигму). Продольный жгутик равен или немного длиннее клетки. Размеры клеток: длина 19.5–24.4 мкм, ширина 16.2–20.7 мкм (измерено 20 экз.).

Местонахождение. Временный водоем с талой водой на территории парка “Феофания” (март 2019 г., Голосеевский национальный природный парк, г. Киев), 50°20′38.00″ с.ш., 30°29′12.46″ в.д.

Экология. Пресноводный криофильный вид, впервые найден в олиготрофных горных озерах Италии (Moestrup et al., 2008). Максимальные скорости роста отмечены при температурах воды <7°C и хорошей освещенности. Достигает массовой численности при высоком уровне содержания в воде органического азота (Flaim et al., 2010; Pandeirada et al., 2013).

Распространение. Олиготрофные озера Итальянских Альп (Hansen, Flaim, 2007; Moestrup et al., 2008), пресные водоемы Португалии (провинция Бейра Литорал) (Pandeirada et al., 2013).

Таксономические замечания. В первые дни изучения клетки с двумя или четырьмя жгутиками активно двигались. После хранения образцов в темном холодильнике при 5°C количество подвижных клеток значительно уменьшилось, большинство клеток потеряли жгутики и можно было наблюдать разные стадии образования цист. У оставшихся подвижных клеток количество хлоропластов уменьшилось, произошло их просветление и частичная потеря клетками зеленого цвета. В цитоплазме уменьшилось количество коричневых капель, что, вероятно, связано с недостатком питания. Поясок и борозда у остановившихся клеток стали менее заметны или даже полностью исчезли, клетки приобрели форму овала.

Морфологически *B. dodgei* близок к *B. andersenii* Daugbjerg, Andreasen, Happel et al. и *Baldinia*

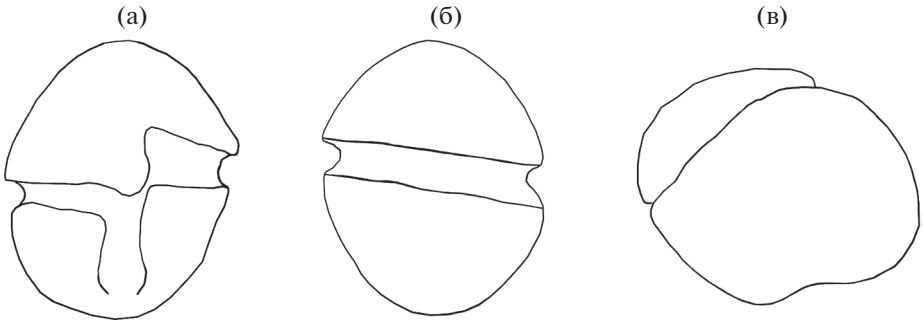

Рис. 2. Схема строения *Borghiella dodgei*: вид с вентральной (а), дорзальной (б), антапикальной (в) стороны.

