
СОДЕРЖАНИЕ

Номер 4, 2021

Водная флора и фауна

Расширение таксономического состава диатомовых водорослей (Bacillariophyta) во флоре р. Лены (ручьи западного склона Хараулахского хребта, Якутия)

С. И. Генкал, В. А. Габышев

323

Биология, морфология и систематика гидробионтов

Состав и морфология чешуйчатых золотистых водорослей левобережных волжских притоков

П. В. Кулизин, Е. С. Гусев, Е. Л. Воденеева, А. Г. Охапкин

332

Водная микробиология

Особенности микробного состава содовых озер Белозерской группы (Республика Бурятия)

С. В. Зайцева, Е. Ю. Абидуева, К. В. Зайцева, Ч.-Х. Сун

343

Зоопланктон, зообентос, зооперифитон

Структура и пространственное распределение инфузорий в планктоне водохранилищ Средней и Нижней Волги

С. В. Быкова

353

Эффективность переноса биологически ценных веществ от фитопланктона к планктонным ракообразным в мезотрофном оз. Обстерно (Беларусь)

Ж. Ф. Бусева, М. И. Гладышев, Н. Н. Сущик, Е. А. Сысова, К. В. Мягкова, Ш. Б. Газерани Фарахани, И. Ю. Фенева, Е. Г. Сахарова, В. П. Семенченко

367

Особенности сообществ макрозообентоса малых арктических озер Евразии

М. В. Чертопруд, С. В. Крыленко, А. И. Лукиных, П. М. Глазов, О. П. Дубовская, Е. С. Чертопруд

378

Многолетняя динамика зоопланктона Камского и Воткинского водохранилищ

Е. М. Целищева, В. И. Лазарева

392

Изменения обилия и разнообразия фитопланктона и зоопланктона в заросшей макрофитами и открытой пелагической экосистеме мелководных водоемов

Зати Шарип

405

Ихтиология

Связь пищевого спектра рыб с составом зоопланктона и зообентоса в субарктическом озере

Н. А. Березина, Л. Ф. Литвинчук, А. А. Максимов

406

Экологическая физиология и биохимия гидробионтов

Организация и функции осмотически активных фракций протеома плазмы рыб (Pisces) (обзор)

А. М. Андреева

417

Водная токсикология

Влияние циперметрина и тиомочевины на окислительно-восстановительный статус, активность фосфатаз и пищеварительных ферментов, а также гистопатологию кишечника африканского сома *Clarias gariepinus*

Джозеф А. Адейми

430

Краткие сообщения

Материалы по фауне жуков-трясинников (Coleoptera: Scirtidae) охраняемых территорий Приморского края с заметками по их синонимии

А. С. Сажнев, М. Е. Сергеев

432

Биомасса популяции, продукция за вегетационный период и биоресурсное значение инвазивного *Gmelinoides fasciatus* (Crustacea: Amphipoda) в Онежском озере

И. А. Барышев, А. И. Сидорова, А. П. Георгиев, Н. М. Калинкина

433

**РАСШИРЕНИЕ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО СОСТАВА ДИАТОМОВЫХ
ВОДРОСЛЕЙ (*Bacillariophyta*) ВО ФЛОРЕ р. ЛЕНЫ
(РУЧЬИ ЗАПАДНОГО СКЛОНА ХАРАУЛАХСКОГО ХРЕБТА, ЯКУТИЯ)**

© 2021 г. С. И. Генкал^а, *, В. А. Габышев^б

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

^бИнститут биологических проблем криолитозоны Сибирского отделения Российской академии наук,
Якутск, Россия

*e-mail: genkal@ibiw.ru

Поступила в редакцию 27.09.2019 г.

После доработки 04.02.2021 г.

Принята к публикации 10.02.2021 г.

С помощью сканирующей электронной микроскопии исследован материал из ручьев западного склона Хараулахского хребта (Усть-Ленский государственный природный заповедник, Якутия). Обнаружено 59 таксонов диатомовых водорослей из 32 родов, что позволило расширить состав *Bacillariophyta* этой территории на видовом (с 5 до 64) и на родовом (с 5 до 37) уровнях. Выявлено 35 видов и разновидностей, новых для устьевой области р. Лены. Пять форм из родов *Diploneis*, *Gomphonema*, *Naviculadicta* и *Nitzschia* определены только до рода. Среди обнаруженных водорослей впервые для флоры России отмечена *Diatoma problematica*, для флоры Якутии – 17 видов и разновидностей из родов *Achnanthydium*, *Cymbella*, *Diatoma*, *Diatomella*, *Encyonema*, *Eucocconeis*, *Gomphonema*, *Nitzschia*, *Pinnularia*, *Psammothidium*, *Rexlowea*. Большинство новых для республики водорослей относятся к редким пресноводным видам, предпочитающим олиготрофные водоемы и водотоки.

Ключевые слова: Якутия, Хараулахский хребет, ручьи, *Bacillariophyta*, электронная микроскопия, новые виды для флоры России и Якутии

DOI: 10.31857/S0320965221040070

ВВЕДЕНИЕ

Северная оконечность западных отрогов Хараулахского хребта прилегает к Ленской дельте, образует правобережье низовья р. Лены и расположена в пределах участка “Сокол” Усть-Ленского государственного природного заповедника. Первые сведения о водорослях низовья р. Лены приводятся в работах (Косинская, 1936; Серкина, 1969). Изучение альгофлоры дельты р. Лены было продолжено при проектировании Усть-Ленского заповедника (Васильева, Ризванова, 1976; Ремигайло, 1983; Васильева, Ремигайло, 1986). Ряд работ посвящен исследованию структуры и сезонной динамики планктонных сообществ водорослей, а также сапробиологического состояния отдельных участков дельты и нижнего течения р. Лены (Ремигайло, 1983, 1986, 1988; Габышев, 1996; Ремигайло, Габышев, 2012). По современным данным, альгофлора разнотипных водоемов низовья р. Лены, включая дельту и граничащие с ней морские участки, представлена 646 видами (698 видами и разновидностями), в том числе 296 видами и разновидностями диатомовых водорослей (Габышев и др., 2019). Флора водорослей ручьев Хараулахского

хребта – это часть флоры устьевой области р. Лены и, по данным ряда исследователей (Васильева, Ремигайло, 1986), насчитывает 25 видов и разновидностей водорослей, из них пять – *Bacillariophyta*. Таким образом, водоемы обширной территории устьевой области дельты р. Лены характеризуются богатым видовым составом *Bacillariophyta*. Однако многочисленные ручьи, дренирующие тундровые водоемы отрогов Хараулахского хребта, до сих пор остаются слабо изученными в альгологическом отношении.

Цель работы – изучить материалы новых альгологических сборов из ручьев западного склона Хараулахского хребта с использованием методов электронной микроскопии, уточнить видовой состав *Bacillariophyta* этой территории, выявить новые таксоны для устьевой области р. Лены и Якутии в целом.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Участок “Сокол” Усть-Ленского государственного природного заповедника имеет площадь 1.3 тыс. км², составляет 9% всей его террито-

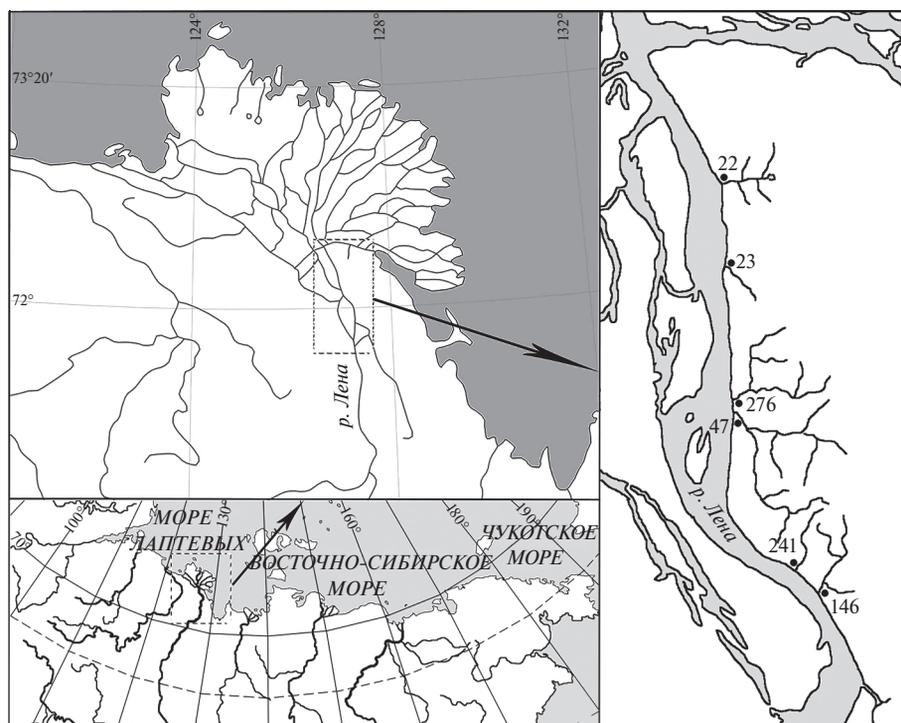


Рис. 1. Карта-схема исследованного района. ● — места отбора проб.

рии, прилегает к Ленской дельте и представляет собой северо-западные отроги Хараулахского хребта Верхоянской горной системы. Западный склон Хараулахского хребта в пределах участка “Сокол” образует правобережье низовья р. Лены протяженностью 60 км. Максимальные высоты достигают 400 м над уровнем моря, сложение, главным образом, сланцами, песчаниками, известняками, частью эффузивными породами (Гвоздецкий, Михайлов, 1978). Территория относится к тундровой и горно-тундровой природным зонам. Климат морской полярный, среднегодовая температура воздуха – 13.2°C, средняя продолжительность безморозного периода 45 сут (Справочник..., 1966). Глубина сезонной оттайки вечномерзлых почв составляет 0.2–1.2 м (Мерз-

лотные..., 1989). Среднее количество годовых осадков достигает 212 мм. Из-за ограниченного дренажа, обусловленного малой мощностью сезонно-талого слоя мерзлоты, для территории характерно обилие мелких тундровых водоемов, сток из которых аккумулируется большим количеством ручьев, далее впадающих в р. Лену.

Пробы отбирали 6 августа 2017 г. в устьях ручьев, стекающих по западному склону Хараулахского хребта в пределах участка “Сокол” и впадающих в р. Лену. Сетным ловом отобрано четыре альгологические пробы (рис. 1, табл. 1). При отборе проб планктона использовали сеть Апштейна (фильтровальная ткань SEFAR NITEX, размер ячеи 15 мкм).

Одна проба представляет собой соскоб с поверхности небольшого камня на дне ручья, еще одна проба взята из обрастаний нитчатой зеленой водоросли *Ulothrix tenuissima* Kützing. Материал фиксировали добавлением 40%-ного формалина. Освобождение панциря от органического вещества проводили методом сжигания 30%-ным пергидролем с 6-часовой термической обработкой в термостате при 85°C (Диатомовые..., 1974). Приготовленные препараты исследовали в сканирующих (FEI Company Quanta 200 и JEOL 7800 F) и трансмиссионном (LEO 906E) электронных микроскопах.

При определении водорослей использовали современные определители и систематические

Таблица 1. Координаты пунктов отбора материала в устьях ручьев исследованного района и типы альгологических проб

Номер пробы	Координаты, град с.ш.; в.д.	Тип альгологической пробы
146	71.9830; 127.2017	Сетной лов
241	72.0032; 127.1317	Обрастания
47	72.1215; 126.8350	Соскоб с камня
276	72.1311; 126.9789	Сетной лов
23	72.2387; 126.9450	То же
22	72.2995; 126.9308	»

сводки (Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991a, 1991b; Lange-Bertalot, Moser, 1994; Lange-Bertalot, Metzeltin, 1996; Krammer, 1997a, 1997b, 2000, 2002, 2003; Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Reichardt, 1999; Lange-Bertalot, 2001; Levkov, 2009; Lange-Bertalot et al., 2011, 2017; Potapova et al., 2014; Levkov et al., 2013, 2016; Генкал и др., 2015; Куликовский и др., 2016; Генкал, Ярушина, 2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В исследованных ручьях по данным электронной микроскопии выявлено 59 таксонов диатомовых водорослей (* — новые для флоры устьевой области р. Лены): **Achnanthisdium kriegeri* (Krasske) Hamilton, D. Antonini et Siver — пробы 47, 276; **A. jackii* Rabenhorst — 23, 241; **A. kranzii* (Lange-Bertalot) Round et Bukhtiyarova — 23, 47, 146, 276; **A. minutissimum* (Kützing) Czarnecki — 23, 47, 146, 276; *Aulacoseira subarctica* (O. Müller) Harworth — 146; *Cocconeis pediculus* Ehrenberg — 146; **Cymbella arctica* (Lagerstedt) A. Schmidt — 23, 47; *C. cf. neocistula* Krammer — 146; *Diatoma mesodon* (Ehrenberg) Kützing — 241; *D. moniliformis* subsp. *ovalis* (Fricke) Lange-Bertalot, Rumrich et G. Hofmann — 23; **D. problematica* Lange-Bertalot — 23, 241; **D. tenuis* C. Agardh — 23, 47, 146, 276; **Diatomella balfouriana* Greville — 23; *Didymosphenia geminata* (Lyngbye) M. Schmidt — 47; *Diploneis* species — 276; **Discostella pseudostelligera* (Hustedt) Houk et Klee — 276; **Encyonema latens* (Krasske) D.G. Mann — 23; *E. minutum* (Hilse) D.G. Mann — 23, 47, 146, 276; *E. silesiacum* (Bleisch) D.G. Mann — 22, 23, 47, 146, 276; **E. ventricosum* (Agardh) Grunow — 23, 47; **Eucocconeis austriaca* (Hustedt) Lange-Bertalot — 23, 146, 276; **E. diluviana* (Hustedt) Lange-Bertalot — 146; **Fragilaria rumpens* (Kützing) Carlson — 47; *F. vaucheriae* (Kützing) Petersen — 23, 47, 146, 241, 276; **Frustulia vulgaris* (Thwaites) De Toni — 146; **Gomphonema helveticum* Brun — 47, 146; **G. micropus* Kützing — 23, 146, 241; **G. olivaceoides* Hustedt — 23, 47, 241, 276; *G. cf. pumilum* (Grunow) E. Reichardt et Lange-Bertalot — 276; *G. sp.* — 146; **G. tergestinum* Fricke — 23, 146; *Hannaea arcus* (Ehrenberg) Patrick — 23, 47, 146; **H. inaequidentata* (Lagerstedt) Genkal et Kharitonov — 23, 47, 146, 241, 276; *Meridion circulare* (Greville) Agardh — 23, 47, 146, 241, 276; **Navicula slesvicensis* Grunow — 276; *Naviculadicta* sp. — 23; **Nitzschia cf. acidoclinata* Lange-Bertalot — 47; **N. cf. alpina* Hustedt emend. Lange-Bertalot — 276; **N. angustata* (W. Smith) Grunow — 276; **N. graciliformis* Lange-Bertalot et Simonsen emend. Genkal et Popovskaya — 146; **N. inconspicua* Grunow — 23, 276; **N. perminuta* (Grunow) Pergallo — 241; *N. sp. 1* — 23; *N. sp. 2* — 23; **Pinnularia subrupestris* Krammer — 276; **P. divergens* var. *media* Krammer — 276; *Planothidium lanceolatum* (Brébisson et Kützing) Lange-Bertalot — 23, 241; **Pliocaenicus costatus* (Loginova, Lupikina et Khursevich) Flower, Ozornina et Kuzmina — 146; **Psam-*

mothidium cf. grischunum (Wuthrich) Bukhtiyarova et Round — 23; **P. subatomoides* (Hustedt) Bukhtiyarova et Round — 23, 47; *Reimeria sinuata* (Gregory) Kociolek et Stoemer — 23, 47; **Rexlowea cf. parasemen* (Lange-Bertalot) Kulikovskiy, Kociolek et Genkal — 276; *Stauroneis phoenicenteron* (Nitzsch) Ehrenberg — 276; **Staurosirella lapponica* (Grunow) Williams et Round — 23; **Stephanodiscus minutulus* (Kützing) Cleve et Möller — 23; *Surirella angusta* Kützing — 47; *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kützing — 22; *Ulnaria acus* (Kützing) Aboal — 23; *U. ulna* (Nitzsch) Comperé — 22, 146, 276. Из них 1 — новый для флоры России, 17 — для Якутии, пять форм определены только до рода. Ниже приведены их краткие диагнозы, синонимика, экология, распространение, оригинальные микрофотографии.

Achnanthisdium kriegeri (Krasske) Hamilton, D. Antonini et Siver (рис. 2а, 2б). — *Achnanthes kriegeri* Krasske. Створки длиной 8.2–9.7 мкм, шириной 2.2–2.4 мкм, штрихов 22–23 в 10 мкм.

Пресноводный арктический вид, предпочитает олиготрофные водоемы (Krammer, Lange-Bertalot, 1991b). Известны находки на Кольском п-ове (Цеплик, Чудаев, 2020), в Восточной и Западной Сибири (Генкал, Вехов, 2007; Генкал и др., 2011), на Дальнем Востоке (Харитонов, Генкал, 2012).

Achnanthisdium jackii Rabenhorst (рис. 2в, 2г). — *Achnanthes biasolettiana* var. *jackii* (Rabenhorst) Cleve-Euler, *A. linearis* var. *jackii* (Rabenhorst) Grunow, *A. minutissima* (Rabenhorst) Lange-Bertalot et Ruppel, *A. jackii* (Rabenhorst) Tempere et Pergallo. Створки длиной 14.0–17.9 мкм, шириной 2.7–3.7 мкм, штрихов 20–24 в 10 мкм.

Пресноводный арктобореальный вид, олигозапробионт, предпочитает олиготрофные водоемы (Харитонов, Генкал, 2012). Европейская часть России (Генкал, Трифонова, 2009), Западная Сибирь (Генкал, Ярушина, 2018).

A. kranzii (Lange-Bertalot) Round et Bukhtiyarova (рис. 2д–2з). — *Achnanthes kranzii* Lange-Bertalot. Створки длиной 8.8–13.8 мкм, шириной 3.0–4.4 мкм, штрихов 26–36 в 10 мкм.

Пресноводный вид, предпочитает олиготрофные водоемы (Lange-Bertalot et al., 2017). Европейская часть России (Генкал, Трифонова, 2009; Генкал и др., 2015; Цеплик, Чудаев, 2020), Восточная и Западная Сибирь (Генкал, Вехов, 2007; Генкал и др., 2011).

Cymbella cf. neocistula Krammer (рис. 2и). Створка длиной 61.7 мкм, шириной 11.7 мкм, штрихов 9 в 10 мкм, ареол 20 в 10 мкм.

Пресноводно-солонатово-водный космополит, β-мезозапробионт, индифферент (рН). Европейская часть России (Генкал, Трифонова, 2009; Генкал и др., 2015; Чудаев, Гололобова, 2016), Восточная и Западная Сибирь (Генкал, Вехов, 2007; Генкал и др., 2011), Дальний Восток (Харитонов, Генкал, 2012).

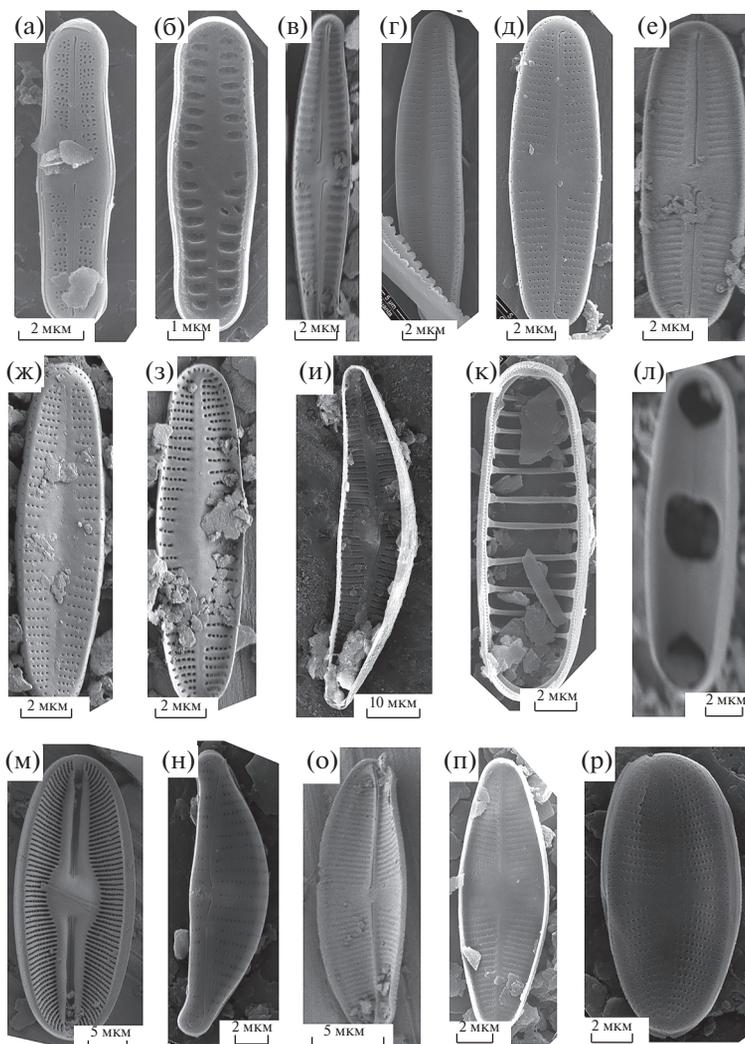


Рис. 2. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): а, б – *Achnanthisdium kriegeri*, в, г – *Achnanthisdium jackii*, д–з – *Achnanthisdium kranzii*, и – *Cymbella* cf. *neocistula*, к – *Diatoma problematica*, л – *Diatomella balfouriana*, м – *Diploneis* sp., н – *Encyonema ventricosum*, о, п – *Eucocconeis austriaca*, р – *E. diluviana*; а, г, д, ж, н, р – створки с наружной поверхности, б, в, е, з–м, о, п – с внутренней.

Diatoma problematica Lange-Bertalot (рис. 2к). Створки длиной 16.0–23.8 мкм, шириной 4.3–5.5 мкм, ребер 8–9 в 10 мкм, штрихов 50–60 в 10 мкм.

Широко распространенный вид, галофил (Lange-Bertalot et al., 2017). Новый для флоры России.

Diatomella balfouriana Greville (рис. 2л). Створка длиной 18.5 мкм, шириной 5.0 мкм.

Пресноводный вид, аэрофил. Север и Дальний Восток (Определитель..., 1951).

Diploneis species (рис. 2м). Створки длиной 28.0–31.6 мкм, шириной 12.6–13.6 мкм, штрихов 12–16 в 10 мкм.

Encyonema ventricosum (Agardh) Grunow (рис. 2н). – *Cymbella ventricosa* Kützing, *Cocconema ventricosum* (Kützing) G.S. West, *Cymbella ventricosa*

Agardh. Створки длиной 12.9–17.4 мкм, шириной 3.8–4.7 мкм, штрихов 16–18 в 10 мкм, ареол 40–50 в 10 мкм.

Олиготрофные–эвтрофные водоемы (Куликовский и др., 2016), широко распространенный вид (Определитель..., 1951; Krammer, 1997a).

Eucocconeis austriaca (Hustedt) Lange-Bertalot (рис. 2о, 2п). – *Achnanthes austriaca* Hustedt, *A. laevis* var. *austriaca* (Hustedt) Lange-Bertalot. Створки длиной 14.6–15.7 мкм, шириной 5.6 мкм, штрихов 24–30 в 10 мкм.

Пресноводный космополит, олигосапробионт, алкалофил, предпочитает олиготрофные воды (Харитонов, Генкал, 2012). Европейская часть России (Генкал и др., 2015), Восточная и Западная Сибирь (Генкал, Вехов, 2007; Генкал и др., 2011), Дальний Восток (Харитонов, Генкал, 2012).

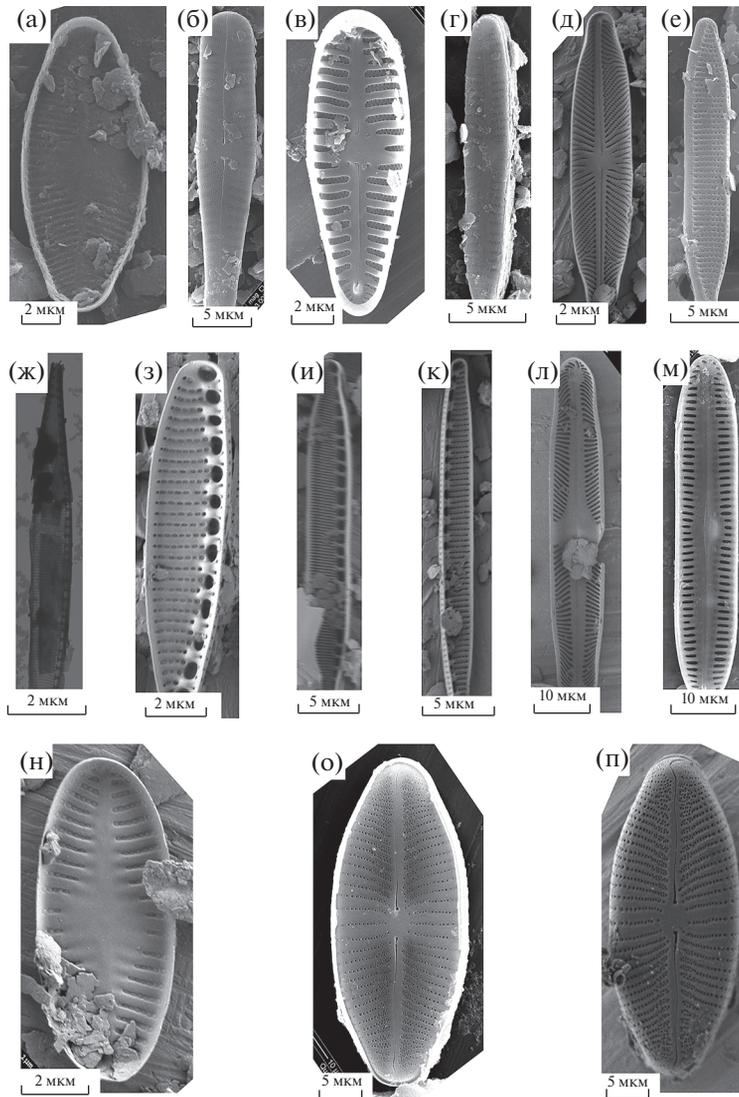


Рис. 3. Электронные микрофотографии створок (а–е, з–п – СЭМ, ж – ТЭМ): а – *Eucocconeis diluviana*, б, в – *Gomphonema olivaceoides*, г – *Gomphonema* sp., д – *Naviculadicta* sp., е – *Nitzschia* cf. *acidoclinata*, ж – *N. graciliformis*, з – *N. inconspicua*, и – *N.* sp. 1, к – *N.* sp. 2, л – *Pinnularia divergens* var. *media*, м – *P. subrupestris*, н – *Psammothidium* cf. *grischunum*, о, п – *Rexlowea* cf. *parasemen*; а, в, д, з–н – створки с внутренней поверхности, б, г, е, о, п – с наружной.

Eucocconeis diluviana (Hustedt) Lange-Bertalot (рис. 2р, 3а). – *Achnanthes diluviana* Hustedt, *A. laevis* var. *diluviana* (Hustedt) Lange-Bertalot. Створки длиной 12.6–15.8 мкм, шириной 5.7–6.1 мкм, штрихов 24–32 в 10 мкм.

Пресноводный арктобореальный вид, олигозаобионт, предпочитает олиготрофные воды (Харитонов, Генкал, 2012). Европейская часть России (Генкал, Трифонова, 2009; Генкал и др., 2015), Восточная и Западная Сибирь (Генкал, Вехов, 2007; Генкал и др., 2011; Lange-Bertalot, Genkal, 1999), Дальний Восток (Харитонов, Генкал, 2012).

Gomphonema olivaceoides Hustedt (рис. 3б, 3в). Створки длиной 13.3–25.0 мкм, шириной 4.6–5.5 мкм, штрихов 13–16 в 10 мкм.

Пресноводный арктобореальный вид, олигозаобионт, индифферент (рН) предпочитает олиготрофные воды (Харитонов, Генкал, 2012). Европейский Северо-Восток России (Лосева и др., 2004), Западная Сибирь (Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Генкал, Ярушина, 2018), Дальний Восток (Харитонов, Генкал, 2012; Харитонов, 2014).

Gomphonema sp. (рис. 3г). Створка длиной 30.4 мкм, шириной 4.5 мкм, штрихов 13 в 10 мкм.

Naviculadicta sp. (рис. 3д). Створка длиной 15.8 мкм, шириной 3.4 мкм, штрихов 32 в 10 мкм.

Nitzschia cf. *acidoclinata* Lange-Bertalot (рис. 3е). Створка длиной 16.0 мкм, шириной 2.9 мкм, штрихов 28 в 10 мкм.

Пресноводный вид, предпочитает водоемы с умеренной минерализацией (Куликовский и др., 2016). Европейская часть России (Лосева и др., 2004; Корнева, 2015; Чудаев, Гололобова, 2016), Западная Сибирь (Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Генкал, Вехов, 2007; Генкал, Ярушина, 2018), Дальний Восток (Харитонов, 2014).

N. graciliformis Lange-Bertalot et Simonsen emend. Genkal et Popovskaya (рис. 3ж). Ширина створки 2.3 мкм, фибул 20 в 10 мкм, штрихов 45 в 10 мкм.

Пресноводный космополит, β -мезосапробионт, индифферент (рН), предпочитает мезотрофные воды (Харитонов, Генкал, 2012). Европейская часть России (Генкал, Трифонова, 2009), Восточная и Западная Сибирь (Генкал и др., 2011; Генкал, Ярушина, 2018), Дальний Восток (Харитонов, Генкал, 2012).

N. inconspicua Grunow (рис. 3з). Створки длиной 11.2–17.5 мкм, шириной 2.5–3.5 мкм, фибул 12 в 10 мкм, штрихов 24–31 в 10 мкм.

Пресно- и солоновато-водный вид, космополит (Куликовский и др., 2016; Lange-Bertalot et al., 2017). Европейская часть России (Генкал, Трифонова, 2009). Восточная и Западная Сибирь (Генкал, Вехов, 2007; Генкал и др., 2011; Генкал, Ярушина, 2018), Дальний Восток (Харитонов, Генкал, 2012).

N. sp. 1 (рис. 3и). Створка длиной 25.0 мкм, шириной 3.3 мкм, фибул 11 в 10 мкм, штрихов 46 в 10 мкм.

N. sp. 2 (рис. 3к). Створка длиной 23.0 мкм, шириной 2.2 мкм, фибул 10 в 10 мкм, штрихов 28 в 10 мкм.

Pinnularia divergens var. *media* Grammer (рис. 3л). Створка длиной 58.3 мкм, шириной 9.3 мкм, штрихов 13 в 10 мкм.

Пресноводный вид, предпочитает олиготрофные воды (Grammer, 2000). Европейская часть России (Генкал и др., 2015; Чудаев, 2016). Западная Сибирь (Генкал, Ярушина, 2018).

P. subrupestris Grammer (рис. 3м). Створка длиной 50.0 мкм, шириной 9.3 мкм, штрихов 10 в 10 мкм.

Пресноводный вид, олигосапробионт, ацидофил (Харитонов, Генкал, 2012). Европейская часть России (Генкал и др., 2015), Западная Сибирь (Генкал, Ярушина, 2018).

Psammothidium cf. *grischunum* (Wuthrich) Bukhtiyarova et Round (рис. 3н). — *Achnanthes grischuna* Wuthrich. Створка длиной 9.7 мкм, шириной 4.1 мкм, штрихов 20 в 10 мкм.

Алкалинные и слабо кислые водоемы с умеренной минерализацией (Куликовский и др., 2016). Европейская часть России (Генкал, Трифонова, 2009; Генкал и др., 2015), Восточная и Западная Сибирь (Генкал, Вехов, 2007; Генкал и др., 2011; Генкал, Ярушина, 2018).

Rexlowea cf. *parasemen* (Lange-Bertalot) Kulikovskiy, Kociolek et Genkal (рис. 3о, 3п). — *Naviculadicta parasemen* Lange-Bertalot. Створки длиной 31.0–34.0 мкм, шириной 6.5–13.6 мкм, штрихов 8 в 10 мкм.

Пресноводный вид, предпочитает олиготрофные водоемы (Куликовский и др., 2016). Западная Сибирь (Lange-Bertalot, Genkal, 1999).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

По литературным данным, в ручьях Хараулахского хребта зафиксировано пять представителей Bacillariophyta: *Asterionella formosa* Hassal, *Aulacoseira granulata* (Ehrenberg) Simonsen, *Eunotia prae-rupta* Ehrenberg, *Gomphonema acuminatum* Ehrenberg, *Navicula capitatoradiata* Germain ex Gasse (Васильева, Ремигайло, 1986). В исследованном нами материале выявлено 59 видов и разновидностей диатомовых водорослей из 32 родов, перечисленные выше пять таксонов не вошли в этот список. Настоящее исследование в значительной степени расширило таксономический состав Bacillariophyta водоемов Хараулахского хребта с 5 таксонов до 64 на видовом уровне и до 37 — на родовом.

По современным данным, в альгофлоре разнотипных водных объектов низовья р. Лены, включая дельту и граничащие с ней морские участки, обнаружено 296 видов и разновидностей диатомовых водорослей (Габышев и др., 2019). Наше исследование расширяет этот список на видовом (331 вида и разновидности) и родовом (с 71 рода до 79) уровнях. Новые роды для флоры устьевого области р. Лены — *Diatomella*, *Eucocconeis*, *Frustulia*, *Naviculadicta*, *Pliocaeanicus*, *Psammothidium*, *Rexlowea*, *Staurosirella*.

В обобщающей работе по Якутии приводится 866 таксонов Bacillariophyta (Захарова и др., 2005), позднее этот список был расширен (Potarova et al., 2014; Габышев, Габышева, 2018; Genkal, Gabyshev, 2018; Genkal et al., 2018). Наше исследование выявило 18 новых для флоры Якутии таксонов, большинство из них — пресноводные виды, предпочитающие олиготрофные воды. Большая часть этих видов относится к редким (известно по одному или нескольким местонахождениям на территории России). Ранее при изучении Bacillariophyta водоемов Якутии с помощью сканирующей электронной микроскопии уже было обнаружено 67 таксонов новых для флоры республики (Генкал, Габышев, 2020) и настоящее исследование расширило этот список.

Максимальное число таксонов отмечено в родах *Diatoma* и *Encyonema* (по 4), *Gomphonema* (6) и *Nitzschia* (8). Наибольшее таксономическое разнообразие наблюдали в ручьях 47 (19 таксонов), 146 (21), 276 (22) и 23 (31 таксон), а наиболее часто

встречались *Fragilaria vaucheriae*, *Gomphonema olivaceoides*, *Hannaea inaequidentata* и *Meridion circulare*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В исследованных ручьях западного склона Ха-раулахского хребта выявлено 59 видов и разновидностей диатомовых водорослей из 32 родов, что в значительной степени расширило таксономический состав Bacillariophyta на этой территории на видовом (с 5 до 64) и родовом (с 5 до 37) уровнях. Новые для устьевой области р. Лены – 35 видов. Среди обнаруженных водорослей *Diatoma problematica* впервые отмечена во флоре России, 17 видов и разновидностей из родов *Achnanthydium*, *Cymbella*, *Diatoma*, *Diatomella*, *Encyonema*, *Eucocconeis*, *Gomphonema*, *Nitzschia*, *Pinnularia*, *Psammothidium*, *Rexlowea* – во флоре Якутии. Большинство новых для республики видов относятся к редким пресноводным видам, предпочитающим олиготрофные водоемы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность Е.В. Лихошвай за предоставленную возможность работы на оборудовании ЦКП “Электронная микроскопия” Лимнологического института СО РАН; В.И. Егорову (ОП ЦКП “Ультрамикрoанализ” Лимнологического института СО РАН) и В.Б. Тимофееву (Учебно-научно-технологическая лаборатория “Графеновые нанотехнологии” СВФУ) за помощь в работе на СЭМ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Госзаданий Министерства науки и высшего образования Российской Федерации по проекту “Растительный покров криолитозоны таежной Якутии: биоразнообразие, средообразующие функции, охрана и рациональное использование” (тема № 0297-2021-0023, ЕГИСУ НИОКТР №АААА-А21-121012190038-0) и Института биологии внутренних вод РАН “Систематика, разнообразие и филогения водных автотрофных организмов России и других регионов мира” (№ АААА-А18-118012690095-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильева И.И., Ремигаило П.А.* 1986. Флора пресноводных водорослей Ленской дельты // Деп. в ВИНТИ. № 2414-В86. Якутск. С. 24.
- Васильева И.И., Ризванова Р.Г.* 1976. Водоросли дельты реки Лены // Биологические проблемы Севера. Якутск: Бюро научно-технической информации. С. 8.
- Габышев В.А.* 1996. Современный состав водорослей и оценка качества воды дельты р. Лены // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока: Тез. докл. Второй российской конференции. Красноярск: Красноярский гос. пед. университет. С. 57.
- Габышев В.А., Габышева О.И.* 2018. Фитопланктон крупных рек Якутии и сопредельных территорий Восточной Сибири. Новосибирск: Изд-во АНС “СибАК”.
- Габышев В.А., Царенко П.М., Иванова А.П.* 2019. Водоросли устьевой области реки Лена // Биоресурсы Усть-Ленского заповедника: Грибы, водоросли, растительность, рыбы, птицы, овцебыки. Новосибирск: Наука. С. 14.
- Гвоздецкий Н.А., Михайлов Н.И.* 1978. Физическая география СССР. Азиатская часть. Москва: Мысль.
- Генкал С.И., Вехов Н.В.* 2007. Диатомовые водоросли водоемов Русской Арктики: архипелаг Новая Земля и остров Вайгач. Москва: Наука.
- Генкал С.И., Габышев В.А.* 2020. Пеннатные диатомовые водоросли (Bacillariophyta, Fragilariophyceae, Bacillariophyceae) оз. Большое Токо (Южная Якутия) // Биол. внутр. вод. № 3. С. 222. <https://doi.org/10.31857/S0320965220030067>
- Генкал С.И., Трифонова И.С.* 2009. Диатомовые водоросли планктона Ладожского озера и водоемов его бассейна. Рыбинск: Изд-во “Рыбинский Дом печати”.
- Генкал С.И., Ярушина М.И.* 2018. Диатомовые водоросли слабоизученных водных экосистем Крайнего Севера Западной Сибири. Москва: Научный мир.
- Генкал С.И., Бондаренко Н.А., Шур Л.А.* 2011. Диатомовые водоросли озер юга и севера Восточной Сибири. Рыбинск: Изд-во “Рыбинский Дом печати”.
- Генкал С.И., Чекрыжева Т.А., Комулайнен С.Ф.* 2015. Диатомовые водоросли водоемов и водотоков Карелии. Москва: Научный мир.
- Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). 1974. Т. 1. Ленинград: Наука.
- Захарова В.И., Кузнецова Л.В., Иванова Е.И. и др.* 2005. Разнообразие растительного мира Якутии. Новосибирск: Изд-во СО РАН.
- Корнева Л.Г.* 2015. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом.
- Косинская Е.К.* 1936. Десмидиевые водоросли из Арктики // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. II. Вып. 3. С. 401.
- Куликовский М.С., Глущенко А.М., Генкал С.И., Кузнецова И.В.* 2016. Определитель диатомовых водорослей России. Ярославль: Филигрань.
- Лосева Э.И., Стенина А.С., Марченко-Ваганова Т.И.* 2004. Кадастр ископаемых и современных диатомовых водорослей Европейского Северо-Востока. Сыктывкар: Геопринт.
- Мерзлотные ландшафты Якутии: Пояснительная записка к “Мерзлотно-ландшафтной карте Якутской АССР” масштаба 1 : 2500000. 1989. Новосибирск: ГУГК.
- Определитель пресноводных водорослей СССР. 1951. Вып. 4. Диатомовые водоросли. Москва: Советская наука.

- Ремигайло П.А. 1983. Альгофлора водоемов проектируемого Усть-Ленского заповедника // Биолого-экономические исследования местной растительности и интродуцируемой флоры Якутии. Якутск: Бюро научно-технической информации Якутского филиала Сибирского отделения АН СССР. С. 5.
- Ремигайло П.А. 1986. Альгофлора водоемов некоторых участков Нижней Лены // Биологические проблемы Севера: Тез. докл. IX симпозиума. Вып. 2. Якутск: Якутск. филиал Сибирского отделения АН СССР. С. 51.
- Ремигайло П.А. 1988. Особенности сезонной динамики фитопланктона Нижней Лены // Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл. III Всесоюз. конф. Ч. 2. Иркутск. С. 128.
- Ремигайло П.А., Габышев В.А. 2012. Пространственная изменчивость таксономической структуры фитопланктона р. Лены // Наука и образование. № 1(65). С. 65.
- Серкина Р.А. 1969. Планктон и бентос р. Лены и ее приморских участков // Тр. Якутского отд. Сибирского НИИ рыбного хоз-ва. Вып. 3. С. 118.
- Справочник по климату СССР. 1966. Вып. 24. Ч. 2. Ленинград: Гидрометеиздат.
- Харитонов В.Г. 2014. Диатомовые водоросли Колымы. Магадан: Кордис.
- Харитонов В.Г., Генкал С.И. 2012. Диатомовые водоросли озера Эльгыгытгын и его окрестностей (Чукотка). Магадан: Северо-Восточный научный центр РАН.
- Цеплик Н.Д., Чудаев Д.А. 2020. Пресноводные ахнантидные диатомовые (Bacillariophyta) юга Мурманской области // Нов. систематики низших раст. Т. 52. Вып. 2. С. 337.
- Чудаев Д.А. 2016. Материалы к диатомовой флоре Московской области, навикулоидные диатомовые Мелеевского ручья (Звенигородская биологическая станция) // Нов. систематики низших раст. Т. 50. С. 142.
- Чудаев Д.А., Гололобова М.А. 2016. Диатомовые водоросли озера Глубокого (Московская область). Москва: Товарищество науч. изданий КМК.
- Genkal S.I., Gabyshev V.A. 2018. New records of centric diatoms from Yakutia (Bolshoe Toko Lake): SEM morphology, ecology and distribution // Новости систематики низших растений. Т. 52. Вып. 2. С. 245.
- Genkal S., Gabyshev V., Kulikovskiy M., Kuznetsova I. 2018. *Pliocenicus bolshetokoensis* – a new species from Lake Bolschoe Toko (Yakutia, Eastern Siberia, Russia) // Diatom Research. V. 33. № 2. P. 145. <https://doi.org/10.1080/0269249X.2018.1477690>
- Krammer K. 1997a. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 1. Allgemeines und Encyonema part // Bibl. Diatomologica. Bd 36.
- Krammer K. 1997b. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 2. Encyonema part., Encyonopsis und Cymbellopsis // Bibl. Diatomologica. Bd 37.
- Krammer K. 2000. Diatoms of Europe. V. 1: *Pinnularia*.
- Krammer K. 2002. Diatoms of Europe. V. 3: *Cymbella*.
- Krammer K. 2003. Diatoms of Europe. V. 4: *Cymbopleura*, *Delicata*, *Navicymbula*, *Gomphocymbellopsis*, *Afrocymbella*.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1986. Bacillariophyceae. Teil 1: Naviculaceae // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: Gustav Fisher. Bd 2/1.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1988. Bacillariophyceae. Teil 2: Epithemiaceae, Bacillariaceae, Surirellaceae // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: Gustav Fisher. Bd 2/2.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991a. Bacillariophyceae. Teil 3: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: New York. Bd 2/3.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991b. Bacillariophyceae. Teil 4: Achnanthaceae, Kritische Ergänzungen zu *Navicula* (Lineolatae) und *Gomphonema* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: Gustav Fisher. Bd 2/4.
- Lange-Bertalot H. 2001. Diatoms of Europe. *Navicula* sensu stricto, 10 genera separated from *Navicula* sensu lato *Frustulia*. V. 2.
- Lange-Bertalot H., Genkal S. I. 1999. Diatoms of Siberia. I. // Iconographia Diatomologica. V. 6.
- Lange-Bertalot H., Metzeltin D. 1996. Indicators of oligotrophy // Iconographia Diatomologica. V. 2.
- Lange-Bertalot H., Moser G. 1994. *Brachysira*-Monographie der Gattung. Wichtige indicator-species für das gewässer-monitoring und *naviculadicta* nov. gen. ein lösungsvorschlag zu dem problem *Navicula* sensu lato ohne *Navicula* sensu strict // Bibliotheca Diatomologica. Bd 29.
- Lange-Bertalot H., Bak M., Witkowski A. 2011. Diatoms of Europe. *Eunotia* and some related genera. V. 6.
- Lange-Bertalot H., Hofmann G., Werum M. et al. 2017. Freshwater benthic diatoms of Central Europe. Schmittens-Oberreifenberg: Koeltz Botanical Books.
- Levkov Z. 2009. Diatoms of Europe. *Amphora* sensu lato. V. 5.
- Levkov Z., Metzeltin D., Pavlov A. 2013. Diatoms of Europe. *Luticola*, *Luticolopsis*. V. 7.
- Levkov Z., Mitić-Kopanja D., Reichardt E. 2016. Diatoms of Europe. The diatom genus *Gomphonema* from the Republik of Macedonia. V. 8.
- Potapova M.G., Hamilton P.B., Kopyrina L.I., Sosina N.K. 2014. New and rare diatom (Bacillariophyta) species from a mountain lake in Eastern Siberia // Phytotaxa. V. 156. № 3. P. 100.
- Reichardt E. 1999. Zur revision der gattung *Gomphonema* // Iconographia Diatomologica. V. 8.

Diatoms of Streams of Western Slope of Kharaulakh Range, Republic of Sakha (Russia)

S. I. Genkal¹, * and V. A. Gabyshev²

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

²*Institute for Biological Problems of Cryolithozone, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Yakutsk, Russia*

*e-mail: genkal@ibiw.ru

This electron microscopy study of materials from creeks in the western slope of Kharaulakh Range (Ust-Len-sky State Nature Reserve, Russia) has revealed 59 taxa of diatom algae from 32 genera that makes it possible to broaden the composition of Bacillariophyta on the species level (from 5 to 64) as well as on the genus level (from 5 to 37). Besides, a total of 35 species and varieties of diatoms new for Lena River mouth have been detected. Five forms from the genera *Diploneis*, *Gomphonema*, *Naviculadicta* and *Nitzschia* have been identified only to the genus level. Among the algae found in this study, *Diatoma problematica* has been recorded for the first time for the flora of Russia and 17 species and varieties from the genera, *Achnantheidium*, *Cymbella*, *Diatoma*, *Diatomella*, *Encyonema*, *Eucocconeis*, *Gomphonema*, *Nitzschia*, *Pinnularia*, *Psammothidium*, *Rexlowea* – for the flora of Yakutia. The majority of species new for the Republic of Sakha (Yakutia) are rare, freshwater algae which prefer oligotrophic waters.

Keywords: Yakutiya, Kharaulakh Range, creeks, Bacillariophyta, electron microscopy, flora

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ
И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 582.26+581.9

СОСТАВ И МОРФОЛОГИЯ ЧЕШУЙЧАТЫХ ЗОЛОТИСТЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ
ЛЕВОБЕРЕЖНЫХ ВОЛЖСКИХ ПРИТОКОВ

© 2021 г. П. В. Кулизин^{а, *}, Е. С. Гусев^б, Е. Л. Воденеева^{а, с}, А. Г. Охапкин^а

^аНижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия

^бИнститут физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук, Москва, Россия

^сНижегородский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Нижний Новгород, Россия

*e-mail: KulizjnPavel@yandex.ru

Поступила в редакцию 05.10.2020 г.

После доработки 20.10.2020 г.

Принята к публикации 23.11.2020 г.

По результатам электронно-микроскопического исследования проб фитопланктона двух крупных левобережных притоков Чебоксарского водохранилища обнаружено 30 видов чешуйчатых золотистых водорослей из класса Chrysophyceae, в том числе три новых для флоры России и один потенциально новый для науки. Приведены сведения по численности и биомассе фитопланктона с указанием роли золотистых водорослей. Отмечено доминирование чешуйчатых золотистых водорослей в весенних и раннелетних альгоценозах р. Керженец.

Ключевые слова: фитопланктон, золотистые водоросли, р. Керженец, р. Ветлуга, Чебоксарское водохранилище

DOI: 10.31857/S0320965221030098

ВВЕДЕНИЕ

Золотистые водоросли – широко распространенная группа пресноводных фитофлагеллат, относимых к линии Stramenopiles или Heterokontophyta, играющая важную роль в функционировании пресноводных экосистем, особенно в водоемах средней и низкой продуктивности (Kristiansen, 1995; Гусев и др. 2020). Для строения их талломов отмечено большое разнообразие структурных типов, включающих виды без твердых клеточных покровов, с образованиями в виде целлюлозных домиков, а также виды, имеющие специализированные кремнеземные образования (чешуйки), покрывающие клетки (Волошко, 2017б).

В ранних работах по фитопланктону р. Волги (Павлинова, 1930; Есырева, 1935, 1945; Коршиков, 1939) приводятся списки видов водорослей, в которых отмечены *Mallomonas* spp., *Synura uvella* Ehrenberg emend. Korschikov, *S. echinulata* Korschikov, *S. petersenii* Korschikov.

Зарегулирование стока р. Волги и создание каскада водохранилищ стимулировали исследования фитопланктона и золотистых водорослей в его составе. В последних обобщающих сводках по альгофлоре водоемов бассейна р. Волги приведены сведения о 43 таксонах чешуйчатых золоти-

стых водорослей из рода *Mallomonas* (Gusev et al., 2019), 18 видах рода *Synura*, четырех видах *Spiniferomonas*, четырех видах *Paraphysomonas*, пяти видах *Chryso-sphaerella* (Балонов, 1976; Корнева, 2015).

Разнообразие фитопланктона р. Волги формируется, в том числе и воздействием системы боковой приточности – небольшими по протяженности реками, которые в значительной степени определяют ее гидрологический и гидрохимический режимы, оказывают заметное влияние на структуру биоты (Охапкин, 1997; Воденеева, 2006). В имеющихся немногочисленных данных о составе золотистых водорослей некоторых волжских притоков (р. Керженец) в составе планктона указываются *Mallomonas acaroides* var. *striatula* Asmund, *M. caudata* Ivanov emend. Krieger, *M. eoa* Takahaschi in Asmund et Takahaschi, *M. tonsurata* Teiling emend. Krieger, *Synura uvella* Ehrenberg emend. Korschikov, *S. petersenii* Korschikov, *S. petersenii* var. *glabra* (Korschikov) Huber-Pestalozzi и *S. spinosa* Korschikov (Балонов, Кузьмин, 1975; Балонов, 1976). Сведений о чешуйчатых золотистых водорослях р. Ветлуга крайне недостаточно. По результатам исследования фитопланктона этой реки, проведенного в 70-х гг. XX в., обнаружены *Mallomonas akrokomos* Ruttner in Pascher, *Mallomonas caudata*, *Mallomonas* sp. и *Synura verrucosa* Pascher (Есырева, Юлова, 1968; Охапкин, 1997),

Сокращения. ЭМ – электронная микроскопия.

Таблица 1. Основные гидрологические и гидрохимические показатели исследованных водотоков

Показатель	р. Керженец	р. Ветлуга
Площадь водосбора, км ²	16 400	39 400
Длина реки, км	290	889
Скорость течения, м/с	0.1–0.3	0.3–0.5
pH	6.1–7.53*	7.6–8.1
Цветность, град	98*	–
Сумма ионов, мг/л	100.7*	133
Удельная электропроводность, мкСм/см	121.9*	197.5
P _{общ} , мкг/л	55*	30

P_{общ} – общий фосфор. * По данным Государственного природного биосферного заповедника “Керженский”.

однако, идентификация видов была проведена только с использованием световой микроскопии и требует электронно-микроскопического подтверждения.

Несмотря на большое количество литературных сведений по составу и структуре фитопланктона водоемов и водотоков бассейна р. Волги, специальных таксономических работ по идентификации чешуйчатых золотистых водорослей с применением электронной микроскопии и молекулярно-генетических методов немного (Корнева, 2006; Гусев и др., 2017; Gusev et al., 2019). Электронная микроскопия и ультраструктура чешуек уже давно используются при изучении таксономии рассматриваемой группы организмов. Несколько родов описаны и изучены исключительно с использованием ЭМ (методы СЭМ и ТЭМ). Применение новых подходов показало значимость небольших на первый взгляд различий в ультраструктуре чешуек и возможность их использования в оценке эволюционных взаимосвязей (Škaloud et al., 2013a; Гусев и др., 2016).

Цель работы – анализ видового состава чешуйчатых золотистых водорослей с использованием современных подходов (электронная микроскопия) в определении этой группы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследованные водотоки по морфологическим показателям (площадь водосбора, длина) относятся к категории средних (р. Керженец) и больших (р. Ветлуга) рек. Они являются типично равнинными, с выраженным весенним половодьем и преобладанием снегового типа питания. Протекая по равнинной местности с преобладанием лесов, озер и болот они имеют сильно извилистые и неглубокие русла, небольшие продольные уклоны, небольшие скорости течения и хорошо разработанные долины с пологими склонами,

незаметно переходящими в окружающую местность. Водораздельное пространство двух исследованных рек представляет собой довольно ровную поверхность, что сильно затрудняет четкое проведение границы водосборных площадей этих водотоков (Панфилов, 1974).

Сток левобережных притоков Средней Волги формируется в подзоне южной тайги с залесенным и заболоченным водосбором. Это оказывает существенное влияние на формирование химического состава поверхностных вод и отражается на характере и величинах минерализации, содержания биогенных элементов, органических веществ гумусового происхождения (гуминовые и фульвокислоты) и определяет повышенную цветность вод, величину pH и уменьшает содержание ионов HCO₃ по сравнению с р. Волгой (табл. 1).

Для изучения состава чешуйчатых золотистых водорослей использовали пробы фитопланктона, отобранные в период открытой воды. На р. Керженец пробы отбирали в течение вегетационного периода (май–октябрь) 2017 г. на станции близ пос. Рустай (56°49'79.12" с.ш., 44°79'42.40" в.д.), на р. Ветлуга – на станции около д. Чернышиха (56°85'73.18" с.ш., 45°43'74.22" в.д.) осенью (октябрь 2019 г.) (рис. 1). Также анализировали архивные материалы авторов по сезонной динамике фитопланктона в 2014 и 2016 гг.

В период исследования измеряли температуру, pH и электропроводность воды (табл. 1).

Пробы для количественного учета отбирали зачерпыванием поверхностного слоя воды емкостью объемом 0.5 л и фиксировали йодно-формалиновым фиксатором. Далее пробы сгущали методом фильтрации через мембранные фильтры “Владипор” мембраны типа МФАС-М с диаметром диска 35 мм и размером пор порядка 2 мкм и доводили объем до 5 мл.

Для изучения чешуек золотистых водорослей пробы отмывали от йодно-формалинового фиксатора, 4–5 мин прожигали в серной кислоте с бихроматом калия, отмывали с помощью дистиллированной воды. Осадок помещали на сетки, покрытые формваровой пленкой (EMS FF200-Cu-50, Electron Microscopy Sciences). Пробы просматривали с использованием трансмиссионного электронного микроскопа JEM-1011 в Центре коллективного пользования электронной микроскопии Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В фитопланктоне исследуемых водотоков обнаружено 30 видов из класса Chrysophyceae, порядков Synurales и Paraphysomonadales. Из них 19 видов принадлежат роду *Mallomonas*, 9 – *Synura*, один – *Chryso-sphaerella* и один – *Lepidochro-*

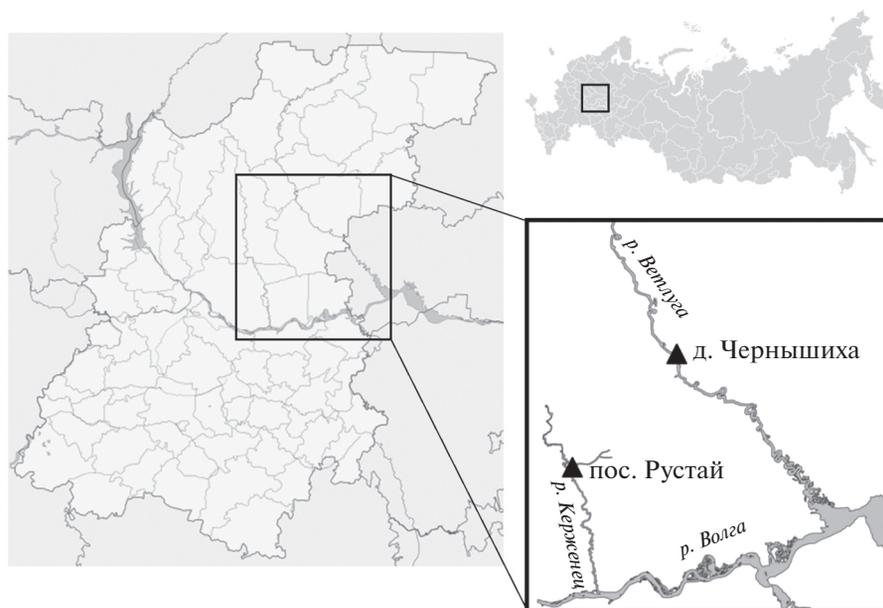


Рис. 1. Карта-схема исследованных водотоков с обозначением станций отбора проб.

monas. В р. Керженец зафиксированы все найденные нами таксоны родов *Mallomonas*, *Synura*, *Chrysosphaerella*, *Lepidochromonas*, в р. Ветлуга отмечено только два вида рода *Synura*.

Ниже приводится список обнаруженных видов с краткой характеристикой морфологии чешуек и их распространения. Виды иллюстрированы оригинальными фотографиями чешуек, полученными с использованием трансмиссионного микроскопа.

Mallomonas akrokomos Ruttner (рис. 2а). Обнаружен в р. Керженец впервые. Имеет широкое распространение. Отмечен в водоемах севера России (Волошко, 2017б), в Верхней Волге (Балонов, 1976).

M. annulata (Bradley) Harris 1967 (рис. 2б–2г). Найден в р. Керженец впервые. Широко распространен в Европе, Центральной и Южной Америке, Азии, Австралии (Kristiansen, Preisig, 2007). На территории России отмечен в р. Волге (Балонов, 1976) и в водоемах Севера России (Волошко, 2017б).

M. alata Asmund, Cronberg et Dürrschmidt (рис. 2д). Отмечен в р. Керженец впервые. Широко распространенный вид (Kristiansen, Preisig, 2007). Встречается в Европейских странах, России (Волошко, 2017б).

M. allorgei (Deflande) Conrad (рис. 2е). Зарегистрирован впервые в р. Керженец. Широко распространен, встречается в водоемах Европы, Северной, Центральной и Южной Америки, Африке и Австралии (Kristiansen, Preisig, 2007). На террито-

рии России отмечен в водоемах Севера России (Волошко, 2017б).

M. calceolus Bradley (рис. 2ж). Обнаружен в р. Керженец впервые. Широко распространенный вид (Kristiansen, Preisig, 2007). На территории России отмечен в Карелии (Балонов, 1979), Невской губе, Вологодской обл. и водоемах Большеземельской тундры (Волошко, 2017б; Siver et al., 2005).

M. caudata Ivanov emend. Krieger (рис. 2з). Ранее отмечен в планктоне р. Керженец и волжских водохранилищ (Балонов, Кузьмин, 1975). Один из самых широко распространенных видов, космополит (Kristiansen, 2005), олигосапробионт (Watson, Satchwill, 2003). Кроме водохранилищ Волжского каскада обнаружен в крупных волжских притоках (Шоша, Созь, Ока, Кама) (Балонов, Кузьмин, 1975).

M. costata Dürrschmidt (рис. 2и). Обнаружен в р. Керженец впервые. Широко распространен. Встречается в водоемах Европы, Северной Америке, Азии, Австралии и в водоемах Севера России (Большеземельская и Воркутинская тундры) (Siver et al., 2005; Волошко, 2017б). Ацидофил, в водоемах с низкой минерализацией.

M. crassisquama (Asmund) Fott var. ***crassisquama*** (рис. 2к). Первые зарегистрирован в р. Керженец. Широко распространен, особенно в умеренных широтах (Kristiansen, Preisig, 2007). Отмечен в водоемах Севера России (Волошко, 2017б).

M. heterospina Lund (рис. 2л). Найден впервые в р. Керженец. Широко распространен (Kristiansen, Preisig, 2007). Отмечен в планктоне Рыбин-

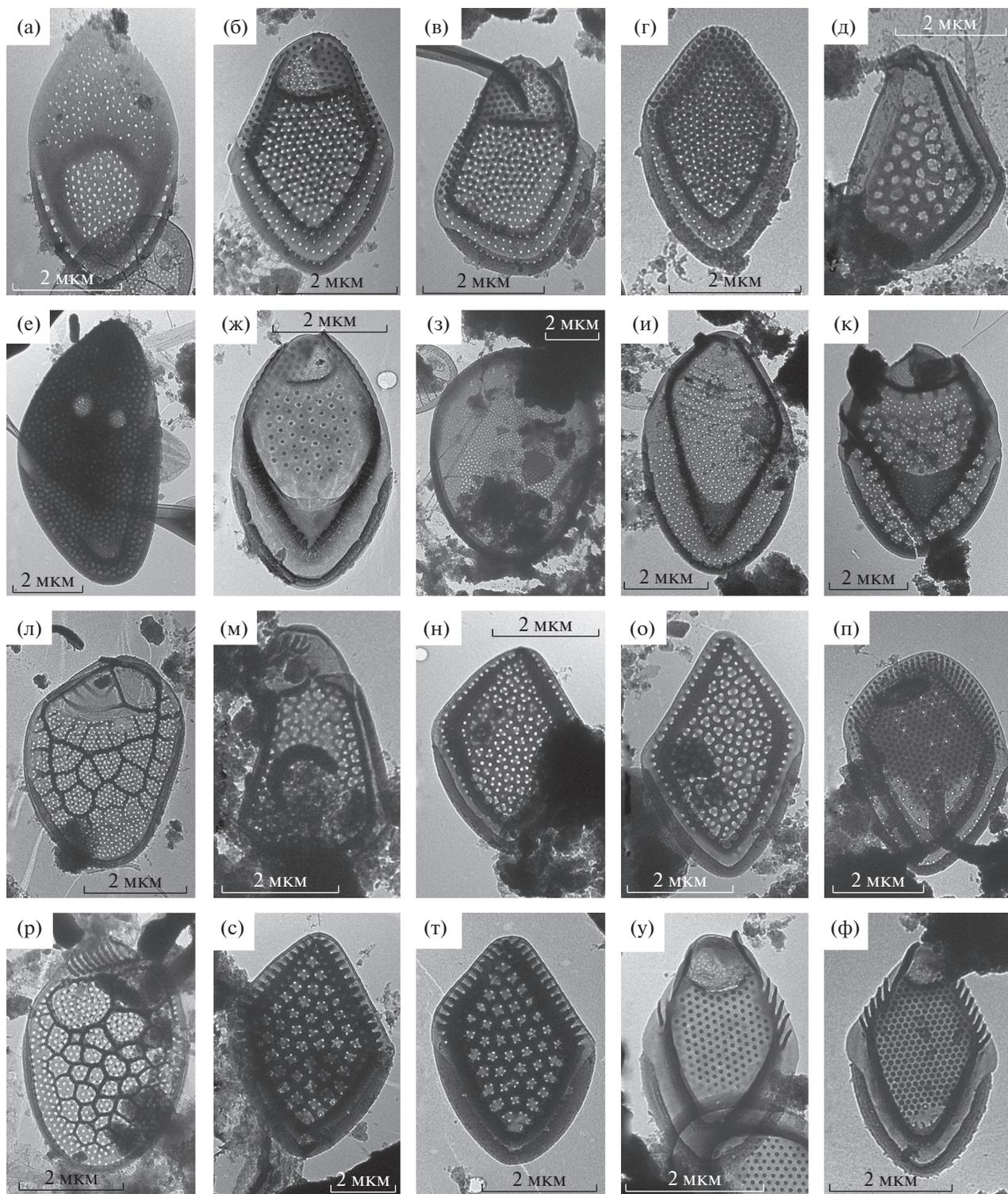


Рис. 2. Чешуйки таксонов рода *Mallomonas*: а – *M. akrokomos*; б–г – *M. annulata*; д – *M. alata*; е – *M. allorgei*; ж – *M. calceolus*; з – *M. caudata*; и – *M. costata*; к – *M. crassisquama* var. *crassisquama*; л – *M. heterospina*; м–о – *M. jubata*, п – *M. mangofera*; р – *M. multiunca*; с, т – *M. munda*, у, ф – *M. papillosa* var. *papillosa*.

ского водохранилища (Балонов, Кузьмин, 1975) и в водоемах Севера России (Волошко, 20176).

M. jubata Němcová, Kreidlová, Pusztai & Neustupa (рис. 2м–2о). Недавно описанный вид, выделен из группы *M. pumilio* (Němcová et al., 2013). Первая находка на территории России. Отмечен в р. Керженец. Чешуйки вида характеризуются рядом морфологических признаков. Апикальные чешуйки, образующие воротник, ассиметричные, удлиненные с выраженным куполом (рис. 2м). Средние чешуйки ромбические без купола (рис. 2н, 2о). Ретикулум щита состоит из ячеек неправильной формы и содержит от одной до трех пор. Размеры чешуек в популяции из р. Керженец варьируют от 3.9 до 4.7 мкм в длину, 2.6 до 3.1 мкм в ширину. Распространен в странах Европы (Франция, Греция) в небольших прудах, бассейнах, сфагновых болотах. Встречается при pH 4.6–7.2 (Němcová et al., 2013).

M. mangofera Harris et Bradley (рис. 2п). Обнаружен в р. Керженец впервые. Вид описан из водоемов Великобритании (Harris, Bradley, 1960), встречается в других районах Европы (Němcová et al., 2012; Škaloud et al., 2013b). Считается, что вид имеет космополитное распространение (Kristiansen, Preisig, 2007), однако, исследования последних лет показали, что обнаруженный морфотип характерен для европейской территории, а морфотипы из других регионов (Южная Америка, тропическая Азия и Африка) представляют собой другие виды (Gusev et al., 2019). В России ранее отмечен только на Северо-Западе Европейской части (Сафронова, 2014).

M. multiunca Asmund (рис. 2р). Обнаружен в р. Керженец впервые. Широко распространенный вид. Отмечен в водоемах Севера России (Волошко, 20176), водохранилищах Волжского каскада (Балонов, Кузьмин, 1975), в Европе, Северной и Центральной Америке, Азии (Kristiansen, Preisig, 2007).

M. munda (Asmund, Cronberg & Dürschmidt) Němcová (рис. 2с, 2т). Обнаружен в р. Керженец впервые. Изначально чешуйки такого типа описаны как *M. pumilio* var. *munda* Asmund, Cronberg & Dürschmidt (Dürschmidt, 1982). Проведенная геометрическая морфометрия позволила повысить ранг разновидности до вида, выделив его из группы *M. pumilio* (Němcová et al., 2013). Биполярный вид (Kristiansen, Preisig, 2007). В России отмечен в водоемах болотоземельской тундры (Sivier et al., 2005), в карстовых озерах Центральной России (Gusev, 2013) и небольших водоемах Ленинградской обл. (Сафронова, 2014).

M. papillosa Harris et Bradley var. *papillosa* (рис. 2у, 2ф) обнаружен в р. Керженец впервые. Космополитный вид (Kristiansen, Preisig, 2007). Найден в р. Волга (Балонов, 1976), водоемах Севера России (Волошко, 20176).

M. punctifera Korschikov var. *punctifera* (рис. 3а, 3б). Обнаружен в р. Керженец впервые. Широко распространенный вид, обычен в северных и умеренных широтах (Kristiansen, Preisig, 2007). Отмечен в планктоне Волжских водохранилищ (Балонов, Кузьмин 1975), в водоемах Севера России (Волошко, 20176).

M. retifera Dürschmidt (рис. 3в, 3г). Впервые отмечен на территории России в р. Керженец. Чешуйки трехсторонние, немного ассиметричные, длина 4.7–4.8 мкм, ширина 2.1–2.9 мкм. Купол с рассеянными папиллами. V-образное ребро с выраженным капюшоном. Переднее субмаргинальное ребро толстое. Задняя кромка широкая, гладкая, передняя – узкая с рядами папилл. Встречается на территории Европы (Pichrtova et al., 2007; Němcová et al., 2012), Южной Америки (Dürschmidt, 1982), Восточной Азии (Kristiansen, Preisig, 2007). Редкий вид.

M. striata Asmund var. *striata* (рис. 3д). Обнаружен в р. Керженец. Широко распространенный вид, отмечен в планктоне волжских водохранилищ, в крупных волжских притоках (Шоша, Созь, Ока, Керженец, Кама) (Балонов, Кузьмин, 1975).

Mallomonas sp. (рис. 3е). Обнаружен в р. Керженец. Найденная чешуйка не подходит по описанию к ранее известным видам. Относится к секции *Striatae* Asmund & Kristiansen. Чешуйки эллиптические, 4.6 мкм длиной, 2.8 мкм шириной. Купол чешуйки почти округлый, с продольными ребрами. На щите расположено 18 дугообразно изогнутых поперечных ребер. V-образное ребро широко закругленное с хорошо выраженным капюшоном. В углу V-образного ребра расположено несколько крупных пор. Антериальная кромка с ребрами. Новый для науки вид, требующий для описания более подробного изучения.

M. tonsurata Teiling emend. Krieger (рис. 3ж). Обнаружен в р. Керженец. Ранее отмечен в планктоне р. Керженец (Балонов, Кузьмин, 1975). Космополит, встречался в Волжских водохранилищах, дельте р. Волги, отмечен на территории севера Европейской России (Балонов, Кузьмин, 1975; Волошко, 20176).

Chrysosphaerella brevispina Korschikov (рис. 3з, 3у). Вид зарегистрирован в р. Керженец. Имеет широкое распространение (космополит), обычен в планктоне пресных вод: реках, озерах, водохранилищах, сфагновых болотах (Снитыко и др., 2016; Волошко, 20176).

Lepidochromonas poteriphora (Moestrup & Kristiansen) Kapustin & Guiry (syn. *Paraphysomonas poteriphora* Moestrup & Kristiansen, *Clathromonas poteriphora* Scoble & Cavalier-Smith) (рис. 3ф). Впервые обнаружен на территории России в р. Керженец. Характеризуется сетчатыми чешуйками, округлыми в основании, образующими выступ (вырост), расширяющийся на конце (Thomsen et al.,

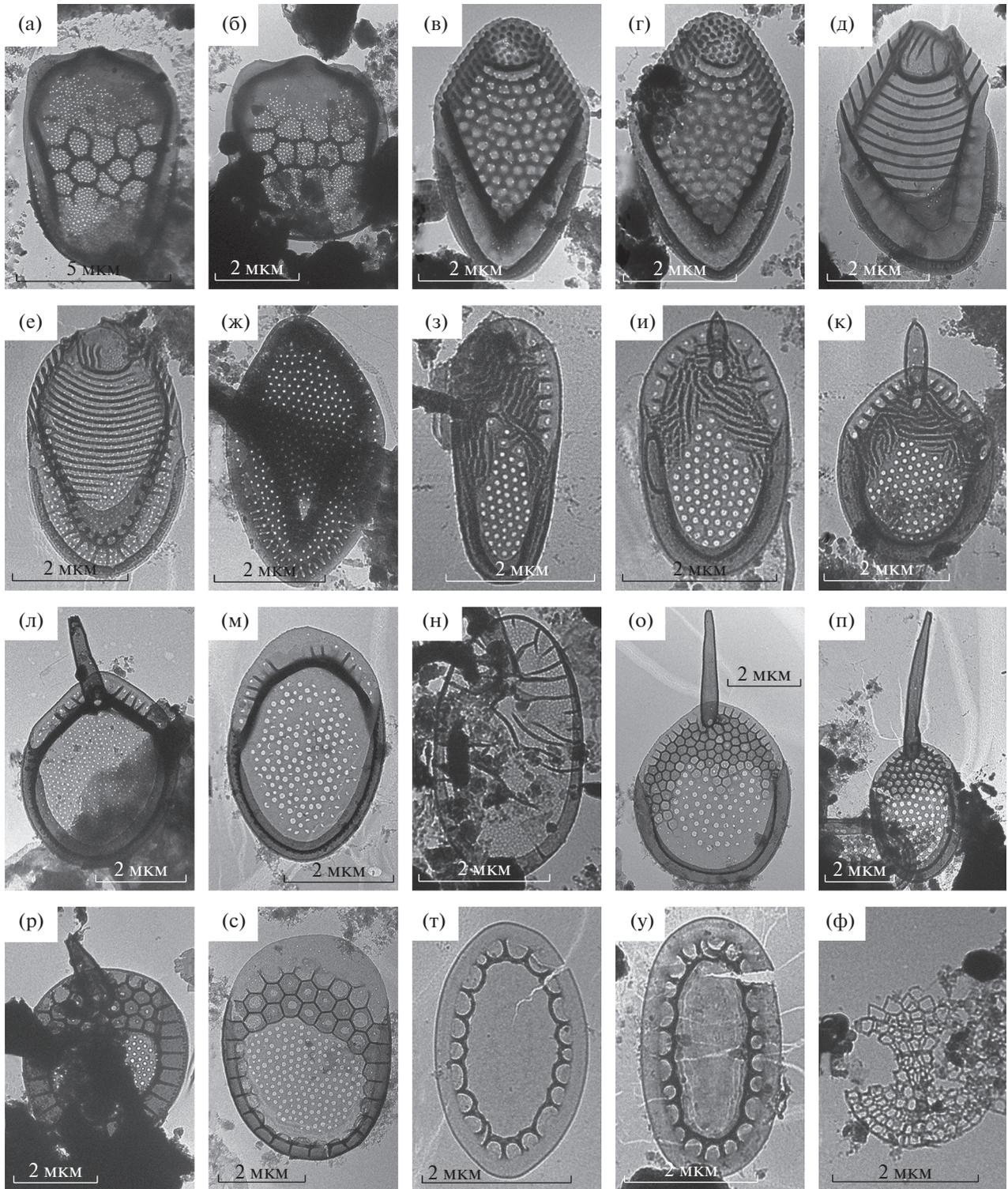


Рис. 3. Чешуйки таксонов рода *Mallomonas*, *Synura*, *Chrysosphaerella* и *Lepidochromonas*: а, б – *Mallomonas punctifera* var. *punctifera*; в, г – *M. retifera*; д – *M. striata* var. *striata*; е – *Mallomonas* sp., ж – *M. tonsurata*, з–к – *Synura echinulata*, л, м – *S. multidentata*, н – *S. punctulosa*, о – *S. spinosa* f. *spinosa*, п – *S. spinosa* f. *longispina*, р, с – *Synura uvella*, т, у – *Chrysosphaerella brevispina*, ф – *Lepidochromonas poteriophora*.

Таблица 2. Размеры передних чешуек и их структурных элементов у таксонов рода *Synura* (секция *Peterseniae*)

Показатель	<i>S. petersenii</i>	<i>S. conopea</i>	<i>S. glabra</i>
Длина чешуйки, мкм	3.9–4.8	3.2–4.0	3.4–3.8
Ширина чешуйки, мкм	1.6–2.7	1.7–1.9	2.3–2.5
Диаметр отверстия базальной пластинки в апикальной части, мкм	0.25–0.38	0.25–0.37	0.16–0.37
Диаметр пор базальной пластинки, нм	30–55	30–60	30–45
Диаметр пор медиального гребня, нм	35–60	90–130	41–75
Количество поперечных ребер	21–31	23–27	19–23
Отношение длины чешуйки к ширине чешуйки	1.5–2.2	1.8–2.1	1.4–1.6
Отношение ширины чешуйки к ширине медиального гребня	2.8–3.7	2.4–2.7	3.1–3.9

1981). Найден лишь в пяти европейских местобитаниях в Дании (Thomsen et al., 1981), Германии, Великобритании (Finlay, Clarke, 1999) и Чехии (Škaloud et al., 2013b). Проведенная в 2014 г. ревизия рода *Paraphysomonas* с использованием молекулярно-генетических методов (Scoble, Cavalier-Smith, 2014) показала значимость ряда признаков (форма базальной пластинки, длина и форма шипа, корончатой чешуйки и др.) при идентификации его видов. В результате выделен новый род – *Clathromonas* Scoble & Cavalier-Smith, представители которого характеризовались чешуйками с сетчатой структурой. Однако, этот род является незаконным (ст. 52.1 Международного кодекса номенклатуры водорослей, грибов и растений), поскольку включает тип рода *Lepidochromonas* Kristiansen – *L. diademifera* (E. Takah.) Kristiansen. Авторы работы (Karustin, Guiry, 2019) восстановили забытый род *Lepidochromonas* и перенесли в него виды рода *Clathromonas*.

Synura echinulata Korschikov (рис. 3з–3к). Обнаружена в р. Керженец впервые. Широко распространенный вид. Ранее найдена в бассейне Верхней Волги (Балонов, Кузьмин, 1974), в водоемах севера России (Волошко, 2017б), в малых реках антропогенно преобразованных ландшафтов (Гусев и др., 2017). Характерна для пресных водоемов разного типа с рН от нейтральной до слабокислой.

S. multidentata (Balonov et Kuzmin) Péterfi et Momeu (рис. 3л, 3м). Найдена в р. Керженец впервые. Вид приурочен к водоемам умеренных широт. Встречается в Европе и Северной Америки. На территории России отмечен в Верхней Волге (как разновидность *S. echinulata* f. *multidentata* Balonov et Kuzmin), водоемах Вологодской обл. (Балонов, 1980), на Чукотском п-ове и в бассейне р. Колымы (Кузьмин, 1985).

S. punctulosa Balonov (рис. 3н). Обнаружена в р. Керженец впервые. Встречается редко, в умеренных широтах. Отмечена на территории Европы и Азии. В России зарегистрирована в бассей-

нах Верхней Волги (Балонов, 1976) и Нижнего Енисея (Бессудова 2016).

S. spinosa Korshikov f. *spinosa* (рис. 3о). Ранее обнаружена в р. Керженец (Балонов, Кузьмин, 1974). В р. Ветлуга зарегистрирована впервые. Космополит. Отмечена в большинстве работ, посвященных исследованиям чешуйчатых золотистых водорослей (Балонов, 1976; Балонов, 1979; Балонов, Кузьмин, 1986; Siver et al., 2005; Voloshko, 2010; Safronova, Voloshko, 2013; Волошко, 2017б; Гусев и др., 2017).

S. spinosa* f. *longispina Petersen et Hansen (рис. 3п). Обнаружена в р. Керженец впервые. Широко распространена, но встречается нечасто. В России разновидность указана для бассейна р. Волги (Балонов, Кузьмин, 1974; Балонов, 1976), водоемов севера Европейской России (Волошко, 2017б) и Полярного Урала (Voloshko, 2010). Имеются находки данной формы в малых реках городской зоны (Гусев и др., 2017).

S. uvella Ehrenberg emend. Korschikov (рис. 3р, 3с). В планктоне р. Керженец была отмечена ранее (Балонов, Кузьмин, 1974). Космополит. Найдена в водоемах Волжского бассейна (Балонов, 1976), Севера Европейской России (Voloshko, Gavrilova, 2001; Safronova, Voloshko, 2013), Полярного Урала (Voloshko, 2010), в карстовых озерах Владимирской обл. (Gusev, 2013) и в малой реке г. Нижний Новгород (Гусев и др., 2017).

Особую сложность вызывает идентификация представителей рода *Synura* из секции *Peterseniae*, поскольку определение проводят по размерам чешуек и их структурных элементов (табл. 2, рис. 3).

S. conopea Kynčlova et Škaloud (рис. 4а, 4б; табл. 2). Обнаружена в р. Керженец впервые. Ранее вид отмечен в малых городских водотоках г. Нижний Новгород (Гусев и др., 2017). Найдены в водоемах Европы и Южной Америки (Škaloud et al., 2012).

S. glabra Korshikov em. Škaloud et Kynčlova in Škaloud (рис. 4в–4д, табл. 2). Обнаружена в р. Керженец. Ранее отмечена как разновидность *S. petersenii* var. *glabra* (Балонов, Кузьмин, 1974). Широко распространенный вид (Балонов, Кузь-

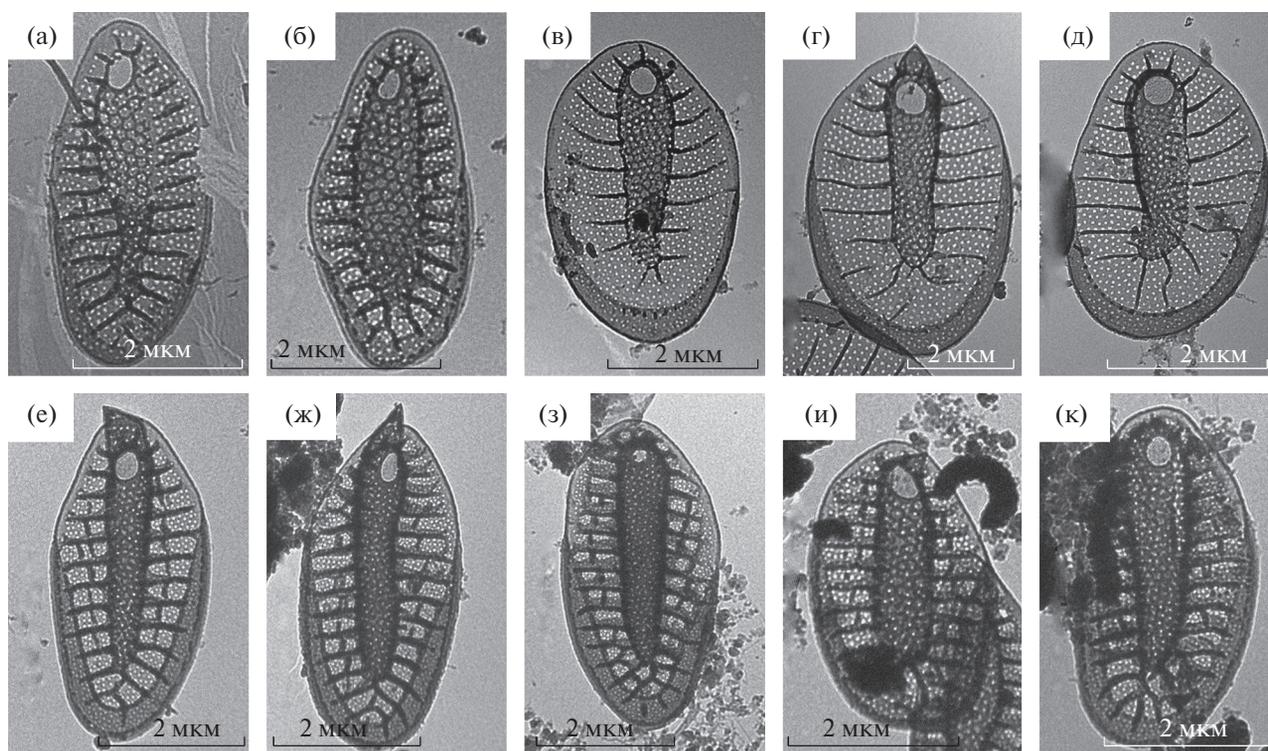


Рис. 4. Чешуйки таксонов рода *Synura* секции *Peterseniae*: а, б – *S. conopea*, в–д – *S. glabra*, е–к – *S. petersenii*.

мин, 1974; Балонов, 1976; Кузьмин, Кузьмина 1987; Voloshko, 2010; Волошко, 2017б; Гусев и др., 2017). Обнаружена в водоемах разного типа.

S. petersenii Korshikov (рис. 4е–4к; табл. 2). Обнаружена во всех исследованных водотоках (в реках Керженец и Ветлуга). Ранее зарегистрирована в планктоне р. Керженец (Балонов, Кузьмин, 1974). Вид широко распространен (Škaloud et al., 2012; Boo et al., 2010). Идентификация на основе структуры чешуек не позволяет сделать однозначный вывод о таксономической принадлежности, поскольку возможна путаница с другими ранее описанными видами комплекса *S. petersenii*. Молекулярно-генетический анализ на основе штаммов коллекции водорослей Института биологии внутренних вод РАН (Гусев и др., 2016) подтвердил наличие данного вида на территории европейской части России.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Несмотря на более чем столетнее изучение фитопланктона водоемов и водотоков Нижегородского региона, специализированные исследования золотистых водорослей с применением электронной микроскопии были начаты только с 1970-х гг. (Балонов, 1976) и продолжились далее на примере небольших рек г. Нижний Новгород (Гусев и др., 2017; Gusev et al., 2019). Списки альгофлоры, приводимые в работах А.Г. Охапкина и

Е.Л. Воденеевой, содержат сведения о составе золотистых водорослей левобережных волжских притоков (Охапкин, 1997; Воденеева, 2006), однако, эти находки не были подтверждены электронно-микроскопическими исследованиями и требовали уточнения.

Золотистые водоросли являются важным компонентом альгоценозов в общей численности и биомассе фитопланктона изученных водотоков. Как правило, сезонная динамика фитопланктона изученных водотоков характеризуется тремя подъемами биомассы: весной, летом и осенью. Весеннее и осеннее развитие фитопланктона обеспечено диатомовыми и золотистыми водорослями, летнее – зелеными, диатомовыми, нередко при участии золотистых и сине-зеленых водорослей.

Средние многолетние численность и биомасса фитопланктона в р. Керженец за вегетационные периоды 2014–2016 гг. достоверно не различались, колебались от 1.95 ± 0.78 до 4.79 ± 0.29 млн кл./л и от 1.39 ± 0.24 до 2.07 ± 0.68 г/м³ и соответствовали таковому мезотрофных вод. Численность фитопланктона в р. Ветлуга варьировала от 4.34 ± 0.76 до 6.6 ± 1.3 млн кл./л, биомасса – от 0.74 ± 0.11 до 1.51 ± 0.42 г/м³. Развитие золотистых водорослей в изученных реках было неодинаковым в разные периоды гидрологического цикла, максимальные показатели зарегистрированы весной. В р. Ветлу-

ге обилие золотистых водорослей достигало 33% общей численности (0.33 млн кл./л) и 28% общей биомассы фитопланктона (0.11 г/м³). Среди них преобладали представители родов *Dinobryon* (*D. divergens* O.E. Imhof, *D. sociale* (Ehrenberg) Ehrenberg), *Chrysococcus* (*C. biporus* Skuja), доля чешуйчатых золотистых водорослей в формировании численности и биомассы альгоценозов незначительна (<5%). Более существенным был вклад чешуйчатых золотистых водорослей в формировании планктона р. Керженец. В 2017 г. в весенних и раннелетних альгоценозах отмечено доминирование видов из родов *Mallomonas* spp. и *Synura* spp., численность и биомасса которых достигали 0.15–0.19 млн кл./л и 0.12–0.16 г/м³ соответственно.

Несмотря на низкие показатели развития чешуйчатых золотистых водорослей в исследованных водотоках, состав их оказался относительно богатым (30 видов из 4 родов). Среди них *Mallomonas jubata*, *Mallomonas retifera* и *Lepidochromonas poteriophora* впервые отмечены на территории России. Большинство видов в исследуемых реках обнаружены впервые. Анализ географического распространения показал, что большая часть выявленных таксонов относятся к космополитным и широко распространенным видам. Для ряда видов характерен биполярный ареал (*Mallomonas jubata*, *M. munda*, *M. retifera*), некоторые таксоны отмечены в северных и умеренных широтах (*M. allorgei*, *M. multinuca*, *M. punctifera*, *Synura multidentata*).

Высокое таксономическое разнообразие данной группы хорошо согласуется с результатами других исследований в регионе (Гусев и др., 2017; Gusev et al., 2019). Вероятно, на это влияет уникальное расположение изученных водотоков в зоне бореально-неморального экотона, бореальная часть которого характеризуется преобладанием лесов, озер и болот. Несмотря на высокое видовое богатство, чешуйчатые золотистые водоросли занимают лидирующее положение лишь в весенних альгоценозах р. Керженец.

Большинство найденных видов отмечены в р. Керженец, характеризующейся олигоацидными водами с повышенным значением цветности вод. В ряде работ (Плавирта, 1988; Корнева, 2006; Волошко, 2017а) отмечено, что основным фактором, формирующим состав флоры золотистых водорослей озерных экосистем, служит рН воды, а их представленность в альгоценозах определяется совокупностью показателей, – рН, уровень трофии, цветность воды и концентрация общего азота. Существенное влияние на состав флоры золотистых водорослей оказывает наличие рек с заболоченным водосбором. Исследования, проводимые ранее на примере рек г. Нижний Новгород, вытекающих из болот, показали высокое

разнообразие в них чешуйчатых золотистых водорослей (Гусев и др., 2017; Gusev et al., 2019).

Выводы. Видовой состав чешуйчатых золотистых водорослей двух левобережных притоков р. Волги богат и включает 30 видовых и внутривидовых таксонов из родов *Mallomonas*, *Synura*, *Chrysosphaerella* и *Lepidochromonas* из четырех семейств с преобладанием видов рода *Mallomonas*. Богатство видового состава изученной группы хризодит несомненно связано с формирующимся в водотоках набором и разнообразием факторов среды, поддерживающих их высокое видовое богатство (варьирование значений рН, характерных для олигоацидно-нейтральных вод, высокие показатели цветности и трофии вод, биотопическая неоднородность речных систем). Большинство видов имеет широкое географическое распространение, для трех из них характерен биполярный ареал, три вида (*Mallomonas jubata*, *Mallomonas retifera* и *Lepidochromonas poteriophora*) впервые обнаружены на территории России, один – потенциально новый для науки. Показатели количественного развития изученной группы водорослей в отличие от их видового богатства оказались незначительными, однако максимальные численность и биомасса, наблюдавшиеся в весенних альгоценозах р. Керженец, достигали 48 и 43% общих показателей соответственно.

БЛАГОДАРНОСТИ

Коллектив авторов выражает признательность сотрудникам Центра коллективного пользования электронной микроскопии Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа проведена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 20-34-90144.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балонев И.М., Кузьмина А.Е. 1986. Золотистые водоросли. Гидрохимические и гидробиологические исследования Хантайского водохранилища // Тр. Лимн. инст. СО АН СССР. Новосибирск: Наука. С. 59.
- Балонев И.М. 1976. Виды сем. Synuraceae Lemm. (*Chrysophyta*) Волги и ее бассейна // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Ленинград: Наука. № 29. С. 16.
- Балонев И.М. 1979. Золотистые водоросли сем. Synuraceae Lemm. водоемов Карелии // Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР. Вып. 42(45). С. 3.
- Балонев И.М. 1980. Золотистые водоросли водоемов Вологодской области // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Ленинград: Наука. № 45. С. 31.

- Балонев И.М., Кузьмин Г.В. 1975. Электронно-микроскопическое изучение видов рода *Mallomonas* Petry (*Chrysophyta*) из водохранилищ Волжского каскада. I. Series Planae Harris et Bradley // Бот. журн. Т. 60. № 9. С. 1142.
- Бессудова А.Ю. 2016. Чешуйчатые золотистые водоросли бассейна Нижнего Енисея и заливов Карского моря с элементами аутоэкологии. Иркутск: Изд-во Института географии им. В. Б. Сочавы СО РАН.
- Воденеева Е.Л. 2006. Состав и структура фитопланктона гумозно-ацидных водоемов (на примере водных объектов заповедника "Керженский"): Дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород.
- Волошко Л.Н. 2017а. Золотистые водоросли Севера России: экологические условия обитания // Астраханский вестник экологического образования. № 4(42). С. 45.
- Волошко Л.Н. 2017б. Золотистые водоросли водоемов Севера России. Санкт-Петербург: Реноме.
- Гусев Е.С. 2016. К флоре чешуйчатых золотистых водорослей озера Фролиха (северное Забайкалье) // Тр. Инст. биол. внутр. вод РАН. № 76(79). С. 25.
- Гусев Е.С., Капустин Д.А., Мартыненко Н.А. 2016. Морфологическое и молекулярно-генетическое изучение видов рода *Synura* Ehrenb. (*Chrysophyceae*) из коллекции ИБВВ РАН. Молекулярная генетика гидробионтов // Тр. Инст. биол. внутр. вод РАН. № 73(76). С. 5.
- Гусев Е.С., Перминова О.С., Старцева Н.А., Охаккин А.Г. 2017. Род *Synura* (*Synurales*, *Synurophyceae*) в малых городских реках Нижнего Новгорода // Новости сист. низш. раст. № 51. С. 57. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2017.51.57>
- Гусев Е.С., Гусаков В.А., Гусева Е.Е. и др. 2020. Флора золотистых водорослей (*Chrysophyceae*: *Synurales*, *Paraphysomonadales*) дельты р. Меконг // Биол. внутр. вод. № 4. С. 325. <https://doi.org/10.31857/S0320965220030080>
- Есырева В.И. 1935. Фитопланктон Волги по наблюдениям 1931 года против г. Горького // Учен. зап. Горьковск. ун-та. № 4. Горький: Изд-во Горьковск. ун-та. С. 83.
- Есырева В.И. 1945. Флора водорослей р. Волги от Рыбинска до г. Горького // Тр. Бот. сада Московск. гос. ун-та. Кн. 5. Вып. 82. С. 10.
- Есырева В.И., Юлова Г.А. 1968. Некоторые данные о водорослях р. Ветлуги по наблюдениям 1966 года // Ученые записки. Вып. 90. Горький: Изд-во Горьковск. ун-та. С. 118.
- Корнева Л.Г. 2006. Таксономический состав и экология золотистых водорослей (*Chrysophyta*) в слабоминерализованных лесных озерах Вологодской области // Биология внутренних вод. № 2. С. 3.
- Корнева Л.Г. 2015. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом.
- Коршиков А.А. 1939. Материалы к познанию водорослей Горьковской области. Фитопланктон р. Оки в августе 1932 года // Учен. зап. Горьковск. ун-та. Вып. 9. Горький: Изд-во Горьковск. ун-та. С. 101.
- Кузьмин Г.В. 1985. Видовой состав фитопланктона водоемов зоны затопления Колымской ГЭС. Магадан: Ин-т биол. проблем Севера ДВНЦ АН СССР.
- Кузьмин Г.В., Кузьмина В.А. 1987. Панцирные представители золотистых водорослей из Магаданской обл. // Новости сист. низш. раст. Т. 23. С. 40.
- Охаккин А.Г. 1997. Структура и сукцессия фитопланктона при зарегулировании речного стока (на примере р. Волги и ее притоков): Дис. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург. 280 с.
- Павлинова Р.М. 1930. Биологическое обследование р. Волги в районе от г. Городца до Собчинского затона в 1926–1927 гг. // Труды Ин-та сооружений Центр. комитета водоохранения. № 11. С. 3.
- Панфилов В.Д. 1974. Воды // Природа Горьковской области. Горький: Волго-Вятское кн. изд-во. С. 146.
- Сафронова Т.В. 2014. Сезонные изменения состава золотистых водорослей (*Chrysophyceae*, *Synurophyceae*) в прудах Ботанического сада БИН РАН (Санкт-Петербург) // Бот. журн. Т. 99. № 4. С. 443.
- Снитко Л.В., Снитко В.П., Блинов И.А., Волошко Л.Н. 2016. Золотистые водоросли (*Chrysophyceae*, *Synurophyceae*) в водоемах Восточных предгорий Южного и Среднего Урала // Бот. журн. Т. 101. № 12. С. 1361.
- Boo S.M., Kim H.S., Shin W. et al. 2010. Complex phylogeographic patterns in the freshwater alga *Synura* provide new insights into ubiquity vs endemism in microbial Eukaryotes // Mol. Ecol. V. 19. № 19. P. 4328. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04813.x>
- Dürschmidt M. 1982. Studies on the Chrysophyceae from South Chilean inland waters by means of scanning and transmission electron microscopy II // Algal. Studies. V. 31. (Arch. Hydrobiol. Suppl. 63). P. 121.
- Finlay B.J., Clarke K.J. 1999. Apparent global ubiquity of species in the protist genus *Paraphysomonas* // Protist. 150. P. 419.
- Gusev E.S. 2013. Silica-scaled chrysophytes from karst lakes in Central Russia // Nova Hedwigia. Beih. V. 142. P. 17.
- Gusev E.S., Perminova O.S., Guseva E.E., Startseva N.A. 2019. The genus *Mallomonas* in small urban rivers in Nizhniy Novgorod (Russia) // Nova Hedwigia. Beiheft. V. 148. P. 77. <https://doi.org/10.1127/nova-suppl/2019/091>
- Harris K., Bradley D.E. 1960. A taxonomic study of *Mallomonas* // J. Gen. Microbiol. V. 22. P. 750.
- Ilmavirta V. 1988. Phytoflagellates and their ecology in Finnish brown-water lakes. Flagellates in freshwater ecosystems // Microbiol. Sci. Dev. Hydrobiol. V. 45. P. 255.
- Kapustin D.A., Guiry M.D. 2019. Reinstatement of *Lepidochromonas* Kristiansen (*Lepidochromonadaceae* fam. nov., *Chrysophyceae*) // Phytotaxa. V. 413(1). P. 049. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.413.1.5>
- Kristiansen J. 1995. History of chrysophyte research // Chrysophyte algae. Distribution, phylogeny and development. New York: Cambridge University Press. P. 1.
- Kristiansen J. 2005. Golden algae. A biology of chrysophytes. Koenigstein: Koenigstein: A.R.G. Gantner.

- Kristiansen J., Preisig H.R. 2007. Freshwater Flora of Central Europe // Chrysophyte and haptophyte algae. Part 2: Synurophyceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Berlin: Springer. V. 1/2. 252 p.
- Němcová Y., Kreidlová J., Kosová A., Neustupa J. 2012. Lakes and pools of Aquitaine region (France) – a biodiversity hotspot of *Synurales* in Europe // Nova Hedwigia. Beiheft. V. 95(1–2). P. 1.
- Němcová Y., Kreidlová J., Pusztai M., Neustupa J. 2013. *Mallomonas pumilio* group (Chrysophyceae/Stramenopiles) – a revision based on the scale/scale-case morphology and analysis of scale shape // Nova Hedwigia. Beiheft. V. 142. P. 27.
- Pichrtová M., Rezacova-Skaloudova M., Skaloud P. 2007. Silica-scaled chrysophytes of the Czech-Moravian Highlands // Fottea. V. 7(1). P. 43.
- Safronova T.V., Voloshko L.N. 2013. Silica-scaled chrysophytes in the waterbodies of protected areas of the North-West of Russia // Nova Hedwigia. Beiheft. V. 142. P. 97.
- Scoble J.M., Cavalier-Smith T. 2014. Scale evolution in Paraphysomonadida (Chrysophyceae): Sequence phylogeny and revised taxonomy of Paraphysomonas, new genus *Clathromonas*, and 25 new species // Protistologica. 50. P. 551.
<https://doi.org/10.1016/j.ejop.2014.08.001>
- Siver P.A., Voloshko L. N., Gavrilova O.V., Getsen M. V. 2005. The scaled chrysophyte flora of the Bolshezemelskaya tundra (Russia) // Nova Hedwigia. Beiheft. V. 128. P. 125.
- Škaloud P., Kynčlová A., Benada O. et al. 2012. Toward a revision of the genus *Synura*, section *Petersenianae* (Synurophyceae, Heterokontophyta): morphological characterization of six pseudo-cryptic species // Phycologia. V. 51. P. 303.
- Škaloud P., Kristiansen J., Škaloudova M. 2013a. Developments in the taxonomy of silica-scaled – from morphological and ultrastructural to molecular approaches // Nord. J. Bot. V. 31. P. 385.
- Škaloud P., Škaloudová M., Pichrtová M. et al. 2013b. www.chrysophytes.eu – a database on distribution and ecology of silica-scaled chrysophytes in Europe // Nova Hedwigia. Beiheft. V. 142. P. 141.
- Thomsen H.A., Zimmermann B., Moestrup Ø., Kristiansen J. 1981. Some new freshwater species of *Paraphysomonas* (Chrysophyceae) // Nord. J. Bot. V. 1. P. 559.
<https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1981.tb00724.x>
- Voloshko L.N., Gavrilova O.V. 2001. A checklist of silica-scaled chrysophytes in Russia with an emphasis on the flora of Lake Ladoga // Nova Hedwigia. Beiheft. V. 122. P. 147.
- Voloshko L. N. 2010. The chrysophyte algae from glacial lakes of Polar Ural (Russia) // Nova Hedwigia. Beiheft. V. 136. P. 191.
- Watson S.B., Satchwill T., Dixon E., McCauley E. 2001. Under-ice blooms and source-water odour in a nutrient-poor reservoir: biological, ecological and applied perspectives // Freshwater Biol. V. 46. P. 1553.
- Watson S.B., Satchwill T. 2003. Chrysophyte odour production: the impact of resources at the cell and population levels // Phycologia. V. 42. P. 393.

Silica-Scaled Chrysophytes of Some Left-Bank Tributaries of the Cheboksary Reservoir

P. V. Kulizin^{1, *}, E. S. Gusev², E. L. Vodeneva^{1, 3}, and A. G. Okhapkin¹

¹Lobachevsky State University, Nizhny Novgorod, Russia

²Timiryazev Institute of Plant Physiology, Russian Academy of Science, Moscow, Russia

³Nizhny Novgorod Branch of Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography, Nizhny Novgorod, Russia

*e-mail: KulizjnPavel@yandex.ru

On the basis of electrone-microscope studies of phytoplankton of two left-bank tributaries of the Cheboksary reservoir 30 species Silica-Scaled *Chrysophytes* from Chrysophyceae class, including three species new for the Russian flora and 1 species new for science have been found. The data on abundance and biomass of phytoplankton with role of *Chrysophytes* algae are presented. Dominance of Silica-Scaled *Chrysophytes* in spring and early summer algocenoses of the Kerzhenets River was noted.

Keywords: phytoplankton, *Chrysophytes* algae, Kerzhenets river, Vetluga river, Cheboksary reservoir

ОСОБЕННОСТИ МИКРОБНОГО СОСТАВА СОДОВЫХ ОЗЕР БЕЛОЗЕРСКОЙ ГРУППЫ (РЕСПУБЛИКА БУРЯТИЯ)

© 2021 г. С. В. Зайцева^{а, *}, Е. Ю. Абидуева^а, К. В. Зайцева^б, Ч.-Х. Сун^с

^аИнститут общей и экспериментальной биологии Сибирское отделение Российской академии наук, Улан-Удэ, Россия

^бМосковский физико-технический институт, Национальный исследовательский университет,
Московская обл., Долгопрудный, Россия

^сИнститут медицинской биотехнологии Китайской академии медицинских наук, Пекин, Китай

*e-mail: svet_zait@mail.ru

Поступила в редакцию 13.03.2020 г.

После доработки 24.12.2020 г.

Принята к публикации 12.01.2021 г.

Определены особенности микробного разнообразия осадков содовых озер Верхнее и Нижнее Белое (Республика Бурятия). Микробные сообщества донных осадков имеют ключевое значение в биогеохимических циклах озерных экосистем благодаря высокому разнообразию и численности микроорганизмов. Расположение двух озер на расстоянии ~1 км друг от друга позволило исследовать возможные закономерности распространения и биогеографии отдельных групп микроорганизмов в локальном масштабе. Доминирующее положение в сообществах занимают бактерии филумов *Proteobacteria* и *Bacteroidetes* (до 55% общего микробного разнообразия). Кодоминантами (>1% сравнительного обилия) в осадках оз. Верхнее Белое выступают бактерии филумов *Firmicutes*, *Spirochaetes* и *Verrucomicrobia*, в осадках оз. Нижнее Белое – *Firmicutes*, *Verrucomicrobia*, *Planctomycetes*, *Patescibacteria* и *Tenericutes*. Отмечена высокая степень сходства в составе микробных сообществ этих озер на всех уровнях микробной классификации. Общие роды занимают 76–78% микробного разнообразия и включают доминирующие и кодоминирующие бактерии. Значительное количество последовательностей (до 1.22% в осадках оз. Верхнее Белое и 3.2% в оз. Нижнее Белое) связано с суперфилумом *Patescibacteria*, эволюционно обособленной группой бактерий.

Ключевые слова: микробная экология, микробное разнообразие, содовые озера, высокопроизводительное секвенирование, *Patescibacteria*

DOI: 10.31857/S0320965221040161

ВВЕДЕНИЕ

Системы мелководных соленых и солоноватых озер с различной минерализацией, расположенные на компактной площади со сходными ландшафтными и гидрографическими условиями, рассматриваются в качестве природных модельных объектов в гидрогеохимическом, геологическом и биологическом аспектах (Солотчина и др., 2012; Namsaraev et al., 2015; Boros et al., 2016; Schagerl, 2016; Косолапов, Косолапова, 2018; Ануфриева и др., 2019). Наибольшее внимание уделено исследованию микробных сообществ донных осадков, которые благодаря высокому разнообразию и численности микроорганизмов имеют ключевое значение в основных биогеохимических циклах озерных экосистем (Xiong et al., 2012; Зайцева и др., 2014, 2018; Sorokin et al., 2014; Namsaraev et al., 2015; Vavourakis et al., 2018). Так-

сономический анализ микробного разнообразия расширяет понимание вопросов экологии и микробной биогеографии этих экстремальных экосистем (Pagaling et al., 2009; Xiong et al., 2012; Vavourakis et al., 2018). Озера, расположенные в условиях аридного климата, рассматриваются 651673 среды (Huo et al., 2015; Namsaraev et al., 2015). Это обусловлено как фактором быстроизменяющихся экологических условий, в зависимости от климатических и геоландшафтных изменений, так и современными возможностями изучения экологии и адаптаций микробиоты.

Исследованные озера Верхнее и Нижнее Белое формируют Белозерскую группу в системе Еравнинско-Гусиноозерских озер (Республика Бурятия), связанную с линейной межгорной впадиной в зоне Байкальского рифта. Байкальский рифт наряду с Восточно-Африканским рифтом является еще одним примером дивергентной границы внутри континентальной коры (Schagerl, 2016). Расположение двух озер на расстоянии ~1 км друг

Сокращения: ОТЕ – операционные таксономические единицы.

от друга и на одинаковых высотах (606 м над уровнем моря) почти нивелирует изменчивость, связанную с конкретными местными различиями, — климатические эффекты, геология и атмосферные осадки. Это позволяет сделать более точные выводы о параметрах окружающей среды, влияющих на разнообразие и распространение микроорганизмов.

Цель работы — определить микробное разнообразие в донных осадках молекулярно-генетическими методами, а также исследовать возможные закономерности распространения отдельных групп микроорганизмов в локальном масштабе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Озера Верхнее Белое (50°37'425" с.ш., 105°45'075" в.д.) и Нижнее Белое (50°36'367" с.ш., 105°45'801" в.д.) расположены в южной части Боргойской степи (Джидинский район, Республика Бурятия). Территория характеризуется аридным климатом, низкими зимними температурами, большой сухостью воздуха и небольшим годовым количеством осадков (250–330 мм). Озерные бассейны не имеют стока, тип водно-минерального питания смешанный: за счет атмосферных осадков, вымывающих соли из почв и горных пород водосбора, и за счет родников и ручьев. Площадь и глубина озер варьируют в зависимости от температурных условий и количества осадков.

Пробы поверхностных осадков отбирали 20 августа 2018 г. Физико-химические параметры придонной воды и осадков определяли непосредственно в местах отбора проб с использованием портативных приборов, макрокомпонентный состав придонной воды — в лабораторных условиях по методике, описанной ранее (Зайцева и др., 2018). Для проведения молекулярных исследований 5–10 г поверхностного слоя (0–5 см) осадков из прибрежной зоны озер отбирали в 50-миллилитровые пластиковые флаконы (BD Falcon TM, Greiner Bio-One, Германия), которые затем помещали в холодильник и хранили при температуре 4°C. ДНК из образцов осадков выделяли с помощью набора PowerSoil DNA Isolation Kit в соответствии с рекомендациями изготовителя на оборудовании Центра коллективного пользования “Геномные технологии, протеомика и клеточная биология” Федерального государственного бюджетного научного управления Всероссийского НИИ сельскохозяйственной метеорологии. Микробное разнообразие определяли в трех повторностях, анализировали усредненные значения. Для амплификации использовали набор праймеров Ferier_F515: 5'-GTGCCAGCMGCCGCGG-TAA-3' и Ferier_R806: 5'-GGACTACVSGG GTATCTAAT-3'. Создание и секвенирование библиотек проводили согласно рекомендациям Illumina Sample Preparation Guide. Секвенирование

библиотек проводили на платформе Illumina MiSeq. Для биоинформационного анализа применяли программы QIIME ver. 1.9.1 и SILVA (Quast et al., 2013).