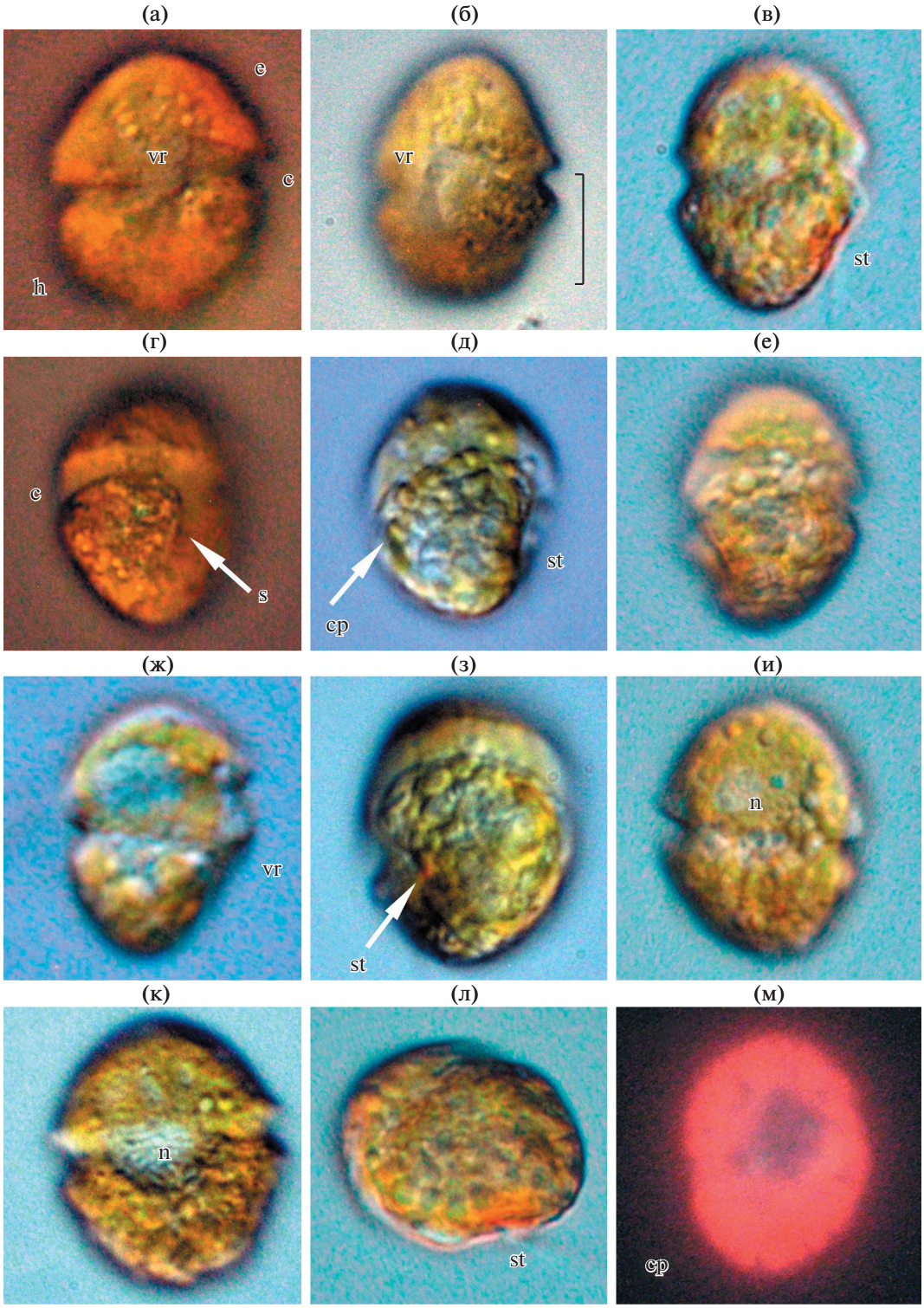

Рис. 3. Микрофотографии *Borghiella dodgei*: рельефный контраст (DIC) – вид с вентральной стороны (а, б), правой латеральной (в–д, ж), левой латеральной (е, з), дорзальной (и, к), с антапикальной стороны (л); свечение хлоропластов в ультрафиолетовом свете (м). Обозначения: с – поясок, ср – хлоропласты, е – эпикон, h – гипокон, n – ядро, s – борозда, st – стигма, vr – вентральный гребень. Микроскоп “Olympus BX51”. Масштаб 10 мкм.

anauniensis Hansen, Daugbjerg & Henriksen. От *Borghiella andersenii B. dodgei* отличается общей формой и размерами – у *B. andersenii* клетки округлые, гипокон в районе борозды менее вогнутый, длина клеток 18.1–21.7 мкм, ширина 13.4–16.8 мкм (Daugbjerg et al., 2014). Общей формой *B. dodgei* сходен с *Baldinia anauniensis*, но у последнего отсутствуют текальные пластинки и апикальная борозда, единственный хлоропласт связан с центральным пиреноидом и ядро U-образной формы (Hansen et al., 2007).

По данным авторов таксона (Moestrup et al., 2008), размеры клеток *Borghiella dodgei* варьируют от 12 до 22 мкм длины и от 14 до 15 мкм ширины, т.е. найденные образцы *B. dodgei* немного крупнее.