Соответствующие последовательности близкородственных видов получали из базы данных GenBank с помощью сервера EzBioCloud. Множественное выравнивание сделано с использованием инструмента MUSCLE в программном пакете MEGA версии 7.0 (Edgar, 2004). Филогенетические деревья построены методом максимального правдоподобия (maximum likelihood, ML) (Felsenstein, 1981) на основе генетических расстояний, рассчитанных с использованием двухпараметрической модели Кимуры (Kimura, 1980) в программе MEGA 7.0.

Статистическую и математическую обработку данных выполняли в программе XLSTAT (Addinsoft, Франция). Для обработки данных при анализе распространения некоторых классов бактерий в микробных сообществах использовали метод многомерного шкалирования (Zuur et al., 2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Физико-химическая характеристика мест отбора проб. Озера характеризовались мелководностью со средними глубинами до 2 м, соленостью и щелочным значением pH воды (табл. 1). В период исследований отмечены максимальные значения минерализации воды за все годы наших исследований этих озер. Ранее минерализация воды в оз. Верхнее Белое не превышала 12–15 г/л, в оз. Нижнее Белое варьировала от 4.3 до 12 г/л (Зайцева и др., 2018). По гидрохимическим характеристикам озера являются типичными содовыми водоемами, с высоким щелочным pH (до 10), низкой концентрацией кальция и магния, преобладанием в анионном составе карбонатов и гидрокарбонатов ($\text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-} > 25 \text{ e\%}$). По составу доминирующих ионов вода озера Верхнее Белое отнесена к типу гидрокарбонатной натриевой (HCO_3^- до 32.7 e%, Na^+ 99.6 e%), вода оз. Нижнее Белое — к гидрокарбонатно-сульфатной натриевой, среди анионов доминировали гидрокарбонаты (31.8 e%) и сульфаты (30.9 e%), среди катионов — натрий (98.9 e%) (табл. 2).

Разнообразие микробных сообществ. В поверхностных осадках исследуемых озер развивались достаточно разнообразные микробные сообщества. При кластерном расстоянии 0.03 количество ОТЕ в образцах оз. Верхнее Белое варьировало от 430 до 439, в оз. Нижнее Белое — от 442 до 452. Индекс видового разнообразия Шеннона на уровне рода в сообществе осадков оз. Верхнее Белое был 6.5, в оз. Нижнее Белое — 6.6. В составе микробных сообществ в осадках оз. Верхнее Белое обнаружены представители 35 бактериальных

Таблица 1. Физико-химические параметры мест отбора проб в августе 2018 г.

Озеро	Площадь, км ²	Глубина, м	T, °C	ОВП, мВ	pH	Минерализация, г/л	Хлорофилл <i>a</i> , мкг/л
Верхнее Белое	3.0	2.7	26.4	-322	9.80	34.7	3.5 ± 1.6
Нижнее Белое	2.7	1.95	27.3	-325	9.75	20.9	15.3 ± 1.5

Примечание. T – температура воды, ОВП – окислительно-восстановительный потенциал.

Таблица 2. Анионно-катионный состав воды озер, г/л

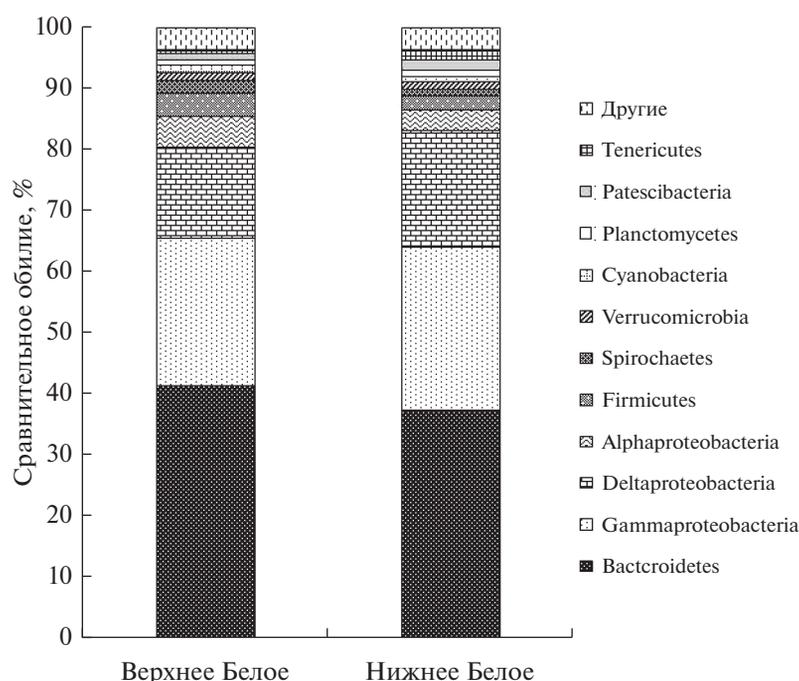
Озеро	Na ⁺	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Fe ³⁺	HCO ₃ ⁻	CO ₃ ²⁻	SO ₄ ²⁻	Cl ⁻	F ⁻
Верхнее Белое	12.2	0.020	0.009	0.0014	10.6	2.9	5.8	3.2	0.00057
Нижнее Белое	7.0	0.052	0.009	0.00055	5.9	1.8	4.6	1.6	0.00057

и трех архейных филумов, в оз. Нижнее Белое – 39 бактериальных и четыре архейных филума. Доминировали бактерии *Proteobacteria* и *Bacteroidetes*, на их долю приходилось 42–55 и 32–45% общего числа классифицированных последовательностей соответственно (рис. 1). Кодоминантами (>1% сравнительного обилия) в осадках оз. Верхнее Белое выступали бактерии филумов *Firmicutes*, *Spirochaetes* и *Verrucomicrobia*, в осадках оз. Нижнее Белое – *Firmicutes*, *Verrucomicrobia*, *Planctomycetes*, *Patescibacteria* и *Tenericutes*.

Наиболее многочисленный класс Gammaproteobacteria (24–27%) составляли алкалофильные, галотолерантные представители родов *Nitriicola* (6–10%), экстремально-галотолерантные *Halo-*

monas (2%) (порядок Oceanospirillales), *Azoarcus* (7–10%) из порядка Betaproteobacteriales, *Thioalkalispira* (2%) из порядка Ectothiorhodospirales (рис. 2). Следует отметить, что представители порядка Ectothiorhodospirales были многочисленны во всех образцах (от 2.1 до 6.4%), но на уровне родов наблюдалось различие в составе микробных сообществ озер: последовательности, ассоциированные с родами *Thioalkalispira* и *Thioalkalivibrio*, занимали значительную долю (от 0.3 до 6%) в осадках обоих озер, бактерии рода *Ectothiorodospira* обнаружены лишь в микробном сообществе оз. Верхнее Белое.

Наиболее многочисленным родом класса Alphaproteobacteria были алкалофильные *Rhodobaca*,

**Рис. 1.** Сравнительное обилие доминирующих филумов в осадках озер.

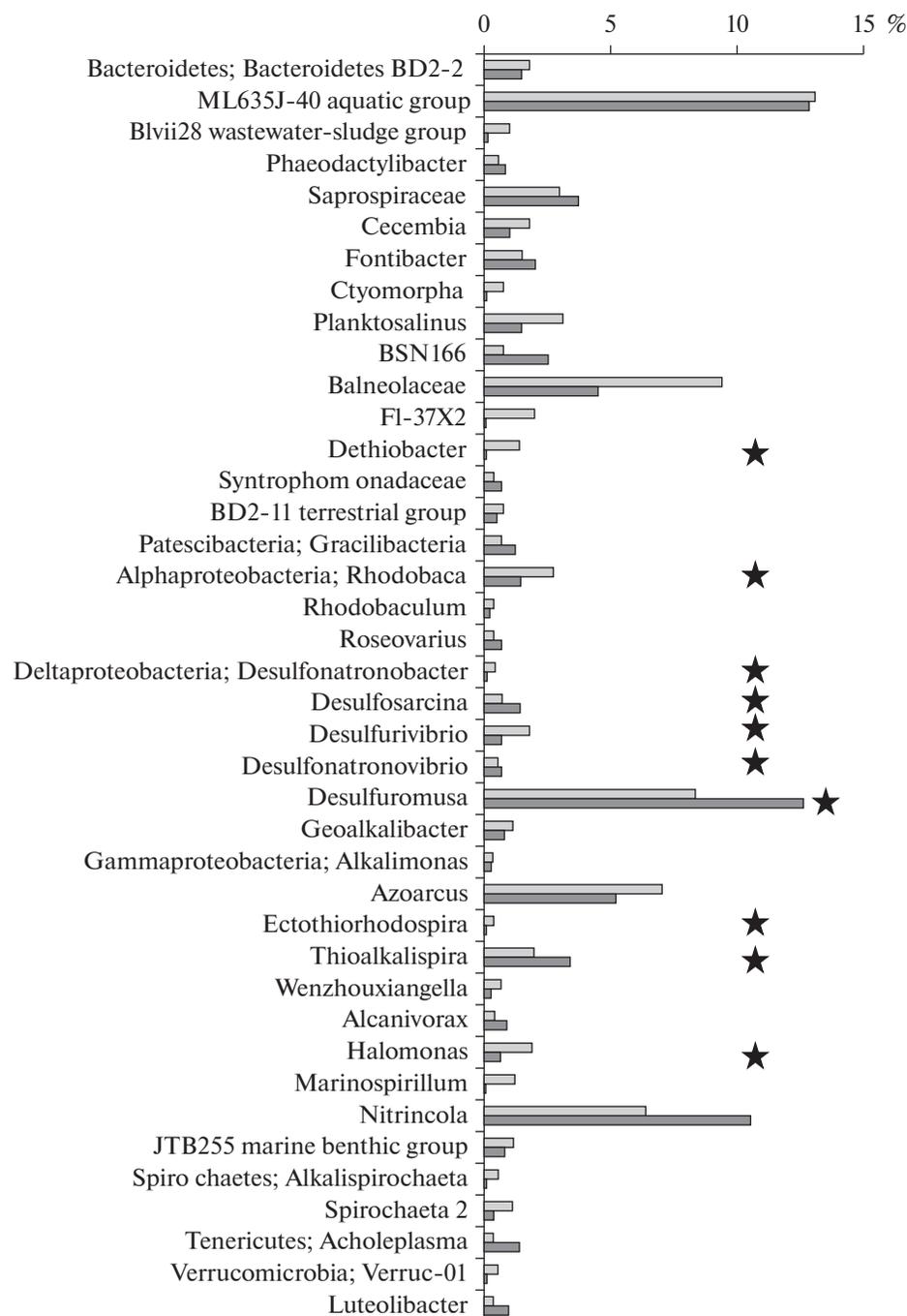


Рис. 2. Сравнительное обилие (%) 40 наиболее многочисленных родов и ОТЕ. □ – оз. Верхнее Белое, ■ – оз. Нижнее Белое, ★ – роды, из которых ранее охарактеризованы изоляты, обладающие способностью преобразовывать неорганические соединения серы.

которые достигали 3–5% общего разнообразия. Лидеры по ОТЕ, представляющие Deltaproteobacteria, ассоциированы с родом *Desulfuromusa* (8–13%). Также был распространен род облигатно-алкалофильных бактерий *Desulfonatronovibrio* (0.5–2%). Алкалофильные галотолерантные бактерии родов *Desulfonatronobacter* (порядок Desulfobactera-

les), *Desulfonatronum* и *Desulfonatronospira* (порядок Desulfovibrionales) составляли значительную долю (~0.1–0.3%) среди сульфатредуцирующих бактерий.

Большинство связанных с *Bacteroidetes* ОТЕ не были классифицированы на уровне рода. Значительное количество *Bacteroidetes* отнесены к по-

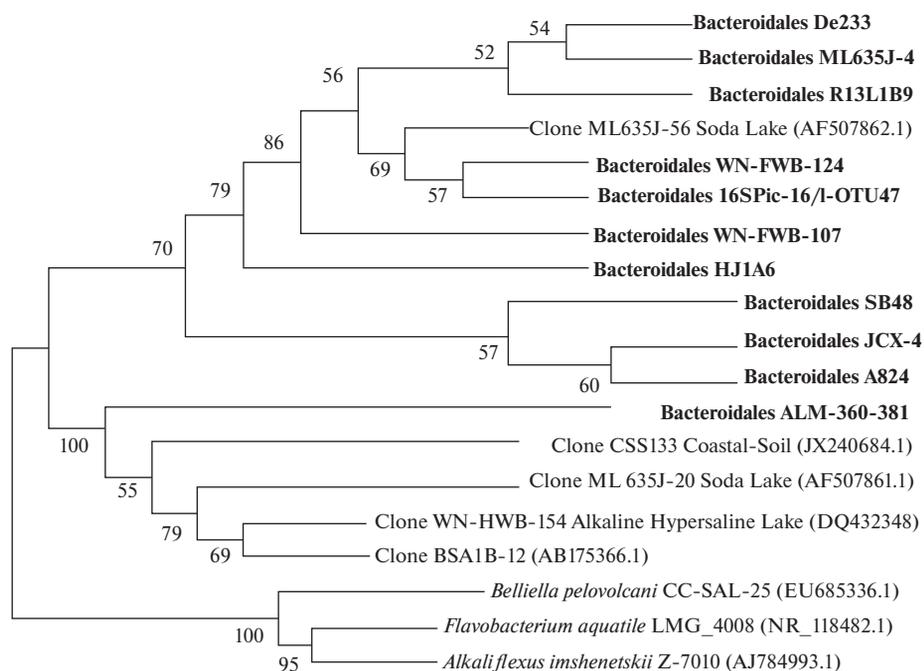


Рис. 3. Филогенетическое дерево 16S рРНК последовательностей, отнесенных классификатором SILVA к группе Bacteroidales; ML635J-40 aquatic group (отмечены жирным шрифтом), и референсных штаммов из других щелочных или соленых местообитаний. На дендрограмме представлены значения $>50\%$.

рядку Bacteroidales (15–17%). Последовательности некультивируемой группы ML635J-40 (порядок Bacteroidales) составляли 8–11%. Они показали высокий уровень сходства с клонами, выделенными из содовых и соленых озер (рис. 3). Другими распространенными группами были умеренно галофильные бактерии Balneolaceae и некультивируемые бактерии из класса Rhodothermia также многочисленные в других содовых озерах (Vavourakis et al., 2018). В осадках оз. Верхнее Белое они занимали до 11%, оз. Нижнее Белое – до 5%. ОТЕ, представляющие *Actinobacteria*, были, главным образом, соотносены с порядком Nitriliruptorales.

Наиболее многочисленные ОТЕ, ассоциированные с *Firmicutes*, представлены сем. Syntrophomonadaceae, предполагаемые галоалкалифильные группы, обычно обнаруживаемые в содовых озерах (Vavourakis et al., 2018). В осадках оз. Верхнее Белое доминировал род *Dethiobacter* – алкалофильные, умеренные галотолерантные хемолитоавтотрофные бактерии, единственный валидный вид которых *D. alkaliphilus* впервые выделен из осадков содовых озер Монголии (Sogokin et al., 2008). В грунтах оз. Нижнее Белое бактерии этого рода были немногочисленны, количество их последовательностей не превышало 0.14% общего обилия, в сообществе преобладали некультивируемые кластридии семейств Syntrophomonadaceae и Ruminococcaceae.

В микробном сообществе оз. Нижнее Белое $>1\%$ общего числа составляли последовательности рода *Luteolibacter*, филума *Tenericutes*.

Архейное разнообразие представляли в основном некультивируемые *Nanoarchaeota* и *Euryarchaeota*, однако их обилие было невысоким и не превышало 0.6 и 0.2%, соответственно. Единичные последовательности некультивируемых архей филумов *Crenarchaeota* и *Diapherotrites* определены в осадках оз. Нижнее Белое, а некультивируемые аммоний-окиляющие археи порядка Nitrososphaeria – в грунтах оз. Верхнее Белое. Количество последовательностей, соотносённых с метанобактериями родов *Methanocalculus*, *Methanolobus* и *Methanosalsum*, не превышало 0.1%.

Значительное количество последовательностей – до 1.22% в осадках оз. Верхнее Белое и до 3.2% в оз. Нижнее Белое – связано с суперфилумом *Patescibacteria*, включающему >20 филумов-кандидатов и образующему отдельный кластер на эволюционном древе (Rinke et al., 2013; Castelle, Banfield, 2018). В грунтах оз. Нижнее Белое обнаружено 18 ОТЕ, соотносённых с шестью классами: Gracilibacteria, ABY1, CPR2, Parcubacteria, Saccharimonadia и Microgenomatia. Наиболее многочисленный класс Gracilibacteria составлял 72% всех последовательностей, ассоциированных с Patescibacteria. На представителей класса ABY1 приходилось в среднем 22%, большая часть их отнесена к Candidatus Falkowbacteria. Единичные последова-

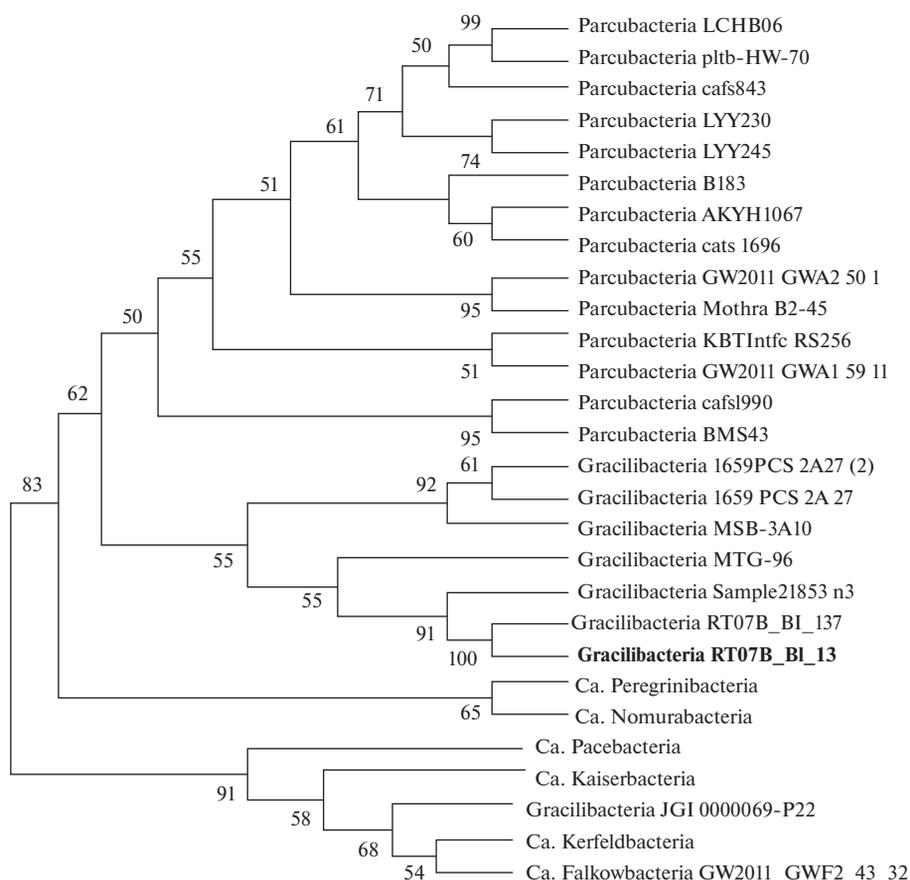


Рис. 4. Филогенетическое дерево 16S рРНК последовательностей, принадлежащих суперфилуму Patescibacteria на основе классификатора SILVA. Наиболее многочисленная в микробном сообществе группа Gracilibacteria отмечена жирным шрифтом. На дендрограмме представлены значения >50%.

тельности класса Microgenomatia обнаружены лишь в осадках оз. Нижнее Белое. В оз. Верхнее Белое преобладали представители Gracilibacteria (до 95% последовательностей Patescibacteria), остальные классы были представлены лишь единичными последовательностями (рис. 4).

Микроорганизмы суперфилума Patescibacteria характеризуются симбиотическим образом жизни (Castelle, Banfield, 2018), при котором эти предполагаемые облигатные ферментеры получают необходимые метаболиты от симбиотического бактериального или архейного партнера и, в свою очередь, обеспечивают конечные продукты ферментации (Rinke et al., 2013; Brown et al., 2015; Nelson, Stegen, 2015; Castelle, Banfield, 2018). Проанализировано распространение 24 наиболее многочисленных классов в осадках озер (рис. 5). В результате выявлены возможные симбионты, ассоциированные с классами Gracilibacteria, ABY1, CPR2, Paracubacteria, Saccharimonadia и Microgenomatia. Так, Gracilibacteria, Paracubacteria и Microgenomatia имели сходные тенденции распространения с Gammaproteobacteria и Actinobacteria.

Представители ABY1 и CPR2 демонстрировали возможное созависимое распространение с Deltaproteobacteria, Anaerolineae, Ignavibacteria и Planctomycetacia. Класс ABY1 в микробных сообществах озер представлен несколькими ОТЕ Ca. Falkowbacteria. Проведенные ранее исследования (Anantharaman et al., 2016) идентифицировали функциональные гены-маркеры сульфатредукции dsrD в геномах Ca. Falkowbacteria и выявили их высокое сходство с генами сульфатредуцирующих Deltaproteobacteria.

При помощи диаграмм Венна проведено сравнение микробных сообществ осадков в исследованных озерах по составу общих и уникальных родов (рис. 6). Общие роды занимали 76–78% микробного разнообразия и включали доминирующие и содоминирующие бактерии. Уникальные для каждого местообитания роды, за редким исключением, были представлены единичными последовательностями. В целом, следует отметить высокую степень сходства в составе микробных сообществ этих озер на всех уровнях микробной классификации.

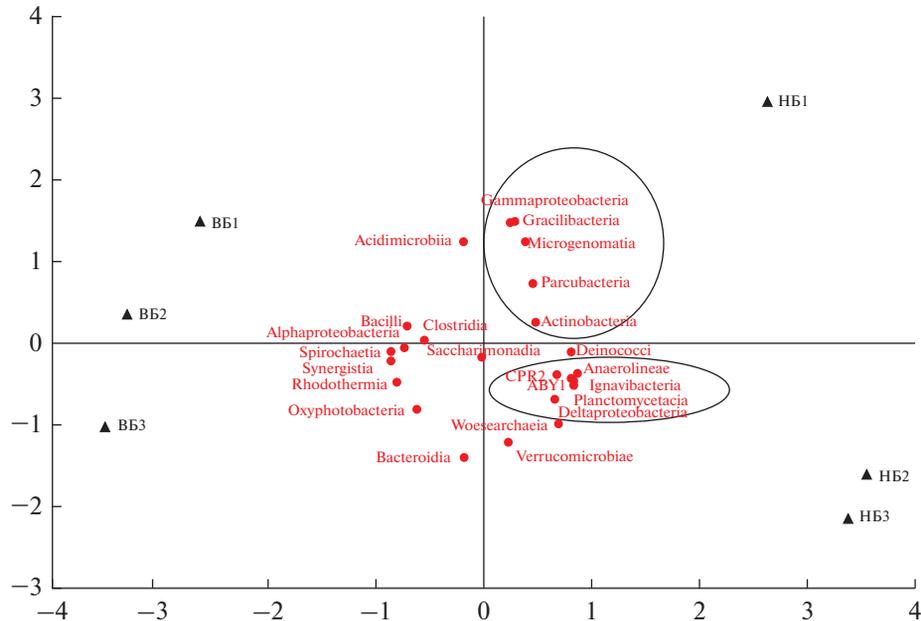


Рис. 5. Сравнительный анализ распространения классов Patescibacteria в микробных сообществах поверхностного слоя осадков исследованных озер методом многомерного шкалирования (РСоА). ВБ1, ВБ2, ВБ3 – образцы из оз. Верхнее Белое, НБ1, НБ2, НБ3 – из оз. Нижнее Белое. Круг и эллипс объединяют возможных симбионтов с классами Gracilibacteria, ABY1, CPR2, Parcubacteria и Microgenomatia.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследуемые озера, по-видимому, представляют собой остатки обширного древнего водоема (Солотчина и др., 2012). При значительном сходстве морфометрических, геологических и геохимических характеристик озер имеется ряд биотопных различий. Озеро Нижнее Белое характеризуется преобладанием низких, топких и заболоченных берегов с большим количеством органической массы и повышенным содержанием хлорофилла *a* в воде. Песчаные берега оз. Верхнее Белое почти лишены растительности. По-видимому, объяснением наблюдаемых гидрохимических и микробиологических различий в экосистемах исследуемых озер может быть большее орнитологическое влияние на оз. Нижнее Белое. Традиционно эти два озера служат местами пролета, отдыха и гнездования мигрирующих околоводных и водоплавающих птиц, – мощных биовекторов в экосистеме озер за счет процессов биоаккумуляции и повышения концентрации питательных веществ (N, P), что отражается в гораздо более высоких уровнях хлорофилла *a* (Boros et al., 2016).

Поверхностный слой донных осадков в содовых озерах традиционно рассматривается как местообитание наиболее разнообразных и метаболически активных микробных сообществ (Vavourakis et al., 2018). Исследование показало, что, несмотря на сравнительно невысокую минерализацию (≤ 35 г/л), состав микробных сообществ содовых озер Верх-

нее и Нижнее Белое на разных уровнях классификации сходен с микробными сообществами озер с более экстремальными значениями солености (Vavourakis et al., 2018; Zhao et al., 2020).

На уровне рода самые многочисленные ОТЕ филогенетически тесно связаны с несколькими некультивируемыми *Bacteroidetes*, классифицированными SILVA как ML635J-40 aquatic group. Эта группа также многочисленна в экстремальных условиях содового оз. Моно Лейк (Humayoun et al., 2003), в поверхностных осадках высокоминерализованных озер Кулундинской степи (Алтай, Россия) с минерализацией 100–400 г/л (Vavourakis et al., 2018). Еще один лидер в микробных сообществах – род *Nitrincola* (Gammaproteobacteria), включаю-

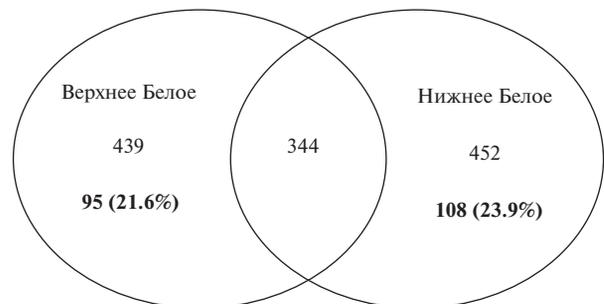


Рис. 6. Средние значения числа ОТЕ на уровне рода в микробных сообществах озер и количество уникальных (жирный шрифт) и общих ОТЕ на уровне рода.

ший алкалофильных, галотолерантных факультативно анаэробных бактерий, способных восстанавливать нитраты (Joshi et al., 2020). Все пять признанных видов этого рода, описанные к настоящему времени, выделены из содовых или соленых щелочных местообитаний (Borsodi et al., 2017; Joshi et al., 2020). Наибольшее сходство выявлено с алкалофильными, галотолерантными штаммами *Nitricola alkalilacustris*, выделенными из содовых озер Венгрии (Borsodi et al., 2017). Следует отметить высокую численность последовательностей, которые представляют роды, обладающие способностью преобразовывать неорганические соединения серы. Сероокисляющие *Rhodobaca* (Alphaproteobacteria) преобладали в осадках оз. Верхнее Белое (до 3%), хемолитоавтотрофные *Thioalkalispira* (Gammaproteobacteria) в большем количестве обнаружены в осадках оз. Нижнее Белое (до 6%). Литоавтотрофные сульфатредуцирующие бактерии из родов *Desulfonatronovibrio* и *Desulfonatronospira* (Deltaproteobacteria) и серо/тиосульфатредукторы, способные к литоавтотрофному диспропорционированию полисульфидов, из родов *Desulfurivibrio* и особенно многочисленные *Desulfuromusa* (Deltaproteobacteria), вместе составляли значительную часть сообщества (~12–15%). Многие члены последних трех функциональных групп обладают способностью связывать азот в дополнение к неорганическому углероду (Sorokin et al., 2014; Vavourakis et al., 2018). Помимо очевидного высокого метаболического и таксономического разнообразия бактерий цикла серы, в верхнем слое отложений может поддерживаться разнообразное гетеротрофное сообщество, включающее как универсальные, так и очень специализированные бактерии-деструкторы.

Значительное количество последовательностей (до 1.22% в осадках оз. Верхнее Белое и до 3.2% в оз. Нижнее Белое) связано с суперфилумом *Patescibacteria*, который содержит *Parcubacteria* (OD1), *Saccharibacteria* (TM7), *Gracilibacteria* (GN02) и *Microgenomates* (OP11) (Peura et al., 2012; Rinke et al., 2013), а также входит в Candidate Phyla Radiation (CPR) – большую монофилетическую группу некультивируемых бактериальных линий, известных, почти исключительно, на основе геномов, полученных с использованием молекулярно-генетических методов (Castelle, Banfield, 2018). В последнее время все большее внимание уделяется этому разнообразному суперсуперфилуму, включающему >70 филумов-кандидатов, образующему отдельный кластер на эволюционном древе (Wrighton et al., 2012; Brown et al., 2015; Nelson, Stegen, 2015; Castelle, Banfield, 2018). Выявлен целый ряд особенностей этих бактерий, начиная от необычного, предположительно, эпимбиотического образа жизни, а также сверхмалые размеры клеток, вставки внутри генов 16S рРНК, отсутствие рибосомных белков L30, не-

большие размеры генома (часто <1 МБ) и метаболические ограничения (частичный цикл трикарбоновых кислот, отсутствие комплексов цепей переноса электронов и неполные пути биосинтеза нуклеотидов и аминокислот) (Brown et al., 2015; Tian et al., 2020). Считается, что они произошли от очень ранних организмов (возможно, с небольшими геномами), а их эволюционные траектории были сформированы, вероятно, комбинацией потери генов, горизонтальным переносом генов и конвергентной эволюции (Tian et al., 2020). Обнаружено, что *Parcubacteria* (OD1) и *Microgenomates* (OP11) широко распространены в грунтовых водах, отложениях, озерах и других водоносных горизонтах (Tian et al., 2020), а также в бескислородных местообитаниях, богатых органическими веществами, и, вероятно, участвуют в круговороте С, Н и S (Wrighton et al., 2012). В содовых и содово-соленых озерах несколько новых галоалкалофильных *Patescibacteria* идентифицированы среди доминирующих таксонов (Vavourakis et al., 2018; Zhao et al., 2020). Это согласуется с исследованиями круговорота питательных веществ *Microgenomates* и *Parcubacteria*, которые связаны с экосистемами, богатыми серой (Peura et al., 2012; Rinke et al., 2013).

Выводы. Выявлено высокое сходство в разнообразии микробных сообществ и распространении доминирующих таксонов в локальном масштабе содовых озер Верхнее Белое и Нижнее Белое. Уникальные для каждого местообитания роды, за редким исключением, представлены единичными последовательностями и определялись экологическими и гидрохимическими особенностями каждого озера. Помимо очевидного высокого метаболического и таксономического разнообразия бактерий цикла серы, в осадках содовых озер поддерживается разнообразное гетеротрофное сообщество, включающее как универсальные, так и очень специализированные бактерии – деструкторы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках бюджетного проекта № 121030100229-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ануфриева Е.В., Колесникова Е.А., Шадрин Н.В. 2019. Распространение и динамика численности экстремально галотолерантного вида *Eucypris mareotica* (Fisher, 1855) (Crustacea, Ostracoda) в гиперсоленых озерах Крыма // Биол. внутр. вод. Т. 12. № 2. Вып. 1. С. 42.
<https://doi.org/10.1134/S0320965219020037>
- Зайцева С.В., Абидуева Е.Ю., Намсараев Б.Б. и др. 2014. Микробное сообщество донных осадков солончатого щелочного озера Белое (Забайкалье) // Микробиология. Т. 83. № 6. С. 722.

- Зайцева С.В., Абидуева Е.Ю., Раднагуруева А.А. и др. 2018. Структура микробных сообществ в осадках щелочных озер Забайкалья с различной минерализацией // Микробиология. Т. 87. № 4. С. 1. <https://doi.org/10.1134/S0026365618040183>
- Косолапов Д.Б., Косолапова Н.Г. 2018. Пико- и наноплактон водных экосистем Долины озер и Котловины Больших Озер (Монголия) // Биология внутренних вод. № 3. С. 36. <https://doi.org/10.1134/S0320965218030099>
- Солотчина Э.П., Скляров Е.В., Солотчин П.А. и др. 2012. Реконструкция климата голоцена на основе карбонатной осадочной летописи малого соленого озера Верхнее Белое (Западное Забайкалье) // Геология и геофизика. Т. 53. № 12. С. 1756.
- Anantharaman K., Brown C.T., Hug L.A. et al. 2016. Thousands of microbial genomes shed light on interconnected biogeochemical processes in an aquifer system // Nat. Commun. V. 7. P. 13219.
- Borsodi A.K., Korponai K., Schumann P. et al. 2017. *Nitrincola alkalilacustris* sp. nov. and *Nitrincola schmidtii* sp. nov., alkaliphilic bacteria isolated from soda pans, and emended description of the genus *Nitrincola* // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. V. 67(12). P. 5159. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.002437>
- Boros E., Pigniczki C., Sápi T. et al. 2016. Waterbird-Mediated Productivity of Two Soda Pans in the Carpathian Basin in Central Europe // Waterbirds. V. 39(4). P. 388.
- Brown C.T., Hug L.A., Thomas B.C. et al. 2015. Unusual biology across a group comprising more than 15% of domain Bacteria // Nature. V. 523. P. 208. <https://doi.org/10.1038/nature14486>
- Castelle C.J., Banfield J.F. 2018. Major new microbial groups expand diversity and alter our understanding of the tree of life // Cell. V. 172. P. 1181. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2018.02.016>
- Edgar R.C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput // Nucleic Acids Res. V. 32. P. 1792.
- Felsenstein J. 1981. Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach // J. Mol. Evol. V. 17. P. 368.
- Humayoun S.B., Bano N., James T. et al. 2003. Depth distribution of microbial diversity in Mono Lake, a meromictic soda lake in California // Appl. Environ. Microbiol. V. 69. P. 1030.
- Huo S., Ma Ch., Xi B. et al. 2015. Establishing water quality reference conditions for nutrients, chlorophyll a and Secchi depth for 7 typical lakes in arid and semiarid ecoregion // China. Environ. Earth Sci. V. 73(8). P. 4739.
- Joshi A., Thite S., Dhotre D. et al. 2020. *Nitrincola tapanii* sp. nov., a novel alkaliphilic bacterium from An Indian Soda Lake // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. V. 70(2). P. 1106. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.003883>
- Kimura M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequence // J. Mol. Evol. V. 16. P. 111.
- Namsaraev Z.B., Zaitseva S.V., Gorlenko V.M. et al. 2015. Microbial processes and factors controlling their activities in alkaline lakes of the Mongolian plateau // Chin. J. Oceanol. Limnol. V. 33. P. 1391. <https://doi.org/10.1007/s00343-015-4373-6>
- Nelson W.C., Stegen J.C. 2015. The reduced genomes of Paracubacteria (OD1) contain signatures of a symbiotic lifestyle // Front. Microbiol. V. 6. P. 713. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00713>
- Pagaling E., Wang H., Venables M. et al. 2009. Microbial Biogeography of Six Salt Lakes in Inner Mongolia, China, and a Salt Lake in Argentina // Appl. Environ. Microbiol. V. 75. P. 5750.
- Peura S., Eiler A., Bertilsson S. et al. 2012. Distinct and diverse anaerobic bacterial communities in boreal lakes dominated by candidate division OD1 // ISME J. V. 6. P. 1640. <https://doi.org/10.1038/ismej.2012.21>
- Quast C., Pruesse E., Yilmaz P. et al. 2013. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools // Nucl. Acids Res. V. 41. P. D590.
- Rinke C., Schwientek P., Sczyrba et al. 2013. Insights into the phylogeny and coding potential of microbial dark matter // Nature. V. 499. P. 431.
- Schagerl M. 2016. Soda Lakes of East Africa. Vienna: Springer. P. 408. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28622-8_1
- Sorokin D.Y., Tourova T.P., Mußmann M. et al. 2008. *De-thiobacter alkaliphilus* gen. nov. sp. nov., and *Desulfurivibrio alkaliphilus* gen. nov. sp. nov.: two novel representatives of reductive sulfur cycle from soda lakes // Extremophiles. V. 12. P. 431. <https://doi.org/10.1007/s00792-008-0148-8>
- Sorokin D.Y., Berben T., Melton E.D. et al. 2014. Microbial diversity and biogeochemical cycling in soda lakes // Extremophiles. V. 18. P. 791.
- Tian R., Ning D., He Z. et al. 2020. Small and mighty: adaptation of superphylum *Patescibacteria* to groundwater environment drives their genome simplicity // Microbiome. V. 8. P. 51. <https://doi.org/10.1186/s40168-020-00825-w>
- Vavourakis C.D., Andrei A.S., Mehrshad M. et al. 2018. A metagenomics roadmap to the uncultured genome diversity in hypersaline soda lake sediments // Microbiome. V. 6(1). P. 168. <https://doi.org/10.1186/s40168-018-0548-7>
- Wrighton K.C., Thomas B.C., Sharon I. et al. 2012. Fermentation, hydrogen, and sulfur metabolism in multiple uncultivated bacterial phyla // Science. V. 337. (6102:1661-5). <https://doi.org/10.1126/science.1224041>
- Xiong J., Liu Y., Lin X. et al. 2012. Geographic distance and pH drive bacterial distribution in alkaline lake sediments across Tibetan Plateau // Environ. Microbiol. V. 14. P. 2457.
- Zhao D., Zhang S., Xue Q. et al. 2020. Abundant Taxa and Favorable Pathways in the Microbiome of Soda-Saline Lakes in Inner Mongolia // Front. Microbiol. V. 11. P. 1740. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01740>
- Zuur A.F., Ieno E.N., Smith G.M. 2007. Statistics for Biology and Health – Analysing Ecological Data. New York: Springer.

The Features of the Microbial Composition of the Belozersky Group Soda Lakes (Republic of Buryatia)

S. V. Zaitseva^{1,*}, E. Yu. Abidueva¹, K. V. Zaitseva², and Ch.-H. Sun³

¹*Institute of General and Experimental Biology Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Ulan-Ude, Russia*

²*Moscow Institute of Physics and Technology, Moscow Region, Dolgoprudny, Russia*

³*Institute of Medicinal Biotechnology, Chinese Academy of Medical Sciences & Peking Union Medical College, Pekin, China*

*e-mail: svet_zait@mail.ru

Microbial communities of bottom sediments play a key role in biogeochemical cycles in lake ecosystems due to the high diversity and ability of microorganisms. In our study, the features of the microbial diversity in sediments of soda lakes Verkhnee and Nizhnee Beloe (Republic of Buryatia) were determined. The location of the two lakes at a distance of about 1 km from each other allows us to study the possible patterns of distribution of individual groups of microorganisms on a local scale. The dominant position in the communities is occupied by the bacteria of the phyla *Proteobacteria* and *Bacteroidetes*, which account for up to 55% of the total microbial diversity. The co-dominants (>1% of the comparative abundance) in the sediments of the Upper White Lake are the bacteria of the films Firmicutes, Spirochaetes and Verrucomicrobia, in the sediments of the Lower White Lake – Firmicutes, Verrucomicrobia, Planctomycetes, Patescibacteria, and Tenericutes. We founded high similarity in the composition of the microbial communities of these lakes at all levels of microbial classification. The shared genera occupy 76–78% of the microbial diversity and include dominant and co-dominant bacteria. A significant number of sequences – up to 1.22% in the sediments of Lake V. Beloye and up to 3.2% in the lake. N. Beloye – were associated with the superphylum Patescibacteria, an evolutionarily distinct group of bacteria.

Keywords: microbial ecology, microbial diversity, soda lakes, high-throughput sequencing, *Patescibacteria*

ЗООПЛАНКТОН,
ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 593.17:574.583(282.247.41)

СТРУКТУРА И ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИНФУЗОРИЙ
В ПЛАНКТОНЕ ВОДОХРАНИЛИЩ СРЕДНЕЙ И НИЖНЕЙ ВОЛГИ

© 2021 г. С. В. Быкова*

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

*e-mail: svbykova514@gmail.com

Поступила в редакцию 18.05.2020 г.

После доработки 10.06.2020 г.

Принята к публикации 22.09.2020 г.

Исследованы видовой состав и распределение свободноживущих инфузорий планктона в русловой части водохранилищ Средней и Нижней Волги в период конца гидрологической весны 2016 г. и в летнюю межень 2017 г. Показана тенденция снижения видового разнообразия инфузорий вниз по каскаду волжских водохранилищ, расширены представления о распространении некоторых редких видов и распределении по Волжскому каскаду основных групп структурообразующих видов из отрядов Tintinnida и Choreotrichida. Численность инфузорий на участке от плотины Рыбинской ГЭС до г. Астрахань варьировала в пределах 20–4785 тыс. экз./м³, биомасса – 0.1–254 мг/м³. Наибольшие видовое разнообразие, обилие и продукция инфузорий зарегистрированы в Горьковском и Чебоксарском водохранилищах, а также на незарегулированном участке Нижней Волги, что обусловлено более высоким уровнем трофности. Обсуждались факторы, определяющие сезонные и межгодовые различия распределения инфузорий в р. Волге.

Ключевые слова: инфузории планктона, видовое разнообразие, структура сообщества, размерный спектр, пространственное распределение, водохранилища, Средняя и Нижняя Волга

DOI: 10.31857/S0320965221030049

ВВЕДЕНИЕ

Инфузории – важнейший структурно-функциональный компонент пресноводных экосистем, в том числе крупных рек и водохранилищ. Изучение их разнообразия и экологического значения в экосистеме р. Волги проводится >100 лет. Первые работы относятся к периоду до создания каскада водохранилищ, в них приведены списки видов инфузорий в составе других групп простейших и немногочисленные сведения об их обилии (Волга..., 1978). В последующие годы инфузорий исследовали, в основном, на Верхней Волге (Мордухай-Болтовская, Сорокин, 1965) и в авандельте реки (Косова, 1965). Восполнили пробел в изучении данной группы гидробионтов работы Н.В. Мамаевой и З.М. Мыльниковой, исследовавших видовой состав и количественное развитие инфузорий всех водохранилищ Волжского каскада в разные сезоны 1971–1974 гг. (Волга...,

1978; Мамаева, 1979, 1986) и 1989 г. (Мыльникова, 1990).

После заполнения в 1981–1982 гг. Чебоксарского и Нижнекамского водохранилищ инфузорий подробно исследовали в водоемах Средней и Нижней Волги (Жариков, Ротарь, 1992, 1994; Ротарь, 1995). Функционирование сообществ инфузорий В.В. Жариков рассматривал в рамках “каскадной” концепции, согласно которой “природная экосистема р. Волги расчленена на индивидуальные экосистемы водохранилищ с разной интенсивностью техногенных внутриводоемных процессов” (Жариков, 1998, 2000). Этот подход расходуется с принципом континуальности, который применяют для описания функционирования нарушенных водотоков (Vannote et al., 1980). В качестве главных факторов, влияющих на формирование условий обитания и жизнедеятельность гидробионтов, отмечали режим уровня воды, а также внешний водообмен (годовой приток) и внутренний водообмен (режим сброса воды через плотину), последний определяется параметрами работы ГЭС (Жариков, 2000).

В настоящее время большое внимание уделяют роли инфузорий как компонента “микробной

Сокращения: Хл *a* – хлорофилл *a*; D_f , % – частота доминирования (в случае, когда вид занимает лидирующую позицию при доминировании); D_f^1 , % – частота доминирования (когда $N > 10\%$); D_1 – индекс Паляя–Ковнацки; H – индекс Шеннона по численности; v , % – частота встречаемости; N – численность вида.

петли” (Копылов и др., 2010; Копылов, Косолапов, 2011; Косолапов и др., 2017). Однако инфузории остаются недостаточно изученной группой планктона. До сих пор справедливо замечание Мамаевой (1979), что эта группа простейших “выпадает из поля зрения гидробиологов”.

Цель работы – оценить современное разнообразие инфузорий планктона, выявить редкие виды и уточнить границы их распространения, а также характер распределения сообщества и вариаций характеристик в каскаде водохранилищ Средней и Нижней Волги.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Инфузорий изучали в комплексных экспедициях, организованных Институтом биологии внутренних вод РАН летом 2016 и 2017 гг. Водохранилища р. Волги обследовали 2–20 июня 2016 г. (конец гидрологической весны–начало лета) и 15–31 августа 2017 г. (летняя межень) от пос. Борок (Ярославская обл.) до г. Астрахань (рис. 1). Кроме того, 12–19 августа 2016 г. исследовали участок р. Волги от пос. Борок до устья р. Камы. Согласно данным (Волга..., 1978), Горьковское, Чебоксарское и Куйбышевское водохранилища относятся к Средней Волге, Саратовское и Волгоградское водохранилища с участком реки ниже Волжской ГЭС – к Нижней Волге.

Пробы отбирали в русловой части водохранилищ послойно батометром с интервалом 1 м от поверхности до глубины 10 м и с интервалом 2 м с глубины >10 м до дна. Сборы со всех горизонтов объединяли и анализировали как одну пробу, всего просмотрено 194 интегральных проб. Видовую принадлежность инфузорий определяли в живом состоянии, а также с использованием импрегнации азотнокислым серебром и окраски ядер по Фельгену. Количество инфузорий учитывали на временных препаратах, фиксированных сулемой, продукцию рассчитывали “физиологическим” методом (Винберг, 1983; Хлебович, 1983).

Трофические группы выделяли по методике (Pratt, Cairns, 1985), однако, “фототрофов” (миксотрофов) рассматривали как важную экологическую группу независимо от типа их питания (Mitra et al., 2016; Weisse, 2017). Размерную структуру инфузорий анализировали по объему клеток, в соответствии с методикой (Уманская, 2004). Видовое разнообразие оценивали с использованием индексов H , выровненности Пиелу (E), D_i в модификации (Шитиков и др., 2003). Последний учитывает совместно три показателя: частоту встречаемости, численность и биомассу. Также оценивали отдельно v , % и D_i^1 при численности вида >10% общего количества инфузорий. Количество проб, когда вид занимал первое место по вкладу в общую численность инфузорий хотя бы в одной

из проб, считали D_f в более узком понимании, как изначально предлагал Де Фриз (Баканов, 2005). К доминантам относили виды, численность которых превышала 10% общей, к субдоминантам – виды, вклад которых в общую численность был выше 1%. Частоту встречаемости и доминирования видов оценивали по каскаду водохранилищ в целом.

Коэффициент сходства видового состава Сьеренсена рассчитывали по формуле: $K_s = 2c/(a + b)$, где a и b – число видов в каждом из сравниваемых сообществ, c – число общих для них видов.

При построении дендрограммы различий видового состава инфузорий использовали евклидово расстояние, группировку выполняли методом Варда. Для оценки степени изученности фауны инфузорий строили кумулятивные кривые с использованием непараметрического метода разрежения Колуэлла–Мао (Шитиков и др., 2010). Данные по Хл a и его содержанию в крупных таксонах водорослей взяты из работы Минеевой (Минеева, 2018).

Район исследования. Волжские водохранилища относятся к крупным равнинным водоемам. Наибольшие по площади и объему – Куйбышевское (при нормальном подпорном уровне 6450 км² и 57.3 км³) и Волгоградское (3120 км² и 31.4 км³) водохранилища. Самые глубокие – Куйбышевское, Саратовское и Волгоградское водохранилища (максимальная глубина 33–41 м), наиболее проточные Чебоксарское (коэффициент условного водообмена 20 год⁻¹) и Саратовское (18 год⁻¹) (Эдельштейн, 1998). Площадь мелководий максимальна в Чебоксарском водохранилище (до 31% площади акватории) (Корнева, 2015). Боковая приточность снижается в каскаде с севера на юг с 36–54% годового притока в Горьковском и Чебоксарском водохранилищах до 1–2% в Саратовском и Волгоградском (Волга..., 1978; Эдельштейн, 1998; Корнева, 2015). Река Волга от верховьев до дельты протекает через лесную, лесостепную, степную и полупустынную зоны. Географическая зональность бассейна приводит к последовательному изменению абиотических характеристик среды обитания гидробионтов: с севера на юг увеличиваются прозрачность и общая минерализация (в частности, возрастает вклад хлорид-ионов), снижаются цветность и содержание взвешенных веществ (Минеева, 2007; Дебольский и др., 2010; Корнева, 2015; Цельмович, Отюкова, 2018).

Гидрологический и термический режимы 2016 и 2017 гг. сильно различались. Особенностью 2016 г. – сильный прогрев воды, ее температура от Рыбинского водохранилища до дельты р. Волги существенно (на 1.4–3.1°C в июне и >3.2°C в августе) превышала норму (Лазарева и др., 2018в). В начале лета 2016 г. средняя температура воды плавно



Рис. 1. Карта-схема расположения станций (○) отбора проб в водохранилищах Средней и Нижней Волги в июне и августе 2016 г. и в августе 2017 г.

снижалась от 19.3°C в Горьковском водохранилище до 17.6°C в Куйбышевском, ниже к дельте р. Волги она повышалась до 19.9°C . В конце лета 2017 г. температура воды равномерно возрастала с севера на юг от 20.3 до 23.9°C . Особенность 2017 г. в том, что он был одним из самых многоводных, по сравнению с периодом наблюдений 1978–2013 гг. Так, приток воды в р. Волгу в июле и августе 2017 г. достигал 208 и 150% соответственно (Цветков, Цветкова, 2018).

Кислородный режим в июне 2016 г. и августе 2016 и 2017 гг. был в целом благоприятным для гидробионтов во всех водохранилищах (Лазарева и др., 2018в). В период сильного прогрева водной толщи на отдельных станциях Горьковского водохранилища (вблизи г. Чкаловск) и Чебоксарского водохранилища (в устье р. Ветлуги) в придонном горизонте отмечали дефицит растворенного кислорода; на Нижней Волге насыщение кислородом у дна $<50\%$ зафиксировано лишь в

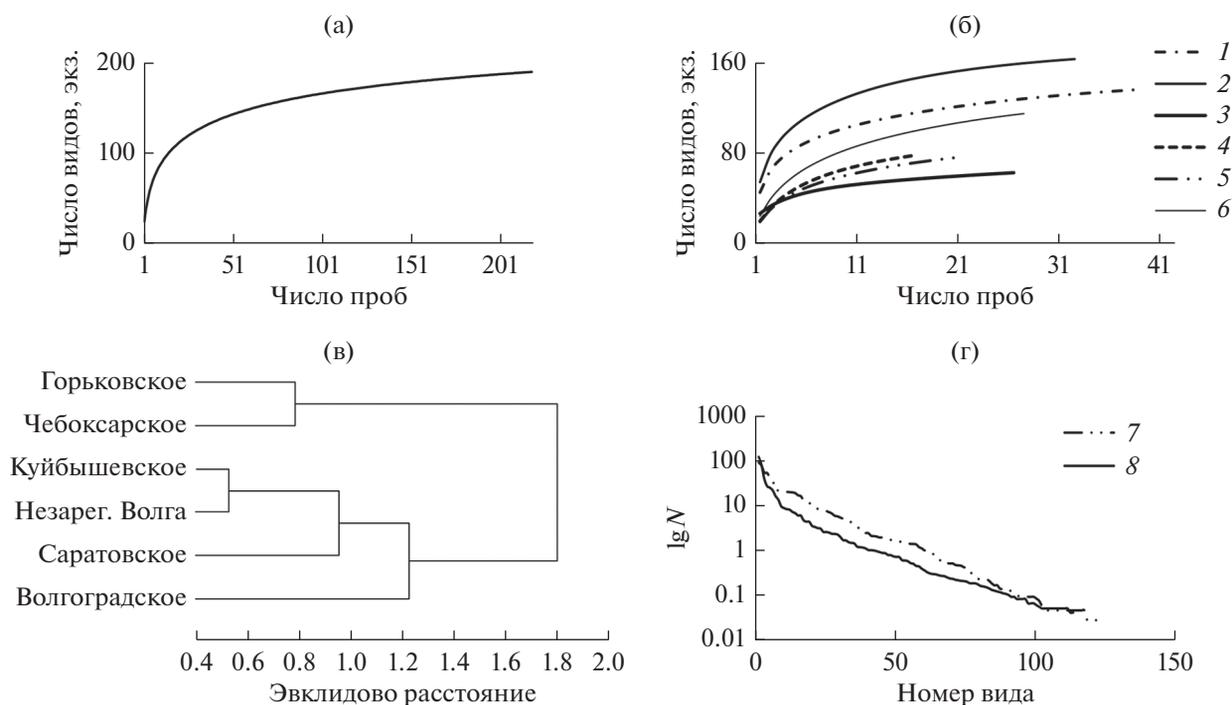


Рис. 2. Видовое разнообразие и сходство видового состава сообществ инфузорий водохранилищ Средней и Нижней Волги в 2016–2017 гг: а, б – кумулятивные кривые видового богатства в целом и в отдельных водохранилищах соответственно; в – дендрограмма сходства видового состава инфузорий различных водохранилищ в июне 2016; г – кривые доминирования-разнообразия (по оси абсцисс – номер вида в порядке убывания его численности). 1 – Горьковское водохранилище, 2 – Чебоксарское, 3 – Куйбышевское, 4 – Саратовское, 5 – Волгоградское, 6 – незарегулированный участок Нижней Волги, 7 – июнь 2016 г., 8 – август 2017 г.

Волгоградском водохранилище (устьевая область р. Еруслан).

Среднее содержание Хл *a* в последние годы характеризует Чебоксарское водохранилище как эвтрофное, Горьковское и Куйбышевское – умеренно эвтрофные, Саратовское и Волгоградское – мезотрофные (Минеева, Макарова, 2018), незарегулированный участок р. Волги – как умеренно эвтрофный (Минеева, 2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Видовое богатство и разнообразие (рис. 2). В 2016 и 2017 гг. в русловой части водохранилищ Средней и Нижней Волги зарегистрировано >150 видов инфузорий: 129 видов в июне и августе 2016 г. и 115 видов – в августе 2017 г. График зависимости числа выявленных видов от числа проб указывает на высокое потенциальное разнообразие инфузорий – при числе наблюдений >200 кривая не выходит на плато (рис. 2а). Одновременно это свидетельствует о неполно выявленном видовом богатстве сообщества. Однако по результатам двух лет исследований ~70% видов обнаружены после отбора лишь 16–18% всех проб.

Сходство фауны инфузорий в июне 2016 г. и августе 2017 г. было высоким и достигало 76%. В

разные гидрологические периоды наблюдали однотипное изменение уровня сходства фауны водохранилищ вниз по течению р. Волги. Коэффициент сходства Сьеренсена на Средней Волге снижался в июне с 52 до 24%, в августе – с 62 до 27%, на Нижней Волге, напротив, он возрастал в июне с 18 до 29%, в августе – с 35 до 39%. По результатам кластерного анализа наиболее близкими по составу видов оказались сообщества инфузорий Горьковского и Чебоксарского водохранилища, сообщество Куйбышевского водохранилища группировалось с таковыми водохранилищ Нижней Волги (рис. 2в).

Наибольшие значения числа видов в общем списке и в пробе, а также таксономического разнообразия наблюдали в сообществе инфузорий Чебоксарского водохранилища, наименьшие – Волгоградского (табл. 1). Существенное влияние на формирование видового богатства инфузорий Чебоксарского водохранилища оказывала фауна р. Оки. В августе 2016 г. на трех русловых станциях в ее нижнем течении зарегистрирован 71 вид, с учетом станций в открытой литорали и зарослях макрофитов – 86 видов. Кумулятивные кривые хорошо демонстрировали различия видового богатства инфузорий планктона разных водохранилищ р. Волги (рис. 2б). Удельные показатели ви-

Таблица 1. Число видов (*S*) и индекс видового разнообразия Шеннона (*H*) сообщества инфузорий в водохранилищах Средней и Нижней Волги в 2016–2017 гг.

Водохранилище	2016 г.				2017 г.	
	июнь		август		август	
	<i>S</i>	<i>H</i>	<i>S</i>	<i>H</i>	<i>S</i>	<i>H</i>
ГВ	78 (27 ± 12)	4.41 (3.56 ± 0.64)	66 (18 ± 11)	4.72 (2.95 ± 1.23)	46 (16 ± 5)	3.88 (3.18 ± 0.44)
ЧВ	90 (38 ± 11)	4.64 (3.95 ± 0.57)	68 (22 ± 10)	4.78 (3.69 ± 0.57)	73 (23 ± 9)	4.51 (3.62 ± 0.21)
КВ	64 (20 ± 8)	4.50 (3.32 ± 0.51)	33 (13 ± 4)	4.23 (3.18 ± 0.44)	63 (19 ± 6)	4.06 (3.28 ± 0.39)
СВ	49 (18 ± 11)	4.00 (2.96 ± 0.92)	–	–	57 (19 ± 4)	4.03 (3.27 ± 0.39)
ВВ	49 (19 ± 5)	3.94 (3.09 ± 0.22)	–	–	51 (18 ± 7)	3.42 (2.97 ± 0.51)
нВ	74 (25 ± 10)	4.37 (3.45 ± 0.48)	–	–	82 (21 ± 13)	3.93 (3.01 ± 0.58)
Всего <i>S/H</i>	116	4.99	89	5.04	115	4.29

Примечание. В скобках – $M \pm SD$; “–” – данные отсутствуют. Здесь и в табл. 2, 3 водохранилища: РВ – Рыбинское, ГВ – Горьковское, ЧВ – Чебоксарское, КВ – Куйбышевское, СВ – Саратовское, ВВ – Волгоградское, нВ – незарегулированный участок р. Волги ниже Волжской ГЭС.

дового богатства и разнообразия инфузорий водохранилищ Средней Волги были наиболее высокими в июне 2016 г. (табл. 1). В августе 2017 г. отмечали более высокий уровень доминирования в сообществе инфузорий, по сравнению с июнем предыдущего года (рис. 2г), что привело к снижению видового разнообразия.

Состав видов и структура сообщества. В 2016 и 2017 гг. выявлен ряд таксонов, ранее не встречавшихся в р. Волге: *Urotricha simonsbergeri* Foissner, Berger et Schaumburg 1999; *Urotricha venatrix* Kahl, 1935; *Spiretella plancticola* Gelei, 1933; *Wenrichia* (= *Disematostoma*) *colpidioides* (Gelei, 1954) Velistoma et Yankovskij, 1980; *Nassula citrea* Kahl, 1930; *Acineta* cf. *fluviatilis* Stokes, 1885; *Euplotes* cf. *woodruffi* Gaw, 1939; *Trachelocerca* sp.; *Plagiocampa* sp.; *Pelagostrobilidium* sp. и два неидентифицированных вида рода *Strombidium*.

Отмечена низкая встречаемость большинства видов инфузорий, что свидетельствует о высокой пространственной гетерогенности их распределения. Только 11 видов (6% общего количества) встречались в >50% проб (табл. 2). Около 25% видов обнаружены в <1% проб, среди них: *Aspidisca turrita* (Ehrenberg, 1831) Claparède et Lachmann, 1858, *Pelagovasicola cinctum* (Voigt, 1901) Jankowski, 1980, *Trithigmotoma srameki* Foissner, 1988, *Discophrya* sp., *Leptopharynx costatus* Mermod, 1914, *Placus luciae* Kahl, 1926, *Vorticella chlorellata* Stiller, 1940 и др. Единично найдены виды, ранее упоминавшиеся Н.В. Мамаевой (1979): *Teuthophrys trisulca* Chatton et de Beauchamp, 1923, *Paradileptus elephantinus* (Svec, 1897) Kahl, 1931, *Marituja pelagica* Gajewska, 1928, последние два вида были массовыми в Куйбышевском и Волгоградском водохранилищах.

Виды инфузорий в табл. 2 ранжированы по индексу D_i . Первую позицию занял крупный *Rimos-*

trombidium lacustris (Foissner, Skogstad et Pratt, 1988), отличавшийся высокой встречаемостью (>80% проб). По численности, как правило, доминировали тинтиниды и мелкие хореотрихи (сем. *Strobilidiidae*, *Rimostrombidium hyalinum*), встречаемость которых достигала 70–90%.

Показатели частоты доминирования D_f и D_f^1 дополняли характеристику структуры сообщества инфузорий, поскольку учитывали локальные максимумы численности видов. Согласно этим показателям, в число структурообразующих видов вошли *Calypotricha lanuginosa* (Penard, 1922), многочисленная в устьевой области рек Ока и Ветлуга, *Pseudohaplocaulus infravacuolatus* Foissner et Brozek, 1996, обнаруженный ниже устья небольших притоков вблизи городов Ярославль и Кострома и р. Камы, а также *Sphaerophrya magna* Maupas, 1881, найденная в заливе у г. Астрахань (табл. 2).

Сезонные и пространственные вариации таксономической структуры. Основные таксоны (отряды Tintinnida, Choreotrichida, Prorodontida и подклассы Oligotrichia и Peritrichia) формировали 65–91% общей численности во всех водохранилищах р. Волги в июне 2016 г. и 74–89% – в августе 2017 г. (рис. 3а, 3г). Отряды Tintinnida и Choreotrichida, как правило, дополняли друг друга и часто развивались в противофазе. Численность перитрих (особенно колониальных форм) в июне 2016 г. была в >3 раза выше, чем в августе 2017 г. (рис. 3а, 3г). До 71% биомассы инфузорий в Куйбышевском водохранилище и 19% в Саратовском вносил *Epistylis procumbens* Zacharias, 1897. Вклад *Epicarchesium pectinatum* (Zacharias, 1897) на некоторых станциях Чебоксарского водохранилища достигал 9% биомассы. В августе эти виды были единичны.

Таблица 2. Особенности видовой структуры инфузорий русловой части водохранилищ Волжского каскада в июне 2016 и августе 2017 гг.

Вид	Водохранилище							По всему каскаду			
	РВ	ГВ	ЧВ	КВ	СВ	ВВ	нВ	D_i	v	D_f^1	D_f
<i>Rimostrombidium lacustris</i> (Foissner, Skogstad et Pratt, 1988)	+	+	+	+	+	+	+	8.20	89	19.0	4
<i>Tintinnopsis cylindrata</i> Kof. et Cam., 1892	+	д	+	д	+	д	д	4.24	90	61.0	34
<i>Tintinnidium fluviatile</i> (Stein, 1863)	д	д	+	+	+	+	д	3.20	74	18.0	4
<i>Stokesia vernalis</i> Wenrich, 1929	0	<1	<1	+	<1	+	+	2.97	36	7.0	5
<i>Rimostrombidium hyalinum</i> (Mirabdullaev, 1985)	+	+	+	д	д	д	+	2.93	92	47.0	18
<i>Urotricha</i> spp. (<i>U. farcta</i> Clap. et Lachmann, 1859 + <i>U. furcata</i> Schewiakoff, 1892)	д	+	+	+	д	д	+	1.41	84	22.0	6
<i>Pelagostrombidium mirabile</i> (Penard, 1916)	+	+	<1	+	+	+	<1	1.38	56	8.0	0.6
<i>Limnostrombidium pelagicum</i> (Kahl, 1932)	+	+	+	+	+	+	+	1.07	67	8.0	3
<i>Halteria grandinella</i> (Müller, 1773)	+	+	+	+	+	+	+	0.92	72	8.0	1.8
<i>Codonella cratera</i> (Leidy, 1887)	+	+	+	+	<1	<1	<1	0.79	52	11.0	4
<i>Calyptotricha lanuginosa</i> (Penard, 1922)	0	<1	д	<1	<1	<1	+	0.55	31	4.0	1.2
<i>Balanion planctonicum</i> (Foissner, Oleksiv et Müller, 1990)	<1	+	+	+	д	+	<1	0.42	55	9.0	3
<i>Askenasia volvox</i> (Eichwald, 1852)	<1	+	<1	+	<1	<1	<1	0.37	53	0.6	—
<i>Paradileptus conicus</i> Wenrich, 1929	<1	<1	<1	<1	0	<1	<1	0.34	33	0.6	—
<i>Urotricha pelagica</i> Kahl, 1935	0	<1	+	<1	<1	<1	+	0.33	39	1.2	0.6
<i>Vorticella</i> spp.	+	+	+	<1	<1	0	<1	0.26	36	5.0	1.8
<i>Rimostrombidium humile</i> (Penard, 1922)	+	<1	+	+	+	<1	<1	0.24	44	5.0	4
<i>Pelagostrobilidium</i> sp.	0	0	0	<1	+	+	+	0.19	21	2.4	1.8
<i>Coleps hirtus viridis</i> Ehrenberg, 1831	0	<1	+	<1	<1	<1	<1	0.19	38	0.6	—
<i>Epistylis procumbens</i> Zacharias, 1897	0	<1	<1	<1	<1	<1	<1	0.17	20	0.6	—
<i>Limnostrombidium viride</i> (Stein, 1867)	0	<1	<1	<1	<1	<1	<1	0.16	31	0.6	—
<i>Cyclotrichium viride</i> Gajewskaja, 1933	0	<1	0	<1	<1	<1	<1	0.16	16	0.6	—
<i>Rhabdoaskenasia minima</i> Krainer et Foissner, 1990	<1	<1	<1	+	<1	<1	<1	0.15	44	1.2	—
<i>Pelagovorticella natans</i> (Faure-Fremiet, 1924)	<1	<1	+	<1	<1	0	<1	0.13	21	0.6	—
<i>Cinetochilum margaritaceum</i> Perty, 1852	+	<1	<1	+	+	+	0	0.12	38	1.2	—
<i>Histiobalantium bodamicum</i> Krainer et Muller, 1995	д	+	<1	<1	<1	0	0	0.08	16	1.8	1.2
<i>Mesodinium pulex</i> (Claparède et Lachmann, 1858)	0	+	+	<1	<1	+	<1	0.07	22	2.4	0.6
<i>Actinobolina smalli</i> Holt, Lynn et Corliss 1973	0	<1	<1	<1	<1	<1	<1	0.07	28	1.2	—
<i>Pseudohaplocaulus infravacuolatus</i> Foissner et Brozek, 1996	0	+	<1	+	0	0	0	0.06	6	2.4	2.4
<i>Tintinnidium fluviatile</i> f. <i>minima</i> Mamaeva, 1979	0	+	+	<1	0	0	<1	0.05	20	0.6	0.6
<i>Rimostrombidium velox</i> (Faure-Fr., 1924)	0	<1	<1	<1	+	0	<1	0.05	21	0.6	0.6
<i>Sphaerophrya magna</i> Maupas, 1881	0	0	<1	<1	<1	0	+	0.02	8	1.2	0.6

Примечание. д — доминирование вида ($n > 10\%$), + — субдоминирование ($1 < n < 10\%$), <1 — вид не доминирует ($n < 1\%$); 0 — отсутствие вида, “—” — вид не был лидером, но хоть раз входил в число доминантов.

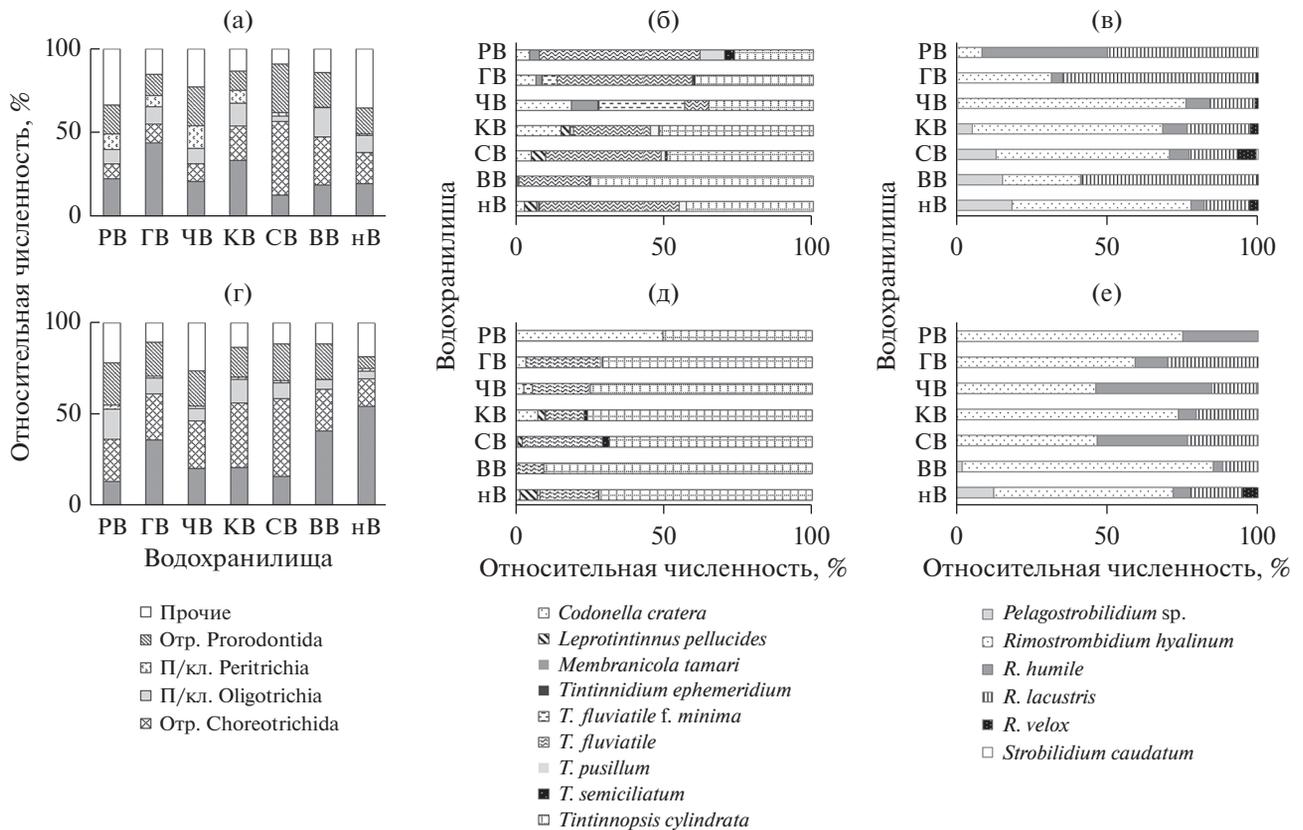


Рис. 3. Соотношение численности основных таксономических групп инфузорий в водохранилищах Волжского каскада (а, г) и видов внутри лидирующих таксонов — отр. Tintinnida (б, д) и отр. Choreotrichida (в, е) — в июне 2016 г. (а, б, в) и августе 2017 г. (г, д, е). Здесь и на рис. 4 и 5 обозначения водохранилищ, как в табл. 1.

К массовым видам, как и в 1970-е годы, отнесены *Tintinnidium fluviatile* и *Tintinnopsis cylindrata*, которые по-разному распределены в каскаде водохранилищ. Вклад первого вида в численность инфузорий уменьшается вниз по течению р. Волги, вклад второго, напротив, увеличивается (рис. 3б, 3д). В Горьковском и Чебоксарском водохранилищах отмечены находки редких *Membranicola tamari* Foissner et al., 1999, *Tintinnidium ephemeredium* Hillard, 1968 и *Tintinnidium fluviatile f. minima*; на участке от устья р. Камы до дельты р. Волги — *Leprotintinnus pellucidus*.

Среди стробилидиид (отр. Choreotrichida) можно считать фоновым (встречаемость 92%) *Rimestrobilidium hyalinum* (табл. 2, рис. 3в, 3е). Доминирующих в водохранилищах Средней Волги мелких *R. humile* и *R. hyalinum* в Нижней Волге заменяет *R. lacustris*. Во всех старых сводках (Мамаева, 1979; Мыльникова, 1990) как массовый вид указан *R. velox* (Faure-Fremiet, 1924). Однако в 2016–2017 гг. *R. velox* встречается редко (21% проб) и лишь в Саратовском водохранилище был в ранге субдоминанта (табл. 2, рис. 3в, 3е). Возможно, ранее как *R. velox* идентифицировали близкий вид *R. lacustris*. Область распространения нового для

р. Волги рода *Pelagostrobilidium* начинается от слияния рек Волги и Камы, ниже по течению до г. Астрахани его роль в сообществе увеличивается (рис. 3в и 3е).

Обилие и продукция. Численность инфузорий варьировала в начале лета 2016 г. от 20 до 4785 тыс. экз./м³, в конце лета (водохранилища Средней Волги) — от 24 до 3344 тыс. экз./м³, в конце лета 2017 г. — от 20 до 2380 тыс. экз./м³; биомасса изменялась в пределах 0.07–254, 0.1–66.2 и 0.6–112.6 мг/м³ соответственно. Среднее количество инфузорий за счет высокой численности в Горьковском и Чебоксарском водохранилищах было выше в июне 2016 г., по сравнению с августом 2017 г. (табл. 3). Сезонные различия были отчетливо выражены в водохранилищах Средней Волги в 2016 г. Так, в июне средние численность (1106 тыс. экз./м³) и биомасса (30 мг/м³) были вдвое выше, чем в августе (559 тыс. экз./м³ и 14 мг/м³, соответственно). Наибольшую численность инфузорий регистрировали в июне 2016 г. на станциях Волгореченск и Плес (Горьковское водохранилище), в августе — в устье р. Оки (Чебоксарское водохранилище); в августе 2017 г. — в устье р. Еруслан (Волгоградское водохранилище) (рис. 4).

Таблица 3. Численность, биомасса, продукция и суточные Р/В-коэффициенты сообществ инфузорий волжских водохранилищ в 2016 и 2017 гг.

Водохранилище, трофность	Дата	Численность, тыс. экз./м ³	Биомасса, мг/м ³	Продукция, мг/(м ³ сут)	Р/В-коэффициент
РВ*, эвтрофное	06.2016	888	14.8	8.6	1.14
	08.2016	1208	20.6	19.3	0.88
	08.2017	372	7.2	5.1	0.71
ГВ, умеренно эвтрофное	06.2016	1505 (43–4785)	42.4 (0.9–132.4)	24.0 (0.6–79.5)	0.56 (0.35–0.83)
	08.2016	499 (24–1624)	15.5(0.1–34.4)	11.5 (0.2–32.2)	0.85 (0.47–1.30)
	08.2017	394 (84–740)	8.9 (2.4–20.4)	6.2 (1.5–11.7)	0.72 (0.57–0.92)
ЧВ, эвтрофное	06.2016	1246 (304–2914)	3.8 (6.1–55.7)	17.7 (4.0–38.1)	0.56 (0.45–0.65)
	08.2016	778 (52–3344)	18.4 (1.2–66.1)	14.4 (1.2–51.4)	0.87 (0.61–1.06)
	08.2017	497 (116–1380)	12.9 (3.0–37.8)	8.2 (2.8–23.9)	0.71 (0.32–0.94)
КВ, умеренно эвтрофное	06.2016	279 (54–790)	14.1(1.0–86.1)	6.0 (0.8–26.1)	0.44 (0.18–0.82)
	08.2016**	198 (64–516)	6.5 (0.5–26.3)	5.9 (0.8–22.8)	1.03 (0.5–1.4)
	08.2017	458 (128–1104)	19.8 (2.2–69.5)	10.8 (1.8–23.8)	0.66 (0.28–0.91)
СВ, мезотрофное	06.2016	282 (20–494)	13.4 (0.1–46.0)	5.1 (0.1–13.8)	0.50 (0.26–0.92)
	08.2016	–	–	–	–
	08.2017	397 (140–936)	20.7 (3.9–99.5)	9.9 (3.0–32.6)	0.70 (0.33–0.91)
ВВ, мезотрофное	06.2016	469 (98–1402)	29.6 (1.2–108.3)	12.4 (0.7–34.2)	0.47 (0.29–0.60)
	08.2016	–	–	–	–
	08.2017	608 (40–2380)	13.2 (0.8–37.2)	8.9 (0.6–27.8)	0.75 (0.39–1.00)
нВ, умеренно эвтрофное	06.2016	427 (74–1680)	82.2 (7.2–254.8)	30.9 (2.3–92.3)	0.37 (0.28–0.58)
	08.2016	–	–	–	–
	08.2017	538 (20–1640)	23.9 (0.6–112.6)	15.8 (0.5–61.4)	0.74 (0.54–0.88)
Каскад в целом***	06.2016	705 ± 909	37.1 ± 46.6	16.7 ± 19.6	0.48 ± 0.14
	08.2017	482 ± 407	15.7 ± 21.1	10.1 ± 10.4	0.71 ± 0.15

Примечание. Приведены средние, в скобках min–max; “–” – отсутствие данных; Р/В-коэффициент – отношение количества продукции за сутки к средней за этот период биомассе.

* Одна точка отбора проб.

** Только Волжский плес и часть Волго-Камского плеса Куйбышевского водохранилища от г. Новочебоксарск до п. Камское устье.

*** Среднее и его стандартное отклонение.

Максимальные значения их биомассы отмечены в незарегулированном участке Нижней Волги на станциях Замьяны (2016 г.) и Тулугановка (2017 г.) (рис. 4).

Коэффициент вариации численности в разные периоды достигал 85–129%, биомассы – 126–128%, что указывало на высокую гетерогенность обилия инфузорий по каскаду р. Волги. В июне 2016 г. количество инфузорий было более вариабельно на Средней Волге, в августе 2017 г. – на Нижней Волге. Коэффициент вариации численности в 2017 г. возрастал вниз по течению р. Волги от 53 до 106%, при этом медианы численности изменялись незначительно (в пределах 393–607 тыс. экз./м³).

Подъемы биомассы совпадали с высокой концентрацией Хл *a* ($r = 0.90$, $p < 0.05$) (рис. 5а). Кроме того, важное значение имело доминирование

тех или иных крупных таксонов водорослей в структуре Хл *a*. Так, в Куйбышевском водохранилище, при низкой концентрации данного пигмента и преобладании в его составе Хл *a* цианобактерий (79% общего (Минеева, 2018)), биомасса инфузорий была минимальна. В незарегулированном участке Нижней Волги (рис. 5а), где основу Хл *a* составлял таковой диатомовых водорослей (88% (Минеева, 2018)), наблюдался резкий подъем биомассы инфузорий и преобладание в их сообществе альгофагов (например, *Zosterodasys* sp. и *Strombidium* sp. 2) с вакуолями, плотно наполненными диатомовыми водорослями. Кривые зависимости биомассы инфузорий от концентрации Хл *a* диатомовых водорослей ($r = 0.91$, $p < 0.05$) и цианобактерий ($r = -0.47$, $p < 0.05$) находились в противофазе (рис. 5б).

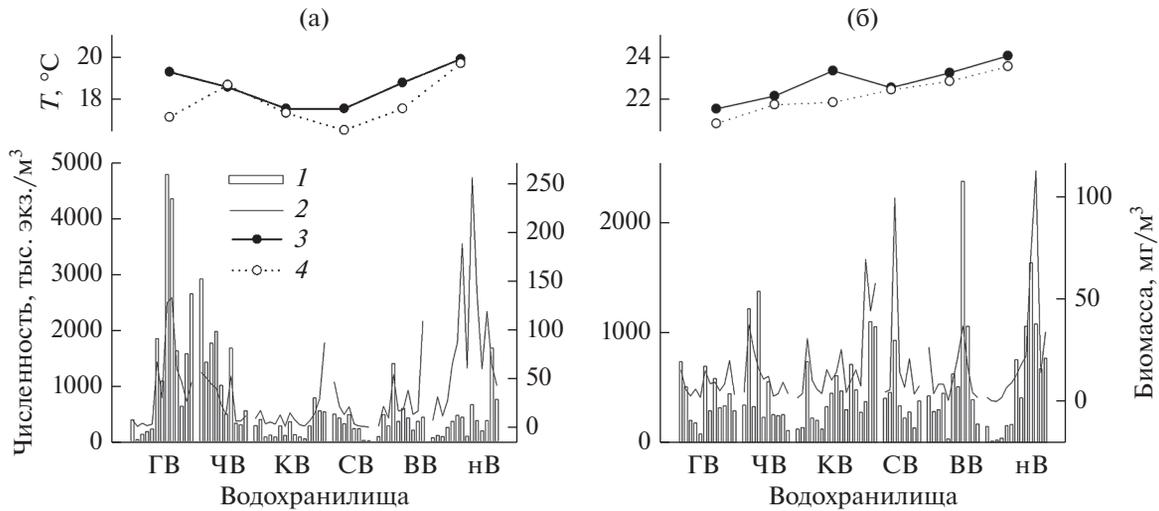


Рис. 4. Изменение по каскаду волжских водохранилищ численности, биомассы инфузорий и температуры воды (°C) в июне 2016 г. (а) и августе 2017 г. (б). 1 – численность, 2 – биомасса, 3 – температура воды на поверхности, 4 – у дна.

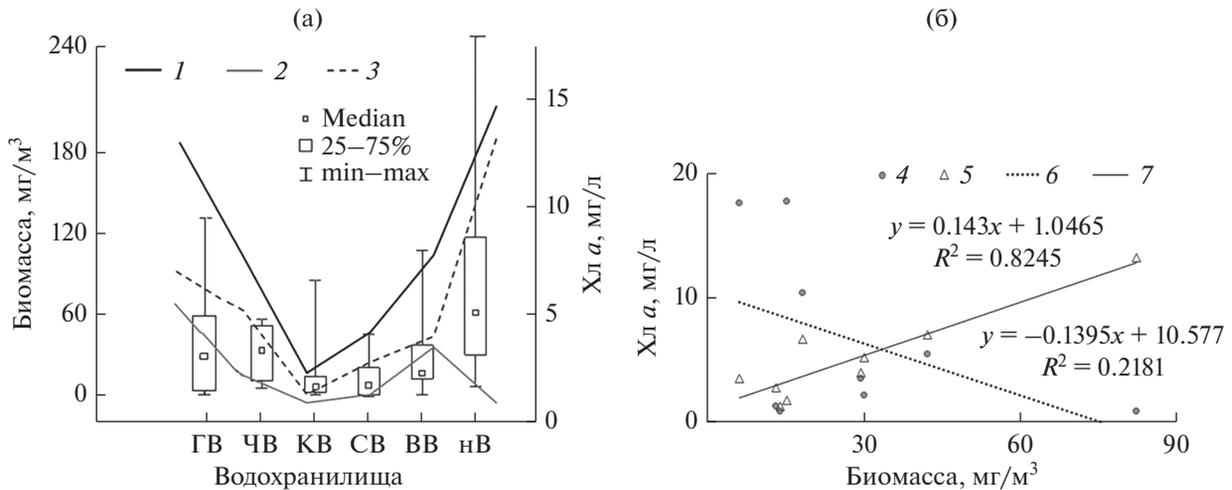


Рис. 5. Изменение биомассы инфузорий ($\text{мг}/\text{м}^3$) и содержания Хл *a* ($\text{мг}/\text{л}$) в водохранилищах Средней и Нижней Волги (а) и связь биомассы инфузорий с содержанием Хл *a* диатомовых водорослей и цианобактерий (б). 1 – общее содержание Хл *a*, 2, 4 – Хл *a* цианобактерий, 3, 5 – Хл *a* диатомовых водорослей; 6, 7 – линейные регрессии биомассы инфузорий и Хл *a* цианобактерий и диатомовых водорослей соответственно. Содержание Хл *a* приведено по: (Минева, 2018).

Продукция инфузорий варьировала в широких пределах (табл. 3): 0.1–92.3 $\text{мг}/(\text{м}^3 \text{сут})$ в начале и 0.2–51.4 $\text{мг}/(\text{м}^3 \text{сут})$ в конце лета 2016 г. (водохранилища Средней Волги) и 0.5–61.4 $\text{мг}/(\text{м}^3 \text{сут})$ в конце лета 2017 г. Ее максимум зарегистрирован в незарегулированной части Нижней Волги в оба исследуемых периода, высокие значения (до 79.5 $\text{мг}/(\text{м}^3 \text{сут})$) отмечены также в Горьковском водохранилище в июне 2016 г. (табл. 3). Продукционные характеристики сообщества инфузорий волжских водохранилищ достоверно коррелировали с их трофическим статусом. Так, отмечена положительная связь с содержанием Хл *a* продук-

ции инфузорий ($r = 0.89$, $p < 0.05$) и суточного Р/В-коэффициента ($r = 0.78$, $p < 0.05$).

Размерная структура. Различия размерной структуры сообществ инфузорий Средней и Нижней Волги были наиболее выражены в июне 2016 г. (рис. 6а, 6б). В водохранилищах Средней Волги преобладали виды мелких и средних размерных фракций (объемом 3200 и 12800 мкм^3 соответственно), в Нижней Волге – мелких (3200 мкм^3) и крупных (102400 мкм^3). Размерные спектры сообществ инфузорий Средней и Нижней Волги в августе 2017 г. были почти одинаковы (рис. 6а, 6б). Значения средней индивидуальной массы особи в

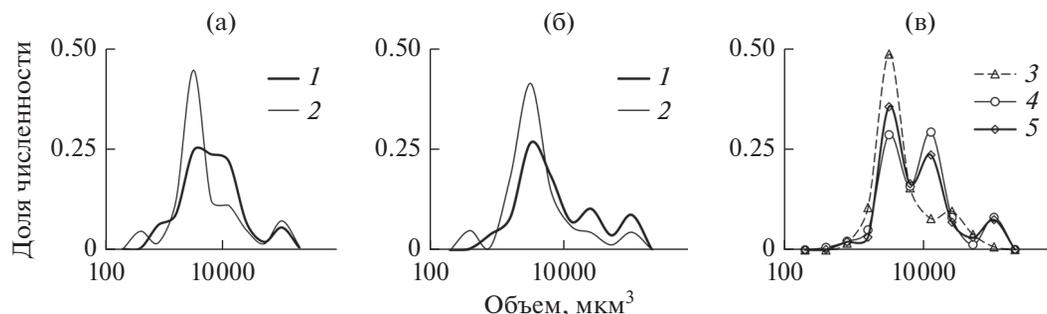


Рис. 6. Вклад в общую численность различных размерных групп инфузорий (мкм^3) на Средней (а), Нижней Волге (б) в июне 2016 г. и августе 2017 г. и в районе впадения р. Оки в р. Волгу в августе 2016 г. (в). 1 — июнь 2016 г., 2 — август 2017 г., 3 — р. Ока, 4 — Горьковское водохранилище, 5 — Чебоксарское водохранилище. Шкала по оси абсцисс логарифмирована.

сообществе обоих участков р. Волги в 2017 г. были очень близки ($0.032 \cdot 10^3$ и $0.037 \cdot 10^3$ мг), а в 2016 г. на Нижней Волге они выше почти в 4 раза ($0.120 \cdot 10^3$ мг), чем на Средней Волге ($0.026 \cdot 10^3$ мг). В целом, в июне в сообществах инфузорий доминировали виды объемом от 3200 до 12800 мкм^3 и регистрировался небольшой подъем в области крупноразмерной фракции (размеры этой группы даны чуть выше), обусловленный развитием крупных одиночных и колониальных видов, а в августе преобладали сравнительно мелкие виды объемом 3200 мкм^3 (рис. 6а, 6б).

На соотношение численности размерных фракций инфузорий заметно влияло поступление видов из крупных притоков р. Волги. Например, среди инфузорий р. Оки преобладали мелкие виды *Calyptotricha lanuginosa*. Ниже ее устья структура сообщества Чебоксарского водохранилища также изменялась в сторону увеличения вклада инфузорий мелких размерных фракций (рис. 6в). Трансформация размерной структуры инфузорий вблизи плотин ГЭС носила случайный характер и была более заметна в июне. В верхних бьефах плотин при больших глубинах и низкой скорости течения формировались сравнительно выровненные по размеру сообщества (исключение — плотины Рыбинской и Чебоксарской ГЭС). В нижних бьефах преобладали с высокой степенью доминирования сравнительно мелкие инфузории (плотины ГЭС Жигулевская, Саратовская и Волжская) или, напротив, крупные (плотины Рыбинской, Нижегородской и Чебоксарской ГЭС). В августе при высокой скорости течения и мощном развитии цианобактерий различия в структуре сообществ верхнего и нижнего бьефов плотин ГЭС были слабо выражены.

Трофическая структура. Соотношение трофических групп в сообществе инфузорий в период летней межени (август 2017 г.) фактически было одинаковым по всей р. Волге. В начале лета (июнь 2016 г.) вниз по течению достоверно снижался

вклад бактерио-детритофагов (с 29 до 10% численности и с 22 до 6% биомассы) и возрастал вклад альгофагов (с 25 до 48% численности и с 51 до 77% биомассы).

Миксотрофные (симбионтосодержащие) инфузории формировали в водохранилищах р. Волги небольшую часть численности: в среднем 12–28% в начале и 6–11% в конце лета. Однако среди волжских миксотрофов присутствовало много крупных видов (*Stokesia vernalis*, *Pelagodileptus trachelioides* (Zacharias, 1894), *Disematosoma butschlii* Lauterborn, 1894 и др.), поэтому их вклад в биомассу достигал 23–82% в 2016 г. и 16–28% в 2017 г. В августе 2017 г. из-за дождевых паводков увеличился сток воды по р. Волге (Цветков, Цветкова, 2018). Как результат, уменьшились различия между Средней и Нижней Волгой по вкладу миксотрофных инфузорий в общую численность (8 и 7% соответственно) и биомассу (18 и 23% соответственно). В июне 2016 г. вклад миксотрофов в водохранилищах Средней Волги был существенно выше, чем в Нижней Волге — 18 и 9% численности и 46 и 29% биомассы инфузорий соответственно.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

По сравнению с данными 1970-х гг. (Мамаева, 1979), состав массовых видов инфузорий р. Волги в основном остался прежним, но изменилась значимость в сообществе некоторых видов. Идентификация и количественный учет пресноводных тинтинид затруднителен (Foissner, Wilbert, 1979; Dolan, Gallegos, 2001; Dolan et al., 2013; Ganser, Agatha, 2019). Вследствие этого, соотношение численности родов *Tintinnidium* и *Tintinnopsis* в наших исследованиях (табл. 2) отличается от такового в работе Н.В. Мамаевой (1979). В планктоне р. Волги зарегистрировано 9 видов тинтинид. Кроме перечисленных выше, обнаружены *Tintinnidium pusillum* Entz, 1909 и *T. semiciliatum* (Sterki, 1879). В 1970–1980-е гг. *Codonella cratera* была мас-

совым видом в р. Волге (Мамаева, 1979), в 2016 и 2017 гг. она встречалась реже и была менее обильна, хотя в водохранилищах р. Камы этот вид до сих пор входит в состав доминантов (Быкова, 2017, 2019). Кроме того, уменьшилась численность колониальных перитрих и количество зооидов в их колониях.

Не выявлено достоверной корреляции удельных показателей видового богатства и разнообразия с географической широтой. Однако эти показатели, рассчитанные по усредненным данным для каждого водоема (интегральные), уменьшаются вниз по течению р. Волги. Подобная тенденция выявлена и для таксономического разнообразия фитопланктона (Корнева, 2015). Направленные изменения видового богатства и разнообразия с севера на юг, по-видимому, характерны для всей биоты р. Волги (Приймаченко, 1981; Корнева, 2002, 2009; Лазарева и др., 2018а). Однако в Нижней Волге ближе к дельте реки это прослеживается не всегда (Лазарева и др., 2018б; данные автора). В сибирских реках флористическое богатство планктонных водорослей увеличивается от истока к устью (Воробьева, 1995; Корнева, 2015), в европейских реках, напротив, снижается в этом направлении (Приймаченко, 1981; Корнева, 2015). В обоих случаях видовое богатство выше в северной части бассейна рек. Вероятно, это связано с увеличением с юга на север плотности гидрографической сети (Корнева, 2009).

Для небольших организмов, в частности простейших, отмечена малая достоверность корреляции видового разнообразия с широтным градиентом (Hillebrand, Azovsky, 2001; Azovsky et al., 2016). Однако показано (Dolan, Gallegos, 2001; Dolan et al., 2013), что морские тинтиниды демонстрируют пример “стереотипного” широтного градиента разнообразия. Общее число видов инфузорий и индекс разнообразия в водоемах Средней Волги (125 видов, $H = 4.92$) несколько выше, чем в Нижней Волге (116, 4.46). Таксономическое разнообразие инфузорий Средней Волги тесно связано ($r = 0.86-0.97$, $p < 0.05$) с выносом видов из мелководий и притоков, что наиболее четко проявляется в конце весны – начале лета. Фауна крупных притоков богата видами (р. Ока – 71 вид, $H = 4.09$, р. Кама – 81 вид, $H = 4.89$) и существенно пополняет разнообразие инфузорий Средней Волги (Быкова, Жариков, 2019). Выровненность распределения инфузорий отрицательно коррелирует с глубиной ($r = -0.91$) и минимальна в глубоких водохранилищах Нижней Волги.

За более 45-летний период (с 1972 г.) численность инфузорий во всех водохранилищах р. Волги снизилась в среднем в 2–3 раза, наиболее сильно (в 4.8–6.2 раза) с 1987 г. в Куйбышевском водохранилище. Однако следует учесть тот факт, что Н.В. Мамаева (1979) проводила исследования в

маловодную фазу (1963–1977-й гг.) стока р. Волги, наши данные получены для многоводной фазы. Это несколько осложняет сопоставление современных результатов с полученными ранее. В целом, количество инфузорий в волжских водохранилищах, как и полвека назад, ниже, чем в водохранилищах и лиманах р. Днепр (Ковальчук, 1997).

Для волжских водохранилищ ранее указывали на уменьшение численности инфузорий в направлении к плотинам ГЭС (Мамаева, 1979). В 2016 и 2017 гг. не отмечено этой закономерности ни по акватории отдельных водохранилищ, ни по всему каскаду (рис. 4). При этом выявлена большая вариабельность обилия инфузорий в июне на Средней Волге и августе на Нижней Волге. Вероятно, в период окончания половодья это вызвано влиянием на формирование сообщества инфузорий повышенной боковой приточности, которая способствует неравномерному развитию инфузорий, тогда как в конце лета в низовьях р. Волги сказывается влияние прибрежной водной растительности. Численность инфузорий положительно коррелировала с площадью мелководий ($r = 0.89$, $p < 0.05$) и долей бокового притока ($r = 0.83$, $p < 0.05$).

Заметное влияние оказывали также особенности прогрева воды в июне. Из-за аккумуляции в водохранилищах Верхней Волги сравнительно теплых талых вод и сброса вниз по р. Волге холодных зимних, в мае и июне температура воды в нижеволжских водохранилищах ниже, чем в расположенных выше по каскаду (Литвинов, 1999). В июне 2016 г., когда период весеннего половодья уже заканчивался, температура воды в Горьковском и Чебоксарском водохранилищах была на 0.7–1.0°C выше, чем в расположенных ниже по каскаду Куйбышевском и Саратовском водохранилищах, а в Волгоградском водохранилище и на незарегулированном участке Нижней Волги вода уже успела прогреться лучше, по сравнению с ними, на 1.1–1.2°C. В результате, в июне самая низкая температура отмечена в Куйбышевском (17.6°C у поверхности и 17.4°C у дна) и Саратовском водохранилищах (17.6 и 16.6°C), что отразилось на развитии инфузорий (рис. 4).

Влияние температуры воды четко прослеживается в изменении структуры сообщества инфузорий. Так, при более высоком (на 2°C) прогреве водной толщи в августе 2016 г., по сравнению с августом 2017 г., на участке р. Волги от Рыбинской ГЭС до устья р. Камы в трофической структуре сообщества был вдвое выше вклад бактериодетритофагов (до 44% общей численности) и втрое – вклад гистофагов (до 2.7%). Эти группы инфузорий потребляют разлагающееся органическое вещество и бактериопланктон и активнее развиваются при повышенной температуре. Для

всего массива данных (194 пробы) выявлена достоверная положительная корреляция с температурой воды биомассы инфузорий ($r = 0.27$, $p < 0.05$) и средней индивидуальной массы ($r = 0.33$, $p < 0.05$).

Уровень развития инфузорий зависит также от степени “цветения” воды цианобактериями (Tirjaková et al., 2016). В летнюю межень 2017 г. сравнительно низкое количество инфузорий и узкий диапазон варьирования их обилия, вероятно, определялись массовым развитием цианобактерий, а также повышенным стоком р. Волги. Воздействием тех же факторов можно объяснить особенности структурной организации сообщества в 2017 г. — высокую степень доминирования на уровне видов и крупных таксонов, преобладание мелкой фракции и однородность размерного спектра инфузорий Средней и Нижней Волги, верхних и нижних бьефов плотин ГЭС, сходное соотношение трофических группировок по всей р. Волге и сравнительно низкую долю миксотрофных инфузорий (табл. 3, рис. 3 и 6).

Отмеченные нами подъемы численности инфузорий в Горьковском и Чебоксарском водохранилищах, а также на незарегулированном участке ниже Волжской ГЭС наблюдались и ранее (Мамаева, 1979). Они обусловлены повышенной трофностью этих участков реки (Минеева, Макарова, 2018). Трофический статус является основным фактором, определяющим пространственное распределение и временные вариации количества и размеров тела планктонных инфузорий (Ковальчук, 1997; Velho et al., 2005).

Выводы. В 2016 и 2017 гг. выявлена тенденция снижения видового разнообразия инфузорий вниз по каскаду волжских водохранилищ. Не обнаружено единой закономерности распределения их сообществ по акватории отдельных водохранилищ или в целом по Средней и Нижней Волге. Это не позволило применить к распределению инфузорий в условиях каскада крупных водохранилищ ни гипотезу континуальности, ни гипотезу дискретности. Выявлены различия в распределении общего количества и характеристик структуры сообщества инфузорий в разные сезоны года. В конце гидрологической весны (июнь) они определялись повышенной боковой приточностью и особенностями температурного режима, в период летней межени (август) — необычно высоким притоком вод дождевых паводков и “обычным” массовым развитием цианобактерий, что привело к снижению видового разнообразия и обилия инфузорий.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает признательность администрации Института биологии внутренних вод РАН и всем сотрудникам, принимавшим участие в экспедициях и

любезно предоставившим гидрофизические данные, а также команде экспедиционного судна “Академик Топчиев” за помощь в сборе материала; автор также благодарна В.В. Жарикову за ценные критические замечания при обсуждении работы, рецензентам и редакторам за внимательное прочтение рукописи и ценные рекомендации по улучшению качества статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Госзадания по теме: “Оценка современного биоразнообразия и прогноз его изменения для экосистем Волжского бассейна в условиях их природной и антропогенной трансформации” (2013–2020 гг.) АААА-А17-117112040040-3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баканов А.И. 2005. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии и гидробиологии (Сборник научных трудов, посвященный памяти А.И. Баканова). Тольятти: Самар. науч. центр РАН. С. 37.
- Быкова С.В. 2017. Инфузории бассейна Камского водохранилища и его сапробиологическая оценка // Вода: химия и экология. № 8. С. 48.
- Быкова С.В. 2019. Свободноживущие инфузории глубоководной части камских водохранилищ // Тр. Инст. биол. внутр. вод РАН. № 85(88). С. 23. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2019-10003>
- Быкова С.В., Жариков В.В. 2019. Биоразнообразие и особенности развития инфузорий планктона в зоне слияния рек Волги и Камы // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. Т. 161. Кн. 1. С. 172. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2019.1.141-157>
- Винберг Г.Г. 1983. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журн. общ. биол. Т. 44. Вып. 1. С. 31.
- Волга и ее жизнь. 1978. Ленинград: Наука.
- Воробьева С.С. 1995. Фитопланктон водоемов Ангары. Новосибирск: Наука. Сибирская издат. фирма РАН.
- Дебольский В.К., Григорьева И.Л., Комиссаров А.Б. и др. 2010. Современная гидрохимическая характеристика реки Волга и ее водохранилищ // Вода: химия и экология. № 11. С. 2.
- Жариков В.В. 1998. Концепция природно-техногенного каскадного комплекса экосистем волжских водохранилищ // Экологические проблемы бассейнов крупных рек-2: Тез. докл. Тольятти. С. 15.
- Жариков В.В. 2000. Специфика водохранилищ Волги как среды обитания гидробионтов (на примере свободноживущих инфузорий) // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Третьи Татищевские чтения). Тольятти: Ин-т биол. Волжского бассейна РАН. С. 64.
- Жариков В.В., Ротарь Ю.М. 1992. Состав фауны свободноживущих инфузорий Куйбышевского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Санкт-Петербург: Наука. № 92. С. 19.

- Жариков В.В., Ротарь Ю.М.* 1994. К оценке реакции свободноживущих инфузорий водохранилищ Средней и Нижней Волги на изменения некоторых факторов среды // Биоиндикация: теория, методы, приложения. Тольятти: Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. С. 205.
- Ковальчук А.А.* 1997. Свободноживущие планктонные инфузории Днепровско-Бугского лимана и их роль в продукционно-деструкционных процессах // Гидробиол. журн. Т. 33. № 4. С. 44.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б.* 2011. Микробная “петля” в планктонных сообществах морских и пресноводных экосистем. Ижевск: КнигоГрад.
- Копылов А.И., Лазарева В.И., Пырина И.Л. и др.* 2010. Микробная петля в планктонной трофической сети крупного равнинного водохранилища // Усп. совр. биол. Т. 130. № 6. С. 544.
- Корнева Л.Г.* 2002. Изменение разнообразия флоры и сообществ планктона водохранилищ р. Волги // Динамика разнообразия гидробионтов во внутренних водоемах России. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та. С. 24.
- Корнева Л.Г.* 2009. Формирование фитопланктона водоемов бассейна Волги под влиянием природных и антропогенных факторов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург: Институт озераведения РАН. 47 с.
- Корнева Л.Г.* 2015. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом.
- Косова А.А.* 1965. Питание молоди рыб в культурной зоне и в авандельте Волги // Тр. Астраханского запovedника. № 10. С. 177.
- Косолапов Д.Б., Копылов А.И., Косолапова Н.Г., Мильникова З.М.* 2017. Структура и функционирование “микробной петли” северного водохранилища // Биол. внутр. вод. № 1. С. 26–35.
- Лазарева В.И., Сабитова Р.З., Быкова С.В. и др.* 2018а. Распределение летнего зоопланктона в каскаде водохранилищ Волги и Камы // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. № 83(86). С. 62. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-10030>
- Лазарева В.И., Сабитова Р.З., Соколова Е.А.* 2018б. Особенности структуры и распределения поздне-летнего (август) зоопланктона в водохранилищах Волги // Тр. Инст. биологии внутр. вод РАН. Вып. 82(85). С. 28. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-1-0011>
- Лазарева В.И., Степанова И.Э., Цветков А.И. и др.* 2018в. Кислородный режим водохранилищ Волги и Камы в период потепления климата: последствия для зоопланктона и зообентоса // Тр. Инст. биол. внутр. вод РАН. № 81(84). С. 47. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-10005>
- Литвинов А.С.* 1999. Энерго- и массообмен в водохранилищах Волжского каскада: Дис. ... докт. геогр. наук в форме научного доклада. Борок. 63 с.
- Мамаева Н.В.* 1979. Инфузории бассейна Волги: Экологический очерк. Ленинград: Наука.
- Мамаева Н.В.* 1986. Инфузории как компонент планктонного сообщества: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. 34 с.
- Минеева Н.М.* 2007. Водохранилища как среда обитания гидробионтов // Тр. междунар. научно-практ. конф. “Современные проблемы водохранилищ и их водосборов”. Пермь. С. 254.
- Минеева Н.М.* 2018. Состав и содержание фотосинтетических пигментов в планктоне водохранилищ Волги (2015–2016 гг.) (Composition and content of photosynthetic pigments in plankton of the Volga River reservoirs (2015–2016)) // Тр. Ин-та биол. внутр. вод РАН. № 81(84). Р. 85. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-10006>
- Минеева Н.М., Макарова О.С.* 2018. Содержание хлорофилла как показатель современного (2015–2016 гг.) трофического состояния водохранилищ Волги. № 3, С. 107–109.
- Мордухай-Болтовская Э.Д., Сорокин Ю.И.* 1965. Питание парамеций водорослями и бактериями // Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР. № 8. С. 12.
- Мильникова З.М.* 1990. Планктонные инфузории волжских водохранилищ // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Ленинград: Наука. № 85. С. 41.
- Приймаченко А.Д.* 1981. Фитопланктон и первичная продукция Днепра и днепровских водохранилищ. Киев: Наукова думка.
- Ротарь Ю.М.* 1995. Планктонные инфузории Куйбышевского водохранилища: Дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург.
- Уманская М.В.* 2004. Экологические особенности развития бактериопланктона малых эвтрофных озер Самарской Луки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти: Ин-т биологии волжск. бассейна РАН.
- Хлебович Т.В.* 1983. Методы изучения состояния кормовой базы рыбохозяйственных водоемов // Сб. тр. Гос.НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 196. С. 57.
- Цветков А.И., Цветкова М.В.* 2018. Приточность водохранилищ Волжско-Камского каскада в период экстремальной водности 2017 г. // Волга и ее жизнь: Сборник тезисов докладов Всероссийской конференции. Филигрань: Ярославль. С. 141.
- Цельмович О.Л., Отюкова Н.Г.* 2018. Содержание железа и главных компонентов солевого состава в воде волжских водохранилищ в период открытой воды 2015 года // Тр. Инст. биол. внутр. вод РАН. № 81(84). С. 7.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д.* 2003. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: Ин-т экологии волжского бассейна РАН.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Абросимова Э.В.* 2010. Непараметрические методы сравнительной оценки видового разнообразия речных сообществ макрозообентоса // Журн. общ. биол. Т. 71. № 3. С. 256.
- Эдельштейн К.К.* 1998. Водохранилища России: экологические проблемы, пути их решения. Москва: Геос.
- Azovsky A.I., Tikhonenkov D.V., Mazei Y.A.* 2016. An estimation of the global diversity and distribution of the smallest eukaryotes: biogeography of marine benthic heterotrophic flagellates // Protist. V. 167. № 5. P. 411.

- Dolan J.R., Gallegos C.L. 2001. Estuarine diversity of tintinnids (planktonic ciliates) // J. Plankton Res. V. 23. № 9. P. 1009.
- Dolan J.R., Montagnes D.J., Agatha S. et al. 2013. The biology and ecology of tintinnid ciliates: models for marine plankton. Chichester: Wiley-Blackwell: John Wiley & Sons.
- Foissner W., Wilbert N. 1979. Morphologie, Infraciliatur und Ökologie der limnischen Tintinnina: *Tintinnidium fluviatile* Stein, *Tintinnidium pusillum* Entz, *Tintinnopsis cylindrata* Daday und *Codonella cratera* (Leidy) (Ciliophora, Polyhymenophora) // J. Protozool. V. 26. № 1. P. 90.
- Ganser M.H., Agatha S. 2019. Redescription of *Antetintinnidium mucicola* (Claparède and Lachmann, 1858) nov. gen., nov. comb. (Alveolata, Ciliophora, Tintinnina) // J. Eukaryotic Microbiol. V. 66. № 5. P. 802. <https://doi.org/10.1111/jeu.12728>
- Hillebrand H., Azovsky A.I. 2001. Body size determines the strength of the latitudinal diversity gradient // Ecography. V. 24. № 3. P. 251.
- Mitra A., Flynn K.J., Tillmann U. et al. 2016. Defining planktonic protist functional groups on mechanisms for energy and nutrient acquisition: incorporation of diverse mixotrophic strategies // Protist. V. 167. № 2. 106. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2016.01.003>
- Pratt J.R., Cairns J.R.J. 1985. Functional Groups in the Protozoa: Roles in Differing Ecosystems 1, 2: protozoan functional groups // J. Protozool. V. 32. № 3. P. 415.
- Tirjaková E., Krajčovičová K., Illyová M., Vďačný P. 2016. Interaction of ciliate communities with cyanobacterial water bloom in a shallow, hypertrophic reservoir // Acta Protozool. V. 55. № 3. P. 173. <https://doi.org/10.4467/16890027AP.16.017.5749>
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al. 1980. The river continuum concept // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 37. № 1. P. 130.
- Velho L.F.M., Pereira D.G., Pagioro T.A. et al. 2005. Abundance, biomass and size structure of planktonic ciliates in reservoirs with distinct trophic states // Acta Limnol. Bras. V. 17. № 4. P. 361.
- Weisse T. 2017. Functional diversity of aquatic ciliates // Eur. J. Protistol. V. 61. P. 331. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2017.04.001>

Structure and Spatial Distribution of Planktonic Ciliates from the Middle and Lower Volga Reservoirs

S. V. Bykova*

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

*e-mail: svbykova514@rambler.ru

The species composition of free-living planktonic ciliates and their distribution in the riverbed of the Middle and Lower Volga reservoirs during the end of the hydrological spring of 2016 and low water period of 2017 are studied. Tendency to decrease in species diversity of ciliates down the cascade of Volga reservoirs, the extension of the view about the distribution of some rare species and distribution along the Volga cascade of dominant species of major taxon (Tintinnida, Choreotrichida) are shown. The abundance of ciliates in the area from the Rybinsk hydroelectric dam to the city of Astrakhan varied from 20 to 4785 thousand cells/m³, the biomass – from 0.1 to 254 mg/m³. The greatest species diversity, quantitative and productive characteristics of the ciliates communities in the Gorky, Cheboksary reservoirs and the unregulated part of the Lower Volga are due to their traditionally higher trophic level. Factors determining seasonal and interannual differences in the distribution of ciliates in reservoirs of the Volga River are discussed.