Выводы. В марте 2019 г. в парке "Феофания" (г. Киев) во временном водоеме, заполненном талой водой, зарегистрировано массовое развитие редкого криофильного вида динофлагеллят *B. dodgei*. В ходе работы изучена морфология *B. dodgei* и приведено его оригинальное описание из нового локалитета. Это первая находка вида в водоемах Восточной Европы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Daugbjerg N., Andreasen T., Happel E. et al. 2014. Studies on woloszynskioid dinoflagellates VII. Description of *Borghiella andersenii* sp. nov.: light and electron microscopy and phylogeny based on LSU rDNA // Eur. J. Phycol. V. 49. № 4. P. 436. https://doi.org/10.1080/09670262.2014.969781

Flaim G., Rott E., Frassanito R. et al. 2010. Eco-fingerprinting of the dinoflagellate *Borghiella dodgei*: experimental evidence of a specific environmental niche // Hydrobiologia. V. 639. № 1. P. 85. https://doi.org/10.1007/s10750-009-0013-5

Fritz L., Triemer R.E. 1985. A rapid simple technique utilizing Calcofluor White M2R for the visualization of Dinoflagellate thecal plates // J. Phycol. V. 21. P. 662. https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1985.00662.x

Hansen G., Flaim G. 2007. Dinoflagellates of the Trentino Province, Italy // J. Limnol. V. 66. № 2. P. 107. https://doi.org/10.4081/jlimnol.2007.107

Hansen G., Daugbjerg N., Henriksen P. 2007. *Baldinia anauniensis* gen. et sp. nov.: a 'new' dinoflagellate from Lake Tovel, N. Italy // Phycologia. V. 46. № 1. P. 86. https://doi.org/10.2216/PH06-23.1

Moestrup Ø., Calado A.J. 2018. Dinophyceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 6. Berlin: Springer Spektrum. https://doi.org/10.1007/978-3-662-56269-7_7

Moestrup Ø., Hansen G., Daugbjerg N. 2008. Studies on woloszynskioid dinoflagellates III: on the ultrastructure and phylogeny of *Borghiella dodgei* gen. et sp. nov., a cold-water species from Lake Tovel, N. Italy, and on *B. tenuissima* comb. nov. (syn. *Woloszynskia tenuissima*) // Phycologia. V. 47. № 1. P. 54.

Pandeirada M.S., Craveiro S.C., Calado A.J. 2013. Freshwater dinoflagellates in Portugal (W Iberia): a critical checklist and new observations // Nova Hedwigia. V. 97. № 3–4. P. 321. https://doi.org/10.1127/0029-5035/2013/0119

First Record of *Borghiella dodgei* (Dinoflagellata) from Eastern Europe

A. F. Krakhmalnyi[1], *, L. P. Gaponova[1], and A. G. Kostenko[1]

[1]*Institute for Evolutionary Ecology NAS of Ukraine, Kiev, Ukraine*

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

Morphology of rare cryophilic species of dinoflagellates *Borghiella dodgei* Moestrup, Hansen & Daugbjerg from Eastern Europe (Kiev, Ukraine) was investigated. Until today, only two localities of this species were known (freshwaters of Italy and Portugal). Original description of *B. dodgei* from the new locality, along with drawings and photos are presented in the current article. Questions regarding morphological variability, ecology, and distribution of *B. dodgei* are discussed.

Keywords: dinoflagellates, Dinoflagellata, Dinophyta, morphology, taxonomy, distribution, Ukraine

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 2, с. 205–208

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 574.583(28):581

СОДЕРЖАНИЕ ХЛОРОФИЛЛА И СОВРЕМЕННОЕ ТРОФИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ ВОДОХРАНИЛИЩ р. ВОЛГИ (2017–2018 гг.)

© 2020 г. Н. М. Минеева[a], *, И. В. Семадени[a], О. С. Макарова[a]

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

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

Поступила в редакцию 28.03.2019 г.
После доработки 03.09.2019 г.
Принята к публикации 23.09.2019 г.

Приведены новые данные по содержанию Хл *a* в воде водохранилищ р. Волги. В годы с различным температурным режимом содержание Хл *a* изменялось от минимального 2.2–13.8 мкг/л до максимального 7.6–50.5 мкг/л в 2017 г. и 25.8–104 мкг/л в 2018 г. Как и ранее, в волжском каскаде прослеживается снижение Хл *a* от верхних водохранилищ к нижним; самое высокое отмечено в Шошинском плесе Иваньковского водохранилища и устьевом участке р. Оки в Чебоксарском водохранилище; локальное увеличение Хл *a* – в притоках и их устьевых зонах, защищенных мелководьях и приплотинных участках. Средние концентрации Хл *a* характеризуют Иваньковское, Угличское и Чебоксарское водохранилища как эвтрофные, Саратовское и Волгоградское – мезотрофные, трофический статус Рыбинского, Горьковского и Куйбышевского водохранилищ менялся от мезотрофного до умеренно эвтрофного и эвтрофного.