Keywords: planktonic ciliates, species diversity, community structure, size spectrum, spatial distribution, reservoirs, Middle and Lower Volga River

ЗООПЛАНКТОН,
ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.583:574.34

**ЭФФЕКТИВНОСТЬ ПЕРЕНОСА БИОЛОГИЧЕСКИ ЦЕННЫХ ВЕЩЕСТВ
ОТ ФИТОПЛАНКТОНА К ПЛАНКТОННЫМ РАКООБРАЗНЫМ
В МЕЗОТРОФНОМ оз. ОБСТЕРНО (БЕЛАРУСЬ)**

© 2021 г. Ж. Ф. Бусева^{а, *}, М. И. Гладышев^{б, с}, Н. Н. Сушик^{б, с}, Е. А. Сысова^а, К. В. Мягкова^а,
Ш. Б. Газерани Фарахани^а, И. Ю. Фенева^д, Е. Г. Сахарова^е, В. П. Семенченко^а

^аГосударственное научно-производственное объединение “Научно-практический центр
Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам”, Минск, Республика Беларусь

^бФедеральный исследовательский центр Красноярский научный центр Сибирского отделения
Российской академии наук, Красноярск, Россия

^сСибирский федеральный университет, Красноярск, Россия

^дИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия

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

*e-mail: buseva_j@mail.ru

Поступила в редакцию 27.01.2020 г.

После доработки 26.03.2020 г.

Принята к публикации 15.05.2020 г.

Получена оценка эффективности переноса биологически ценных веществ (углерода, фосфора, азота и жирных кислот, включая полиненасыщенные жирные кислоты) от фитопланктона к зоопланктону в трех биотопах (пелагиали, заросшей литорали и литорали без зарослей) мезотрофного оз. Обстерно (Беларусь). Эффективность переноса веществ выражена как отношение их вторичной продукции к первичной в единице объема и в единице биомассы. Эффективность, выраженная на единицу объема воды, характеризует эффективность переноса веществ в водоеме, эффективность, выраженная на единицу биомассы, — способность зоопланктона аккумулировать биологически ценные вещества, поступающие из пищевых ресурсов в биомассе, т.е. характеризует качество зоопланктона как ресурса для вышестоящих трофических уровней. Эффективность передачи полиненасыщенных жирных кислот была ниже, чем эффективность передачи углерода. Напротив, аккумуляция биогенных элементов, особенно фосфора была более эффективной по сравнению с углеродом. Это свидетельствует о зоопланктоне как резервуаре, повышающем содержание биогенных элементов, и в важном поставщике биогенных элементов в трофической цепи. Планктонные сообщества пелагиали мезотрофного озера оказались более эффективными в переносе веществ от первичных продуцентов к консументам, чем литоральные сообщества.

Ключевые слова: фитопланктон, зоопланктон, пелагиаль, литораль, мезотрофное озеро, углерод, азот, фосфор, первичная и вторичная продукция, жирные кислоты, полиненасыщенные жирные кислоты

DOI: 10.31857/S0320965221030037

ВВЕДЕНИЕ

Функционирование высших трофических уровней и перенос вещества и энергии в водных экосистемах зависит от эффективности переноса биологически ценных веществ от фитопланктона к зоопланктону. Один из важнейших компонентов

в этом потоке — углерод, выступающий главным строительным материалом консументов всех уровней. Как правило, в природе, в условиях умеренного климата, углерод в пищевых ресурсах зоопланктона находится в избытке и не выступает лимитирующим фактором для планктонных ракообразных в безледный период (Sterner, Schulz, 1998), однако ЖК, в том числе ПНЖК, азот и фосфор, содержатся в фитопланктоне в недостаточном количестве (White, 1993). Поэтому взаимодействия в системе “фитопланктон—зоопланктон” могут зависеть от химических составляющих фитопланктона, а обилие видов ракооб-

Сокращения: B_{phyto} — биомасса фитопланктона; B_{zoo} — сырая биомасса зоопланктона; VP_{zoo} — вторичная продукция ракообразных; ДГК — докозагексаеновая кислота; ЖК — жирные кислоты; ПНЖК — полиненасыщенные жирные кислоты; ПП — первичная продукция; ЭПК — эйкозапентаеновая кислота.

разных – или от содержания семейства омега-3 (Wacker, Von Elert, 2001; Becker, Voersma, 2005; Gladyshev et al., 2006, 2007), или от стехиометрического соотношения C : N : P в биомассе фитопланктона (DeMott, 1998; DeMott et al., 1998; Sterner, Schulz, 1998; Voersma, et al., 2001). Разные химические элементы и биохимические вещества отвечают в живых организмах за разные физиологические функции. Если углерод в основном выполняет строительную функцию и поставляет энергию организму в результате метаболических процессов, то ПНЖК, фосфор и азот требуются для регуляции основных физиологических процессов. ПНЖК в составе фосфолипидов используется для построения клеточных мембран (Feller, 2008; Wassell, Stillwell, 2008), участвуют в регуляции работы сердечно-сосудистой системы, свертывания крови, иммунных реакций, работы репродуктивных органов (Schmitz, Ecker, 2008). При недостатке жизненно важных ЖК на уровне популяций отмечается снижение скорости роста и увеличение смертности у планктонных животных и личинок рыб (Glencross, 2009). Недостаток ключевых питательных элементов (углерода, азота и фосфора) влияет на синтез основных макромолекул – липидов, протеинов и нуклеиновых кислот (Wagner et al., 2015). При недостатке фосфора происходит замедление образования рибосомных РНК (Loladze, Elser, 2011).

Все указанные биологически ценные вещества растительной природы получают от фитопланктона. Разные виды фитопланктона обладают разной ценностью по содержанию в них ПНЖК, азота и фосфора. Так, диатомовые водоросли и динофлагелляты содержат больше ПНЖК, чем зеленые водоросли (Müller-Navarra, 1995). Содержание ПНЖК в цианобактериях очень низкое (Gulati, DeMott, 1997), но они богаты фосфором. Следовательно, от видового состава водорослей будет зависеть количество поступающих биологически ценных веществ по трофической цепи. Кроме того, соотношения C : N : P в фитопланктоне подвержены изменениям в зависимости от солнечной радиации, содержания биогенных веществ в воде и других факторов (Dickman et al., 2008; Elser et al., 2002). Можно предположить, что эффективность передачи биологически ценных веществ зависит от видовой структуры фитопланктона и зоопланктона, а также типа биотопа (литераль или пелагиаль).

Цель работы – исследовать эффективность переноса биологически ценных веществ (углерода, фосфора, азота, ЖК, включая ПНЖК) от фитопланктона к зоопланктону в заросшей литерали, литерали без зарослей и пелагиали в мезотрофном озере в период массового развития молоди рыб возраста 0+ в литерали.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Полевые исследования проводили в мезо-эвтрофном оз. Обстерно на северо-западе Беларуси. Озеро Обстерно – водоем ледникового происхождения, площадь водной поверхности 9.89 км², максимальная глубина 12 м, средняя – 5.1 м. Это относительно мелководное озеро с высокой прозрачностью, достигающей 6.5 м в мае–начале лета, и широким (до 50–100 м) поясом макрофитов, опоясывающим озеро по всему периметру (Blue book..., 1994). Видовой состав молоди рыб, обитающих в литерали, представлен в основном сем. Cyprinidae (карповые), молодь в массе развивается на мелководье в июне–июле и питается в это время зоопланктоном (Buseva, Pljuta, 2015). Пробы воды для элементного анализа (углерода, азота, фосфора) в зоопланктоне и фитопланктоне отбирали в конце июня из трех биотопов: в пелагиали на глубине 5 м, в открытой литерали без зарослей и в литерали с зарослями камыша озерного (*Scirpus lacustris* L.) на глубине 0.7–1.2 м. Пробы для биохимического анализа на содержание общих ЖК и ПНЖК взяты только из двух биотопов литерали, что связано с техническими причинами. Для отбора проб фитопланктона использовали батометр Паталаса объемом 1 л. Воду в литерали отбирали с подповерхностного горизонта с глубины 0.3–0.5 м. В пелагиали формировали интегральную пробу из нескольких проб, отобранных со следующих горизонтов: максимальная глубина, глубина прозрачности, половина глубины прозрачности (на глубине 1 м и 0.3 м). Объем каждой интегрированной пробы был 0.5 л. Пробы фиксировали 2%-ным формалином. Зоопланктон собирали планктонной сетью Джеди (с размером ячеек 100 мкм), протягивая ее от дна до поверхности, и фиксировали 4%-ным формалином. На всех станциях пробы отбирали в трех повторностях.

Фитопланктон концентрировали с помощью осадочного метода. Клетки водорослей подсчитывали под световым стереомикроскопом (Micros MC (CAM500), Австрия). Биомассу фитопланктона (мг/л) определяли счетно-объемным методом, приравнивая клетки водорослей к соответствующим геометрическим фигурам (Vinberg, Lavrenteva, 1982; Mikheeva, 1989). B_{phyto} (мг С/л), определяли по уравнениям Якоби и Зоари (Yacobi, Zohary, 2010). Размеры клеток измеряли с помощью окуляр-микрометра, размерная структура фитопланктона была представлена тремя фракциями – <30, 30–60 и >60 мкм. Сырую B_{zoo} в пробах рассчитывали, используя зависимость массы особи от ее длины (Балушкина, Винберг, 1979). Для расчетов B_{zoo} в единицах углерода применяли коэффициент, предложенный Алимовым (Alimov, 1989).

ПП в озере определяли расчетным методом. Учитывая, что фотосинтетическая активность

разных групп планктонных водорослей (цианобактерий, диатомовых водорослей и динофлагеллят) в условиях умеренных широт находится в относительно узких границах и с учетом их эквивалентного соотношения в разных биотопах, а также прозрачности воды в исследуемый период, суточный П/Б коэффициент в озере принимали равным 0.44 (Михеева, 1970, 1999). $ВП_{zoo}$ определяли, используя регрессионные модели Стоквелла и Йоханссона (Stockwell, Johannsson, 1997).

Эффективность переноса углерода от продуцентов к консументам в единице объема воды определяли как отношение ВП к ПП, выраженное в % (Gladyshev et al., 2011). Использование величин продукций на единицу объема воды (литр), характеризует эффективность переноса вещества в условиях конкретного водоема. Продукцию на единицу биомассы оценивали как соотношение $ПП/Б_{phyto}$ и $ВП/Б_{zoo}$, а эффективность передачи углерода от фитопланктона к зоопланктону на единицу биомассы как $ВП/Б_{zoo} : ПП/Б_{phyto}$ (%). Это последнее отношение характеризует эффективность переноса веществ на единицу биомассы, т.е. оно не зависит от численности планктонных организмов в воде, а скорее является индикаторной величиной “потенциала” данного планктонного сообщества.

Скорость аккумуляции азота (N) и фосфора (P) фитопланктоном ($phyto$) и зоопланктоном (zoo) на единицу объема воды (A) и на единицу биомассы A' рассчитывали по формулам:

$$A P/N_{phyto} = (P/N_{phyto} : C) \times ПП$$

$$A' P/N_{phyto} = (P/N_{phyto} : C) \times ПП/Б_{phyto}$$

$$A P/N_{zoo} = (P/N_{zoo} : C) \times ВП$$

$$A' P/N_{zoo} = (P/N_{zoo} : C) \cdot ВП/Б_{zoo},$$

где A – скорость аккумуляции на единицу объема воды, A' – скорость аккумуляции на единицу биомассы, P/N – фосфор или азот (единицы измерения: $P/N : C$ – мг/мг, ВП и ПП – мг С/(л сут), $Б_{phyto}$ и $Б_{zoo}$ – мг С/л).

Эффективность передачи азота и фосфора от фитопланктона к зоопланктону в литре воды и на единицу биомассы рассчитывали по формулам:

$$(A P/N_{zoo}/A P/N_{phyto}) \times 100\%$$

$$(A' P/N_{zoo}/A' P/N_{phyto}) \times 100\%.$$

Для определения содержания общих ЖК, ПНЖК, углерода, азота и фосфора в фитопланктоне воду профильтровывали через газ с размером ячеек 110 мкм, чтобы удалить зоопланктон и крупные частицы, а далее воду пропускали через стекловолокнистые фильтры GF/F (Microbio) до их интенсивного окрашивания. Затем фильтры на ЖК подсушивали, помещали в раствор хлороформа с метанолом (2 : 1 объемных частей) и хранили при температуре $-20^{\circ}C$. Фильтры на углерод, азот и фосфор высушивали в течение суток

при температуре $60-65^{\circ}C$ и хранили в эксикаторе до проведения дальнейшего анализа.

Для определения общего содержания ЖК, ПНЖК, углерода, азота и фосфора в зоопланктоне пробы из озера концентрировали на сите с размером ячеек 110 мкм, оставшийся на сите зоопланктон высушивали с помощью фильтровальной бумаги и взвешивали. Фиксацию и хранение проб зоопланктона для анализа ЖК, углерода, фосфора и азота проводили так же, как для фитопланктона.

Общие ЖК и ПНЖК в фитопланктоне и зоопланктоне измеряли с помощью газового хроматографа с масс-спектрометрическим детектором (модель 6890/5975С, Agilent, США) (Kalachova, 2011). Содержание углерода, азота и фосфора определяли на элементном анализаторе Flash EA 1112 NC Soil/MAS 200 (ThermoQuest, Italy) (Gladyshev et al., 2007). Содержание фосфора измеряли фотокolorиметрическим методом (Murphy, Riley, 1962).

Продукцию ПНЖК (ЭПК, ДГК) и общих ЖК в фитопланктоне и зоопланктоне, а также эффективность передачи ПНЖК (ЭПК, ДГК) и общих ЖК от водорослей к зоопланктону на единицу объема воды и на единицу биомассы определяли с использованием таких же отношений, что и для биогенных элементов. Продукция и эффективность передачи каждого вещества и элемента, а также единицы их значений для удобства представлены в табл. 1 и 2.

Статистический анализ данных проводили в программе Past 3.20. Для проверки данных на нормальность распределения использовали тест Шапиро–Уилка. Биомассу фитопланктона, размерные группы водорослей, биомассу зоопланктона, продукцию фито- и зоопланктона, П/Б коэффициенты и их соотношения между биотопами сравнивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (Тьюки-тест). Сравнение аккумуляции азота и фосфора, а также эффективности их передачи между разными биотопами проводили с использованием однофакторного дисперсионного анализа. Для сравнения эффективности передачи ПНЖК и суммы ЖК между биотопами использовали t -тест Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Общая биомасса фитопланктона, биомасса цианобактерий и диатомовых водорослей в оз. Обстерно не различались между исследуемыми биотопами. Биомасса золотистых водорослей была выше в заросшей камышом литорали по сравнению с пелагиалью ($F = 6.10$, $p = 0.04$). Во всех трех биотопах по биомассе доминировали крупные диатомовые водоросли *Asterionella formosa* Hass., *Fragilaria crotonensis* Kitt. и *Aulacoseira*

Таблица 1. Скорость аккумуляции азота и фосфора в фитопланктоне и зоопланктоне, эффективность передачи азота и фосфора от фитопланктона к зоопланктону ($M \pm SE$) в оз. Обстерно

Показатель	Формула вычисления, размерность	Пелагиаль	Литораль		F	p
			открытая	заросшая		
Скорость аккумуляции в фитопланктоне:	азота	$\frac{(N:C, \text{ мг мг}^{-1}) \times (\text{ПП}, \text{ мгС л}^{-1} \text{ сут}^{-1})}{(N:C, \text{ мг мг}^{-1}) \times (\text{ПП/Б}, \text{ мгС л}^{-1} \text{ сут}^{-1} / \text{мгС л}^{-1})}$	0.002 ± 0.001	0.003 ± 0.001	0.08	0.93
			0.065 ± 0.005	0.041 ± 0.007	4.75	0.06
фосфора	$\frac{(P:C, \text{ мг мг}^{-1}) \times (\text{ПП}, \text{ мгС л}^{-1} \text{ сут}^{-1})}{(P:C, \text{ мг мг}^{-1}) \times (\text{ПП/Б}, \text{ мгС л}^{-1} \text{ сут}^{-1} / \text{мгС л}^{-1})}$	0.0001 ± 0.000	0.0004 ± 0.000	2.70	0.15	
		0.003 ± 0.001	0.004 ± 0.001	0.66	0.55	
Скорость аккумуляции в зоопланктоне:	азота	$\frac{(N:C, \text{ мг мг}^{-1}) \times (\text{ВП}, \text{ мгС л}^{-1} \text{ сут}^{-1})}{(N:C, \text{ мг мг}^{-1}) \times (\text{ВП/Б}, \text{ мгС л}^{-1} \text{ сут}^{-1} / \text{мгС л}^{-1})}$	0.0003 ± 0.000^a	0.0000 ± 0.000^b	46.28	0.0002
			0.034 ± 0.001	0.026 ± 0.002	2.07	0.21
фосфора	$\frac{(P:C, \text{ мг мг}^{-1}) \times (\text{ВП}, \text{ мгС л}^{-1} \text{ сут}^{-1})}{(P:C, \text{ мг мг}^{-1}) \times (\text{ВП/Б}, \text{ мгС л}^{-1} \text{ сут}^{-1} / \text{мгС л}^{-1})}$	$28.5 \cdot 10^{-6} \pm 7.8 \cdot 10^{-6}^a$	$3.3 \cdot 10^{-6} \pm 0.5 \cdot 10^{-6}^b$	6.11	0.04	
		0.003 ± 0.001	0.002 ± 0.000	1.42	0.31	
Эффективность передачи от фитопланктона к зоопланктону, %:	азота	Скорость аккумуляции в зоопланктоне/скорость аккумуляции в фитопланктоне	13.38 ± 2.95^a	2.93 ± 0.48^b	13.39	0.001
			53.14 ± 4.71	65.70 ± 6.67	2.55	0.16
фосфора			26.33 ± 6.28^a	1.18 ± 0.41^b	7.07	1.24
			107.99 ± 24.00	44.17 ± 9.47	0.03	0.35

Примечание. Над чертой — показатель рассчитан на единицу объема воды, под чертой — на единицу биомассы. Разными буквами в верхнем индексе обозначены достоверные различия при $p < 0.05$ (однофакторный дисперсионный анализ, Тьюки тест).

Таблица 2. Продукция ПНЖК в фитопланктоне и зоопланктоне, эффективность передачи ПНЖК (ЭПК, ДГК) и ЖК от фитопланктона к зоопланктону ($M \pm SE$) в оз. Обстерно

Показатель	Формула вычисления, размерность	Литораль		<i>t</i>	<i>p</i>
		открытая	заросшая		
Продукция в фитопланктоне:					
ЭПК	$\frac{(\text{ЭПК:С, мг г}^{-1}) \times (\text{ПП, мгС л}^{-1} \text{ сут}^{-1})}{(\text{ЭПК:С, мг г}^{-1}) \times (\text{ПП/Б, мгС л}^{-1} \text{ сут}^{-1} / \text{мгС л}^{-1})}$	$\frac{0.033 \pm 0.008}{0.797 \pm 0.076^a}$	$\frac{0.080 \pm 0.017}{1.178 \pm 0.058^b}$	$\frac{2.53}{4.00}$	$\frac{0.06}{0.02}$
ДГК	$\frac{(\text{ДГК:С, мг г}^{-1}) \times (\text{ПП, мгС л}^{-1} \text{ сут}^{-1})}{(\text{ДГК:С, мг г}^{-1}) \times (\text{ПП/Б, мгС л}^{-1} \text{ сут}^{-1} / \text{мгС л}^{-1})}$	$\frac{0.025 \pm 0.005}{0.602 \pm 0.024^a}$	$\frac{0.054 \pm 0.011}{0.797 \pm 0.026^b}$	$\frac{2.36}{5.55}$	$\frac{0.08}{0.01}$
ЖК	$\frac{(\text{ЖК:С, мг г}^{-1}) \times (\text{ПП, мгС л}^{-1} \text{ сут}^{-1})}{(\text{ЖК:С, мг г}^{-1}) \times (\text{ПП/Б, мгС л}^{-1} \text{ сут}^{-1} / \text{мгС л}^{-1})}$	$\frac{1.690 \pm 0.238}{42.959 \pm 6.358}$	$\frac{2.989 \pm 0.507}{45.254 \pm 3.667}$	$\frac{2.32}{0.31}$	$\frac{0.08}{0.77}$
Продукция в зоопланктоне:					
ЭПК	$\frac{(\text{ЭПК:С, мг г}^{-1}) \times (\text{ВП, мгС л}^{-1} \text{ сут}^{-1})}{(\text{ЭПК:С, мг г}^{-1}) \times (\text{ВП/Б, мгС л}^{-1} \text{ сут}^{-1} / \text{мгС л}^{-1})}$	$\frac{0.0003 \pm 0.0000}{0.135 \pm 0.018}$	$\frac{0.0003 \pm 0.0000}{0.163 \pm 0.009}$	$\frac{0.87}{1.41}$	$\frac{0.43}{0.23}$
ДГК	$\frac{(\text{ДГК:С, мг г}^{-1}) \times (\text{ВП, мгС л}^{-1} \text{ сут}^{-1})}{(\text{ДГК:С, мг г}^{-1}) \times (\text{ВП/Б, мгС л}^{-1} \text{ сут}^{-1} / \text{мгС л}^{-1})}$	$\frac{0.0007 \pm 0.0000}{0.101 \pm 0.012^a}$	$\frac{0.001 \pm 0.000}{0.208 \pm 0.027^b}$	$\frac{1.63}{3.59}$	$\frac{0.18}{0.02}$
ЖК	$\frac{(\text{ЖК:С, мг г}^{-1}) \times (\text{ВП, мгС л}^{-1} \text{ сут}^{-1})}{(\text{ЖК:С, мг г}^{-1}) \times (\text{ВП/Б, мгС л}^{-1} \text{ сут}^{-1} / \text{мгС л}^{-1})}$	$\frac{0.006 \pm 0.000}{2.888 \pm 0.252}$	$\frac{0.005 \pm 0.001}{3.030 \pm 0.190}$	$\frac{2.08}{0.45}$	$\frac{0.11}{0.68}$
Эффективность передачи от фитопланктона к зоопланктону:					
ЭПК	Продукция в зоопланктоне/продукция в фитопланктоне, % $\text{ЭПК}_{\text{зоо}} / \text{ЭПК}_{\text{фито}}$	$\frac{0.986 \pm 0.188^a}{16.897 \pm 1.335}$	$\frac{0.354 \pm 0.048^b}{13.963 \pm 1.204}$	$\frac{3.25}{1.63}$	$\frac{0.03}{0.18}$
ДГК	$\text{ДГК}_{\text{зоо}} / \text{ДГК}_{\text{фито}}$	$\frac{0.943 \pm 0.039^a}{16.806 \pm 1.604}$	$\frac{0.646 \pm 0.033^b}{26.359 \pm 3.984}$	$\frac{5.84}{2.22}$	$\frac{0.004}{0.09}$
ЖК	$\text{ЖК}_{\text{зоо}} / \text{ЖК}_{\text{фито}}$	$\frac{0.395 \pm 0.062^a}{6.840 \pm 0.405}$	$\frac{0.169 \pm 0.012^b}{6.848 \pm 0.954}$	$\frac{3.60}{0.01}$	$\frac{0.02}{0.99}$

Примечание. Над чертой – показатель рассчитан на единицу объема воды, под чертой – на единицу биомассы. Разными надстрочными буквами обозначены достоверные различия при $p < 0.05$ (тест *t*-Стьюдента).

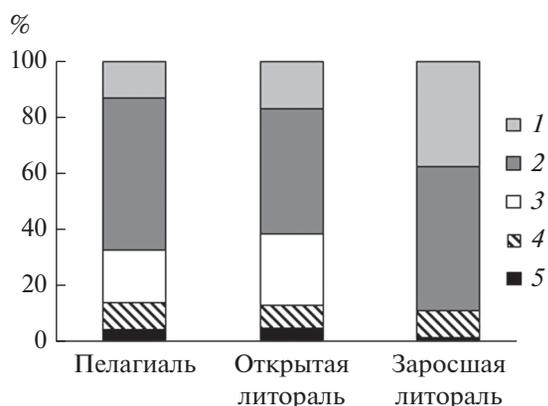


Рис. 1. Соотношение таксономических групп фитопланктона (мг/л) в оз. Обстерно. 1 – золотистые, 2 – диатомовые, 3 – динофитовые, 4 – цианобактерии, 5 – другие (зеленые, эвгленовые, криптофитовые) водоросли.

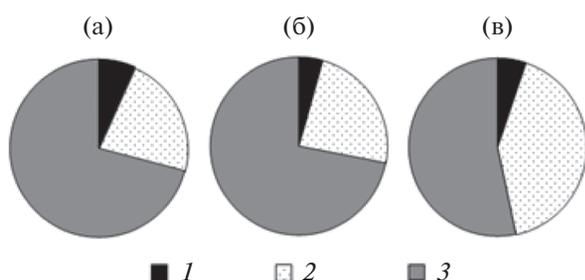


Рис. 2. Соотношение размерных групп фитопланктона (мг/л) в пелагиали (а), открытой (б) и заросшей (в) литорали оз. Обстерно. 1 – <30 мкм, 2 – 30–60 мкм, 3 – >60 мкм.

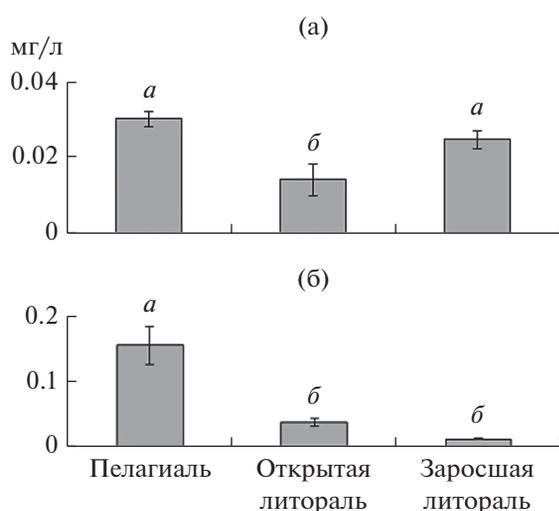


Рис. 3. Средняя биомасса ветвистоусых (а) и веслоногих (б) ракообразных в оз. Обстерно ($\pm SE$). а и б над столбцами – достоверные различия при $p < 0.05$ (однофакторный дисперсионный анализ, Тьюки-тест).

granulata (Ehr.) Sim. (рис. 1). Из цианобактерий лидировали в основном два вида – *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz. и *Anabaena spiroides* Kleb. Преобладающей размерной фракцией были водоросли >60 мкм, однако достоверных различий в биомассе этой фракции между изучаемыми биотопами не обнаружено (рис. 2). Биомасса водорослей размером 30–60 мкм в заросшей камышом литорали превышала таковую в пелагиали ($F = 5.94$, $p = 0.04$). Достоверных различий в биомассе фракции <30 мкм между биотопами не зарегистрировано. Биомасса водорослей этой фракции, предпочитаемой ракообразными-фильтраторами (Sommer, Sommer, 2006), была сравнительно низкой. В составе данной размерной фракции доминировали мелкие виды диатомовых водорослей (*Cyclotella* sp., *Cocconeis placentula* Ehr., *Achnanthes lanceolata* (Bréb. ex Kütz.) Grun., *Gomphonema parvulum* (Kütz.) Kütz.), мелкие динофитовые *Glenodinium pygmaeum* (Lindem.) J. Schill., а также монадные зеленые, эвгленовые (*Phacus* sp.) и криптофитовые (*Rhodomonas pusilla* (H. Bachm.) Javorn.).

Биомасса веслоногих ракообразных была значительно выше в пелагиали, чем в обоих биотопах литорали ($F = 39.66$, $p = 0.0003$) (рис. 3). Биомасса ветвистоусых ракообразных в пелагиали и заросшей камышом литорали достоверно превышала таковую в открытой литорали ($F = 13.39$, $p = 0.01$).

Первичная продукция фитопланктона не различалась между биотопами (рис. 4). Вторичная продукция в пелагиали была выше, чем в обоих биотопах литорали ($F = 47.88$, $p = 0.0002$). Эффективность передачи углерода от фитопланктона к зоопланктону в пелагиали на единицу объема воды достигала в среднем 12% и значимо превышала эффективность в открытой (3%) и заросшей литорали (1%) ($F = 27.94$, $p = 0.001$). Эффективность передачи углерода от фитопланктона к зоопланктону на единицу биомассы была достоверно выше в открытой, чем в заросшей литорали, 53 и 48% соответственно ($F = 5.53$, $p = 0.04$), однако различий в эффективности передачи углерода между биотопами литорали и пелагиалью, где она достигала ~50%, не выявлено.

Скорости аккумуляция N и P в sestone достоверно не различались между биотопами (табл. 1). Скорость аккумуляции N в зоопланктоне на единицу объема была выше в пелагиали, что связано с более высокой вторичной продукцией в этом биотопе. Фосфор в зоопланктоне аккумуляровался с большей скоростью в пелагиали, чем в заросшей литорали. Скорости аккумуляции N и P в зоопланктоне на единицу биомассы не различались между биотопами. Эффективность передачи N на единицу объема была достоверно выше в пелагиали (13%), чем в литорали (2 и 3% в открытой и заросшей литорали соответственно). Эффек-

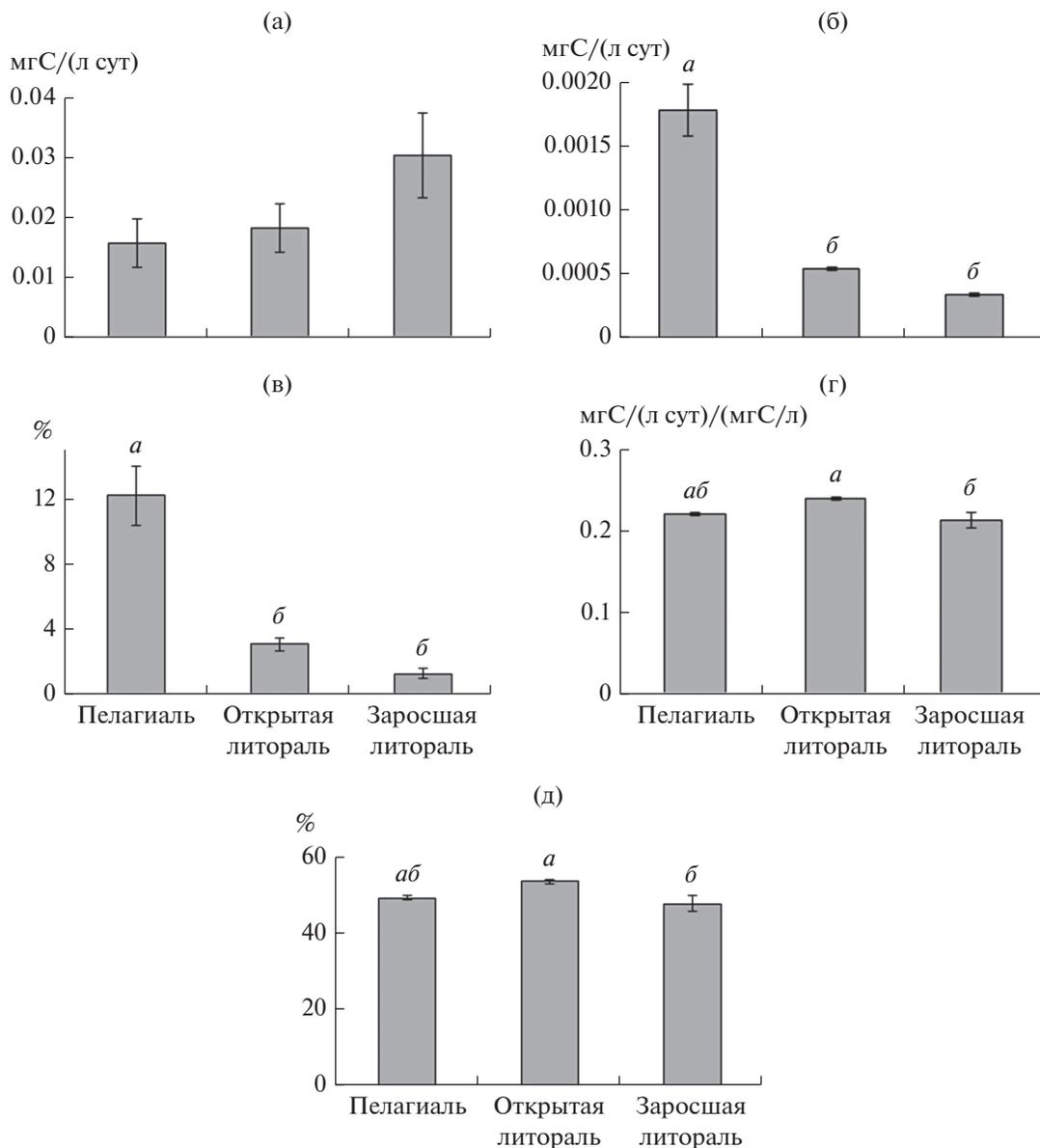


Рис. 4. Средние значения первичной продукции фитопланктона (а), вторичной продукции ракообразных (б), отношение вторичной продукции ракообразных и первичной продукции (в), отношение вторичной продукции ракообразных к их биомассе (г) и эффективность передачи углерода от фитопланктона к ракообразным на единицу биомассы ($\pm SE$) (д) в оз. Обстерно. Буквами *a* и *b* над фигурами обозначены достоверные различия при $p < 0.05$ (однофакторный дисперсионный анализ, Тьюки-тест).

тивность передачи Р составляла в пелагиали 26%, тогда как в открытой и заросшей литорали 10% и 1%, соответственно. Таким образом, эффективность передачи азота и фосфора на единицу объема в пелагиали была достоверно выше, чем в биотопах литорали. Однако значимых различий в эффективности передачи N и P на единицу биомассы между биотопами не обнаружено, эффективность передачи N достигала 51–66%, P – 44–191%.

Эффективность переноса ПНЖК (ЭПК и ДГК), а также суммы ЖК на единицу объема в открытой литорали достоверно превышала таковую в заросшей (табл. 2). Эффективность переноса ЭПК, ДГК и суммы ЖК в единице объема составляла <1% и была достоверно выше в литорали без зарослей для всех ЖК. Однако эффективность переноса этих веществ на единицу биомассы составляла 14–17% для ЭПК, 17–26% для ДГК и 7% для суммы ЖК, но не различалась статистически

между биотопами. Эффективность переноса ЖК в целом была ниже, чем эффективность переноса углерода, азота и фосфора.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Большинство озер умеренной зоны в мире являются малыми и высокопродуктивными, а их литоральная зона представляет собой место нереста и нагула молоди рыб. Синтез и перераспределение органических веществ в трофической сети водоемов — это часть глобального цикла углерода, который может протекать с разной скоростью и эффективностью в водоемах в зависимости от многих факторов. Согласно правилу Раймонда Линдемана (Lindeman, 1942), в любой трофической пирамиде только 10% органического вещества, образованного на одном трофическом уровне, участвует в продукции следующего трофического уровня. Однако эффективность передачи энергии — это изменчивый показатель, зависящий от факторов среды (Slobodkin, 1972; Lacroix, 1999), поэтому важно знать какие факторы влияют на эффективность переноса биологически ценных веществ от продуцентов к консументам. В настоящем исследовании в условиях мезотрофного озера мы сравнивали три биотопа — пелагиаль, литораль без зарослей и заросшую литораль, где в период исследований, происходило питание молоди рыб. Показано, что эффективность переноса биологически ценных веществ от фитопланктона к зоопланктону в оз. Обстерно различалась между биотопами. Эффективность переноса углерода в литорали достигала 1–3%, в пелагиали — 12%. Эффективность передачи фосфора была также наибольшей в пелагиали — 26%, в литорали она варьировала от 1 до 10%. Азот передавался с эффективностью 13% в пелагиали и 2–3% в литорали, однако эффективность передачи ПНЖК и общих ЖК не превышала 1% и была достоверно выше в литорали без зарослей, чем в заросшем мелководье. Таким образом, в озере ЖК, включая ПНЖК, передавались от фитопланктона к зоопланктону с наименьшей эффективностью, чем общие углерод, азот и фосфор. На различия в эффективности передачи разных биологически ценных веществ впервые обращено внимание в работе Гладышева и др. (Gladyshev et al., 2011). В пелагиали эвтрофного водоема эффективность переноса ЖК превышала таковую общего углерода, однако оценку эффективности переноса веществ проводили в масштабе целого сезона. Известно, что в разные сезоны года в планктоне развиваются разные группы водорослей, которые характеризуются разными количественными и качественными потребностями и накоплением тех или иных соединений, например, азота, фосфора, а также способностью синтезировать различные ЖК. Известно, что в большинстве пресноводных водоемов умеренной

зоны в процессе сезонной сукцессии в фитопланктоне идет смена доминирующих комплексов (Sommer et al., 1986). Очевидно, сезонная сукцессия видового состава сопряжена с сезонной сукцессией элементного и биохимического состава фитопланктона. Так, летом на смену мелким быстро растущим съедобным диатомовым и криптофитовым, которые богаты азотом и ПНЖК (ДГК), приходят несъедобные цианобактерии, богатые фосфором, но бедные ПНЖК. Осенью возможна их смена на крупные диатомовые с высоким содержанием ПНЖК, но непригодные по размерам в пищу для большинства фильтраторов. В период исследований в озере баланс между отдельными группами фитопланктона (золотистыми, диатомовыми и динофитовыми) во всех биотопах выражался в балансе содержания азота и фосфора и между биотопами концентрация каждого элемента в фитопланктоне достоверно не различалась (табл. 1). Однако содержание в зоопланктоне и азота, и фосфора достоверно превышало таковое в пелагиали по сравнению с литоральными биотопами. Эта разница в содержании отдельных элементов могла быть обусловлена соотношением веслоногих и ветвистоусых ракообразных в литорали и пелагиали (большей долей и биомассой диаптомид в пелагиали), а также соотношением видов с низким (*Bosmina* spp.) и высоким (*Ceriodaphnia pulchella* Sars, 1862) содержанием фосфора (Sternner, Schulz, 1998). Так, общая биомасса Calanoida в пелагиали, заросшей литорали и литорали без зарослей была 0.057 ± 0.009 , 0.00012 ± 0.0000 и 0.0045 ± 0.0017 мг/л соответственно. В итоге, в оз. Обстерно на единицу объема воды эффективнее передавались биогенные вещества от фитопланктона к зоопланктону в пелагиали, чем в литорали.

В оз. Обстерно эффективность передачи углерода от фитопланктона к зоопланктону на единицу биомассы достигала 48–53%. ДГК в озере передавалась с эффективностью 16–26%, ЭПК — 14–16%, сумма ЖК — 7%. Фосфор в озере передавался с эффективностью 107–190%, азот — 50–65%. Между биотопами эффективность передачи веществ на единицу биомассы не различалась. Высокая эффективность переноса фосфора от фитопланктона к зоопланктону связана со способностью фосфора накапливаться в тканях зоопланктона, в большей части у ветвистоусых (Karpowicz et al., 2019). ПНЖК и общие ЖК передавались с меньшей эффективностью, чем углерод и биогенные элементы.

Разные вещества могут передаваться с разной эффективностью. Так, Гладышев и др. (Gladyshev et al., 2011) на примере эвтрофного озера показали, что ПНЖК передаются от фитопланктона к зоопланктону в 2 раза эффективнее, чем общий органический углерод. Различия в эффективности передачи разных веществ от фитопланктона к зоо-

планктону возможны благодаря способности ракообразных регулировать содержание биологически ценных веществ в своем организме, выделяя те, которых недостаточно, и, наоборот, выделяя те, которые в избытке (Sterner, 1993, 1997; Sterner et al., 1998; Sterner, Elser, 2002). Кроме того, ракообразные-фильтраторы преимущественно потребляют пищевые частицы в диапазоне от 1 до 20–30 мкм (Sommer, Sommer, 2006). В оз. Обстерно биомасса фракции водорослей, превышающих по размерам диапазон частиц доступных для ракообразных, составляла более половины общей биомассы, что может быть связано с выеданием мелкого фитопланктона в конце мая—первой половине июня, когда в озере доминируют дафнии. Кроме того, ракообразные по-разному усваивают пищевые частицы. Таипл и др. (Taipale et al., 2011) показали, что значения $\delta^{13}\text{C}$ у ветвистоусых ракообразных не коррелируют с $\delta^{13}\text{C}$ сестона, но коррелируют с $\delta^{13}\text{C}$ отдельных таксонов фитопланктона, что свидетельствует об избирательном пищевом поведении ракообразных. Избирательность в ассимиляции пищевых частиц также продемонстрирована в экспериментальной работе Гладышева и др. (Gladyshev et al., 2000).

Мы полагаем, что эффективность передачи ПНЖК может меняться в зависимости от состава фитопланктона и зоопланктона и, может быть, как выше (Gladyshev et al., 2011), так и ниже эффективности передачи углерода, в зависимости от состояния планктонных сообществ, времени и условий отбора проб и др. (Slobodkin, 1972). От качества фитопланктона будет зависеть качество зоопланктона как ресурса для вышестоящих трофических уровней. ЖК, включая ПНЖК, передавались менее эффективно, чем углерод. Напротив, аккумуляция биогенных элементов, особенно фосфора была более эффективной по сравнению с углеродом, что свидетельствует о важности зоопланктонных сообществ как поставщиков биогенных элементов вверх по трофической цепи. Планктонные сообщества пелагиали мезотрофного озера оказались более эффективными в передаче веществ от первичных продуцентов к консументам, чем литоральные сообщества.

Выводы. В условиях мезотрофного озера биологически ценные вещества передаются от фитопланктона к зоопланктону с разной эффективностью. Эффективность переноса фосфора от фитопланктона к зоопланктону выше, чем углерода. Жирные кислоты, включая ПНЖК, передаются с меньшей эффективностью, чем углерод. Эффективность переноса ПНЖК в единице объема выше в литорали без зарослей, чем в заросшей литорали. С наибольшей эффективностью передаются ДГК и ЭПК, с наименьшей короткоцепочечные насыщенные ЖК. Эффективность передачи углерода и биогенных веществ в единице объема была выше в

пелагиали, чем в литорали, что, предположительно, связано с более высокой долей диаптомид.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Сбор и обработку проб фитопланктона и зоопланктона и их анализ осуществляли за счет Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (БРФФИ № Б18Р-004), сбор и обработку проб сестона для элементного состава проводили в рамках гранта БРФФИ № Б17-037, интерпретацию полученных результатов, обзор литературы и подготовку материалов для публикации – за счет гранта Российского фонда фундаментальных исследований 18-54-00002 Бел_а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. 1979. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных и коловраток // Эколого-физиологические основы изучения водных экосистем. Ленинград: Наука. С. 169.
- Мухеева Т.М. 1970. Оценка продукционных возможностей единицы биомассы фитопланктона // Биологическая продуктивность эвтрофного озера. Москва: Наука. С. 50.
- Мухеева Т.М. 1999. Альгофлора Беларуси // Таксономический каталог. Минск: Белорус. гос. ун-т.
- Alimov A.F. 1989. An introduction to production hydrobiology. Leningrad: Gidrometeoizdat.
- Becker C., Boersma M. 2005. Differential effects of phosphorus and fatty acids on *Daphnia magna* growth and reproduction // Limnol., Oceanogr. V. 50. P. 388.
- Blue book of Belarus. 1994. Minsk: Bel. En.
- Boersma M., Schops C., McCauley E. 2001. Nutritional quality of seston for the freshwater herbivore *Daphnia galeata-hyalina*: biochemical versus mineral limitation // Oecologia. V. 129. P. 342.
- Buseva Zh., Pljuta M. 2015. Feeding of YOY fish in littoral zone of shallow lake // Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. V. 59. № 3. P. 71.
- DeMott W.R. 1998. Utilization of a cyanobacterium and a phosphorus-deficient green alga as a complementary resource by daphnids // Ecology. V. 79. P. 2463.
- DeMott W.R., Gulati R.D., Siewertsen K. 1998. Effects of phosphorus-deficient diets on the carbon and phosphorus balance of *Daphnia magna* // Limnol., Oceanogr. V. 43. P. 1147.
- Dickman E.M., Newell J.M., González M.J., Vanni M.J. 2008. Light, nutrients, and food chain length constrain planktonic energy transfer efficiency across multiple trophic levels // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 105. P. 18408.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0805566105>
- Elser J.J., Kyle M., Frost P. et al. 2002. Effects of light and nutrients on plankton stoichiometry and biomass in a P-limited lake // Hydrobiologia. V. 481. P. 101.
- Feller S.E. 2008. Acyl chain conformations in phospholipid bilayers: A comparative study of docosaheptaenoic acid and

- saturated fatty acids // *Chem. Phys. Lipids*. V. 153. P. 76. <https://doi.org/10.1016/j.chemphyslip.2008.02.013>
- Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Dubovskaya O.P. et al. 2006. Influence of sestonic elemental and essential fatty acid contents in a eutrophic reservoir in Siberia on population growth of *Daphnia* (*longispina* group) // *J. Plankton Res.* V. 28. № 10. P. 907. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbl028>
- Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Kolmakova A.A. et al. 2007. Seasonal correlations of elemental and ν -3 PUFA composition of seston and dominant phytoplankton species in a eutrophic Siberian Reservoir // *Aquat. Ecol.* V. 41. P. 9. <https://doi.org/10.1007/s10452-006-9040-8>
- Gladyshev M.I., Kolmakov V.I., Dubovskaya O.P., Ivanova E.A. 2000. Studying of algae food composition of *Daphnia longispina* during blue-green bloom of eutrophic pond // *Dokl. Akad. Nauk.* V. 371. P. 556.
- Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Anishchenko O.V. et al. 2011. Efficiency of transfer of essential polyunsaturated fatty acids versus organic carbon from producers to consumers in a eutrophic reservoir // *Oecologia*. V. 165. P. 521. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1843-6>
- Glencross B.E. 2009. Exploring the nutritional demand for essential fatty acids by aquaculture species // *Reviews in Aquaculture*. V. 1. № 2. P. 71–124. <https://doi.org/10.1111/j.1753-5131.2009.01006.x>
- Gulati R.D., DeMott W.R. 1997. The role of food quality for zooplankton: Remarks on the state-of-the-art, perspectives and priorities // *Freshwater Biol.* V. 38. № 3. P. 753. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1997.00275.x>
- Kalachova G.S., Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Makhutova O.N. 2011. Water moss as a food item of the zoobenthos in the Yenisei River // *Cent. Eur. J. Biol.* V. 6. P. 236. <https://doi.org/10.2478/s11535-010-0115-0>
- Karpowicz M., Feniova I., Gladyshev M.I. et al. 2019. The stoichiometric ratios (C:N:P) in a pelagic food web under experimental conditions // *Limnologica*. V. 77. P. 125–130. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2019.125690>
- Lacroix G. 1999. Biomass and production of plankton in shallow and deep lakes: are there general patterns? // *Ann. Limnol.* V. 35. № 2. P. 111.
- Lindeman R.L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology // *Ecology*. V. 23. P. 399.
- Loladze I., Elser J.J. 2011. The origins of the Redfield nitrogen-to-phosphorus ratio are in a homeostatic protein-to-rRNA ratio // *Ecol. Lett.* V. 14. P. 244. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01577.x>
- Mikheeva T.M. 1989. Methods of quantitative estimates of nanophytoplankton (review) // *Hydrobiol. J. V.* 25. P. 3.
- Müller-Navarra D.C. 1995. Biochemical versus mineral limitation in *Daphnia* // *Limnol., Oceanogr.* V. 40. P. 1209.
- Murphy J., Riley J.P. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters // *Anal. Chim. Acta*. V. 27. P. 31.
- Schmitz G., Ecker J. 2008. The opposing effects of n-3 and n-6 fatty acids // *Prog. Lipid Res.* V. 47. P. 147. <https://doi.org/10.1016/j.plipres.2007.12.004>
- Slobodkin L.B. 1972. On the inconstancy of ecological efficiency and the form of ecological theories // *Growth by Intussusception: Ecological Essays in Honor of G.E. Hutchinson*. New Haven: Trans. Conn. Acad. Arts and Sci. V. 44. P. 291.
- Sommer U., Gliwicz Z.M., Lampert W., Duncan A. 1986. The PEG-model of a seasonal succession of planktonic events in fresh waters // *Archiv für Hydrobiologie*. V. 106. P. 433.
- Sommer U., Sommer F. 2006. Cladocerans versus copepods: the cause of contrasting top-down controls on freshwater and marine phytoplankton // *Oecologia*. V. 147. P. 183. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0320-0>
- Sternner R.W. 1993. *Daphnia* growth on varying quality of *Scenedesmus*: Mineral limitation of zooplankton // *Ecology*. V. 74. P. 2351. <https://doi.org/10.2307/1939587>
- Sternner R.W. 1997. Modelling interactions of food quality and quantity in homeostatic consumers // *Freshwater Biol.* V. 38. P. 473–481. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1997.00234.x>
- Sternner R.W., Elser J.J. 2002. *Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere*. New York: Princeton University Press.
- Sternner R.W., Schulz K.L. 1998. Zooplankton nutrition: recent progress and a reality check // *Aquat. Ecol.* V. 32. P. 261.
- Sternner R.W., Clasen J., Lampert W., Weisse T. 1998. Carbon: phosphorus stoichiometry and food chain production // *Ecol. Lett.* V. 1. P. 146. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.1998.00030.x>
- Stockwell J.D., Johannsson O.E. 1997. Temperature-dependent allometric models to estimate zooplankton production in temperate freshwater lakes // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* № 54. P. 2350. <https://doi.org/10.1139/f97-141>
- Taipale S.J., Kainz M.J., Brett M.T. 2011. Diet-switching experiments show rapid accumulation and preferential retention of highly unsaturated fatty acids in *Daphnia* // *Oikos*. V. 120. P. 1674. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19415.x>
- Vinberg G.G., Lavrenteva G.M. 1982. Guidelines for the collection and processing of materials for hydrobiological studies in freshwater bodies // *Phytoplankton and its products*. Leningrad: GosNIORKh. USSR. P. 1.
- Wacker A., Von Elert E. 2001. Polyunsaturated fatty acids: evidence for non-substitutable biochemical resources in *Daphnia galeata* // *Ecology*. V. 82. P. 2507.
- Wagner N.D., Lankadurai B.P., Simpson M.J. et al. 2015. Metabolomic differentiation of nutritional stress in an aquatic invertebrate // *Physiol. Biochem. Zool.* V. 88. P. 43. <https://doi.org/10.1086/679637>
- Wassell S.R., Stillwell W. 2008. Docosahexaenoic acid domains: the ultimate non-raft membrane domain // *Chem. Phys. Lipids*. V. 153. P. 57. <https://doi.org/10.1016/j.chemphyslip.2008.02.010>
- White T.C.R. 1993. *The inadequate environment*. Berlin: Springer.
- Yacobi Y.Z., Zohary T. 2010. Carbon: chlorophyll a ratio, assimilation numbers and turnover times of Lake Kinneret phytoplankton // *Hydrobiologia*. V. 639. P. 185. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-0023-3>

Efficiency of Essential Substances' Transfer from Phytoplankton to Crustaceans' Zooplankton in Mesotrophic Lake Obsterno (Belarus)

Zh. F. Buseva^{1, *}, M. I. Gladyshev^{2, 3}, N. N. Sushchik^{2, 3}, E. A. Sysova¹, K. V. Myagkova¹,
Sh. B. Gazerani Farahani¹, I. Yu. Feneva⁴, E. G. Sakharova⁵, and V. P. Semenchko¹

¹*The Scientific and Practical Center for Bioresources, National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus*

²*Institute of Biophysics of Federal Research Centre, Krasnoyarsk Science Centre of Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Akademgorodok, Krasnoyarsk, Russia*

³*Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia*

⁴*Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

⁵*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii district, Yaroslavl oblast, Russia*

*e-mail: buseva_j@mail.ru

Efficiency of essential substances' transfer (carbon, phosphorus, nitrogen, fatty acids including polyunsaturated fatty acids (PUFA)) from phytoplankton to zooplankton was estimated in the mesotrophic Lake Obsterno (Belarus) in three biotopes – pelagic zone, littoral zone free of vegetation and littoral zone with macrophyte stands. The transfer efficiency of substances was expressed as the ratio of secondary production to primary production per unit of water volume and per unit of biomass. Efficiency expressed per unit volume characterizes the efficiency of substances' transport in the lake while efficiency expressed per unit of biomass estimates the ability of zooplankton to accumulate essential substances of the food resources in their biomass, i.e. assesses the quality of zooplankton as a resource for higher trophic levels. Transfer efficiencies of PUFA were lower than that of carbon. On the contrary, the accumulation of nutrients, especially phosphorus, was more effective relative to carbon. This indicates that zooplankton acts as an important sink of nutrients which supplies the higher trophic levels with nutrients. The planktonic communities of the pelagic zone of the mesotrophic lake more efficiently transfer essential substances from primary producers to consumers in comparison with the littoral communities.

Keywords: phytoplankton, zooplankton, pelagic zone, littoral zone, mesotrophic lake, carbon, nitrogen, phosphorus, primary and secondary production, fatty acids, polyunsaturated fatty acids (PUFA)

ЗООПЛАНКТОН,
ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.587(211-17)

ОСОБЕННОСТИ СООБЩЕСТВ МАКРОЗООБЕНТОСА МАЛЫХ
АРКТИЧЕСКИХ ОЗЕР ЕВРАЗИИ

© 2021 г. М. В. Чертопруд^{а, *}, С. В. Крыленко^а, А. И. Лукиных^а, П. М. Глазов^б,
О. П. Дубовская^{с, d}, Е. С. Чертопруд^{а, e}

^аБиологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

^бИнститут географии Российской академии наук, Москва, Россия

^сИнститут биофизики Федерального исследовательского центра “Красноярский научный центр”
Сибирского отделения Российской академии наук, Красноярск, Россия

^dСибирский федеральный университет, Красноярск, Россия

^eИнститут экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия

*e-mail: lymnaea@yandex.ru

Поступила в редакцию 23.07.2020 г.

После доработки 06.11.2020 г.

Принята к публикации 15.11.2020 г.

На оригинальных данных по трем северным регионам Евразии (подножие плато Путорана, о. Колгуев, о. Западный Шпицберген) рассмотрены таксономическая структура, типология, видовое богатство и суммарное обилие сообществ донных и зарослевых макроскопических беспозвоночных малых озер арктической и субарктической зон. Проведен сравнительный анализ сообществ этих регионов и, с привлечением большого массива литературных данных, обсуждаются особенности высокоарктических островных, низкоарктических, субарктических и бореальных озерных сообществ. Выявлен сложный характер изменения суммарной биомассы бентоса малых озер: снижение ее в субарктической тайге, повышение в гипоарктической тундре и снова снижение в Высокой Арктике.

Ключевые слова: малые озера, Арктика, Субарктика, плато Путорана, о. Колгуев, о. Шпицберген, макрозообентос, структура сообществ

DOI: 10.31857/S0320965221030050

ВВЕДЕНИЕ

В биологии пресных вод сложились общие представления о сообществах малых озер (Жадин, Герд, 1961; Dodds, Whiles, 2010). Они подразумевают эвтрофные, с высокой плотностью бентоса сообщества илистого дна (доминируют личинки комаров сем. Chironomidae, двустворчатые моллюски и олигохеты сем. Tubificidae) и хорошо развитые зарослевые сообщества погруженных макрофитов (преобладают легочные брюхоногие моллюски, жуки, клопы и стрекозы). Для малых озер характерны высокая трофность и сапробность; летний пик обилия макрофауны и развития высших водных растений сочетается с более или менее катастрофичным зимним замором. Кроме того, этот тип водоемов нередко бывает подвержен гумификации вод. Такие представления в основном сформировались на примере озер и прудов средней полосы (лесной и отчасти степной зон) Евразии, с относительно жарким летом, но длинной морозной зимой.

Описанная выше картина может существенно и неоднозначно трансформироваться в арктиче-

ском климате и таежно-тундровом ландшафте. Особенности арктических местообитаний многообразны и частично скоррелированы между собой (Чернов, 1985; Rautio et al., 2011). Более короткое и прохладное лето определяет меньшее летнее прогревание воды. При этом обычные в средней полосе высшие водные растения (кувшинковые, водокрасовые, рясковые и т.п.) замещаются мхами, что приводит к перестройке биотопа фитали, резкому уменьшению питательной ценности детрита и, в целом, трофности водоема. Одновременно элиминируют тепловодные таксоны (например, многие стрекозы и клопы), но появляются более холодноводные группы (в основном хирономиды, некоторые поденки и веснянки) (Vincent et al., 2008). В тайге и тундре, по сравнению с зоной смешанных и лиственных лесов, гораздо меньше поступает в водоемы листового опада, что резко снижает приток биогенных элементов. При этом, значимым источником биогенов в малых озерах Арктики могут становиться, например, фекалии околводных и мигрирующих птиц (Jensen et al., 2019). Высокая влажность

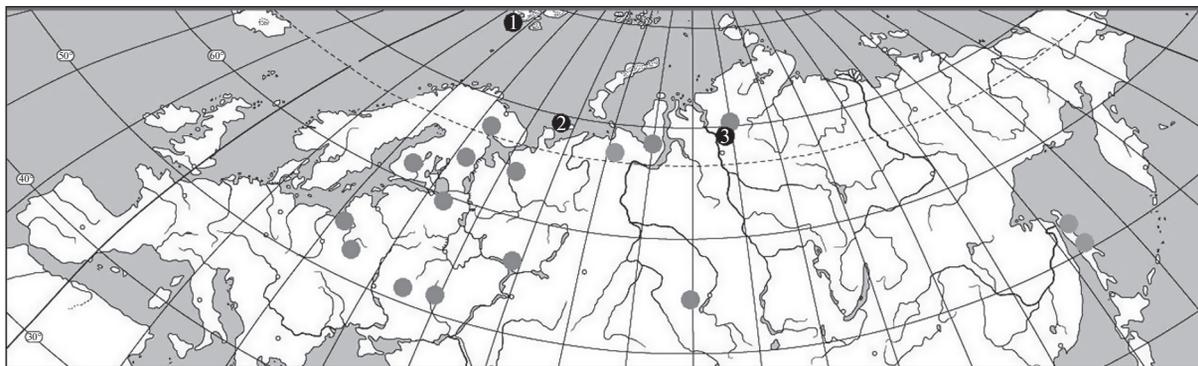


Рис. 1. Карта-схема расположения обследованных регионов в северной части Евразии. Черные кружки с обозначением регионов (1 — архипелаг Шпицберген, 2 — о. Колгуев, 3 — плато Путорана) — оригинальные данные; серые — литературные данные.

климата северной тайги и тундры приводит к увеличению водности и проточности водоемов и к меньшей минерализации воды озер, по сравнению со средней полосой, а также стимулирует заболачивание берегов (Vincent et al., 2008). По берегам малых водоемов северной тайги и тундры часто развивается мох *Sphagnum*, создающий собственный микробиотоп, а также приводящий к подкислению воды и отложению на дне трудно-разлагаемого торфянистого детрита. В субарктической таежной зоне в малых озерах нередко мелкие рыбы (в частности, колюшка *Gasterosteus aculeatus* L., 1758), но большинство арктических тундровых малых озер безрыбно (Rautio et al., 2011; Vincent et al., 2008). В целом в Арктике снижается пресс выедания рыбами за счет обеднения ихтиофауны, а также отсутствия некоторых инвазивных видов, например ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Решетников и др., 2003; Vincent et al., 2008).

Вышеперечисленные особенности малых озер северной тайги и тундры позволяют ожидать выявления существенной специфики населяющих их сообществ макрозообентоса. Однако, в настоящее время полноценные обобщения по структуре таких сообществ нам не известны. При этом для реофильных макрозообентосных сообществ Субарктики и Арктики (Ямал и Кольский п-ов) выявлен целый ряд черт, отличающих их от сообществ средней полосы (Palatov, Chertoprud, 2012; Chertoprud, Palatov, 2013).

Необходимо отметить и в средней полосе, и в Арктике наблюдается сильная локальная изменчивость гидрологических и гидрохимических характеристик между водоемами, находящимися даже на небольших расстояниях друг от друга (Хатчинсон, 1969). Нередко на участке в несколько десятков километров можно обнаружить как эвтрофные пруды, полностью зарастающие цветковыми макрофитами, так и дистрофные сфагновые водоемы. В связи с этим, выявление общих

тенденций широтной и климатической изменчивости сообществ макрозообентоса возможно только при анализе материалов из широкого спектра водоемов в каждом из сравниваемых регионов.

Цель работы — по оригинальным данным описать сообщества макрозообентоса равнинных малых озер трех модельных высокоширотных регионов (плато Путорана, острова Колгуев и Западный Шпицберген). Дополнительно предпринята попытка выявить специфику и изменчивость сообществ макрозообентоса малых озер субарктической и арктической климатических зон на основе собственных и литературных данных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Характеристика изученных модельных регионов

Анализ фауны макрозообентоса малых озер северной тайги и тундры основан на оригинальных данных из трех модельных субарктических и арктических регионов (рис. 1): подножие плато Путорана (равнинная северная тайга), о. Колгуев (равнинная тундра, остров расположен в 80 км от материка) и о. Западный Шпицберген (приледниковая равнинная тундра, остров удален от материка на ~600 км).

Плато Путорана. Регион северной тайги сибирического типа. Сборы проведены в июле—августе 2004 г., собрано 38 количественных проб в 21 водоеме. Озера находятся у подножия плато на 67.4° – 68.8° с.ш., и абсолютной высоте от 20 до 290 м, обычно окружены лесом. Большинство озер с глубиной 0.7–3 м и площадью зеркала от 0.1 до 1 га, постоянные, слабопроточные, хорошо прогреваемые к середине лета (до 18 – 24°C). Дно озер илисто-детритное или торфянистое, часто с береговой осоково-сфагновой сплавиной, иногда встречаются заросли макрофитов. Минерализация воды, как правило, не превышает 50 мг/л, рН

варьирует в широких пределах – от 4.2 до 10.0 (в 12 озерах – >7, в 7 озерах – <7).

Остров Колгуев. Территорию острова занимает низкоарктическая тундра. Материалы собраны в июле, августе 2018 г., для большинства водоемов проведено две съемки – в начале и в конце лета. Всего проанализировано 182 пробы из 60 малых озер, расположенных на 69° с.ш. Обследованные озера – мелкие (глубиной ≤1 м), главным образом термокарстового происхождения и окружены равнинной тундрой. Берега обрамлены зарослями кустарниковых ив, дерновиной сабельника *Comarum palustre* L. и осок *Carex* spp. Для мелководный характерны заросли гелофита – хвостника *Hippuris vulgaris* L. Дно преимущественно илистое, часто с большой примесью торфянистого детрита, иногда встречаются участки песчано-детритного и каменистого дна. Летняя температура воды может достигать 18–22°C, но обычно находится в пределах 8–14°C. Минерализация воды, как правило, варьирует в пределах 20–80 мг/л, рН изменяется от 7.0 до 7.9. Некоторые водоемы почти высыхают к концу лета и, вероятно, зимой промерзают до дна.

Остров Западный Шпицберген. Архипелаг Шпицберген лежит в Высокой Арктике (широтная зона арктических пустынь), хотя климат его смягчен влиянием Гольфстрима, и на побережье развита тундровая растительность. Исследования проводили в августе 2014 и 2015 гг., собрано 115 проб по 69 малым озерам в районе поселков Лонгйир, Баренцбург, Пирамида, Нью-Алесунн на 78°–79° с. ш. Большинство озер мелководные, глубиной 0.5–1.5 м, площадью ≤1 га, окружены равнинной тундрой, иногда галечно-валунной приледниковой мореной. Не исключено зимнее промерзание многих водоемов. Дно озер илистое или каменистое, часто на мелководье развиты заросли полуводных мхов, цветковые макрофиты отсутствуют. Летняя дневная температура 7–12°C, минерализация 100–300 мг/л, рН 7.3–9.4. Собранный материал частично проанализирован в ряде публикаций по влиянию на озерную биоту изменения климата в Арктике и мигрирующих птиц (Chertoprud et al., 2017; Walseng et al., 2018; Jensen et al., 2019).

Для анализа широтной изменчивости характеристик сообществ макрозообентоса малых озер был привлечен массив литературных данных, охватывающий водоемы преимущественно российской части севера и средней полосы Палеарктики (рис. 1): Большеземельской тундры (Батурина и др., 2012), п-ова Ямала (Богданов и др., 2005; Степанов, 2017, 2018), плато Путорана (Заделёнов и др., 2017), Кольского п-ова (Moiseenko et al., 2009; Денисов и др., 2015), Карелии (Герд, 1956; Стерлигова и др., 2012; Куликова, Рябинкин, 2015; Кучко и др., 2019), Архангельской обл. (Новосёлов и др., 2017),

южной части Финляндии (Meriläinen, Hynynen, 1990; Hynynen, Meriläinen, 2005), Ленинградской обл. (Беляков, Бажора, 2016), Калининградской обл. (Масюткина, 2018), Курской обл. (Silina, Prokin, 2008); Воронежской обл. (Силина, 2001; Синицкий и др., 2002; Хицова и др., 2010), Новосибирской обл. (Визер и др., 2018), Поволжья (Гелашвили и др., 2007; Алексеевнина и др., 2011; Ромашкова, 2015), Белоруссии (Ерёмова, Орловская, 1997; Лукашинец, Новик, 2015) и о. Сахалин (Лабай, 2015).

Методика отбора проб и выделения сообществ макрозообентоса

Пробы, как правило, отбирали с помощью полусферического скребка площадью 0.02 м², общая площадь пробы была 0.1 или 0.2 м². Обследованы все доступные донные, береговые и зарослевые биотопы на глубинах до 1 м (1–4 биотопа в каждом водоеме). Организмы определены до родов или видов, в зависимости от таксона и стадии развития личинок, главным образом по работам в серии “Определитель пресноводных беспозвоночных России” (Определитель..., 1994–2004). Для каждой пробы определяли численность и биомассу макрозообентоса, а также рассчитывали абсолютный и относительный метаболизм.

В качестве основного показателя обилия таксонов при выделении типов сообществ применялся относительный метаболизм таксонов – их доля в каждой пробе по метаболизму, рассчитываемому на основе численности и биомассы по формуле:

$$R = Q N^{0.25} B^{0.75},$$

где N – численность, B – биомасса на единицу площади, Q – коэффициент уровня обмена, специфичный для каждой группы (Алимов, 1979). По нашему мнению, этот показатель наиболее адекватно отражает роль таксона в сообществе, поскольку непосредственно связан с его питанием и дыханием.

Принятая нами схема разделения сообществ на типы основана на геоботаническом методе Брауна–Бланке (Braun–Blanquet, 1964), модифицированном для количественных данных (Chertoprud, 2011). Исходной таблицей данных послужила таблица относительного метаболизма определенных видов. В этом массиве данных были выделены комплексы таксонов со сходным распространением, доминирующие в пробах, и сгруппированы соответствующие пробы. Далее проводили экологическую интерпретацию этих групп: выявляли привязку их к биотопу, факторы, обуславливающие их распространение, и оценивали внутреннюю изменчивость. Если группа проб достаточно устойчива по таксономической структуре, проводили описание типа сообщества: состав и

структура доминирования, биотопическая приуроченность, средние показатели сообщества и т.д.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Плато Путорана (Красноярский край, Россия)

Видовое богатство и обилие. В общей сложности были определены 98 видов макрофауны, из них 37 – хирономид, по 9 – прочих двукрылых и ручейников, по 8 – поденок и жуков, 6 – стрекоз, 5 – брюхоногих моллюсков, другие таксоны представлены беднее (табл. 1). Среднее число видов в пробе достигало 9.9. Около трети видового богатства приходилось на северные (циркумарктические) виды, остальные таксоны – аркто-бореальные, распространенные на большей части Палеарктики (в основном по данным, приводимым в определителях). Доля специфичных западно- или восточно-палеарктических видов незначительна.

Средняя суммарная численность макрозообентоса в водоемах была 834 экз./м², биомасса – 2.83 г/м², метаболизм – 0.98 мл О₂/м².

Структура сообществ. Синэкологический анализ позволил выделить три основных типа сообществ, широко распространенных в изученных озерах, которые образуют многочисленные переходные варианты. Еще несколько проб относились к редким типам сообществ, которые пока не могут быть корректно описаны в связи с недостатком материала.

Сообщество *Chironomus gr. plumosus* – *Sialis sordida* (Klingstedt, 1932) – *Euglesinae* – *Procladius gr. choreus*. Сообщество класса пелали с преобладанием роющих форм макробентоса, развивается на илисто-детритных грунтах. Доминируют хирономиды, горошинки и вислоккрылка *Sialis sordida*. Из второстепенных групп характерны олигохеты (*Lumbriculus* sp. и *Tubificidae* spp.), шаровка *Sphaerium corneum* (L., 1758), личинки *Ceratopogonidae*. Описанный видовой комплекс типичен для дна обследованных малых озер. Средняя суммарная численность макрозообентоса была 1189 экз./м², биомасса – 3.33 г/м², метаболизм – 1.25 мл О₂/м².

Сообщество *Gammarus lacustris* Sars, 1863 – *Lumbriculus variegatus* (Müller, 1774) – *Leucorhina orientalis* Selys, 1887 – *Somatochlora sahlbergi* Trybom, 1889. Сообщество относится к классу рипали, приурочено к береговым субстратам (краю моховой сплавины и торфянисто-детритному грунту под ним, а также зарослям гелофитов на отмелях). В нем преобладали подвижные лазающие формы: бокоплав *Gammarus lacustris*, разнокрылые стрекозы и олигохета *Lumbriculus variegatus*. Второстепенные формы – хирономиды родов *Procladius*, *Psectrocladius*, *Tanytarsus*, поденки *Cloeon simile* Eaton, 1870, *Caenis horaria* L., 1758, горошинки, вислоккрылка *Sialis sordida*, катушка *Gy-*

raulus acronicus (Ferussac, 1807). В зависимости от характера береговой линии, с увеличением глубины это сообщество более или менее плавно переходит в предыдущее. Суммарная численность в среднем составляла 726 экз./м², биомасса – 2.83 г/м², метаболизм – 0.94 мл О₂/м².

Сообщество *Gyraulus acronicus* (Ferussac, 1807) – *Cinclinna ambigua* (Westerlund, 1878). Фитальное сообщество, характерно для зарослей погруженных макрофитов, относительно изолированных от дна водоема. Этот тип сообществ встречался относительно редко. Преобладали брюхоногие моллюски, второстепенные формы – ручейники *Mystacides niger* (L., 1758), *Limnephilus nigriceps* (Zetterstedt, 1840), хирономиды *Psectrocladius simulans* Johannsen, 1937, бокоплав *Gammarus lacustris*. Суммарная численность в среднем 1293 экз./м², биомасса – 3.01 г/м², метаболизм – 1.19 мл О₂/м².

Остров Колгуев

(Ненецкий автономный округ, Россия)

Видовое богатство и обилие. В изученных водоемах выявлено 102 вида макрофауны. Из них 47 видов относятся к сем. Chironomidae (определены не все виды), 19 – жуков (главным образом, сем. Dytiscidae), 8 – ручейников, 7 – двустворчатых моллюсков, 5 – листоногих ракообразных, прочие таксоны представлены беднее (табл. 1). Среднее число видов в пробе 8.4 – чуть ниже, чем в озерах плато Путорана. Около 20 видов имеют циркумполярные арктические или аркто-альпийские ареалы. Именно они обычно доминировали в сообществах. Остальные таксоны имели широкое палеарктическое распространение, и их ареалы можно отнести к аркто-бореальным.

Средняя суммарная численность макрозообентоса в изученных озерах – 1021 экз./м², биомасса – 20.3 г/м², метаболизм – 5.3 мл О₂/м².

Структура сообществ. Структура сообществ макрозообентоса о. Колгуев упрощена. Резко выражено доминирование амфиподы *Gammarus lacustris* и двустворчатых моллюсков *Henslowiana nordenskioldi* (Clessin in Westerlund, 1876) и *Sphaerium westerlundii* Clessin in Westerlund, 1873, достигающих 65% среднего суммарного метаболизма. На наиболее разнообразных по числу видов хирономид приходится суммарно 13% метаболизма и их отдельные виды обычно не входят в состав доминантов сообществ. Выделено четыре типа сообществ макрофауны.

***Henslowiana nordenskioldi* – *Sphaerium westerlundii* – *Gammarus lacustris* – *Chironomidae* spp.** – сообщество илисто-песчаных и илисто-детритных грунтов большинства обследованных водоемов. Преобладают мелкие двустворчатые моллюски (*Pisidiidae* и *Sphaeriidae*) и бокоплав *Gammarus lacustris*.

Таблица 1. Число видов и средняя доля по метаболизму (в скобках, %) семейств макрозообентоса в изученных районах

Таксон	Плато Путорана	о. Колгуев	о. Западный Шпицберген
Turbellaria			
Planariidae	0	1(0.9)	0
Oligochaeta			
Naididae	2(0.2)	1(0.4)	0
Tubificidae	2(1.0)	2(0.7)	0
Lumbriculidae	1(8.8)	1(3.9)	0
Enchytraeidae	0	0	2(0.5)
Hirudinea			
Erpobdellidae	1(0.9)	0	0
Haemopidae	1(0.1)	0	0
Glossiphoniidae	2(0.8)	4(2.5)	0
Gastropoda			
Lymnaeidae	1(0.1)	0	0
Planorbidae	2(3.9)	1(4.7)	0
Valvatidae	2(3.4)	1(0.5)	0
Bivalvia			
Pisidiidae	2(5.6)	5(15.4)	0
Sphaeriidae	1(1.6)	2(14.2)	0
Malacostraca			
Gammaridae	1(9.0)	1(31.4)	0
Phyllopoda			
Lynceidae	1(0.2)	0	0
Cyzicidae	0	1(0.3)	0
Lepiduridae	0	1(0.4)	1(18.4)
Chirocephalidae	0	1(0.5)	0
Branchinectidae	1(0.1)	1(0.9)	0
Polyartemiidae	1(0.1)	1(0.1)	0
Odonata			
Coenagrionidae	1(0.1)	0	0
Aeshnidae	1(0.1)	0	0
Corduliidae	1(5.0)	0	0
Libellulidae	3(6.9)	0	0
Ephemeroptera			
Baetidae	2(2.8)	1(2.0)	0
Caenidae	1(0.6)	0	0
Leptophlebiidae	1(0.03)	0	0
Plecoptera			
Nemouridae	0	1(0.02)	0
Heteroptera			
Corixidae	1(0.05)	1(0.4)	0
Coleoptera			
Dytiscidae	5(0.6)	11(5.0)	0
Gyrinidae	0	2(0.01)	0
Haliplidae	1(0.2)	5(0.7)	0

Таблица 1. Окончание

Таксон	Плато Путорана	о. Колгуев	о. Западный Шпицберген
Helophoridae	0	1(0.06)	0
Chrysomelidae	1(0.02)	0	0
Trichoptera			
Polycentropodidae	1(0.2)	0	0
Hydroptilidae	0	1(0.2)	0
Apataniidae	0	0	1(0.6)
Leptoceridae	3(2.1)	0	0
Limnephilidae	1(0.4)	5(0.6)	0
Molannidae	2(1.4)	0	0
Phryganeidae	1(0.6)	2(0.4)	0
Megaloptera			
Sialidae	1(6.3)	0	0
Diptera			
Chironomidae	34(31.4)	47(13.0)	18(80.5)
Ceratopogonidae	4(2.1)	0	0
Chaoboridae	1(0.3)	1(0.8)	0
Limoniidae	1(0.7)	1(0.2)	0
Dolichopodidae	1(0.6)	0	0
Empididae	1(0.01)	0	0
Muscidae	1(1.8)	0	0
Всего видов	89	103	22

Второстепенные виды — олигохеты *Lumbriculus variegatus*, *Limnodrilus* sp., двустворчатый моллюск *Parasphaerium rectidens* (Starobogatov et Streletzkaia, 1967), а также разнообразные хирономиды. Средняя суммарная численность 1321 экз./м², биомасса — 26.4 г/м², метаболизм — 6.1 мл O₂/м².

Gammarus lacustris — сообщество класса рипали, развито на смешанных субстратах (детрит, торф, затопленная осока и т.п.), в том числе в зарослях гелофита хвостника *Hippuris vulgaris* вдоль береговой кромки большинства водоемов. Как правило, резко доминировал один вид — бокоплав *Gammarus lacustris*, роль других таксонов невелика. Второстепенные виды — двустворчатые моллюски *Henslowiana nordenskioldi* и *Sphaerium westerlundii*, олигохета *Lumbriculus variegatus*, пиявки *Glossiphonia complanata* L., 1758 и *Helobdella stagnalis* (L., 1758), жуки-плавунцы *Dytiscus lapponicus* Gyllenhal, 1808, *Colymbetes dolabratus* (Paykull, 1798), *Agabus arcticus* (Paykull, 1798), поденка *Baetis macani* Kimmins, 1957, а также ряд хирономид. Суммарная численность в среднем 932 экз./м², биомасса — 15.4 г/м², метаболизм — 4.7 мл O₂/м².

Gyraulus stroemi (Westerlund, 1881) — *Dytiscus lapponicus* — **Chironomidae spp.** — это редкое сообщество, характерное для фитали, отмечено в зарослях макрофитов на мелководье. Доминирова-

ли гастропода — мелкая катушка *Gyraulus stroemi*, а также жук-плавунец *Dytiscus lapponicus*. Второстепенные виды — личинки хирономид, горошинка *Henslowiana nordenskioldi*, поденка *Baetis macani*, пиявка *Glossiphonia complanata*, жук-плавунчик *Haliphus fulvus* (Fabricius, 1801), бокоплав *Gammarus lacustris*. Суммарная численность в среднем 363 экз./м², биомасса — 7.2 г/м², метаболизм — 1.9 мл O₂/м².

Cyclocalyx lapponicus (Clessin in Westerlund, 1873) — *Chaoborus crystallinus* (De Geer, 1776) — *Branchinecta paludosa* (Müller, 1788) — *Pristicephalus josephinae* (Grabe, 1853) — *Baetis macani* — **Chironomidae spp.** — сообщество, типичное для временных водоемов, отмечено в начале лета в некоторых мелководных озерах, вероятно, высыхающих к осени. В комплекс доминантов входили специфические двустворчатые моллюски рода *Cyclocalyx*, коретра *Chaoborus*, питающаяся планктоном, а также жаброноги и разнообразные хирономиды. Второстепенные виды — плавунцы *Dytiscus lapponicus*, *Agabus arcticus*, турбеллярия *Bothromesostoma essenii* Braun, 1885, олигохета *Lumbriculus variegatus*, горошинки *Henslowiana nordenskioldi* и *H. waldeni* (Kuiper, 1975), клоп-гребляк *Arctocoris carinata* (Sahlberg, 1819). В сообществе почти не встречались виды, массовые в большинстве постоянных водоемов острова. Суммарная числен-

ность составляла в среднем 589 экз./м², биомасса — 2.9 г/м², метаболизм — 1.0 мл O₂/м².

Остров Западный Шпицберген (Норвегия)

Видовое богатство и обилие. Отмечено 22 вида макрофауны: 18 видов хирономид, два вида олигохет сем. Enchytraeidae, ручейник *Apatania zonella* (Zetterstedt, 1840) и щитень *Lepidurus arcticus* (Pallas, 1793). Среднее число видов в пробе 3.2. Таким образом, единственный крупный таксон макрофауны, эффективно заселяющий Высокую Арктику даже через протяженные морские пространства — комары сем. Chironomidae. Никаких специфических для острова и архипелага видов не обнаружено. Найденные виды характерны для Северной Палеарктики, часто имеют циркумполярные или аркто-альпийские ареалы.

Суммарная численность макрозообентоса в изученных озерах в среднем 798 экз./м², биомасса — 1.7 г/м², метаболизм — 0.74 мл O₂/м².

Структура сообществ. Структура сообществ макрозообентоса на о. Западный Шпицберген резко упрощена, почти во всех биотопах преобладают хирономиды. Щитень *Lepidurus arcticus* населяет толщу воды, но единично встречается в донных и зарослевых биотопах, создавая существенное увеличение биомассы (~25%) и метаболизма (~18%). При выделении сообществ макрозообентоса этот вид, встречаемость которого носит случайный характер, не учитывался.

Синэкологический анализ позволил выделить шесть вариантов сообществ, характерных для малых озер. Каждый из них связан с одним доминирующим видом. Ряд типов сообществ замещает друг друга на сходных субстратах в разных водоемах.

Chironomus spp. (Chironomidae: Chironomini) — пелальное сообщество встречается на илистых грунтах водоемов, обычно повышенной трофности. Основной доминант — род *Chironomus*, второстепенные виды — *Cricotopus tibialis* (Meigen, 1804) и *Psectrocladius barbimanus* (Edwards, 1929). Суммарная численность макрозообентоса — 434 экз./м², биомасса — 0.9 г/м², метаболизм — 0.46 мл O₂/м².

Procladius crassinervis (Zetterstedt, 1838) (**Chironomidae: Tanypodinae**) — пелальное сообщество, отмеченное на глинистых илах, иногда на глинистой гальке. Вероятно, этот грунт не дает нужной пищевой базы детритофагам (таким как *Chironomus*), и здесь поселяется хищная хирономида *Procladius crassinervis*, питающаяся мейобентосом или трупами зоопланктона. Второстепенные виды — *Cricotopus tibialis*, *Micropsectra radialis* Goetghebuer 1939, *Psectrocladius barbimanus*. Суммарная численность организмов — 217 экз./м², биомасса — 0.5 г/м², метаболизм — 0.24 мл O₂/м².

Cricotopus (Chironomidae: Orthoclaadiinae) — рипальное сообщество, отмеченное на подушках мха вдоль береговой линии и на мелководье, изредка на каменистом грунте. Основные доминанты — *Cricotopus tibialis* и *C. glacialis* Edwards, 1922. Суммарная численность организмов — 996 экз./м², биомасса — 1.0 г/м², метаболизм — 0.60 мл O₂/м².

Orthocladus (Chironomidae: Orthoclaadiinae) — рипальное сообщество, по типу занимаемого биотопа сходное с предыдущим. Совместные поселения родов *Orthocladus* и *Cricotopus* встречаются редко, обычно они доминируют в разных водоемах. Суммарная численность — 798 экз./м², биомасса — 1.7 г/м², метаболизм — 0.82 мл O₂/м².

Psectrocladius barbimanus (Chironomidae: Orthoclaadiinae) — сообщество, также характерное для вышеописанного биотопа рипали. Основной доминант — *Psectrocladius barbimanus*, вместе с ним встречаются виды родов *Cricotopus*, *Procladius* и *Paratanytarsus*. Суммарная численность — 727 экз./м², биомасса — 2.0 г/м², метаболизм — 0.91 мл O₂/м².

Paratanytarsus austriacus (Kieffer, 1924) (**Chironomidae: Tanytarsini**) населяет тонкослойный наилот на каменистых грунтах мелководья, переходное между рипальным и пелальным. Основной доминант — *Paratanytarsus austriacus*, второстепенные виды — *Psectrocladius barbimanus*, *Cricotopus glacialis*, *Orthocladus* spp., *Apatania zonella*. Одновидовое сообщество встречается часто. Суммарная численность — 1307 экз./м², биомасса — 0.8 г/м², метаболизм — 0.55 мл O₂/м².

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Широтная изменчивость видового богатства. Из рассмотренных на оригинальном материале регионов по этому показателю близки два более южных — плато Путорана (зона северной тайги) и о. Колгуев (зона тундр), хотя первый из них материковый, второй — островной. В каждом из этих регионов видовое богатство достигало ~7–10 видов на пробу, 15–20 видов на водоем и ~100 видов во всей серии изученных водоемов. Близкие показатели (84 вида) приводятся для тундровых озер бассейна р. Яраяха на Южном Ямале (Степанов, 2017), расположенных в тех же широтах. Для отдельных тундровых и северо-таежных озер разные авторы указывают видовое богатство от 20 до 50 видов на водоем (Богданов и др., 2005; Степанов, 2017). Эти показатели невысоки, по сравнению со средней полосой Европы и России, но не сильно отличаются от них. Например, для малых озер Калининградской обл. в среднем отмечено по 15–30 видов макрозообентоса на водоем (Масюткина, 2018). Причем в малых озерах южной части средней полосы видовое богатство макрозообентоса заметно выше. Так, в оз. Погоново (Воро-

нежская обл.) отмечено 83 вида макробентоса (Силина, 2001).

На высокоарктическом архипелаге Шпицберген разнообразие макробентоса во много раз ниже, чем на о. Колгуев и на плато Путорана. Среднее число видов на пробу лишь три, а во всех изученных 69 озерах – 22 вида. С одной стороны, обедняющий эффект суровых арктических условий кажется очевидным, но его трудно отделить от островного эффекта. Шпицберген – крайне изолированный архипелаг с затрудненным проникновением новых таксонов, к тому же с небольшой и не очень стабильной полосой суши, свободной от ледников. Для материковой Арктики в Канаде также описаны структурно сходные сообщества с преобладанием хирономид и щитня *Lepidurus arcticus*, хотя и отмечены отдельные виды бокоплавов, моллюсков и олигохет (Rautio et al., 2011). В малых тундровых озерах на мысе Барроу (северная Аляска, 71° с.ш.) зарегистрирован 31 вид хирономид, пять – других видов насекомых (ручейников, жуков и веснянок), две – олигохеты и одна – гастропода (Lougheed et al., 2011). На изолированном арктическом архипелаге Ян Майен в Атлантике (также 71° с.ш.) макрозообентос представлен только хирономидами и олигохетами (Skreslet, Foged, 1970). Таким образом, можно предположить, что островное влияние на фауну Арктики превалирует над широтным. Для корректного решения вопроса о влиянии высоких широт и островной изоляции на состав и разнообразие озерного макробентоса нужны отсутствующие пока данные по субматериковым высокоарктическим регионам, таким как Северная Земля или север Гренландии.

Широтная изменчивость показателей обилия. Суммарная численность макробентоса в трех рассматриваемых модельных регионах схожа и колеблется на уровне ~1000 экз./м². На этом сходство регионов заканчивается: суммарная биомасса на о. Колгуев (в среднем ~20 г/м²) в несколько раз превышает таковую на плато Путорана и о. Западный Шпицберген (~2–3 г/м²). Аналогично соотношению метаболизма макрозообентоса в трех сравниваемых регионах. Это легко объяснимо с точки зрения таксономической структуры сообществ. На о. Колгуев основу численности составляют относительно крупные бокоплавы *Gammarus lacustris* (средняя масса тела ~20 мг) и двусторчатые моллюски. В других регионах обильны, главным образом, хирономиды (со средней массой тела ~3 мг). Гораздо менее очевидны трофические предпосылки таких различий. С одной стороны, показано, что сообщества с доминированием личинок насекомых обычно имеют гораздо меньшее обилие, чем сообщества высших ракообразных и моллюсков, то есть менее полно используют локальные трофические ресурсы (Чертопруд,

2014). Этот факт может объяснять меньшее обилие макробентоса на о. Западный Шпицберген, где обитают в основном одни хирономиды. С другой стороны, в водоемах плато Путорана тоже встречается бокоплав *Gammarus lacustris*, но его численность там низкая, по сравнению с водоемами о. Колгуев. В отдельных, даже крупных озерах плато Путорана бокоплавы могут полностью отсутствовать (Заделёнов и др., 2017). Одна из возможных причин малочисленности бокоплавов (и крупных брюхоногих моллюсков) на плато Путорана – низкие значения рН водной среды в некоторых водоемах. Повышенная кислотность вод озер северной тайги, по сравнению с водоемами тундр и смешанных лесов, отмечена ранее при анализе биопродуктивности водоемов разных природных зон (Китаев, 1984). Дистрофный статус озер региона, в первую очередь, связан со слабой разлагаемостью торфянистого детрита и хвойной опада, а также низкой освещенностью прибрежной зоны в тайге. Дополнительно, массовому развитию гаммаруса на плато Путорана препятствует низкая минерализация воды и недостаток кальция – это известный для гаммарусов лимитирующий фактор (Ялынская, 1970). Впрочем, низкая минерализация и закисление вод не повсеместны на плато Путорана, в его горных районах подстилающие породы обуславливают щелочную среду и большую буферную емкость вод (Blais et al., 1999; Dubovskaya et al., 2010).

Литературные данные по биомассе бентоса в тундровых озерах разнообразны. Для малых равнинных тундровых озер Южного Ямала (69° с.ш.) известна средняя биомасса макробентоса 3.07 г/м², при очень большом разбросе – от 0.02 до 11.2 г/м² (Степанов, 2017). В оз. Большой Харбей Большеземельской тундры (67° с.ш.) средняя биомасса колеблется в разные годы от 3.9 до 7.1 г/м² (Батурина и др., 2012). Для девяти тундровых озер Южного Ямала (66°–67° с.ш.) приводятся биомассы от 0.4 до 12.7, в среднем 3.5 г/м² (Богданов и др., 2005). Обычно биомасса макрозообентоса тундровых озер не достигает показателей, отмеченных для о. Колгуев (в среднем ~20 г/м²), хотя на Аляске встречаются озера с близкими (20–22 г/м²) значениями обилия (Northington et al., 2010).

В водоемах северной тайги биомасса в среднем уступает тундровой зоне. В больших озерах плато Путорана (Заделёнов и др., 2017) обилие макрозообентоса не превышает 1.5 г/м². Наибольшая биомасса макрозообентоса отмечена на мягких грунтах в оз. Собачье (3.8 г/м²). Для озер Северной Карелии (65° с.ш.) известен средний показатель 0.37 г/м² (Герд, 1956), но в этой работе рассмотрены, главным образом, крупные, явно олиготрофные озера с преобладанием на дне хирономид подсем. Orthocladiinae. В более поздних исследованиях различных озер Северной Карелии (Стерлигова и др.,

2012) приведены сходные данные – от 0.22 до 1.25 г/м². В водоемах южных районов Карелии (Герд, 1956; Кучко и др., 2019) и близких по широте районов Архангельской обл. (Новосёлов и др., 2017) отмечена биомасса макрозообентоса 0.07–17 г/м² (в большинстве водоемов 1–3 г/м²). В целом, биомасса донных организмов в пределах Карелии возрастает к югу, в сторону средней полосы (Герд, 1956; Стерлигова и др., 2012). В малых озерах южной Финляндии отмечены значения биомассы, близкие к таковым в Карелии. За период 1984–1986 гг. обилие беспозвоночных варьировало от 0.01 до 14.5 г/м², достигая в среднем лишь 2.22 г/м² (Meriläinen, Hynynen, 1990; Hynynen, Meriläinen, 2005). Биомасса бентоса в озерах Кольского п-ова составляет 0.3–12 г/м², поднимаясь до 20–50 г/м² при антропогенной эвтрофикации (Moiseenko et al., 2009; Денисов и др., 2015).

В озерах средней полосы Палеарктики обилие макробентоса обычно в несколько раз больше, чем в озерах северной тайги, и часто даже превышает показатели, отмеченные нами для о. Колгубев. Большой материал, собранный по озерам севера Ленинградской обл. (60°–61° с.ш.), позволил выявить огромный разброс данных по суммарной биомассе всех обследованных субрегионов – от 0.1–0.3 до 10–30 г/м² (в 100 раз и более), в зависимости от местных факторов, определяющих трофность водоема (Беляков, Бажора, 2016). Существенные колебания биомассы макробентоса зарегистрированы в малых озерах Восточной Палеарктики – на о. Сахалин (50°–53° с.ш.) (Лабай, 2015) и малых озерах Новосибирской обл. (54°–55° с.ш.) (Визер и др., 2018). В малых озерах Калининградской обл. (55° с.ш.) биомасса макрозообентоса варьирует от 1–2 до 140–190 г/м², в среднем 39 г/м² (Масюткина, 2018). Характерно, что высокие значения обусловлены спорадично распространенными крупными моллюсками *Anodonta cygnea* L., 1758, *Unio pictorum* (L., 1758) и *Viviparus viviparus* (L., 1758). В трех Нарочанских озерах Белоруссии (55° с.ш.) суммарная биомасса бентоса в среднем варьировала от 34 до 58 г/м², главным образом, за счет крупных моллюсков (Ерёмова, Орловская, 1997). В прудах средней полосы (как правило, эвтрофных) обилие макробентоса еще выше. Например, в разных водоемах в окрестностях г. Пермь (58° с.ш.) биомасса колебалась от 12.6 до 510.3 г/м² (Алексеевнина и др., 2011). Наиболее высокие значения биомассы обеспечивали тоже крупные двустворки – беззубки *Anodonta cygnea*. Гаммарусы в малых озерах и прудах умеренной зоны распространены не везде, но обилие макробентоса обычно высоко и без них.

В целом, биомасса бентоса возрастает от субарктической северной тайги к югу лесной умеренной зоны. Небольшая часть этого роста (при-

мерно до 2–5 г/м²) обеспечивается обилием личинок насекомых (в основном хирономид), остальное – появлением крупных моллюсков и, в меньшей степени, ракообразных (бокоплавов, водяных осликов, иногда декапод). С другой стороны, по всей умеренной зоне, даже в лесостепи, встречаются олиготрофные и дистрофные озера с низким обилием макробентоса, более характерным для северной тайги. Например, средняя биомасса макробентоса оз. Погоново Воронежской обл. (51° с.ш.) – 1.2 г/м² (Силина, 2001). Невысока также биомасса в полисапробных и заморных прудах, несмотря на высокую трофность, – по-видимому, из-за отсутствия жаберных моллюсков и высших ракообразных. Например, в городских прудах г. Нижний Новгород (56° с.ш.) биомасса бентоса колеблется от 0.2 до 13.6 г/м² (Гелашвили и др., 2007).

Обобщенная картина широтной изменчивости суммарной биомассы макробентоса, составленная на основании оригинальных и литературных данных, дана на рис. 2. Несмотря на широкий разброс значений, наблюдается не только общий тренд уменьшения биомассы к полюсу, но и ее закономерные колебания: падение от умеренной зоны к северной тайге (64°–66° с.ш.), дальнейшее повышение к низкоарктической тундре (68°–69° с.ш.) и снова спад к Высокой Арктике. Снижение обилия и разнообразия макробеспозвоночных в малых озерах северной тайги детально описано на примере водоемов Финляндии. Показано, что основная причина обеднения сообществ беспозвоночных южной части Финляндии (и, вероятно, Карелии) – повышенная ацидификация вод (Meriläinen, Hynynen, 1990; Hynynen, 2004; Hynynen, Meriläinen, 2005). Наиболее чувствительны к повышению кислотности воды брюхоногие моллюски семейств Lymnaeidae и Valvatidae, которые в случае уменьшения pH полностью исчезают из водоемов (Meriläinen, Hynynen, 1990). Типичная доминирующая группа в малых дистрофных озерах с кислой реакцией вод – хирономиды подсем. Orthoclaadiinae (Mousavi, 2002), что характерно и для водоемов Карелии (Герд, 1956). Основными причинами высокой (причем нередко растущей из года в год) ацидификации водоемов европейской северной тайги считаются естественный дистрофный статус многих малых озер, антропогенная нагрузка на экосистемы и глобальные климатические изменения (Hynynen, 2004; Culp et al., 2012; Hayden et al., 2019). В низкоарктической тундре потепление климата и антропогенная деятельность, обеспечивающие приток биогенов в экосистему, напротив, способствуют повышению трофности водоемов и вызывают повышение биомассы макрозообентоса (Moiseenko et al., 2009). Таким образом, в двух соседних природных зонах (северная тайга и низкоарктическая тундра) сходные факторы среды мо-

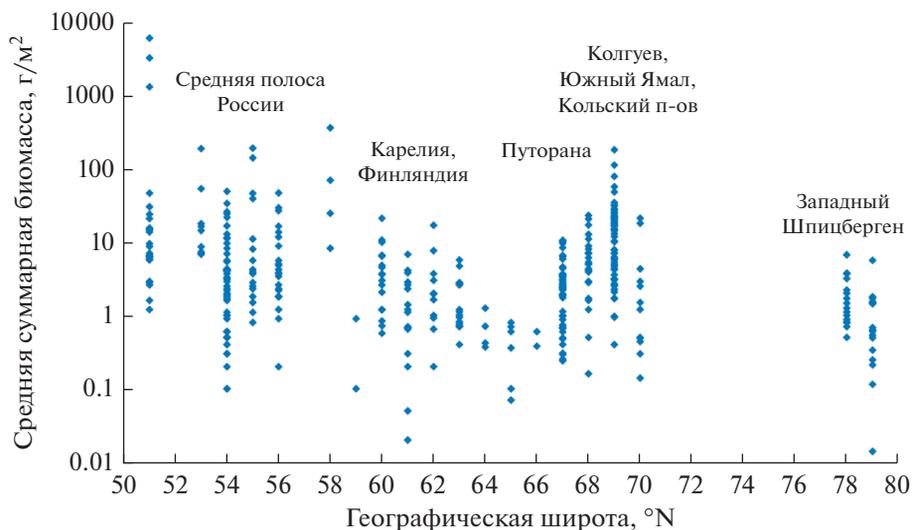


Рис. 2. Зависимость средней суммарной биомассы макрозообентоса от географической широты в северной части Палеарктики (по оригинальным и литературным данным). Ось ординат логарифмирована.

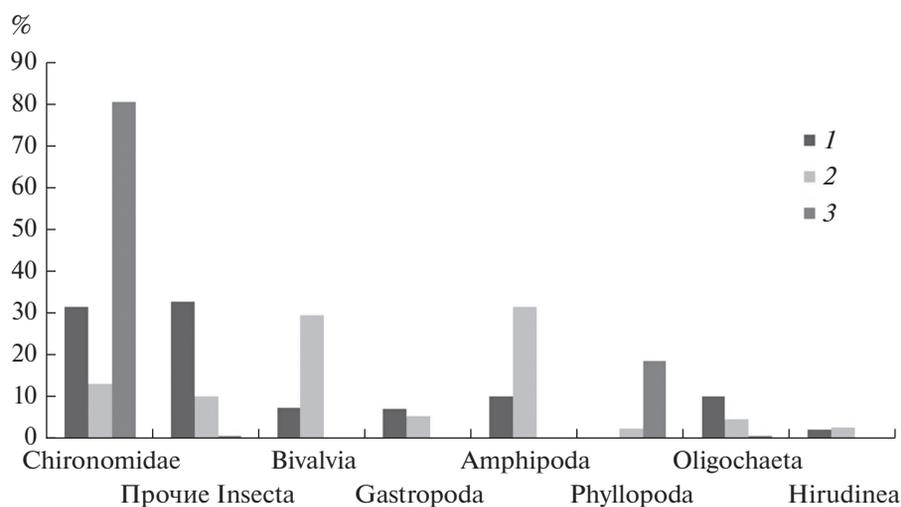


Рис. 3. Средние доли (%) по метаболизму крупных таксонов макрозообентоса в исследованных регионах. 1 – плато Путорана, 2 – о. Колгуев, 3 – о. Западный Шпицберген.

гут создавать разнонаправленные векторы изменения обилия водной фауны.

Широтная изменчивость структуры сообществ.

Три обследованных модельных региона принципиально различаются по среднему соотношению обилий основных крупных таксонов макрозообентоса (рис. 3). На плато Путорана преобладают различные насекомые (при большой доле хирономид), на о. Колгуев – бокоплав и двустворчатые моллюски, а на о. Шпицберген – хирономиды и листоногие ракообразные (щитень). Возможно, высокое обилие бокоплавов на о. Колгуев приводит к выеданию и угнетению других донных личинок насекомых.

На первый взгляд, повторяющиеся типы сообществ в разных высокоширотных модельных регионах не выявлены. Тем не менее, на уровне макротаксонов зообентоса можно предложить следующую предварительную схему.

Илистые грунты (пелаль). На плато Путорана в пелальных сообществах преобладали хирономиды и мелкие двустворчатые моллюски, на о. Колгуев – мелкие двустворчатые моллюски, на о. Западный Шпицберген – хирономиды. Таким образом, основных таксонов пелали Арктики всего два, но их обилие сильно варьирует между регионами. Состав доминирующих таксонов в озерах других северных регионов сходен, иногда его дополняют олигохеты сем. Tubificidae (Батурина

и др., 2012; Беляков, Бажора, 2016). В средней полосе Палеарктики все эти группы сохраняются, но спорадично (в основном в пойменных и проточных озерах, где присутствуют рыбы) появляются крупные двустворчатые моллюски (сем. Unionidae), достигающие огромного обилия и резко доминирующие по биомассе (Ерёмова, Орловская, 1997; Масюткина, 2018 и др.). В Арктике крупные двустворчки также иногда встречаются (например, на Кольском п-ове и на Чукотке), но расселяются с лососевыми рыбами и обычно обитают в реках и крупных проточных озерах.

Береговые субстраты (рипаль). На плато Путорана в рипальных сообществах многочисленны бокоплавы и насекомые (личинки и имаго), на о. Колгуев – в основном, бокоплавы (*Gammarus*), на о. Западный Шпицберген – хирономиды. Доминирование *Gammarus* также характерно для бентосных сообществ прибрежной зоны тундровых озер провинции Нунавут (Канада) (Naman-deh, Quinlan, 2011), близких по условиям среды к водоемам о. Колгуев. В рипали озер умеренной зоны (большинство авторов называют этот биотоп литораль) обычно наблюдается неустойчивое доминирование различных личинок насекомых (стрекоз, поденок, жуков, клопов, хирономид). При наличии в водоеме бокоплавов (в Палеарктике обычно *Gammarus lacustris*, иногда *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899)), других высших ракообразных или крупных брюхоногих моллюсков (например, *Viviparus viviparus*), они занимают доминирующие позиции на береговых субстратах (Ерёмова, Орловская, 1997; Беляков, Бажора, 2016). Характерно, что именно бокоплавы преобладают в сообществах рипали в большинстве регионов, где условия благоприятны для их развития. В отсутствие бокоплавов структура сообществ рипали может быть крайне изменчива. Так, на высокоширотном архипелаге Шпицберген, где из-за суровости климата пресноводные бокоплавы встречаются очень редко, в рипальных сообществах преобладают разные таксоны хирономид.

Зарослевые субстраты (фиталь). На плато Путорана и о. Колгуев в фитали доминируют брюхоногие моллюски, а на архипелаге Шпицберген – хирономиды. В типичной фитали, даже в Арктике, обычно преобладают гастроподы, и только на о. Шпицберген они не проникли. Согласно литературным данным, по мере продвижения к югу преобладание брюхоногих моллюсков в фитали сохраняется, причем их обилие и разнообразие возрастают за счет семейств Lymnaeidae, Planorbidae, Viviparidae, Bithyniidae и других (Жадин, Герд, 1961).

В целом, низкоарктические озерные сообщества макрозообентоса (из модельных регионов – плато Путорана и о. Колгуев) имеют таксономическую структуру, характерную для большей ча-

сти Палеарктики, хотя и несколько обедненную. Состав макротаксонов между разными биотопами значительно различается. Обычно можно выделить три основных варианта биотопов, которым соответствуют основные классы сообществ: пелаль, рипаль и фиталь, ранее предложенные нами для реофильных сообществ (Chertoprud, 2011; Чертопруд, 2014). В пелали преобладают двустворчатые моллюски (сем. Pisidiidae и Sphaeriidae), хирономиды и Tubificidae. Для рипали характерно доминирование бокоплавов (обычно *Gammarus*), обильны пиявки, олигохеты (*Lumbriculus*), двустворчатые моллюски, стрекозы и жуки. На макрофитах массово представлены брюхоногие моллюски, а также бокоплавы, жуки, клопы и стрекозы. Все эти варианты в общем близки к классам сообществ, ранее выделенных для рек и ручьев, в том числе арктических широт (Chertoprud, Palatov, 2013; Palatov, Chertoprud, 2012).

Высокоарктические островные озерные сообщества (из модельных регионов – архипелаг Шпицберген) имеют уникальную, резко обедненную таксономическую структуру. Во всех биотопах доминируют разные виды одного сем. Chironomidae, другие таксоны очень редки. Также можно выделить специфику сообществ разных биотопов (илов, зарослей мхов, прибрежных камней и береговой сплавины), но она проявляется на уровне разных родов и видов одного семейства, что подробно обсуждалось нами ранее (Chertoprud et al., 2017).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Общие особенности сообществ макробентоса малых арктических и субарктических озер Палеарктики сводятся к следующим. В них, по климатическим или историческим причинам, отсутствуют или редки многие таксоны макрозообентоса, что несколько снижает общее разнообразие, а за счет полного или частичного отсутствия крупных моллюсков (Unionidae, Viviparidae, Lymnaeidae) снижается и общая биомасса. Однако существуют отдельные группы тундровых водоемов (например, Вашуткины озера Большеземельской тундры), в которых малакофауна разнообразна и многочисленна (Зверева и др., 1964; Volotov et al., 2014). Кроме того, в арктических и субарктических озерах слабо развиваются или отсутствуют заросли погруженных цветковых макрофитов, поэтому не выражены сообщества фитали и снижено обилие и разнообразие зарослевых таксонов макрофауны (в первую очередь легочных брюхоногих моллюсков, стрекоз, клопов и жуков). В сообществах мягких грунтов в Арктике и Субарктике возрастает роль сем. Chironomidae и мелких двустворчатых моллюсков (семейств Pisidiidae и Sphaeriidae). В фауне наиболее разнообразны транспалеарктические и голарктические виды,

которые встречаются по всей лесной зоне. Доля специфических северных (арктических или аркто-альпийских) видов мала, в отличие от текущих водоемов Арктики, где таких видов довольно много (Palatov, Chertoprud, 2012).

Общее обилие макробентоса и другие структурные особенности сильно варьируют в разных северных регионах, что позволяет отдельно рассмотреть (предварительно) особенности трех арктических подзон: **водоемы северной тайги** (субарктическая зона). Суммарное обилие макробентоса в озерах этой зоны обычно низко (до 1–3 г/м²). В сообществах доминируют личинки насекомых, (часто наблюдается) сильная дистрофикация водоемов (закишение и смягчение воды, развитие торфянистых субстратов на дне), препятствующая обитанию высших ракообразных и моллюсков; **водоемы южной и средней тундры** (гипоарктическая зона). Суммарное обилие макробентоса относительно высоко (в среднем 3–5, на о. Колгуев – ~20 г/м²). Дистрофирующие эффекты менее выражены по сравнению с северной тайгой. Массовые, хотя спорадично распространенные бокоплавы (обычно *Gammarus lacustris*) резко увеличивают общую биомассу и частично вытесняют личинок насекомых, роль которых в сообществах существенно снижается; **водоемы пригляциальной обливной тундры** (Высокая Арктика). Суммарное обилие макробентоса в водоемах снова снижается до 1–2 г/м², в первую очередь, из-за полного отсутствия высших ракообразных и моллюсков. Таксономическое разнообразие макробентоса резко падает. Донные сообщества укомплектованы личинками насекомых одного сем. Chironomidae, доля которых по биомассе достигает 80–100%.