Ключевые слова: хлорофилл *a*, водохранилища Волги, трофический статус

DOI: 10.31857/S0320965220020102

Волжский каскад, из-за своей значительной (>2500 км) протяженности с севера на юг, расположен в различных природно-климатических зонах. Водохранилища каскада различаются морфометрическими, гидрологическими и гидрохимическими характеристиками (Волга..., 1978; Rivers..., 2009), в результате чего в них формируются специфические условия для развития и функционирования биологических сообществ. Основу трофической пирамиды в водохранилищах р. Волги составляет фитопланктон, создающий в процессе фотосинтеза автохтонное органическое вещество – энергетическую базу для организмов более высоких трофических уровней. Экологическая значимость фитопланктона определяет необходимость получения оперативной информации о его развитии и состоянии. На протяжении последних десятилетий для этих целей используют фотосинтетические пигменты. Основной пигмент зеленых растений Хл *a* – характеризует продукционные возможности водорослей, служит маркером их биомассы, составляет основу трофической классификации водоемов и входит в число показателей качества воды. Результаты исследований пигментов волжского фитопланктона, начатых в середине XX в. (Пырина, 1966), к настоящему времени дополнены новыми данными (Минеева, 2004; Mineeva, Makarova, 2018). Накопленные сведения позволяют провести сравнительный анализ содержания и распределения хлорофилла в водохранилищах Волги в годы с различными термическими условиями и оценить современный трофический статус водохранилищ.

Материал собирали в августе 2017 и 2018 гг., на 66 и 85 русловых станциях водохранилищ Волги соответственно, 16 и 22 станциях притоков, их устьевых участков и изолированных от русла заливах. Содержание Хл *a* определяли, как и ранее (Mineeva, Makarova, 2018), в интегральных (0 м – дно) пробах воды стандартным спектрофотометрическим методом (SCOR-UNESCO, 1966) на спектрофотометре Lambda25 PerkinElmer. Для оценки трофического статуса водохранилищ использовали среднюю концентрацию Хл *a*. Распределение фитопланктона по акватории водохранилищ оценивали с помощью коэффициента вариации средней концентрации Хл *a*.

На фоне глобального потепления, сопровождающегося увеличением температуры на Европейской территории РФ (Второй..., 2014), годы наблюдения различались погодными условиями (Доклад..., 2018, 2019). За счет трех холодных

Сокращения: Хл *a* – хлорофилл *a*, C_V – коэффициент вариации.

Таблица 1. Содержание Хл *a* (мкг/л) в воде волжских водохранилищ в августе 2017 г. (над чертой) и 2018 г. (под чертой)

Водохранилище	Min–max	Средние		
		1	2	3
Иваньковское	10.4–47.3 / 13.8–104	22.5 ± 3.6 (47) / 41.2 ± 7.3 (58)	19.6 / 27.0	29.6 / 57.6
Угличское	9.0–24.9 / 13.6–52.5	16.5 ± 1.9 (29) / 26.1 ± 4.6 (45)	16.0 / 25.1	17.6 / 28.1
Рыбинское	2.9–7.6 / 5.5–27.9	4.9 ± 1.7 (50) / 16.4 ± 6.5 (68)	4.9 / 16.4	–
Горьковское	3.8–11.8 / 4.8–25.8	6.7 ± 0.8 (40) / 13.1 ± 1.4 (41)	6.5 / 11.2	9.2 / 21.9
Чебоксарское	3.2–50.5 / 6.1–102	17.8 ± 6.1 (90) / 25.0 ± 0.8 (107)	14.6 / 14.7	25.1 / 39.4
Куйбышевское	4.3–14.1 / 2.7–59.0	8.3 ± 2.0 (48) / 9.8 ± 2.6 (117)	7.4 / 7.6	13.2 / 23.9
Саратовское	2.5–13.0 / 3.8–33.2	4.9 ± 1.5 (72) / 10.6 ± 2.8 (78)	4.8 / 7.9	4.0 / 22.7
Волгоградское	2.7–12.0 / 2.2–36.9	6.7 ± 1.0 (44) / 9.6 ± 2.2 (86)	5.5 / 7.4	10.0 / 24.7

Примечание. 1 – весь водоем, 2 – русловые станции, 3 – притоки, их устьевые участки и защищенные мелководья; в скобках – коэффициент вариации, %, "–" – данные отсутствуют.