Описанные нами тенденции структурных различий сообществ макрозообентоса высоких широт носят предварительный характер. Дальнейшие исследования на большем объеме данных позволят уточнить общие закономерности широтной изменчивости экосистем малых озер. Кроме того, пока мы не рассматривали типологию самих малых озер в каждом регионе, которая вносит в разнообразие озерных сообществ собственный вклад, вероятно, не меньший, чем географическая изменчивость.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Первичная обработка материала и статистический анализ данных выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (20-04-00145). Работы на о. Колгуев поддержаны проектом “Meeresenten” (Bundesamt für Naturschutz, BfN; online ID 100308472), Федеральным агентством по охране природы Германии (Conservation Bundesamt für Naturschutz, BfN), грант MEERESENTEN

(3516821500), Государственным заданием АААА-А19-119021990093-8; работы на Шпицбергене профинансированы проектами Норвежского института исследований природы (Norwegian Institute for Nature Research (NINA)) и научного совета Норвегии (Research Council of Norway) № 227024 и 246726; исследования на плато Путорана поддержаны Государственным заданием в рамках программы фундаментальных исследований РФ (тема № 51.1.1) и Государственным заданием Министерства науки и высшего образования Российской Федерации Сибирскому федеральному университету (№ FSRZ-2020-0006).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеевнина М.С., Поздеев И.В., Преснова Е.В., Шипигузова М.В. 2011. Структура донных сообществ пруда на р. Малая Усолка (2007–2008 гг.) // Вестник Пермского ун-та. Вып. 1. С. 21.
- Алимов А.Ф. 1979. Интенсивность обмена у водных пойкилотермных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Ленинград: Наука. С. 5.
- Батурина М.А., Лоскутова О.А., Фефилова Е.Б., Хохлова Л.Г. 2012. Зообентос озера Большой Харбей (Большеземельская тундра): современное состояние и анализ ретроспективных данных // Известия Коми научного центра УрО РАН. Вып. 4. № 12. С. 21.
- Беляков В.П., Бажора А.И. 2016. Зообентос озер Ленинградской области и Санкт-Петербурга: влияние природных и антропогенных факторов // Известия Самарского науч. центра РАН. Т. 18. № 2. С. 297.
- Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Госькова О.А. и др. 2005. Экологическое состояние притоков Нижней Оби (реки Харбей, Лонготъеган, Щучья). Екатеринбург: Изд-во Уральского гос. ун-та.
- Визер Л.С., Прусевич Л.С., Сукнев Д.Л. 2018. Перспективы рыбохозяйственного использования малых озер Новосибирской области // Вестник Новосибирского Государственного Аграрного Университета. Биология. Т. 2. № 47. С. 55.
- Гелашвили Д.Б., Пухнаревич Д.А., Иудин Д.И. 2007. Структурная организация и фрактальная природа макрозообентоса малых городских водоемов // Поволжский экологический журнал. № 1. С. 3.
- Герд С.В. 1956. Опыт биолимнологического районирования озер Карелии // Труды Карельского филиала АН СССР. Вопросы ихтиологии внутренних водоемов. Вып. 5. С. 47.
- Денисов Д.Б., Валькова С.А., Терентьев П.М., Черепанов А.А. 2015. Экологические особенности малых ледниковых субарктических озер (Хибинский горный массив, Кольский полуостров) // Труды Карельского научного центра РАН. № 2. С. 40.
- Ерёмов Н.Г., Орловская О.А. 1997. Сезонная динамика численности и биомассы макробентоса Нарочанских озер // Биология. С. 26.
- Жадин В.И., Герд С.В. 1961. Реки, озера и водохранилища СССР, их фауна и флора. Москва: Учпедгиз.
- Заделёнов В.А., Дубовская О.П., Бажина Л.В. и др. 2017. Новые сведения о биоте некоторых озер западной части плато Путорана // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. Т. 10. № 1. С. 87.

- Зверева О.С., Гецен М.В., Изъюрова В.К.* 1964. Система реликтовых озер в Большеземельской тундре // Докл. Акад. наук. Т. 155. № 3. С. 677.
- Китаев С.П.* 1984. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон (тундра, тайга, смешанный лес): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ленинград.
- Куликова Т.П., Рябинкин А.В.* 2015. Зоопланктон и макрозообентос малых водоемов разных типов ландшафтов Южной Карелии // Тр. Карел. Науч. Центра РАН. № 6. С. 47.
- Кучко Я.А., Ильмаст Н.В., Кучко Т.Ю.* 2019. Гидробиоценозы озера Тулос (юго-западная Карелия) // Самар. науч. вест. Т. 8. № 1. С. 54.
- Лабай В.С.* 2015. Макрозообентос малых равнинных озер острова Сахалин // Изв. ТИНРО. Т. 183. С. 145.
- Лукашинец Л.А., Новик И.В.* 2015. Влияние вселения карпа *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 на сообщество макрозообентоса озерных экосистем // Докл. НАН Беларуси. Т. 59. № 6. С. 79.
- Масюткина Е.А.* 2018. Оценка экологического состояния водных объектов Калининградской области на основе структурно-функциональных и индикаторных свойств зообентоса: Дис. ... канд. биол. наук. Калининград.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий, в 6 томах. 1994–2004. Санкт-Петербург: Наука.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Соколов Л.И. и др.* 2003. Атлас пресноводных рыб России. Т. 2. Москва: Наука.
- Ромашкова Ю.А.* 2015. Малые озера урбанизированных территорий г. Тольятти: таксономический состав, структура донных сообществ // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 24. № 4. С. 32.
- Силина А.Е.* 2001. Предварительные результаты обследования макрозообентоса озера Погоново как кормовой базы бентосоядных рыб // Вестн. Воронеж. гос. ун-та. Серия химия, биология. № 2. С. 147.
- Синицкий А.В., Захаров Е.В., Герасимов Ю.Л.* 2002. Зоопланктон и зообентос воронежских прудов // Вестн. Самар. гос. ун-та. Спец. вып. С. 196.
- Степанов Л.Н.* 2017. Зообентос водоемов и водотоков бассейна реки Яраяха (Южный Ямал, Ямало-Ненецкий автономный округ) // Фауна Урала и Сибири. № 1. С. 116.
- Степанов Л.Н.* 2018. Зообентос озер мыса Каменный (п-ов Ямал, Ямало-Ненецкий автономный округ) // Фауна Урала и Сибири. № 1. С. 126.
- Стерлигова О.П., Китаев С.П., Ильмаст Н.В.* 2012. Состояние некоторых водоемов Северной Карелии и их использование для товарного выращивания радужной форели // Тр. Кольского науч. центра РАН. Прикладная экология Севера. Вып. 1. С. 182.
- Хатчинсон Д.* 1969. Лимнология. Москва: Прогресс.
- Хицова Л.Н., Силина А.Е., Мелашенко М.В.* 2010. Доминантно-информационная структура донных зооценозов пойменных водоемов в местах обитания бобра в Усманском бору // Вест. Воронеж. гос. ун-та. Серия Химия. Биология. Фармация. № 1. С. 127.
- Чернов Ю.И.* 1985. Среда и сообщества тундровой зоны // Сообщества Крайнего Севера и человек. Москва: Наука. С. 8.
- Чертопруд М.В.* 2014. Разнообразие реофильных сообществ макробиоты // Материалы лекций II-й Всероссийской школы-конференции “Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана” (Борок, 18–22 ноября 2014 г.). Т. 1. Ярославль: Фелигрань. С. 112.
- Яльинская Н.С.* 1970. Содержание кальция у *Gammarus balcanicus* Schaff. // Гидробиол. журн. Т. 6. № 6. С. 33.
- Blais J.M., Duff K.E., Laing T.E., Smol J.P.* 1999. Regional Contamination in Lakes from the Noril'sk Region in Siberia, Russia // Water, Air, & Soil Pollution. V. 110. P. 389.
- Bolotov I., Bepalaya J., Aksanova O. et al.* 2014. Mollusks in the zoobenthos of relict lakes with abnormally high biological production in the Eastern European Subarctic // Inl. Water Biol. V. 7. № 1. P. 61. <https://doi.org/10.1134/S1995082914010040>
- Braun-Blanquet J.* 1964. Pflanzensociologie. Wien: Springer.
- Chertoprud M.* 2011. Diversity and classification of rheophilic communities of macrozoobenthos in middle latitudes of European Russia // Biol. Bull. Rev. V. 1. № 3. P. 165. <https://doi.org/10.1134/S2079086411030017>
- Chertoprud M., Palatov D.* 2013. Rheophilic communities of macrobenthos of the Southwestern Kola peninsula // Inl. Water Biol. V. 6. № 4. P. 305. <https://doi.org/10.1134/S1995082913040056>
- Chertoprud M., Palatov D., Dimante-Deimantovica I.* 2017. Macrobenthic communities in water bodies and streams of Svalbard, Norway // J. Nat. History. V. 51. № 47. P. 2809. <https://doi.org/10.1080/00222933.2017.1395092>
- Culp J., Lento J., Goedkoop W. et al.* 2012. Developing a circumpolar monitoring framework for Arctic freshwater biodiversity // Biodiversity. V. 13. № 3. P. 215. <https://doi.org/10.1080/14888386.2012.717526>
- Dodds W., Whiles M.* 2010. Freshwater Ecology. Concepts and Environmental Applications of Limnology. Amsterdam: Elsevier.
- Dubovskaya O.P., Kotov A.A., Korovchinsky N.M. et al.* 2010. Zooplankton of lakes in the spurs of the Putorana Plateau and adjacent territories (North of Krasnoyarsk Krai) // Contemp. Probl. Ecol. V. 3 P. 401.
- Jensen T., Walseng B., Hessen D. et al.* 2019. Changes in trophic state and aquatic communities in high Arctic ponds in response to increasing goose populations // Freshwater Biol. P. 1. <https://doi.org/10.1111/fwb.13299>
- Hynynen J.* 2004. Anthropogenic changes in Finnish lakes during the past 150 years inferred from benthic invertebrates and their sedimentary remains. Jyväskylä: University of Jyväskylä.
- Hynynen J., Meriläinen J.* 2005. Recovery from acidification in boreal lakes inferred from macroinvertebrates and subfossil chironomids // Hydrobiologia. V. 541. P. 155. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-5290-42005>
- Hayden B., Harrod C., Thomas S. et al.* 2019. From clear lakes to murky waters – tracing the functional response of high-latitude lake communities to concurrent “greening” and “browning” // Ecology Letters. V. 22. № 5. P. 807. <https://doi.org/10.1111/ele.13238>

- Lougheed V., Butler M., McEwen D., Hobbie J. 2011. Changes in tundra pond limnology: Re-sampling Alaskan ponds after 40 years // *Ambio*. V. 40. P. 589.
- Meriläinen J., Hynynen J. 1990. Benthic invertebrates in relation to Finnish forest lakes // *Acidification in Finland*. Berlin: Springer. P. 1029.
- Moiseenko T., Sharov A., Vandish O. et al. 2009. Long-term modification of Arctic lake ecosystems: Reference condition, degradation under toxic impacts and recovery (case study Imandra Lakes, Russia) // *Limnologia*. V. 39. P. 1.
- Mousavi S. 2002. Boreal chironomid communities and their relations to environmental factors – the impact of lake depth, size and acidity // *Boreal Environ. Res.* V. 7. P. 63.
- Namayandeh A., Quinlan R. 2011. Benthic macroinvertebrate communities in Arctic lakes and ponds of central Nunavut, Canada // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. V. 43. № 3. P. 417.
- Novoselov A.P., Studenov I.I., Koz'min A.K. et al. 2017. Species diversity and dynamics of the fish fodder base indicators of the Lacha lake. Part 2. Zoobenthos // *Arctic Environmental Research*. V. 17. № 3. P. 233.
- Northington R., Keyse M., Beaty S. et al. 2010. Benthic secondary production in eight oligotrophic arctic Alaskan lakes // *Journal of the North American Benthological Society*. V. 29. № 2. P. 465.
<https://doi.org/10.1899/09-026.1>
- Palatov D., Chertoprud M. 2012. The Rheophilic fauna and Invertebrate Communities of the Tundra Zone: A Case Study of the Southern Yamal // *Inl. Water Biol.* V. 5. № 1. P. 19.
<https://doi.org/10.1134/S1995082912010117>
- Rautio M., Dufresne F., Laurion I. et al. 2011. Shallow freshwater ecosystems of the circumpolar Arctic // *Ecoscience*. V. 18. № 3. P. 204.
<https://doi.org/10.2980/18-3-3463>
- Silina A.E., Prokin A.A. 2008. The trophic structure of macrozoobenthos in marsh water bodies of the forest-steppe zone in the Middle Russian Hills // *Inland Water Biology*. V. 1. № 3. P. 231
- Skreslet S., Foged N. 1970. The Ecosystem of the Arctic Lake Nordlaguna, Jan Mayen Island. II. Plankton and Benthos // *Astarte*. V. 3. P. 53.
- Vincent W., Hobbie J., Laybourn-Parry J. 2008. Introduction to the limnology of high-latitude lake and river ecosystems // *Polar lakes and rivers – limnology of Arctic and Antarctic aquatic ecosystems*. Oxford: Oxford Univ. Press. V. 11. P. 1.
- Walseng B., Jensen T., Dimante-Deimantovica I. et al. 2018. Freshwater diversity in Svalbard; providing baseline data for ecosystems in change // *Polar Biol.* V. 41. № 10. P. 1995.
<https://doi.org/10.1007/s00300-018-2340-3>

Features of the Macrozoobenthic Communities of Small Arctic Eurasian Lakes

M. V. Chertoprud^{1,*}, S. V. Krylenko¹, A. I. Lukinych¹, P. M. Glazov²,
O. P. Dubovskaya^{3,4}, and E. S. Chertoprud^{1,5}

¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

²Institute of Geography Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

³Institute of Biophysics of Federal Research Center "Krasnoyarsk Science Center" of Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russia

⁴Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia

⁵Severtsov Institute of Ecology and Evolution Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

*e-mail: lymnaea@yandex.ru

On the basis of original data from three northern regions of the Palearctic (the foot of the Putorana Plateau, Kolguev Island, and Western Svalbard Island) the taxonomic structure, typology, species richness and total abundance of communities of macroinvertebrates of small lakes of the Arctic and Subarctic zones are considered. A comparative analysis of the communities of these regions was carried out and the features of high-Arctic insular, low-Arctic, sub-Arctic and boreal lake communities are discussed using a large body of literature data. The complex pattern of changes in the total benthos biomass of small lakes was revealed: its decrease in the subarctic taiga, an increase in the hypoarctic tundra, and again a decrease in the High Arctic.

Keywords: small lakes, Arctic, Subarctic, Putorana Plateau, Kolguev Island, Svalbard, macrozoobenthos, community structure

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЗООПЛАНКТОНА КАМСКОГО И ВОТКИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ

© 2021 г. Е. М. Целищева^а, В. И. Лазарева^б. *

^аПермский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Пермь, Россия

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

*e-mail: lazareva_v57@mail.ru

Поступила в редакцию 28.05.2020 г.

После доработки 01.12.2020 г.

Принята к публикации 28.12.2020 г.

В течение шести лет (2014–2019 гг.) исследован летний (июль–август) зоопланктон Камского и Воткинского водохранилищ на р. Кама. В двух водоемах обнаружено 106 видов ракообразных и колеровраток, среди которых 10 вселенцев, преимущественно южного происхождения. Установлено, что 70% вселенцев в обоих водохранилищах зарегистрированы с 2012 по 2016 гг. Обычными видами стали клadoцера *Diaphanosoma orghidani* и понто-каспийские копеподы *Eurytemora caspica* и *HeterosCOPE caspia*, они встречаются ежегодно в >30% проб и локально формируют до 30% численности ракообразных. Выявлено увеличение численности (до 24–30% количества ракообразных) термофильной копеподы *Thermocyclops crassus*, которая ранее была немногочисленна. В среднем за период 2014–2019 гг. в обоих водохранилищах численность зоопланктона в прибрежье была выше (>150 тыс. экз./м³), чем в пелагиали (в 1.7–2.0 раза ниже). Высокие показатели летней биомассы зоопланктона наблюдались (1.1–1.7 г/м³) по всей акватории водохранилищ. Уровень биомассы в 2014–2019 гг. оказался в 2.5–3.0 раза выше отмеченного в период 1950–1960 гг.

Ключевые слова: река Кама, водохранилища, зоопланктон, структура, обилие, динамика

DOI: 10.31857/S0320965221040148

ВВЕДЕНИЕ

Река Кама – самый большой (>2000 км) и многоводный приток р. Волги, среднемноголетний расход воды в нижнем течении >4000 м³/с (Волга..., 1978). Каскад камских водохранилищ создан в 1954–1979 гг., зарегулированный участок реки расположен ниже устья р. Вишеры и включает три водохранилища: Камское, Воткинское и Нижнекамское (Эдельштейн, 1998). Трофический статус всех Камских водохранилищ по содержанию хлорофилла *a* в планктоне определен как эвтрофный; по сумме хлорофилла и феопигментов в донных осадках Камское водохранилище – эвтрофное, Воткинское – мезотрофное (Беляева и др., 2018).

Зоопланктон Камского и Воткинского водохранилищ изучают с 1956 и 1965 гг. соответственно (Уломский, 1961; Удалова, 1968; Серкина, 1971, 1975; Поскрякова, 1977; Картунова, Зуева, 1979; Картунова, Серкина, 1980; Картунова, 1983;

Картунова, Галанова, 1988; Костицын и др., 2011; Крайнев, Кузнецова, 2013; Преснова, Хулапова, 2015; Селеткова, 2015). Мониторинг состояния сообщества проводит Пермский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ПермНИРО). Показано, что обилие зоопланктона р. Камы отличается большими колебаниями год от года (Картунова, 1983; Картунова, Галанова, 1988; Селеткова, 2015).

В 2016 г. в Камских водохранилищах выявлена большая группа видов-вселенцев, среди которых понто-каспийские солоновато-водные ракообразные (Лазарева, 2020). Особенности структуры и динамики обилия сообщества с учетом влияния вселенцев в последние годы не рассматривали.

Цель работы – анализ структуры, динамики численности и биомассы летнего зоопланктона Камского и Воткинского водохранилищ за период 2014–2019 гг., а также выяснить особенности расселения вселенцев.

Сокращения: $N_{\text{зоо}}$ – численность зоопланктона, $B_{\text{зоо}}$ – биомасса зоопланктона, $N_{\text{от}}$ – численность колеровраток, $N_{\text{ст}}$ – численность ракообразных.

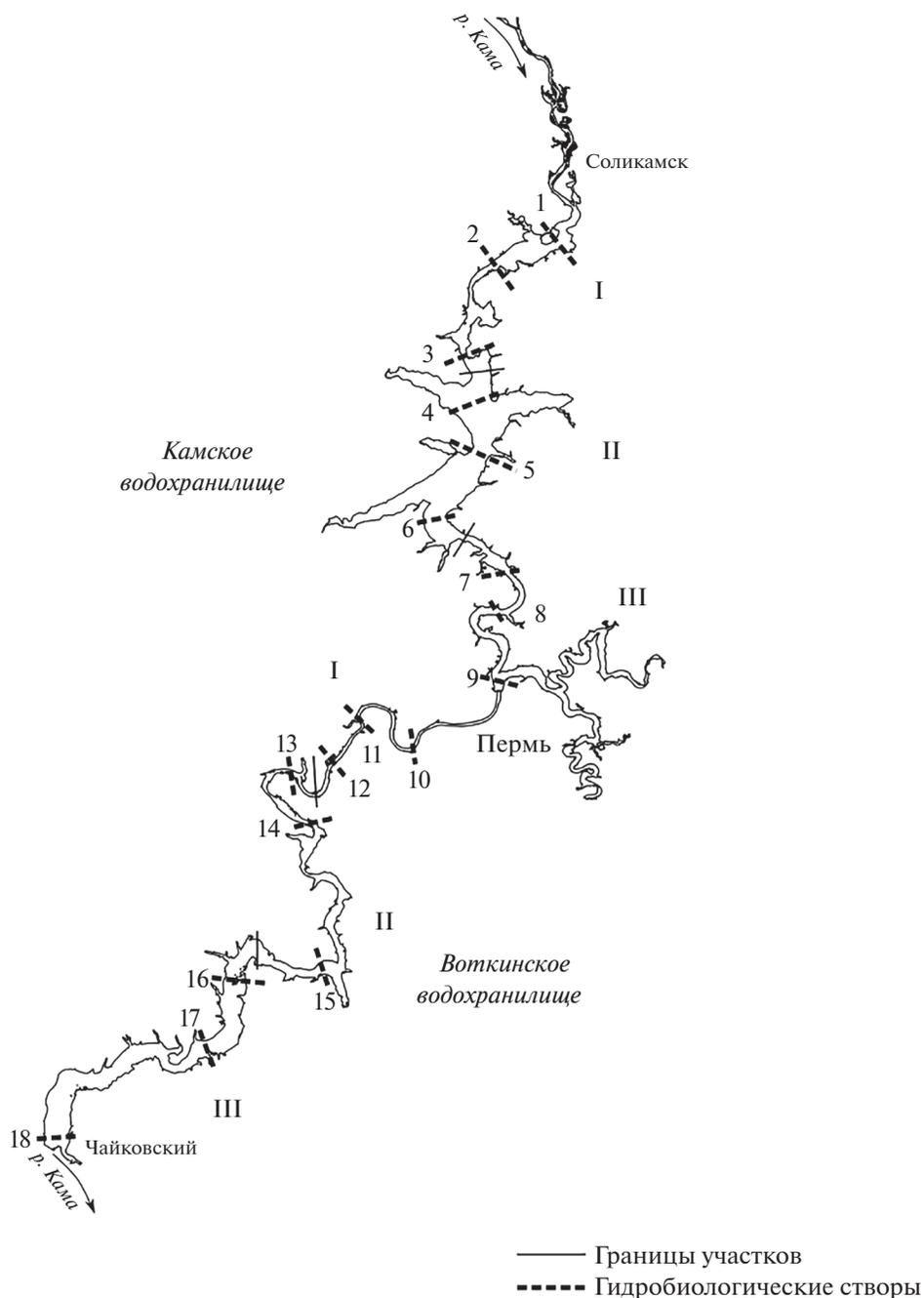


Рис. 1. Схема и районирование Камского и Воткинского водохранилищ. Участки водохранилищ: I — верхний, II — центральный, III — приплотинный.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Пелагический и литоральный зоопланктон собирали на глубине 5–13 и 1–3 м соответственно, на трех участках обоих водохранилищ — верхнем (I), центральном (II) и приплотинном (III) — в июле–августе 2014–2019 гг. по стандартной схеме разрезов (створов) и точек отбора проб ПермНИРО (рис. 1). На двух водохранилищах было установлено 18 разрезов. Ракообразных и коловраток

учитывали в тотальных пробах зоопланктона, которые отбирали сетью Джеди с диаметром входного отверстия 12 см и ситом с ячейей 100 мкм. Сборы фиксировали 4%-ным формалином и просматривали в лаборатории под микроскопами ЛОМО МСП-2 и БИОЛАМ 70 (ЛОМО-Микро-системы, г. Санкт-Петербург).

В пробах определяли численность и биомассу каждого обнаруженного вида, рассчитывали об-

шие значения этих показателей для четырех крупных таксономических групп (Cladocera, Cyclopoidea, Calanoida, Rotifera) и всего сообщества. К доминантам относили виды с обилием $\geq 10\%$ общей численности ракообразных или коловраток.

Сходство структуры доминантных комплексов определяли по индексу Чекановского–Сьеренсена для количественных данных (I_{CZS}) (Песенко, 1982):

$$I_{CZS} = \sum_{\min} p_i,$$

где p_i – доля вида в общей численности зоопланктона.

Для Камского и Воткинского водохранилищ за период с начала изучения по 2019 г. (фактически за все время существования водоемов) проанализировано изменение биомассы зоопланктона с привлечением данных литературных источников и архивных материалов ПермНИРО.

Расчитаны среднее число видов в пробе, численность, биомасса и ошибка среднего.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Видовое богатство и доминанты. В 2014–2019 гг. в Камском водохранилище обнаружено 100 видов, в Воткинском – 69, в обоих водоемах – 106 видов. Большую часть из них (40–45%) составляли Rotifera, на долю Cladocera приходилось 35–40%, Сoрeрoдa – <20%. Видовая плотность (число видов в пробе) была высокой во все годы наблюдений. В пробах из пелагиали Камского водохранилища обнаруживали в среднем 21 ± 3 вида и Воткинского – 18 ± 3 вида, в прибрежье обоих водохранилищ – несколько меньше видов (по 17 ± 2 вида). В период 2012–2014 гг. были выявлены не указанные в обзорном списке (Лазарева, 2020) семь видов коловраток *Keratella serrulata* (Ehrenberg, 1838), *Notholca acuminata* (Ehrenberg, 1832), *Euchlanis lyra* Hudson, 1886, *Mytilina mucronata* (O.F. Muller, 1773), *Synchaeta oblonga* Ehrenberg, 1831, *S. stylata* Wierzejski, 1893, *Filinia brachiata* (Rousselet, 1901) – и два вида ракообразных *Alonella nana* (Baird, 1843) и *Ilyocryptus agilis* Kurz, 1878. Большинство из указанных видов найдены в Камском водохранилище. В Воткинском регистрировали четыре вида: *E. lyra*, *Notholca acuminata*, *Synchaeta oblonga* и *Alonella nana*.

Состав массовых видов коловраток верхнего участка **Камского водохранилища** заметно отличался от такового двух других участков (рис. 2а). Здесь часто доминировали *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850 (10–60% N_{rot}), *Brachionus angularis* Gosse, 1851 (25–50% N_{rot}) и *Synchaeta pectinata* Ehrenberg, 1832 (30–40% N_{rot}). В центральном и приплотинном участках основной вклад в N_{rot} вносили *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879) (20–90%), *Euchlanis dilatata luksiana* (Hauer, 1939) (10–90%),

Keratella quadrata (O.F. Müller, 1786) (10–20%) и *Polyarthra major* Bruckhardt, 1900 (10–20%).

Обилие ракообразных по всей акватории водохранилища формировали в основном три вида (рис. 2б). Это копеподы *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857) (10–70% N_{cr}) и *Thermocyclops crassus* (Fischer, 1853) (10–64% N_{cr}), а также кладоцера *Daphnia galeata* Sars, 1864 (10–60% N_{cr}). В литорали верхнего участка 10–23% N_{cr} приходилось на долю *Bosmina* (s. str) *longirostris* (O.F. Müller, 1785). В целом, пелагические и прибрежные сообщества каждого из участков характеризовались сходным соотношением главных доминантов (рис. 2а, 2б).

B_{zoo} на всей акватории водохранилища образовывала в основном крупная (длина тела до 2.0 мм) кладоцера *Daphnia galeata*. В течение шести лет наблюдений ее вклад в биомассу варьировал в пределах 10–90%, в среднем $55 \pm 15\%$ в пелагиали и $40 \pm 10\%$ в литорали (рис. 3а). В верхнем участке водоема большее значение имели коловратки рода *Asplanchna* (в среднем до 20%, в отдельные годы до 50% B_{zoo}).

Структура доминантных комплексов зоопланктона различных участков водохранилища характеризовалась сравнительно низким уровнем сходства (в основном <50%). Это связано со “вспышками” численности (до 15–40% N_{rot} и 10–30% N_{cr}) в отдельные годы видов, в другое время малочисленных (например, *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851), *Ploesoma truncatum* (Levander, 1894), *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1785), *Bosmina* (*Eubosmina*) cf. *crassicornis* (Lilljeborg, 1887)), а также нетипичных для биотопа (в пелагиали *Brachionus quadridentatus* Hermann, 1783, в литорали *Eurytemora caspica* Sukhikh et Alekseev, 2013). Наиболее высокие значения индекса сходства структуры сообщества отмечали между центральным и приплотинным участками, в пелагиали они достигали 60–70%, в литорали 65–75%. Сходство структуры зоопланктона в течение ряда лет с 2014 по 2019 гг. не превышало 60% в пелагиали и 40% в литорали. Наиболее близкой (50–60%) она была в годы (2014 и 2019, 2015, 2017 и 2019 гг.) со слабым летним прогревом воды (температура $17 \pm 2^\circ\text{C}$), наибольшие различия (сходство <35%) отмечены в 2016 и 2018 гг. с высоким прогревом воды ($22 \pm 2^\circ\text{C}$).

Повсюду в пелагиали **Воткинского водохранилища** почти ежегодно были многочисленны коловратки *Euchlanis dilatata luksiana* (15–95% N_{rot}) и *Kellicottia longispina* (10–80% N_{rot}) (рис. 2в). Среди ракообразных преобладали копеподы *Mesocyclops leuckarti* (30–80% N_{cr}) и *Thermocyclops crassus* (10–35% N_{cr}), которые в сумме формировали до 75% N_{cr} (рис. 2г). В отдельные годы (2014–2015 гг.) массовым видом была *Daphnia galeata* (25–26%).

Таксоценоз ракообразных прибрежной зоны этого водохранилища фактически не отличался

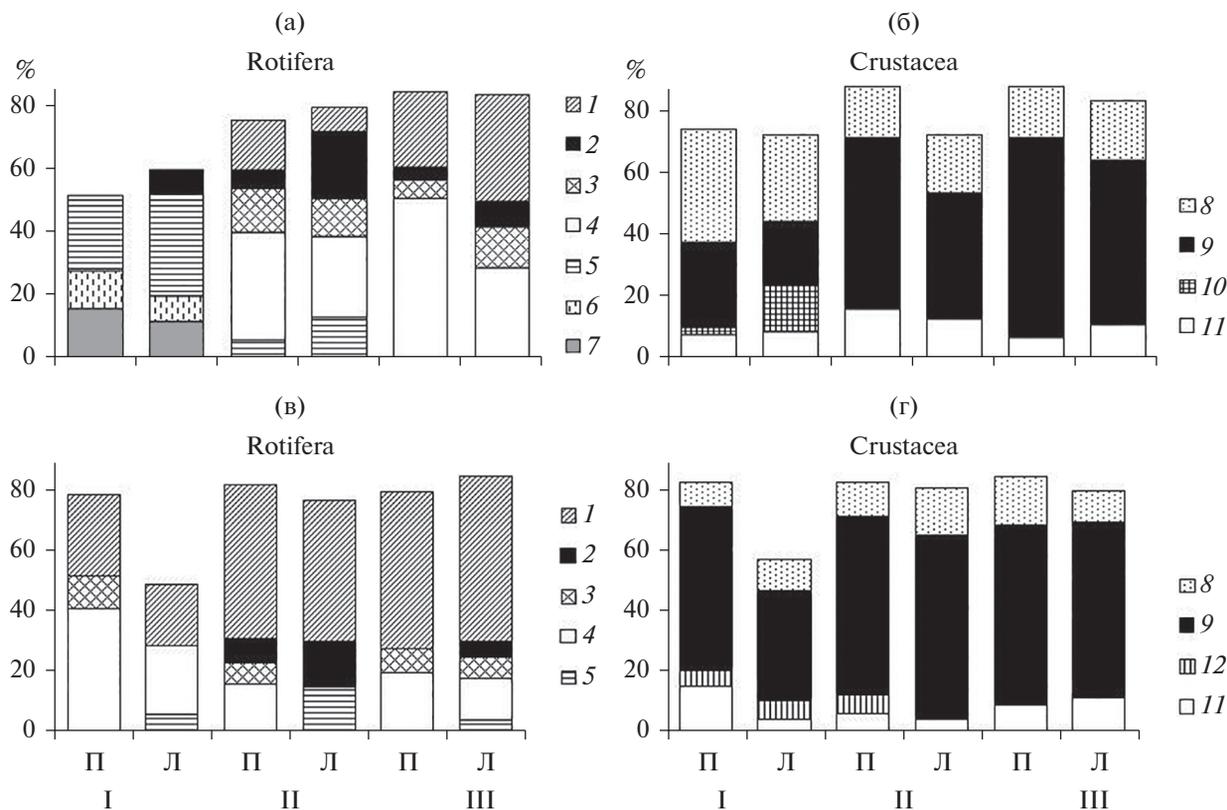


Рис. 2. Соотношение (%) численности основных доминантов в группах коловраток (а, в) и ракообразных (б, г) пелагиали (П) и литорали (Л) Камского (а, б) и Воткинского (в, г) водохранилищ в 2014–2019 гг. (среднее за шесть лет). Участки: I – верхний, II – центральный, III – приплотинный. Rotifera: 1 – *Euchlanis dilatata lucksiana*, 2 – *Polyarthra major*, 3 – *Keratella quadrata*, 4 – *Kellicottia longispina*, 5 – *Synchaeta pectinata*, 6 – *Brachionus angularis*, 7 – *Asplanchna priodonta*. Crustacea: 8 – *Thermocyclops crassus*, 9 – *Mesocyclops leuckarti*, 10 – *Bosmina longirostris*, 11 – *Daphnia galeata*, 12 – *Bosmina cf. crassicornis*.

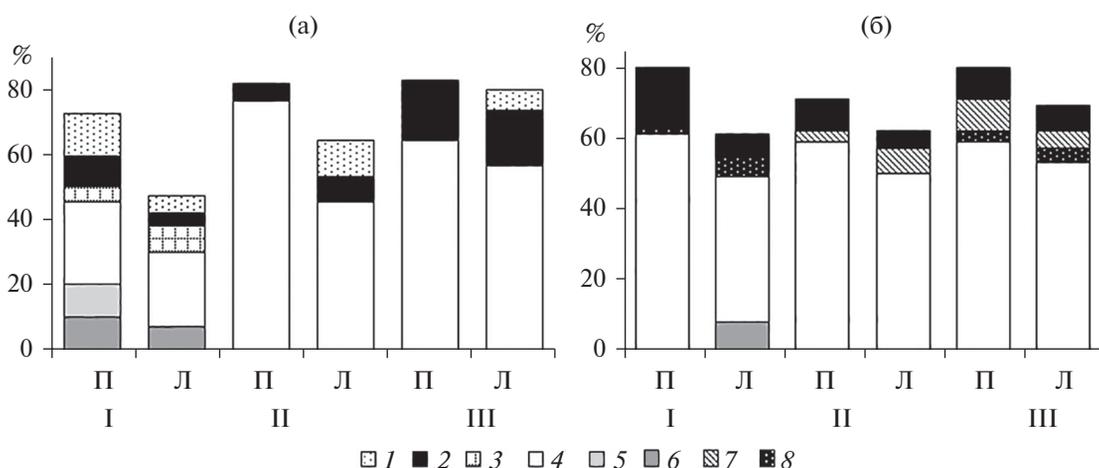


Рис. 3. Соотношение (%) биомассы основных доминантов зоопланктона пелагиали (П) и литорали (Л) Камского (а) и Воткинского (б) водохранилищ в 2014–2019 гг. (среднее за шесть лет). Участки: I – верхний, II – центральный, III – приплотинный. 1 – *Thermocyclops crassus*, 2 – *Mesocyclops leuckarti*, 3 – *Diaphanosoma orghidani*, 4 – *Daphnia galeata*, 5 – *Asplanchna herricki*, 6 – *A. priodonta*, 7 – *Heterocope caspia*, 8 – *Eurytemora caspica*.

от пелагического (рис. 2г). В литорали центрального участка наряду с обычными для всей акватории видами коловраток сравнительно многочисленными были *Polyarthra major* (до 35% N_{tot}) и *Synchaeta pectinata* (до 30% N_{tot}) (рис. 2в).

На всей акватории водохранилища почти всю биомассу зоопланктона (до 85%) образовывала кладоцера *Daphnia galeata* (рис. 3б). В пелагиали 40% B_{zoo} достигал вклад *Mesocyclops leuckarti*. В общем, соотношение биомассы основных доминантов в пелагиали и прибрежье водоема существенно не различалось.

Структура зоопланктона различных участков водохранилища была сравнительно однородной и характеризовалась высоким уровнем сходства (>50%). Наибольшие значения (60–70%) индекса сходства отмечали между комплексами доминантов центрального и приплотинного участков. В отдельные годы (2018 и 2019 гг.) сходство структуры зоопланктона пелагиали достигало 80%, тогда как литоральные сообщества во все 6 лет наблюдений сильно различались (сходство <45%). Здесь, как и в Камском водохранилище, локально в отдельные годы наблюдали массовое развитие (60–70% N_{tot} и 13–60% N_{cr}) обычно малочисленных видов (например, *Brachionus angularis*, *Asplanchna priodonta*, *Bosmina longirostris*, *Eurytemora caspica*, *Heterocope caspia* Sars, 1897). Сходство структуры зоопланктона Воткинского водохранилища год от года не превышало 60%, наиболее близкой (54–60%) она была в 2014, 2015, 2016 и 2018 гг., максимальные различия (сходство <35%) отмечены между годами 2014 и 2019, 2016 и 2019 гг. Во внутрикаскадном Воткинском водохранилище не обнаружено четкой связи структуры сообщества с термическим режимом вод.

Значение вселенцев в сообществе. В зоопланктоне исследованных водохранилищ зарегистрированы 9–10 видов-вселенцев, впервые обнаруженных в основном в 2010-х гг. (табл. 1). Большинство из них (кроме *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908)) представлены южными теплолюбивыми видами. Три из них (кладоцера *Cercorepaga pengoi* (Ostroumov, 1891), копеподы *Heterocope caspia* и *Eurytemora caspica*) – солоноватоводные понто-каспийские формы. Из 10 вселенцев обычными для обоих водохранилищ (встречаются ежегодно в >30% проб) стали 3 вида: кладоцера *Diaphanosoma orghidani* Negrea, 1982 и копеподы *Eurytemora caspica* и *Heterocope caspia*.

Максимальная численность большинства южных коловраток не превышала 10 тыс. экз./м³, лишь некоторые виды локально в отдельные годы доминировали в зоопланктоне водохранилищ. Так, в августе 2016 г. в верхнем участке Камского водохранилища *Conochiloides coenobasis* Skorikov, 1914 достигал >20 тыс. экз./м³ (22% N_{tot}), а *Pompholyx*

sulcata Hudson, 1885 – 12 тыс. экз./м³ (24% N_{tot}). В 2016 г. в центральной части Воткинского водохранилища вблизи устья р. Очер *Asplanchna henrietta* Langhaus, 1906 формировала 14 тыс. экз./м³ (11% N_{tot}).

Существенно бóльшим был вклад южных ракообразных в численность N_{cr} , а крупных видов также в B_{zoo} . В 2015 г. в прибрежной зоне копепода *Eurytemora caspica* формировала высокую численность (до 16 тыс. экз./м³) в центральном и приплотинном участках Камского водохранилища (25–30% N_{cr}), а в 2019 г. – на всей акватории Воткинского (13–17% N_{cr}). Вклад этого вида в B_{zoo} достигал 25–40% в литорали Камского и 10–23% Воткинского водохранилищ. В пелагиали последнего *E. caspica* образовывала 14–16% B_{zoo} .

Еще два вида вносили заметный вклад только в B_{zoo} . В 2016 и 2018 гг. в Верхнем участке Камского водохранилища обилие *Diaphanosoma orghidani* достигало 20–30 тыс. экз./м³ или 13–17% B_{zoo} в пелагиали и 15–18% в литорали. В центральном участке водоема вид доминировал только в литорали (до 14% B_{zoo} в 2019 г.). В 2019 г. в Воткинском водохранилище копепода *Heterocope caspia* формировала 12–40% B_{zoo} в литорали и до 55% в пелагиали приплотинного участка.

Численность и биомасса. В пелагиали Камского водохранилища летом 2014–2019 гг. общее количество зоопланктона варьировало в пределах 30–190, в среднем 110 ± 27 тыс. экз./м³ и 0.4–1.9, в среднем 1.2 ± 0.2 г/м³ (табл. 2). Наибольший вклад в численность сообщества (>50%) вносили Cyclopoidea (>20%) и Rotifera (30%), биомассу формировали в основном Cladocera (>70%). В центральном и приплотинном участках соотношение основных таксонов зоопланктона было стабильным все 6 лет наблюдений, тогда как в Верхнем участке сильно варьировало год от года (рис. 4). Здесь наблюдали наибольший (до 60%) вклад коловраток в численность сообщества. Количество меропланктона, представленного велигерами моллюсков рода *Dreissena*, во все годы было очень низким (в среднем 1.0 ± 0.5 тыс. экз./м³) при биомассе <0.01 г/м³.

Сезонный ход развития пелагического зоопланктона исследован в Камском водохранилище в 2016 г., он характеризовался увеличением численности от весны (май) к лету (август) и незначительным ее снижением осенью (сентябрь–октябрь) (рис. 5а). В Центральном участке водоема осенью количество зоопланктона даже немного возрастало. Напротив, сезонная динамика биомассы отличалась четко выраженным летним максимумом, характерным для всех участков водохранилища (рис. 5б). В Верхнем его участке весной наблюдали минимальную по сравнению с другими участками биомассу, а осенью – максимальную.

Таблица 1. Встречаемость и численность видов-вселенцев в Камском и Воткинском водохранилищах в 2014–2019 гг.

Вид	Год первой находки	Источ-ник	Период наблюдений					
			2014	2015	2016*	2017	2018	2019
Камское вдхр.								
<i>Pompholyx sulcata</i>	1980-е	1	$\frac{14}{0.9}$	$\frac{8}{0.01}$	$\frac{46-90}{12.0}$	$\frac{33}{11.0}$	$\frac{26}{6.0}$	$\frac{17}{0.4}$
<i>Brachionus diversi-cornis</i> (Daday, 1883)	2002	3	$\frac{14}{0.5}$	–	$\frac{13-40}{0.8}$	–	–	–
<i>Brachionus budapes-tinensis</i> Daday, 1885	2003	3	$\frac{2}{0.5}$	–	$\frac{25}{0.8}$	$\frac{6}{0.6}$	–	–
<i>Kellicottia bostoniensis</i>	2012	4	$\frac{2}{0.1}$	$\frac{69}{0.6}$	–	$\frac{17}{1.6}$	–	$\frac{28}{1.1}$
<i>Eurytemora caspica</i>	2012	1	$\frac{62}{2.0}$	$\frac{31}{16.0}$	$\frac{46-75}{0.8}$	$\frac{83}{7.5}$	$\frac{37}{0.8}$	$\frac{56}{0.5}$
<i>Conochiloides coenobasis</i>	2013	1	$\frac{10}{7.1}$	–	$\frac{25}{21.0}$	–	$\frac{8}{10.0}$	$\frac{6}{1.8}$
<i>Asplanchna henrietta</i>	2016	2	–	–	$\frac{25}{1.6}$	–	–	–
<i>Diaphanosoma orghidani</i>	2016	2	–	–	$\frac{52-60}{21.0}$	$\frac{94}{8.4}$	$\frac{81}{31.0}$	$\frac{67}{3.5}$
<i>Cercopagis pengoi</i>	2016	2	–	–	$\frac{40}{0.05}$	$\frac{8}{0.04}$	$\frac{4}{0.05}$	$\frac{6}{0.01}$
<i>Heterocope caspia</i>	2016	2	$\frac{74}{5.9}$	–	$\frac{79-90}{5.0}$	$\frac{72}{3.3}$	$\frac{63}{1.9}$	$\frac{72}{0.5}$
Воткинское вдхр.								
<i>Pompholyx sulcata</i>	1980-е	1	–	$\frac{7}{3.4}$	$\frac{27-100}{5.0}$	$\frac{17}{0.8}$	–	$\frac{6}{0.2}$
<i>Brachionus diversicornis</i>	2002	1	$\frac{22}{2.4}$	$\frac{44}{4.1}$	$\frac{27-40}{9}$	–	$\frac{4}{1.8}$	–
<i>Brachionus budapestinensis</i>	2003	1	–	–	$\frac{9-40}{3.0}$	–	–	–
<i>Eurytemora caspica</i>	2012	1	$\frac{100}{2.8}$	$\frac{100}{4.9}$	$\frac{73-100}{3.0}$	$\frac{67}{4.6}$	$\frac{22}{1.1}$	$\frac{78}{1.3}$
<i>Conochiloides coenobasis</i>	2016	2	–	–	$\frac{70}{10}$	–	$\frac{4}{1.8}$	–
<i>Asplanchna henrietta</i>	2016	2	–	–	$\frac{60}{14}$	–	–	–
<i>Diaphanosoma orghidani</i>	2016	2	–	–	$\frac{91-100}{3.0}$	$\frac{50}{1.4}$	$\frac{63}{0.2}$	$\frac{17}{0.01}$
<i>Cercopagis pengoi</i>	2016	2	–	–	$\frac{15}{0.02}$	–	–	–
<i>Heterocope caspia</i>	2016	2	$\frac{56}{1.7}$	$\frac{85}{4.5}$	$\frac{82-100}{19.0}$	$\frac{83}{6.6}$	$\frac{81}{28.3}$	$\frac{72}{1.9}$

Примечание. Над чертой – встречаемость, %, под чертой – максимальная численность, тыс. экз./м³, “–” – вид отсутствовал в пробах. *Eurytemora caspica* до 2016 г. определяли как *E. affinis* (Рорре, 1880). Источник: 1 – Архив ПермНИРО, 2 – (Лазарева, 2020), 3 – (Селеткова, 2015), 4 – (Крайнев и др., 2018). Для 2016 г. дополнительно использованы данные источника 2.

* – дополнительно приведены данные работы (Лазарева, 2020).

Таблица 2. Численность (тыс. экз./м³) и биомасса (г/м³) зоопланктона Камского водохранилища в 2014–2019 гг.

Таксон	2014 г.	2015 г.	2016 г.	2017 г.	2018 г.	2019 г.
Пелагиаль						
Cladocera	$\frac{18 \pm 5}{1.10 \pm 0.34}$	$\frac{2 \pm 1}{0.29 \pm 0.08}$	$\frac{30 \pm 8}{1.25 \pm 0.24}$	$\frac{18 \pm 4}{0.71 \pm 0.16}$	$\frac{29 \pm 11}{1.54 \pm 0.30}$	$\frac{7 \pm 2}{0.48 \pm 0.13}$
Cyclopoida	$\frac{38 \pm 8}{0.22 \pm 0.05}$	$\frac{21 \pm 7}{0.04 \pm 0.01}$	$\frac{106 \pm 6}{0.28 \pm 0.03}$	$\frac{65 \pm 9}{0.23 \pm 0.05}$	$\frac{75 \pm 23}{0.20 \pm 0.13}$	$\frac{33 \pm 4}{0.13 \pm 0.05}$
Calanoida	$\frac{1.0 \pm 0.2}{0.03 \pm 0.01}$	$\frac{1.0 \pm 0.5}{0.01 \pm 0.001}$	$\frac{1.0 \pm 0.5}{0.02 \pm 0.01}$	$\frac{1.0 \pm 0.1}{0.03 \pm 0.01}$	$\frac{1.0 \pm 0.6}{0.01 \pm 0.001}$	$\frac{1.0 \pm 0.5}{0.02 \pm 0.01}$
Rotifera	$\frac{17 \pm 3}{0.03 \pm 0.01}$	$\frac{6 \pm 2}{0.01 \pm 0.001}$	$\frac{46 \pm 13}{0.24 \pm 0.10}$	$\frac{29 \pm 6}{0.04 \pm 0.01}$	$\frac{80 \pm 2}{0.14 \pm 0.01}$	$\frac{22 \pm 8}{0.25 \pm 0.13}$
N_{zoo}/B_{zoo}	$\frac{76 \pm 9}{1.38 \pm 0.37}$	$\frac{31 \pm 8}{0.35 \pm 0.09}$	$\frac{184 \pm 20}{1.79 \pm 0.16}$	$\frac{114 \pm 8}{1.01 \pm 0.20}$	$\frac{191 \pm 30}{1.90 \pm 0.41}$	$\frac{64 \pm 7}{0.88 \pm 0.04}$
<i>Dreissena veliger</i>	$\frac{1.0 \pm 0.2}{<0.01}$	$\frac{1.0 \pm 0.5}{<0.01}$	$\frac{1.0 \pm 0.5}{<0.01}$	$\frac{1.0 \pm 0.2}{<0.01}$	$\frac{6 \pm 1}{0.01 \pm 0.001}$	$\frac{1.0 \pm 0.5}{<0.01}$
Литораль						
Cladocera	$\frac{54 \pm 5}{2.64 \pm 0.67}$	$\frac{3 \pm 1}{0.73 \pm 0.39}$	$\frac{45 \pm 9}{0.81 \pm 0.27}$	$\frac{48 \pm 11}{1.22 \pm 0.30}$	$\frac{42 \pm 14}{1.76 \pm 0.25}$	$\frac{5 \pm 1}{0.29 \pm 0.05}$
Cyclopoida	$\frac{44 \pm 6}{0.34 \pm 0.08}$	$\frac{48 \pm 24}{0.07 \pm 0.03}$	$\frac{175 \pm 51}{0.51 \pm 0.18}$	$\frac{137 \pm 23}{0.58 \pm 0.13}$	$\frac{111 \pm 17}{0.32 \pm 0.08}$	$\frac{14 \pm 3}{0.03 \pm 0.001}$
Calanoida	$\frac{1.0 \pm 0.2}{0.03 \pm 0.01}$	$\frac{17 \pm 8}{0.3 \pm 0.14}$	$\frac{1.0 \pm 0.2}{0.01 \pm 0.001}$	$\frac{3 \pm 1}{0.09 \pm 0.02}$	$\frac{2.0 \pm 0.4}{0.05 \pm 0.02}$	$\frac{1.0 \pm 0.1}{0.02 \pm 0.01}$
Rotifera	$\frac{36 \pm 10}{0.05 \pm 0.01}$	$\frac{22 \pm 6}{0.02 \pm 0.001}$	$\frac{61 \pm 15}{0.11 \pm 0.03}$	$\frac{44 \pm 2}{0.08 \pm 0.01}$	$\frac{165 \pm 50}{0.21 \pm 0.08}$	$\frac{7 \pm 1}{0.03 \pm 0.01}$
N_{zoo}/B_{zoo}	$\frac{139 \pm 5}{3.07 \pm 0.69}$	$\frac{90 \pm 36}{1.13 \pm 0.56}$	$\frac{283 \pm 67}{1.44 \pm 0.47}$	$\frac{233 \pm 30}{1.97 \pm 0.41}$	$\frac{323 \pm 71}{2.33 \pm 0.38}$	$\frac{28 \pm 3}{0.36 \pm 0.06}$
<i>Dreissena veliger</i>	$\frac{4 \pm 1}{<0.01}$	0	$\frac{1.0 \pm 0.5}{<0.01}$	$\frac{1.0 \pm 0.3}{<0.01}$	$\frac{3.0 \pm 1.0}{<0.01}$	$\frac{1.0 \pm 0.2}{<0.01}$

Примечание. Здесь и в табл. 3 над чертой – численность, под чертой – биомасса; N_{zoo} и B_{zoo} – суммарные численность и биомасса Cladocera, Cyclopoida, Calanoida и Rotifera.

В пелагиали Воткинского водохранилища летом 2014–2019 гг. численность зоопланктона варьировала в пределах 13–107, в среднем $76 \pm \pm 15$ тыс. экз./м³, биомасса составляла 0.1–1.4, в среднем 1.0 ± 0.2 г/м³ (табл. 3). Наибольший вклад в численность сообщества вносили копеподы (~60%) и коловратки (>25%), биомассу формировали в основном кладоцеры (~80%). Соотношение численности основных таксонов зоопланктона год от года во всех трех участках водоема было нестабильным, варьировал не только вклад коловраток, но и доля копепод (рис. 4). Вариации структуры биомассы определялись преимущественно колебаниями обилия Cyclopoida. Количество велигеров моллюсков рода *Dreissena* в Воткинском водохранилище (в среднем 4.0 ± 0.5 тыс. экз./м³) было в 4 раза выше по сравнению с Камским, однако их биомасса не превышала 0.01 г/м³.

В обоих водоемах численность литорального зоопланктона достоверно превышала количество пелагического в 1.7–2.0 раза (рис. 6а). В среднем в Камском водохранилище она достигала 183 ± 47 тыс. экз./м³, в Воткинском – $155 \pm \pm 33$ тыс. экз./м³. Основу численности литорального сообщества Камского водохранилища составляли копеподы (60%), в Воткинском водохранилище доминировали копеподы (42%) и коловратки (36%). Биомасса прибрежного зоопланктона в обоих водоемах была высокой ($1.5–1.7$ г/м³) и достоверно не отличалась от наблюдаемой в те же сроки в пелагиали ($1.1–1.4$ г/м³) (рис. 6б).

В среднем за период 2014–2019 гг. количество пелагического зоопланктона в Камском водохранилище было на 20–30% выше по сравнению с Воткинским (рис. 6), но эти различия не достоверны. Сходное соотношение обилия наблюдалось и в литорали, численность и биомасса различались на 10–15%.