дождливых месяцев (май–июль) в 2017 г. средняя за май–октябрь температура воздуха в районе Рыбинского, Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ (Верхняя, Средняя и Нижняя Волга) составила 12.1, 13.8 и 16.3°C[1] соответственно и была ниже, чем теплым и сухим летом в 2018 г. (14.5, 15.6 и 18.4°C). Однако в августе каждого года наблюдений прогрев водной толщи водохранилищ характеризовался обычными показателями 21–23°C. Прозрачность воды увеличивалась с севера на юг и изменялась в характерных для водохранилищ пределах: в среднем 0.8–1.1, 1.0–1.3 и 1.8–2.2 м на Верхней, Средней и Нижней Волге.

Содержание Хл *a* типично для летнего пика фитопланктона р. Волги (Минеева, 2004). Минимальные для водохранилищ величины (2.2–13.8 мкг/л) были близкими в оба года, а максимальные в августе 2018 г. (25.8–104 мкг/л) существенно выше, чем в 2017 г. (7.6–50.5 мкг/л) (табл. 1). Предельные для отдельных водохранилищ показатели различались в 3–5 раз в 2017 г. и более существенно в 2018 г.: в 4–9 раз в четырех верхних и Саратовском водохранилище, в 16–22 раза в Куйбышевском, Волгоградском и Чебоксарском (в последнем высокая разница отмечалась оба года). Распределение фитопланктона (Хл *a*) по акватории водохранилищ в большинстве случаев характеризовалось умеренной неоднородностью (C_v = = 30–58%), степень которой возрастала в Куйбышевском и Волгоградском водохранилищах в 2018 г., в Саратовском и Чебоксарском в 2017 и 2018 гг. (C_v = 72–117%).

В Иваньковском водохранилище в оба года содержание Хл *a* на русловых станциях увеличивалось от верхнего Волжского плеса к Иваньковскому плесу и вниз по течению к плотине. На защищенных участках – в Омутинском, Перетрусовском, Домкинском и Мошковичском заливах (2018 г.) – оно достигало высоких величин 42–62 мкг/л, а в Шошинском плесе было максимальным (рис. 1, табл. 1). В Угличском водохранилище повышенные концентрации Хл *a* отмечены в верхней части, принимающей воды Иваньковского водохранилища, в устьевых участках рек Нерль, Медведица, Кашинка и в нижнем приплотинном участке. Распределение Хл *a* по акватории Горьковского водохранилища было однородным, концентрации пигмента приближались к средним величинам. В 2017 г. содержание Хл *a* незначительно повышалось в районе г. Рыбинск и перед плотиной. В 2018 г. оно снижалось ниже городов Плес и Кинешма, возрастало в устьевых участках рек Унжа и Юг, а также в Костромском расширении. В Чебоксарском водохранилище отмечен резкий подъема концентрации Хл *a* в устье р. Оки. Повышенные величины сохранялись на значительном расстоянии ниже впадения притока, а после двух-, трехкратного снижения снова увеличивались в устьях рек Сура и Ветлуга. В Куйбышевском водохранилище повышенное содержание Хл *a* отмечено на станциях верхнего Волжского участка, затем оно снижалось и оставалось низким на большом протяжении (от г. Казань в 2017 г. и от Камского устья в 2018 г.) вплоть до плотины. Незначительный рост Хл *a* наблюдался в реках Черемшан и Уса и их устьевых участках, а самое высокое – в р. Свияга. В водохранилищах Нижней Волги в 2017 г. концентрации Хл *a*, близкие к средним, мало менялись по акватории водоемов. В 2018 г. в Саратовском водохранилище невысокие показатели отмечены на верхнем 200-километровом отрезке, далее они увеличивались и достигали максимума в районе г. Балаково перед плотиной. В верхней части Волгоградского водохранилища сохранялись такие же величины, как на нижнем участке Саратовского водохранилища, затем они снижались. В обоих водохранилищах содержание Хл *a* увеличивалось в устьевых зонах рек и самих притоках – Малый и Большой Иргиз, Курдюм, Еруслан (в последнем в 2018 г. зафиксирована величина 37 мкг/л).

[1] Рассчитано по данным архива погоды с сайта https://rp5.ru.

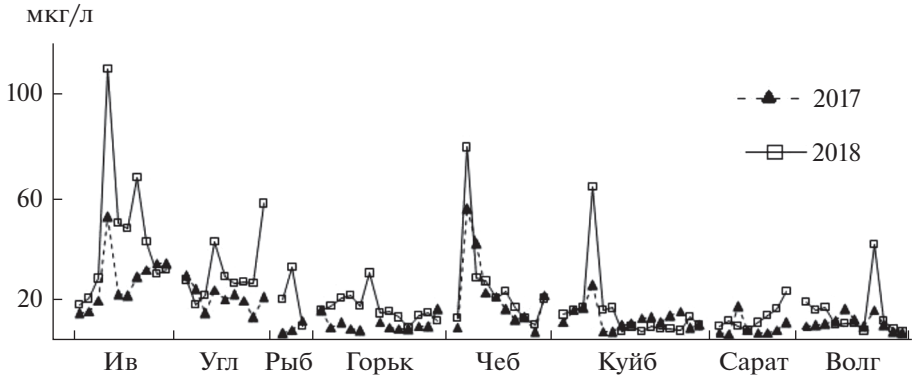

Рис. 1. Содержание Хл а (мкг/л) на станциях наблюдения в водохранилищах Волги в 2017 и 2018 гг.: Ив – Иваньковское, Угл – Угличское, Рыб – Рыбинское, Горьк – Горьковское, Чеб – Чебоксарское, Куйб – Куйбышевское, Сарат – Саратовское, Волг – Волгоградское.

В Волжском каскаде, как и в начале 1990-х годов (Минеева, 2004), прослеживается снижение содержания Хл *a* от верхних водохранилищ к нижним. Это снижение связано со спецификой многоводных речных акваторий с высокой проточностью при уменьшении объема боковых притоков на Нижней Волге. Аналогичным образом с севера на юг изменяется и биомасса фитопланктона водохранилищ р. Волги (Корнева, 2015). Распределение Хл *a* по акватории водохранилищ также в общих чертах повторяется на протяжении многолетнего периода. Неоднородность распределения обусловлена морфометрией водохранилищ, наличием водных масс разного генезиса, поступлением вод притоков, изменением режима течений, нагонными явлениями. При различиях показателей развития фитопланктона, определяемых, в частности, погодными условиями лет наблюдения и режимом водности, особенности распределения могут быть выражены в разной степени или даже не выявлены в силу специфики разовой маршрутной съемки. Однако, как и ранее (Минеева, 2004; Mineeva, Makarova, 2018), значительное увеличение Хл *a* отмечено в высоко эвтрофном Шошинском плесе Иваньковского водохранилища и в устьевом участке р. Оки в Чебоксарском водохранилище. Ниже впадения р. Оки обилие фитопланктона снижается, но повышенные показатели прослеживаются в водохранилище на большом расстоянии в прижатой к правому берегу окской водной массе. Повышенным содержанием Хл *a* характеризуются изолированные от русла мелководные участки, примером которых служат заливы Иваньковского водохранилища, а также Костромское расширение Горьковского водохранилища. Увеличение Хл *a* может наблюдаться в нижней приплотинной части водохранилищ в результате стока водорослей и замедления скорости течения, в устьевой области малых и средних притоков и в водах самих притоков, фитопланктон которых формируется в специфических условиях (Охапкин и др., 2013). В годы наших наблюдений локальные подъемы Хл *a* в большей степени выражены в теплом 2018 г. при более высоких концентрациях пигмента и более широком их диапазоне, чем в прохладном 2017 г. Различия между содержанием Хл *a* на русловых волжских станциях и изолированных или отстоящих от русла участках, включая заливы, эстуарные зоны притоков и их нижнее течение, весьма существенны. В 2018 г. содержание Хл *a* на этих участках было в среднем в 1.6–3.3 раза выше, чем на русловых станциях, в 2017 г. эта разница не превышала 1.8 раз (табл. 1). Межгодовые изменения содержания Хл *a* по данным многолетних наблюдений на Рыбинском водохранилище (Пырина, 2000) носят циклический характер и в значительной степени зависят от гидроклиматических условий. Подтверждением служат различия в развитии фитопланктона р. Волги (содержания Хл *a*) в 2017 и 2018 гг. – годы с разным температурным режимом.

Межгодовые флуктуации Хл *a* как показателя трофического статуса водохранилищ в 2017, 2018 гг., как и в 2015, 2016 гг., не выходят за рамки одной трофической категории в эвтрофных Иваньковском, Угличском и Чебоксарском водохранилищах, мезотрофных Саратовском и Волгоградском. Трофический статус Рыбинского, Горьковского и Куйбышевского водохранилищ с их неустойчивым гидрологическим режимом и сложной морфометрией в годы с разными термическими условиями (2016–2018 гг.) менялся от мезотрофного до умеренно эвтрофного, а в 2015 г. оценивался как эвтрофный (Mineeva, Makarova, 2018). Это соответствует межгодовой и многолетней динамике фитопланктона, прослеженной по непрерывным многолетним наблюдениям на Рыбинском водохранилище (Пырина, 2000), и свидетельствует о высокой динамичности развития экосистем волжских водохранилищ. В результате неравномерного

распределения фитопланктона в водохранилищах формируются зоны с различной продуктивностью и трофностью. Изолированные от русла р. Волги участки акватории во всех водохранилищах характеризуются как эвтрофные.

Выводы. Концентрации Хл *a* в воде волжских водохранилищ, представленные диапазоном величин, типичных для летней фазы сезонного развития фитопланктона, изменялись от минимальных 2.2–13.8 до максимальных 7.6–50.5 мкг/л в августе 2017 г. и 25.8–104 мкг/л в 2018 г. Как и ранее, в каскаде прослеживалось снижение содержания Хл *a* от верхних водохранилищ к нижним, максимальное обилие фитопланктона отмечено в высоко эвтрофном Шошинском плесе Иваньковского водохранилища и устьевом участке р. Оки в Чебоксарском водохранилище. При выраженных межгодовых флуктуациях, которые определяются погодными условиями лет наблюдения, средние концентрации Хл *a* характеризуют Иваньковское, Угличское и Чебоксарское водохранилища как эвтрофные, Саратовское и Волгоградское – как мезотрофные. Трофический статус Рыбинского, Горьковского и Куйбышевского водохранилищ меняется от мезотрофного до умеренно эвтрофного и эвтрофного. Изолированные от русла р. Волги участки акватории во всех водохранилищах характеризуются как эвтрофные.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено в рамках Госзадания АААА-А18-118012690096-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Волга и ее жизнь. 1978. Ленинград: Наука.

Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Общее резюме. 2014. Москва: Росгидромет.

Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2017 год. 2018. Москва: Росгидромет.

Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2018 год. 2019. Москва: Росгидромет.

Корнева Л.Г. 2015. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом.

Минеева Н.М. 2004. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. Москва: Наука.

Охапкин А.Г., Шарагина Е.М., Бондарев О.О. 2013. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища на современном этапе его существования // Поволжский экологический журнал. № 2. С. 190.

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: Наука. С. 249.

Пырина И.Л. 2000. Многолетняя динамика и цикличность межгодовых колебаний содержания хлорофилла в Рыбинском водохранилище // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Минск: Белорусский гос. ун-т. С. 375.

Mineeva N.M., Makarova O.S. 2018. Chlorophyll content as an indicator of the modern (2015–2016) trophic state of Volga River Reservoirs // Inland Water Biology. V. 11. № 3. P. 386. https://doi.org/10.1134/S1995082918030124

Rivers of Europe. 2009. Amsterdam: Elsevier.

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

Chlorophyll Content and the Modern Trophic State of the Volga River Reservoirs (2017–2018)

N. M. Mineeva[1, *], I. V. Semadeny[1], and O. S. Makarova[1]

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

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

The new data on chlorophyll *a* (Chl *a*) content in water of the Volga River reservoirs are presented. In years with different temperature regimes (2017 and 2018), the content of Chl *a* varied from 2.2–13.8 to 7.6–50.5 and 25.8–104 μg/L, respectively. As before, in the cascade there is a decrease in Chl *a* from the upper reservoirs to the lower ones; the maximum is noted in the highly eutrophic Shoshinsky reach of the Ivankovo Reservoir and the estuary section of the Oka River in the Cheboksary Reservoir; local increase in Chl *a* is noted also in tributaries and their mouth areas, the protected shallow sites, and near dam areas. Average Chl *a* concentrations characterize the Ivankovo, Uglich, and Cheboksary reservoirs as eutrophic, the Saratov and Volgograd reservoirs as mesotrophic, the trophic status of Rybinsk, Gorky and Kuibyshev reservoirs varied from mesotrophic to moderately eutrophic and eutrophic.

Keywords: chlorophyll *a*, Volga River reservoirs, trophic state