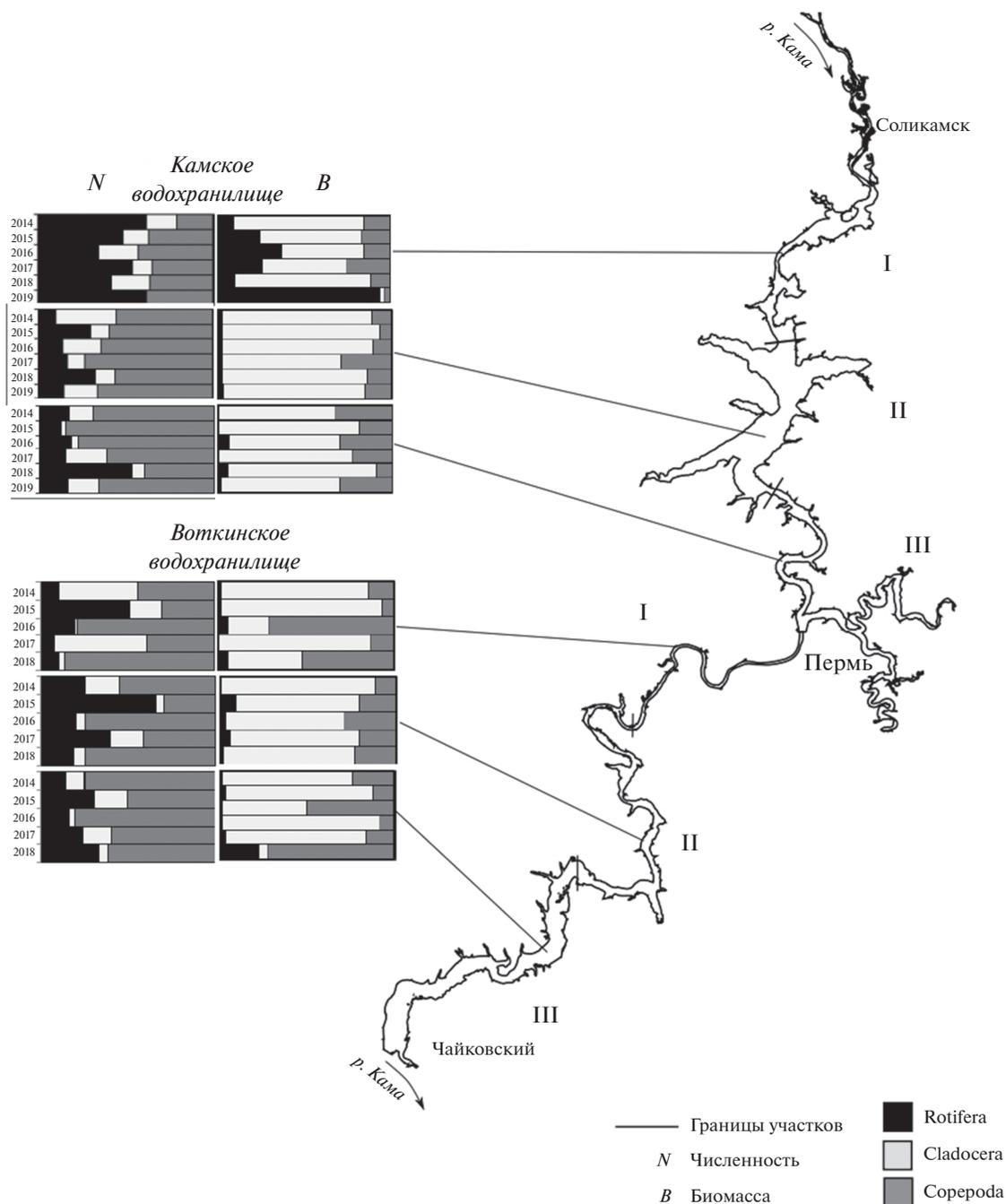


Рис. 4. Соотношение (%) крупных таксономических групп зоопланктона на разных участках (I – верхний, II – центральный, III – приплотинный) Камского и Воткинского водохранилищ в 2014–2019 гг.

Анализ динамики биомассы зоопланктона Камского водохранилища за 63 года и Воткинского водохранилища за 54 года показал, что в обоих водоемах наблюдались значительные межгодовые колебания во все периоды исследований, а также четкая тенденция к росту биомассы в современный период (рис. 7). В Камском водохранилище биомасса пелагического зоопланктона в 2014–2019 гг. ($1.2 \pm 0.2 \text{ г/м}^3$) оказалась выше отме-

ченной в первое десятилетие существования водоема ($0.5 \pm 0.1 \text{ г/м}^3$) почти в 2.5 раза. Значения биомассы, сравнимые с современными ($1.3 \pm 0.1 \text{ г/м}^3$), наблюдались в 1970-х годах. В Воткинском водохранилище до 2010 г. биомасса зоопланктона была сравнительно небольшой ($0.6 \pm 0.1 \text{ г/м}^3$). Жарким летом 2010 г. отмечен трехкратный подъем биомассы сообщества до 1.9 г/м^3 . В последующие годы (до 2018 г.) она оставалась чаще всего высокой

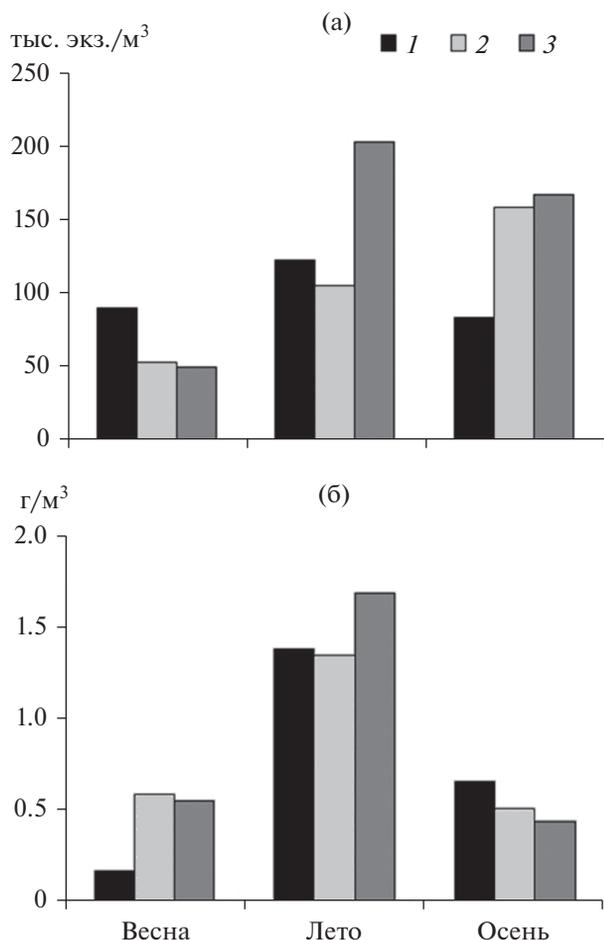


Рис. 5. Сезонный ход численности (а) и биомассы (б) зоопланктона Камского водохранилища в 2016 г. 1 – верхний участок (I), 2 – центральный (II), 3 – приплотинный (III).

(1.3 ± 0.2 г/м³), в среднем вдвое выше по сравнению с периодом до 2010 г. Биомасса зоопланктона водохранилища резко снизилась до 0.1 г/м³ в холодном и многоводном 2019 г.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В Камском и Воткинском водохранилищах обитает более 106 видов зоопланктона, почти половину из них составляют Rotifera. С учетом архивных данных ПермНИРО видовое богатство сообщества превышает 180 видов. Наиболее полно состав зоопланктона водохранилищ р. Камы приведен в обзоре Лазаревой (2020). Все семь видов, выявленных в неопубликованных материалах архива ПермНИРО. Они обычны для таежной зоны Европейской России немногочисленны (Пидгайко, 1984), и их не рассматривали в качестве вселенцев.

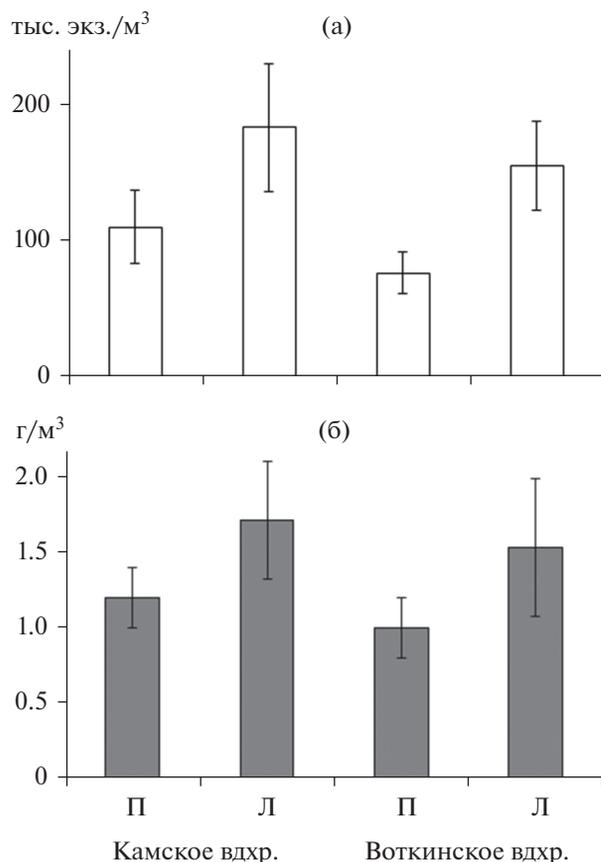


Рис. 6. Численность (а) и биомасса (б) зоопланктона в пелагиали (П) и литорали (Л) Камского и Воткинского водохранилищ в 2014–2019 гг.

Работа с архивными данными ПермНИРО позволила установить сроки появления в Камском и Воткинском водохранилищах южных теплолюбивых видов-вселенцев, в том числе трех солонатово-водных понто-каспийских ракообразных (табл. 1). Только одна пресноводная южная коловратка *Pompholux sulcata* проникла в эти водоемы еще в 1980-х гг., два вида рода *Brachionus* появились в начале 2000-х, остальные вселенцы – в 2010-х (Кузнецова, 2015; Селеткова, 2015; Крайнев и др., 2018; Лазарева, 2020).

Особый интерес представляет расселение в р. Каме понто-каспийских ракообразных. Самые первые находки копеподы *Eurytemora caspica* в обоих исследованных водоемах датируются 2012 г., вид определяли как *E. cf. affinis* (Кузнецова, 2015). Для сравнения, в р. Волге этот вид зарегистрирован с середины 1980-х гг. (Тимохина, 2000). В настоящее время морфологическими и молекулярными методами установлено (Сухих и др., 2020), что в водохранилищах рек Волги и Камы обитает *E. caspica*, тогда как типичная *E. affinis* (Porre, 1880) нигде не обнаружена.

Таблица 3. Численность (тыс. экз./м³) и биомасса (г/м³) зоопланктона Воткинского водохранилища в 2014–2019 гг.

Таксон	2014 г.	2015 г.	2016 г.	2017 г.	2018 г.	2019 г.
Пелагиаль						
Cladocera	$\frac{10 \pm 3}{0.78 \pm 0.23}$	$\frac{13 \pm 6}{1.21 \pm 0.42}$	$\frac{4 \pm 1}{0.45 \pm 0.16}$	$\frac{14 \pm 3}{1.26 \pm 0.45}$	$\frac{5 \pm 2}{0.74 \pm 0.26}$	$\frac{1.0 \pm 0.5}{0.06 \pm 0.02}$
Cyclopoida	$\frac{33 \pm 9}{0.12 \pm 0.03}$	$\frac{36 \pm 15}{0.11 \pm 0.04}$	$\frac{79 \pm 12}{0.28 \pm 0.02}$	$\frac{36 \pm 14}{0.10 \pm 0.02}$	$\frac{67 \pm 12}{0.15 \pm 0.02}$	$\frac{4 \pm 1}{0.02 \pm 0.01}$
Calanoida	$\frac{1.0 \pm 0.1}{0.02 \pm 0.001}$	$\frac{2.0 \pm 0.5}{0.06 \pm 0.02}$	$\frac{2 \pm 0.5}{0.04 \pm 0.01}$	$\frac{3 \pm 1}{0.06 \pm 0.01}$	$\frac{2 \pm 0.5}{0.05 \pm 0.02}$	$\frac{1 \pm 0.5}{0.02 \pm 0.01}$
Rotifera	$\frac{12 \pm 5}{0.01 \pm 0.001}$	$\frac{34 \pm 8}{0.04 \pm 0.01}$	$\frac{20 \pm 4}{0.03 \pm 0.01}$	$\frac{20 \pm 6}{0.02 \pm 0.01}$	$\frac{26 \pm 10}{0.02 \pm 0.01}$	$\frac{6 \pm 1}{0.01 \pm 0.001}$
N_{zoo}/B_{zoo}	$\frac{60 \pm 18}{0.93 \pm 0.26}$	$\frac{95 \pm 32}{1.42 \pm 0.49}$	$\frac{107 \pm 18}{0.80 \pm 0.19}$	$\frac{74 \pm 24}{1.44 \pm 0.49}$	$\frac{105 \pm 25}{0.98 \pm 0.30}$	$\frac{13 \pm 2}{0.11 \pm 0.03}$
<i>Dreissena veliger</i>	$\frac{5 \pm 2}{0.01 \pm 0.001}$	$\frac{9 \pm 4}{0.01 \pm 0.001}$	$\frac{2 \pm 1}{0.01 \pm 0.001}$	$\frac{1.0 \pm 0.5}{0.01 \pm 0.001}$	$\frac{5 \pm 2}{0.01 \pm 0.001}$	$\frac{1.0 \pm 0.5}{0.01 \pm 0.001}$
Литораль						
Cladocera	$\frac{29 \pm 15}{2.97 \pm 1.51}$	$\frac{32 \pm 13}{1.29 \pm 0.64}$	$\frac{39 \pm 13}{1.02 \pm 0.15}$	$\frac{36 \pm 9}{1.43 \pm 0.40}$	$\frac{10 \pm 3}{0.43 \pm 0.09}$	$\frac{1.0 \pm 0.1}{0.02 \pm 0.01}$
Cyclopoida	$\frac{73 \pm 26}{0.24 \pm 0.1}$	$\frac{46 \pm 17}{0.10 \pm 0.03}$	$\frac{113 \pm 18}{0.42 \pm 0.11}$	$\frac{55 \pm 15}{0.11 \pm 0.03}$	$\frac{68 \pm 16}{0.14 \pm 0.04}$	$\frac{3.0 \pm 0.3}{0.01 \pm 0.001}$
Calanoida	$\frac{5 \pm 2}{0.12 \pm 0.05}$	$\frac{36 \pm 19}{0.13 \pm 0.05}$	$\frac{2.0 \pm 0.5}{0.05 \pm 0.01}$	$\frac{3 \pm 1}{0.08 \pm 0.04}$	$\frac{3 \pm 1}{0.05 \pm 0.02}$	$\frac{2.0 \pm 0.3}{0.04 \pm 0.01}$
Rotifera	$\frac{64 \pm 17}{0.04 \pm 0.03}$	$\frac{80 \pm 17}{0.12 \pm 0.03}$	$\frac{107 \pm 44}{0.11 \pm 0.05}$	$\frac{36 \pm 10}{0.06 \pm 0.01}$	$\frac{50 \pm 20}{0.05 \pm 0.02}$	$\frac{11 \pm 5}{0.01 \pm 0.01}$
N_{zoo}/B_{zoo}	$\frac{177 \pm 60}{3.38 \pm 0.72}$	$\frac{200 \pm 61}{1.65 \pm 0.72}$	$\frac{262 \pm 39}{1.61 \pm 0.20}$	$\frac{140 \pm 36}{1.67 \pm 0.43}$	$\frac{134 \pm 37}{0.67 \pm 0.17}$	$\frac{18 \pm 5}{0.08 \pm 0.01}$
<i>Dreissena veliger</i>	$\frac{6 \pm 2}{<0.01}$	$\frac{7 \pm 2}{<0.01}$	$\frac{2.0 \pm 0.5}{0.31 \pm 0.18}$	$\frac{10 \pm 3}{0.01 \pm 0.001}$	$\frac{4 \pm 2}{<0.01}$	$\frac{1.0 \pm 0.2}{<0.01}$

Местообитания двух других понто-каспийских видов достоверно установлены только с 2016 г. (Лазарева, 2020). В 2016–2019 гг. хищная кладоцера *Cercopagis pengoi* отмечена ежегодно, но только в приплотинном участке Камского водохранилища. Сравнительно многочисленная во второй половине лета копепода *Heteroscore caspia* предположительно появилась в обоих водохранилищах еще в начале 2000-х гг. Однако вселенца смешивали с обычной для таежной зоны *H. appendiculata* Sars, 1863. В водохранилищах р. Волги (Волгоградское, Саратовское и Куйбышевское) *H. caspia* многочисленна с середины 1960-х гг. (Волга..., 1978; Тимохина, 2000).

В водохранилищах Верхней Волги, как результат потепления, отмечено увеличение обилия циклопидных копепод родов *Mesocyclops* и *Thermocyclops*, особенно *T. crassus* (Лазарева, Соколова, 2015). Сходные изменения в планктоне были зарегистрированы в водоемах Западной Европы (Adrian et al., 2006). До середины 2000-х гг. в Камском водохранилище вклад Cyclopoida в биомассу

пелагического зоопланктона варьировал в пределах 25–50%, в Воткинском – 8–30% (Поскрякова, 1977; КОРТУНОВА, 1983; КОРТУНОВА, ГАЛАНОВА, 1988; Преснова, Хулапова, 2015; Селеткова, 2015). В 2014–2019 гг. Cyclopoida формировали 10–20% биомассы в Камском водохранилище и 7–35% в Воткинском. До 2010 г. в планктоне обоих водоемов доминировал преимущественно *Mesocyclops leuckarti* (КОРТУНОВА, 1983; КОРТУНОВА, ГАЛАНОВА, 1988; Преснова, Хулапова, 2015; Селеткова, 2015). В 2014–2019 гг. в Камском водохранилище вклад *Thermocyclops crassus* в отдельные годы достигал до 24–30% численности ракообразных и до 20% биомассы зоопланктона.

Количество зоопланктона обоих изученных водохранилищ характеризуется большими колебаниями год от года (КОРТУНОВА, 1983; КОРТУНОВА, ГАЛАНОВА, 1988; Селеткова, 2015). Эту закономерность подтверждают и наши данные за 2014–2019 гг. (рис. 7). В современный период биомасса зоопланктона водохранилищ увеличилась в 2.5–3.0 раза по сравнению с 1950–1960-ми гг. В Камском

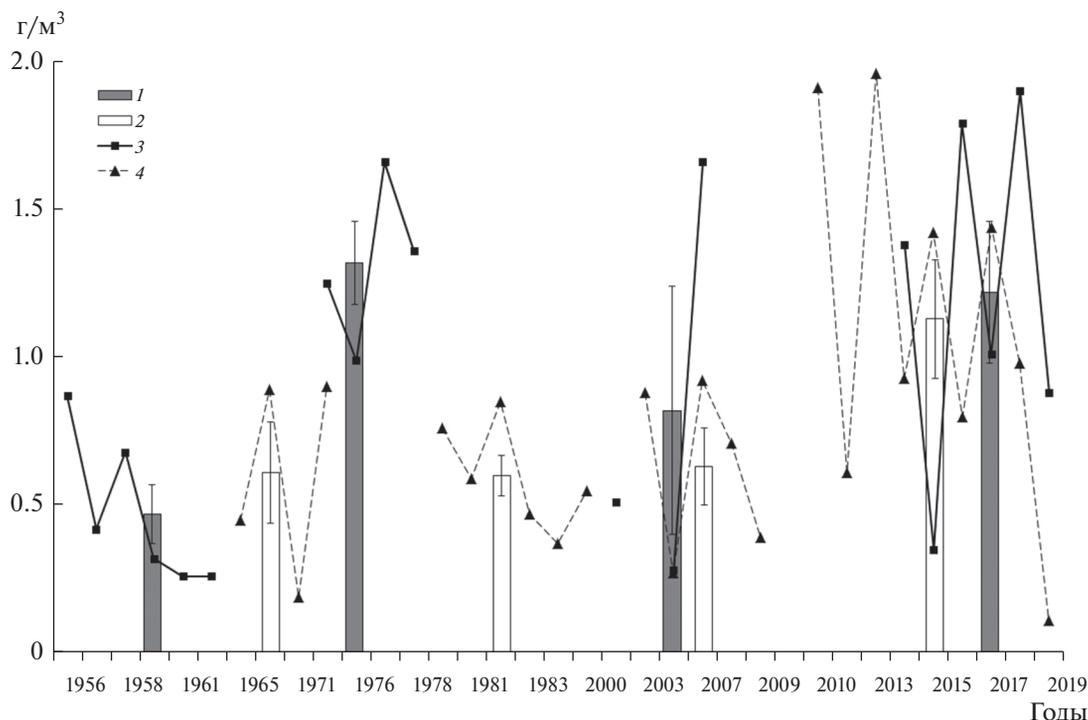


Рис. 7. Многолетние изменения биомассы зоопланктона Камского (1956–2019 гг.) и Воткинского (1965–2019 гг.) водохранилищ. 1 — Камское водохранилище, среднее за периоды три–шесть лет; 2 — Воткинское водохранилище, среднее за период три–девять лет; 3 — среднее за июль–август каждого года в Камском водохранилище; 4 — среднее за июль–август каждого года в Воткинском водохранилище. Источник: 1956–1959 гг. — (Уломский, 1961); 1961–1962 гг. — (Кортунова, Серкина, 1980; Серкина, 1971); 1965–1966 гг. — (Удалова, 1968); 1971–1975 гг. — (Серкина, 1975; Поскрякова, 1977); 1976–1978 гг. — (Кортунова, Зуева, 1979; Кортунова, Галанова, 1986); 1979–1982 гг. — (Кортунова, Галанова, 1988); 1983–2009 гг. — (Костицын и др., 2011; Селеткова, 2015); 2010–2011 гг. — данные архива ПермНИРО; 2013 г. — (Крайнев, Кузнецова, 2013); 2014–2019 гг. — настоящая работа.

водохранилище ее максимумы отмечены в 1970-е и 2010-е гг. В Воткинском водохранилище сильное увеличение биомассы наблюдалось только в 2010-х гг. Рост количества летнего зоопланктона в последнее десятилетие регистрируют и для других водохранилищ каскада, в частности, для водоемов Верхней и Средней Волги (Корулов et al., 2012; Lazareva et al., 2014). Причиной считается эвтрофирование экосистем водохранилищ, вызванное глобальным потеплением.

Выводы. За шесть лет (2014–2019 гг.) в Камском и Воткинском водохранилищах были обнаружены 100 и 69 видов зоопланктона соответственно. Уточнены сроки появления десяти видов-вселенцев южного происхождения, 70% которых в обоих водохранилищах зарегистрированы с 2012 по 2016 гг. Из них три вида ракообразных (южная клadoцера *Diaphanosoma orghidani* и понто-каспийские копеподы *Eurytemora caspica* и *Heterocope caspia*) встречались ежегодно в >30% проб и локально образовывали до 30% численности ракообразных. Из южных коловраток в отдельные годы были многочисленны *Conochiloides coenobasis*, *Pompholyx sulcata* и *Asplanchna henrietta* (до 24% N_{tot}).

Установлено увеличение вклада в сообщество (до 24–30% численности ракообразных) термофильной копеподы *Thermocyclops crassus*, которая ранее не доминировала. В период 2014–2019 гг. в обоих водохранилищах наибольшая численность зоопланктона (>150 тыс. экз./м³) наблюдалась в прибрежье, в пелагиали она была ниже в 1.7–2.0 раза. Биомасса прибрежного и пелагического зоопланктона фактически не различалась и варьировала в пределах 1.1–1.7 г/м³. Выявлена отчетливая тенденция увеличения биомассы зоопланктона водохранилищ в 2010-х гг., уровень биомассы в 2014–2019 гг. стал в 2.5–3.0 раза выше отмеченного в 1950–1960-х гг.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания АААА-А18-118012690106-7.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беляева П.Г., Минеева Н.М., Сигарева Л.Е. и др. 2018. Содержание растительных пигментов в воде и донных отложениях водохранилищ р. Камы // Тр.

- Инст. биол. внутр. вод РАН. Вып. 81(84). С. 97. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-10007>
- Волга и ее жизнь. 1978. Ленинград: Наука.
- Кортунова Т.А. 1983. Зоопланктон Камского водохранилища и его продукция // Комплексные исследования рек и водохранилищ Урала. Пермь: Пермск. гос. ун-т. С. 68.
- Кортунова Т.А., Галанова А.А. 1986. Зоопланктон Камских водохранилищ как кормовая база рыб // Биол. рес. Зап. Урала. Межвуз. сб. науч. тр. Пермь. С. 50.
- Кортунова Т.А., Галанова А.А. 1988. Зоопланктон // Биол. Воткинского вдхр. Иркутск: Иркутск. гос. ун-т. С. 50.
- Кортунова Т.А., Зуева Е.Ю. 1979. Состояние зоопланктона Камского водохранилища (по данным 1976 г.) // Сб. науч. трудов Пермской лаборатории Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Ленинград: Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 2. С. 22.
- Кортунова Т.А., Серкина Р.А. 1980. Распределение и сезонная динамика зоопланктона Камского водохранилища // Биол. рес. водоемов Зап. Урала. Пермь: Пермский гос. нац. исслед. ун-т. С. 15.
- Костицын В.Г., Поздеев И.В., Истомина А.М. и др. 2011. Биологическое обоснование к прогнозу вылова на 2012 год в основных рыбохозяйственных водоемах Пермского края и в Удмуртском секторе Воткинского водохранилища. Пермь: Пермское отделение Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва.
- Крайнев Е.Ю., Кузнецова Е.М. 2013. Видовое разнообразие и распределение зоопланктона Воткинского водохранилища // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Тр. Межд. науч.-практ. конф. Пермь: Пермск. гос. ун-т. С. 137.
- Крайнев Е.Ю., Целищева Е.М., Лазарева В.И. 2018. Американская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rouslelet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в Камском водохранилище (река Кама, Россия) // Биол. внутр. вод. № 1. С. 55. <https://doi.org/10.7868/S0320965218010072>
- Кузнецова Е.М. 2015. Зоопланктон Камского водохранилища в летний период 2013 г. // Фундаментальные и прикладные исследования в биологии и экологии: Матер. рег. студенческой науч. конф. 14–19 апр. 2014 г. Пермь: Пермский гос. нац. исслед. ун-т. С. 57.
- Лазарева В.И. 2020. Многолетние изменения состава и обилия зоопланктона водохранилищ р. Камы // Биол. внутр. вод. № 3. С. 1. <https://doi.org/10.31857/S0320965220030110>
- Лазарева В.И., Соколова Е.А. 2015. Метазоопланктон равнинного водохранилища в период потепления климата: биомасса и продукция // Биол. внутр. вод. № 3. С. 30. <https://doi.org/10.7868/S0320965215030092>
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 286 с.
- Пидгайко М.Л. 1984. Зоопланктон водоемов Европейской части СССР. М.: Наука.
- Поскрякова Н.П. 1977. Зоопланктон Камы в августе 1975 г. // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. Ленинград: Наука. № 36. С. 57.
- Преснова Е.В., Хулапова А.В. 2015. Структура и распределение зоопланктона в центральном районе Воткинского водохранилища // Вест. Перм. ун-та. Биология. Вып. 4. С. 366.
- Селеткова Е.Б. 2015. Зоопланктон Камского водохранилища // Биоценозы рек и водохранилищ Западного Урала. Санкт-Петербург: Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. С. 136.
- Серкина Р.А. 1971. Сезонная динамика зоопланктона Камского водохранилища // Уч. зап. Пермь: Пермск. гос. ун-т. № 261. С. 126.
- Серкина Р.А. 1975. О состоянии зоопланктона в районе загрязнения Воткинского водохранилища // Биол. рес. Камских водохранилищ. Пермь: Пермск. гос. ун-т. С. 143.
- Сухих Н.М., Лазарева В.И., Алексеев В.Р. 2020. Копепода *Eurytemora caspica* Sukhikh et Alekseev, 2013 (Crustacea, Calanoida) в водохранилищах Волги и Камы // Биология внутренних вод. № 2. С. 129. <https://doi.org/10.31857/S0320965220020163>
- Тимохина А.Ф. 2000. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища. Тольятти: Ин-т экологии волж. бассейна РАН.
- Удалова Н.Н. 1968. Зоопланктон Воткинского водохранилища на р. Каме в открытый период 1965–1966 гг. // Тезисы докладов конференции по изучению водоемов бассейна Волги. Тольятти: Ин-т экологии Волж. бассейна РАН. С. 125.
- Уломский С.Н. 1961. Сырой вес массовых форм низших ракообразных Камского водохранилища и некоторых озер Урала и Зауралья // Тр. Уральск. отдел. Гос. науч.-исслед. ин-та озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 5. Свердловск: Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. С. 200.
- Эдельштейн К.К. 1998. Водоохранилища России: экологические проблемы и пути их решения. Москва: ГЕОС.
- Adrian R., Wilhelm S., Gerten D. 2006. Life-history traits of lake plankton species may govern their phenological response to climate warming // Global Change Biol. V. 12. P. 1652. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01125.x>
- Kopylov A.I., Lazareva V.I., Mineeva N.M. et al. 2012. Influence of anomalous high water temperatures on the development of the plankton community in the Middle Volga Reservoirs in summer 2010 // Dokl. Biol. Sci. V. 442. P. 11. <https://doi.org/10.1134/S0012496612010012>
- Lazareva V.I., Mineeva N.M., Zhdanova S.M. 2014. Spatial Distribution of Plankton from the Upper and Middle Volga Reservoirs in Years with Different Thermal Conditions // Biol. Bull. V. 41. № 10. P. 869. <https://doi.org/10.1134/S1062359014100070>

Long-Term Dynamics of Zooplankton of Kama and Votkinsk Reservoirs

E. M. Tselishcheva¹ and V. I. Lazareva^{2, *}

¹Perm Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (PermNIRO), Perm, Russia

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

*e-mail: lazareva_v57@mail.ru

For six years (2014–2019), the summer (July–August) zooplankton of the Kama and Votkinsk reservoirs on the Kama River was studied. 106 species of crustaceans and rotifers were found, among which 10 invaders, mainly of southern origin. It was found that 70% of invaders in both reservoirs were registered from 2012 to 2016. The cladoceran *Diaphanosoma orghidani* and the Ponto-Caspian copepods *Eurytemora caspica* and *Heterocope caspia* have become common species, they are found annually in >30% of samples and locally form up to 30% of the number of crustaceans. An increase in the density (up to 24–30% of the density of crustaceans) of the thermophiles copepod *Thermocyclops crassus*, which was previously not numerous, was revealed. During 2014–2019 in both reservoirs, the largest abundance of zooplankton (>150 thousand ind./m³) was observed in the littoral area; in the pelagic zone, it is 1.7–2.0 times lower. The summer biomass of zooplankton was high (1.1–1.7 g/m³) throughout the water area of the reservoirs. In 2014–2019 the biomass level was 2.5–3.0 times higher than that observed in the 1950–1960s.

Keywords: Kama River, reservoirs, zooplankton, structure, abundance, dynamics

**ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС,
ЗООПЕРИФИТОН**

**ИЗМЕНЕНИЯ ОБИЛИЯ И РАЗНООБРАЗИЯ ФИТОПЛАНКТОНА
И ЗООПЛАНКТОНА В ЗАРОСШЕЙ МАКРОФИТАМИ И ОТКРЫТОЙ
ПЕЛАГИЧЕСКОЙ ЭКОСИСТЕМЕ МЕЛКОВОДНЫХ ВОДОЕМОВ¹**

© 2021 г. Зати Шарип*

Отделение исследования озер, Центр изучения качества воды и окружающей среды, Национальный институт гидротехнических исследований, Сери Кембанган, Селангор, Малайзия

*e-mail: zati@nahrim.gov.my

Поступила в редакцию 28.04.2020 г.

После доработки 21.01.2021 г.

Принята к публикации 15.02.2021 г.

Исучено влияние зарослей водной растительности на химический состав воды, плотность и разнообразие фитопланктона и зоопланктона в двух мелководных тропических водохранилищах Малайзии. Кривые К-доминирования выявили снижение разнообразия фитопланктона от зоны доминирования макрофитов к открытой пелагической зоне. Более высокая плотность фитопланктона и зоопланктона в районах с преобладанием макрофитов наблюдалась во влажный сезон. Состав фитопланктона в водохранилище Чендеро сильно изменялся в зависимости от сезона. Ординация разнообразия зоопланктона в водохранилищах с исследованными участками лучше всего объясняется экологическими градиентами растворенного кислорода, общего фосфора и температуры. Таксоны фитопланктона и зоопланктона по-разному коррелировали с экологическими переменными.

Ключевые слова: водохранилища Чендеро и Букит Мера, эвтрофикация, макрофиты, плотность фитопланктона, сезонный характер, зоопланктонные комплексы

DOI: 10.31857/S0320965221040112

**Changes in Phytoplankton and Zooplankton Abundance and Diversity
in Macrophyte-Dominated and Open Pelagic Ecosystem of Shallow Reservoirs**

Zati Sharip*

*Lake Research Unit, Water Quality and Environment Research Centre, National Water Research Institute of Malaysia,
Seri Kembangan, Selangor, Malaysia*

*e-mail: zati@nahrim.gov.my

Abstract—This study investigated the influence of aquatic plant beds on the water chemistry and phytoplankton and zooplankton density and diversity in two shallow tropical reservoirs in Malaysia. K-dominance curves revealed a decrease in phytoplankton diversity from macrophyte dominated area to open pelagic area. Higher phytoplankton and zooplankton densities in macrophyte dominated areas observed during the wet season. Phytoplankton composition highly varied between season in Chenderoh Reservoir. The ordination of zooplankton diversity in the lakes with sites is best explained by environmental gradients of dissolved oxygen, total phosphorus and temperature. Phytoplankton and zooplankton taxon correlated differently with ecological variables.

Keywords: Chenderoh and Bukit Merah reservoirs, eutrophication, macrophyte, phytoplankton density, seasonal pattern, zooplankton assemblages

¹ Полный текст статьи опубликован в английской версии журнала *Inland Water Biology*, 2021, Vol. 14, No. 4, и доступен по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>

УДК 597:591.53-574.583.587(28)

СВЯЗЬ ПИЩЕВОГО СПЕКТРА РЫБ С СОСТАВОМ ЗООПЛАНКТОНА И ЗООБЕНТОСА В СУБАРКТИЧЕСКОМ ОЗЕРЕ

© 2021 г. Н. А. Березина^а, *, Л. Ф. Литвинчук^а, А. А. Максимов^а

^аЗоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: nadezhda.berezina@zin.ru

Поступила в редакцию 10.12.2019 г.

После доработки 05.02.2021 г.

Принята к публикации 20.02.2021 г.

Изучены сезонные вариации биомасс планктонных и донных беспозвоночных и их вклада в питание рыб длиной тела >10 см: окуня *Perca fluviatilis* L. и ряпушки *Coregonus albula* L. в олиготрофном субарктическом оз. Кривое. Выявлена связь пищевого спектра рыб с составом зоопланктона и зообентоса. Показано, что рыбы предпочитают потреблять массовые объекты (в основном, донных беспозвоночных), однако существенны как сезонная вариабельность их вклада в рацион, так и их относительная значимость у рыб разной длины. Доля амфипод *Gammarus lacustris* Sars и *Monoporeia affinis* (Lindstrom) достигала >90% летом и >40% осенью в общей массе пищевого комка окуня. Ряпушка потребляла амфипод летом (>50%), а осенью предпочитала моллюсков (до 50%). Кладocerы важны в осеннем питании рыб (18–25%). В диете более крупного окуня (18–25 см) возрастали доли колюшки и ряпушки, но амфиподы преобладали (>40%).

Ключевые слова: питание рыб, трофические связи, планктон, бентос, северная Карелия

DOI: 10.31857/S0320965221040069

ВВЕДЕНИЕ

Изучение трофических связей между планктонными, бентосными и нектонными организмами в водной экосистеме необходимо для понимания ее функционирования. Влияние хищничества рыб на организмы с более низким положением в трофической сети в озерах зависит от многих причин, в том числе от доступности пищевых объектов, сложности пищевой сети, онтогенетической смены питания у рыб и изменчивости абиотических факторов. Показано, что в малых озерах с упрощенной структурой трофических сетей хищники часто используют литоральные или донные источники энергии, поскольку доступность пелагических ресурсов в таких озерах, как правило, ниже, чем в крупных экосистемах (Schindler, Scheuerell, 2002). Многочисленные в высоких широтах малые озера характеризуются низкой первичной продукцией (олиготрофный статус), и запаса пелагических источников пищи может не хватать рыбам, поэтому основные источники их питания концентрируются в прибрежных и донных биотопах (Eloranta et al., 2010; Berezina et al., 2018).

Евразийский окунь *Perca fluviatilis* L. и европейская ряпушка *Coregonus albula* L. — наиболее распространенные и массовые виды ихтиоценоза в малых озерах северных регионов России (Решетников, 1980; Kottelat, Freyhof, 2007; Стерлиго-

ва и др., 2016). Известно, что окуни среднего размера (в возрасте 1+–3+) проходят через бентосоядную стадию (Yazicioğlu et al., 2016), питаются ракообразными во многих озерах (Berezina, Strelnikova, 2010). Ряпушка, известная как зоопланктофаг в большинстве озер бореальной зоны (Northcote, Hammar, 2006; Czarkowski et al., 2007; Халько и др., 2019), на севере (в озерах субарктики) часто питается зообентосом (Berezina et al., 2018, Зубова, Кашулин, 2019). Причины пищевой специализации рыб и замена одного объекта питания на другой могут быть связаны с доступностью объектов подходящих размеров и их количеством, что требует изучения состава сообществ планктона и бентоса и жизненных циклов массовых видов. Предполагалось, что сезонная динамика популяций массовых видов беспозвоночных, которая проявляется в смене их размерно-массовых характеристик вследствие рождения молоди, роста особей и умирания (или вылета насекомых из водоема) может вызывать изменения в характере питания рыб.

Цель работы — оценить вклад планктонных и донных беспозвоночных в рацион окуня *Perca fluviatilis* и ряпушки *Coregonus albula* в олиготрофном высокоширотном малом оз. Кривое.

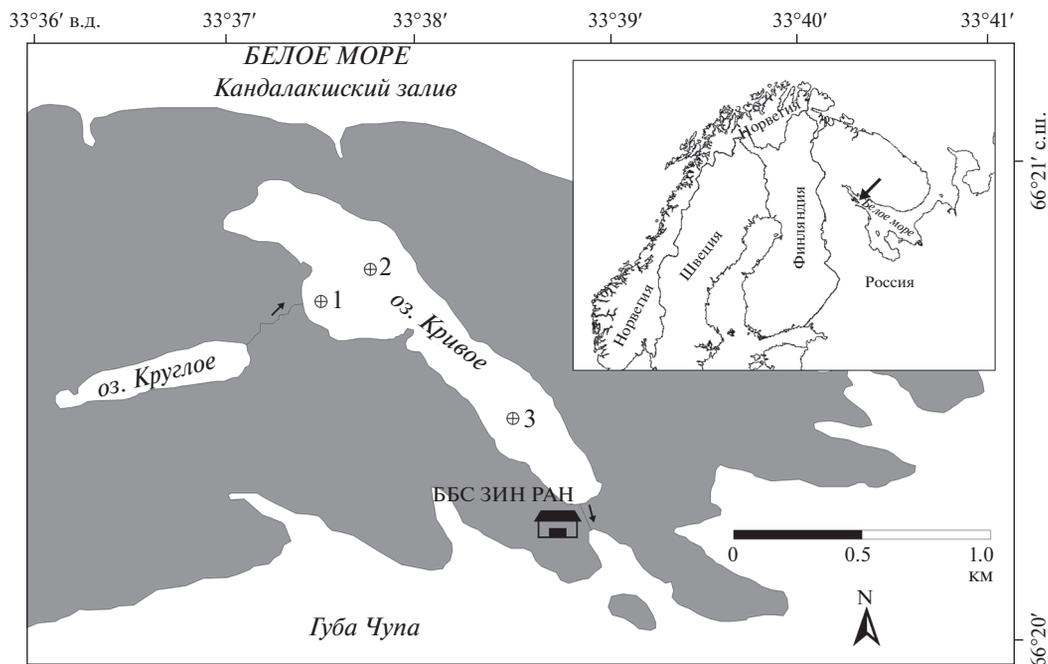


Рис. 1. Географическое положение оз. Кривое с отметкой (⊕) станций отбора проб (1–3).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Озеро Кривое – малое субарктическое озеро, расположенное на побережье Белого моря у мыса Картеш на севере России (66°21' с.ш., 33°38' в.д.) (рис. 1). Его площадь 0.5 км², средняя глубина 12 м, максимальная – 32 м. Прибрежная зона глубиной 0–3 м занимает 20% площади озера.

Основные лимнологические особенности этого озера были подробно описаны ранее (Winberg et al., 1973; Хлебович, 2010; Verezhina et al., 2017; 2018). Безледный период на озере длится с середины мая – начала июня до конца ноября, в остальное время оно покрыто льдом. Температура поверхностных вод в конце мая – начале июня достигает 4–5°C, к концу июня и в сентябре – 10–16°C. Максимальная температура воды (19–22°C) отмечена в июле и августе. Как правило, с июня по сентябрь на глубинах 5–7 м формируется термоклин с температурой воды в эпилимнионе >10°C и 4–7°C в гиполимнионе. Для озера характерны низкие показатели продукции фитопланктона (85–100 мг С/(м² сут)) и концентрации хлорофилла *a* (0.2–3.0 мкг/л), что свидетельствует об олиготрофии этого озера.

Исследование рыб и планктона и бентоса проводили в июне и сентябре 2017 и 2019 гг. на двух станциях, расположенных в мелководной части озера (глубины до 15 м) – ст. 1 (3 м) и ст. 2 (8 м), где концентрируется основная масса рыб. Дополнительно отбирали пробы зоопланктона в самой глубокой части озера (глубина 32 м) на ст. 3 в эпилимнионе (на горизонте 0–5 м). Пробы зообентоса

отбирали на мелководье, где глубина варьирует от 0.5 до 1.0 м, в зависимости от уровня озера (рис. 1). При описании жизненных циклов доминирующих видов привлекались данные, полученные авторами в предыдущие годы исследования озера (2002–2016 гг.).

Зоопланктон собирали планктонной сетью Джеди (размер ячеек 0.082 мм). Определение и подсчет зоопланктона проводили в камере Богорова. Пробы зообентоса на илисто-песчаных грунтах (ст. 1, 2) отбирали с помощью стандартного дночерпателя Ван-Вина с площадью захвата 1/40 м², на мелководье с зарослями тростника и рдеста и песчано-каменистым грунтом – штанговым дночерпателем Заболотского (1/40 м²). Пробы отмывали от ила через сито с размерами ячеек 0.25 мм.

Рыбу вылавливали с помощью набора жаберных сетей длиной 30–50 м с размерами ячеек 10, 16, 25 и 38 мм, размещая их на ст. 1, 2 в пелагиали и профундали озера. Сети устанавливали на ночь (6–8 ч), рыбу, вынутую из сети, немедленно помещали на лед и отправляли в лабораторию. Определяли общую длину (с точностью измерения ±1 мм) и сырую массу (±0.1 г). Собраны рыбы в возрасте второго года и старше и >10 см общей длины тела, мальков рыб не исследовали. После сбора и измерений желудки рыб извлекали из полости тела и фиксировали 4%-ным формалином.

Содержимое желудка рыб анализировали в лаборатории под микроскопом МБС-10. Наполненность желудка оценивали в пределах 0–100%

шкалы. Исследовали только желудки с наполнением 50–100%, >20 желудков каждого вида рыб в одну дату сбора. Содержимое желудка взвешивали, затем переносили в чашку Петри и под биноклем все пищевые компоненты идентифицировали и разделяли на группы. Затем подсчитывали количество экземпляров и определяли сырую массу пищевых объектов в каждой группе. Рассчитывали вклад различных групп пищевых объектов в общую массу пищевого комка (%) и индекс относительной значимости (RI) каждой группы в питании рыб (Hyslop, 1980) с учетом частоты встречаемости (FO), численности (N) и массы (W) по формуле:

$$RI = 100(FO + N + W) / \sum_{i=1..n} (FO + N + W).$$

Для всех показателей вычисляли среднее арифметическое значение и стандартную ошибку ($M+SE$). Для анализа различий в показателях между годами, сезонами и группами использовали метод главных компонент (ANOVA), F -тест для парного сравнения и корреляционный и регрессионный анализ (R).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Зоопланктон. В составе зоопланктона оз. Кривое отмечено 18 видов. Доминировали коловратка *Asplanchna priodonta* и несколько видов ветвистоусых раков (табл. 1). Коловратку *A. priodonta* отмечали в оба месяца наблюдений на всех станциях, наибольшая биомасса зарегистрирована в июне (>200 мг/м³). Из рачкового планктона по биомассе лидировала босмина *Bosmina longirostris*, в сентябре ее биомасса достигала 136 мг/м³ (ст. 1). Средний размер тела *Asplanchna priodonta* был 0.5 мм, *Bosmina longirostris* – 0.3 мм (лето 2017 г.).

Sida crystallina – одна из наиболее крупных кладоцер (1.7–2 мм) в оз. Кривое, ее немногочисленное присутствие в планктонных пробах объяснялось приуроченностью к зоне с зарослями рдеста и тростника (глубина 1–4 м). В качестве источника пищи *S. crystallina* потребляет органическое вещество эпифитов, растущих на макрофитах (Choi et al., 2016). Этот рачок – важный объект питания рыб, но доминирует в теплое время при прогреве воды >20°C.

Каланоида рода *Eudiaptomus graciloides* может быть ценным кормовым объектом рыб, особенно в период размножения, когда самки несут окрашенные яйца и заметны для рыб. В оз. Кривое *E. graciloides* размножается в феврале–марте (под льдом), к лету появляются копеподиты первых стадий, к ноябрю их развитие завершается. В сентябре взрослые рачки преобладают над копеподитами, длина половозрелых особей достигает 1 мм.

Cyclops scutifer – типичный представитель зоопланктона оз. Кривое и один из обычных видов в северных холодноводных озерах Европы. В

оз. Кривое большую часть года его популяция держится в слоях ниже 15 м при низких температурах воды (4–5°C). В таких условиях время созревания рачков удлиняется, поэтому популяция *C. scutifer* может состоять из смеси поколений, имеющих одно- и двухлетний возраст. После вскрытия озера ото льда у рачков отмечены суточные вертикальные миграции, распределение в озере неоднородное.

Зообентос. В зообентосе озера зарегистрированы олигохеты (24 вида с доминированием *Stylaria lacustris* (L.) и *Lumbriculus variegatus* (Müller)), пиявок (Glossiphoniidae gen sp., *Helobdella stagnalis* L.), двустворчатых (*Sphaerium suecicum* = *S. corneum* (L., 1758) и *Pisidium crassum* (Stelfox)) и брюхоногих моллюсков (*Lymnaea stagnalis* L., *L. ovata* (Draparnaud), *Anisus contortus* (L.) и Valvatidae), амфипод (*Gammarus lacustris* Sars, *Monoporeia affinis* (Lindstrom), *Gammaracanthus loricatus* (Sabine)) и амфибиотических насекомых. Среди насекомых обычны личинки поденок (*Ephemera vulgata* L., *Heptagenia fuscogrisea* (Retzius), *Caenis horaria* (L.) и др.), личинки и куколки ручейников (18 видов с доминированием *Phryganea bipunctata* Retzius, *Atripodes cinereus* (Curtis) и родов *Agrypnia* и *Limnephilus*), личинки вислоккрылки (*Sialis flavilatera* L.) и личинки >50 групп и видов двукрылых с доминированием мокрецов (*Palpomyia lineata* (Meigen), *Dasyhelea modesta* (Winnertz)), табанид (*Chrysops relictus* Meigen), лимонид (*Dicranota bimaculata* (Schummel)) и хириноид (*Sergentia coracina* (Zetterstedt), *Procladius choreus* (Meigen) и родов *Ablabesmyia*, *Cladotanytarsus*, *Cryptochironomus* и *Psectrocladius*).

Динамика биомассы основных групп макрозообентоса в прибрежье оз. Кривое в исследуемый период носила сходный характер в межгодовом аспекте, когда максимальные величины биомасс отмечали в начале вегетационного сезона (июнь) и осенью (Berezina et al., 2017). Такого рода закономерности изменения биомассы характерны и для других малых озер Карелии (Winberg et al., 1973; Яковлев, 2005; Куликова, Рябинкин, 2015). Они обусловлены наибольшим нарастанием биомассы донных животных при низких температурах в течение осенне-весеннего периода и снижением общей биомассы бентоса после массового вылета амфибиотических насекомых в первой половине лета (Голубков, 2000), при котором изменяется и соотношение основных групп бентоса. По биомассе основу сообщества на ст. 1 формируют амфиподы *Gammarus lacustris*, моллюски родов *Pisidium* и *Sphaerium*, поденки *Ephemera vulgata*, вислоккрылки и хириноида *Sergentia coracina*, на более глубокой ст. 2 – амфипода *Monoporeia affinis* и личинки хириноид.

Биомасса беспозвоночных немного различалась между станциями, но в целом наибольших значений достигала в литорали – 18–19 г/м² в 2017 г.

Таблица 1. Биомасса (мг/м³) доминирующих групп зоопланктона в оз. Кривое в 2017 г.

Группа зоопланктона	Июнь			Сентябрь		
	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3
Микрофаги						
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet, 1892	1.3	—	0.15	5.1	3.2	7.5
<i>Filinia terminalis</i> (Plate, 1886)	0.3	—	0.01	—	—	—
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	—	—	—	—	—	<0.1
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879)	1.2	1.83	0.34	—	—	0.1
<i>Polyarthra remata</i> Skorikov, 1896	—	—	0.32	—	—	—
<i>Synchaeta</i> sp.	—	—	—	—	0.2	—
Макрофилтраторы						
<i>Alonella nana</i> (Baird, 1843)	<0.1	—	—	—	—	—
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller, 1785)	2.1	1.1	0.1	135.8	59.1	27.8
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars, 1862	1.6	1.0	0.3	22.9	1.5	10.6
<i>Daphnia cristata</i> Sars, 1862	—	0.4	—	1.7	14.3	59.1
<i>Holopedium gibberum</i> Zaddach, 1855	2.7	—	0.5	0.7	<0.1	—
<i>Sida cristallina</i> (O.F. Müller, 1776)	0.3	0.4	—	—	3.0	—
Науплиусы Cyclopoida	1.9	0.6	0.7	—	—	0.1
Науплиусы Calanoida	2.7	0.5	1.9	0.2	1.5	0.3
Копеподиты I–III стадий Calanoida	5.5	0.7	5.5	20.3	2.4	5.5
Копеподиты I–III стадий Cyclopoida	3.3	7.1	5.4	0.1	10.9	0.1
Альго- и зоофаги						
<i>Eudiaptomus graciloides</i> (Lilljeborg, 1888)	2.3	—	—	8.1	4.5	4.5
Факультативные хищники						
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	71.4	208.3	150.08	75.0	55.6	25.0
<i>Cyclops scutifer</i> Sars, 1863	3.2	0.7	—	5.5	—	0.3
Хищники						
<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof, 1891)	—	—	—	3.7	<0.1	<0.1
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844)	0.1	—	0.7	—	1.5	—
<i>Polyphemus pediculus</i> (L., 1761)	—	—	—	3.0	3.0	3.3

и 11–13 г/м² в 2019 г. На глубине 8 м этот показатель существенно снижался (в 7–12 раз) и имел значения 1.8–2.8 г/м² (рис. 2). В комплекс основных групп входили моллюски (95–99% из них двустворчатые моллюски), амфиподы, хирономиды и личинки насекомых (поденок, ручейников и вислокрылок). Различия по биомассе достоверны между этими таксонами ($F_{4,11} = 3.56, p = 0.013$), моллюски наиболее сильно отличались по биомассе от всех остальных групп. Биомассы амфипод и личинок насекомых (коэффициент корреляции 0.78) и хирономид и моллюсков (0.67) положительно коррелировали между собой. Моллюски вносили существенный вклад (от 60 до 90%) в общую биомассу на глубине 3 м, амфиподы – 40–67% на глубинах 8–9 м и 30–56% – в литорали. Биомасса прибрежных амфипод (*Gammarus lacustris*) имела значимые межгодовые раз-

личия (выше в 2017 г.), биомасса глубоководных амфипод (*Monoporeia affinis*) была сходна в разные годы, варьируя от 0.7 до 1.9 г/м².

Продолжительность жизни *Gammarus lacustris* в этом озере составляет около одного года. Первые самки с яйцами появляются к концу мая и началу июня (Berezina et al., 2021). В течение июня–октября основная часть его популяции сосредоточена на мелководных участках глубиной 0.2–1.5 м, где есть благоприятные условия для питания, роста и размножения. В это время половозрелые особи гаммаруса имеют размеры 8–14 мм. Большинство самок *G. lacustris* выметывает молодь в начале июля, и размножение полностью прекращается. К августу “старые” особи отмирают, а основу популяции (~70% ее общей численности) составляют особи нового поколения длиной тела 2–5 мм. В сентябре преобладают (90–95% общей

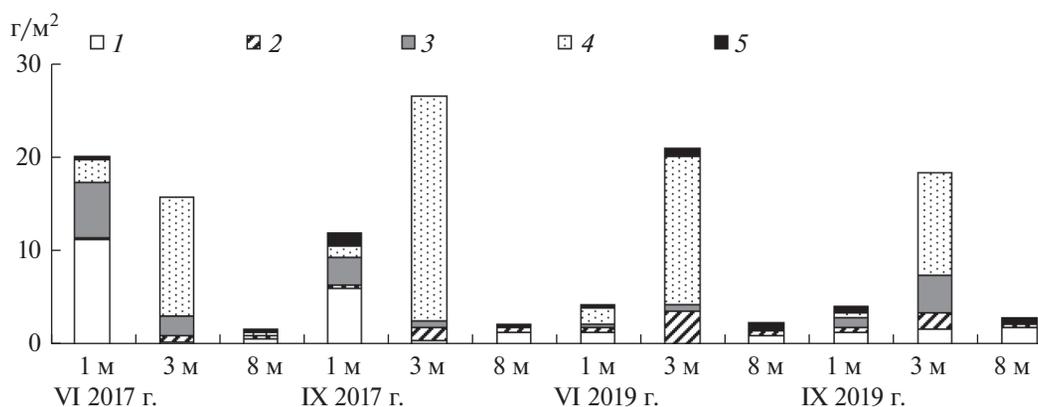


Рис. 2. Средняя биомасса разных групп макрозообентоса в оз. Кривое: в литорали – мелководе и ст. 1 и в сублиторали – ст. 2. 1 – амфиподы, 2 – хирономиды, 3 – ручейники, поденки и вислокрылки, 4 – моллюски, 5 – прочие.

численности) рачки с длиной тела 3–8 мм, крупные рачки (>12 мм) отсутствуют. Поздней осенью в прибрежье устанавливается лед (до 70 см толщиной), и популяция амфипод мигрирует на зимовку в более глубокие (1.5–5 м) районы озера с температурой воды 2–4°C. К концу марта–началу апреля следующего года амфиподы нового поколения достигают дефинитивных размеров (8–14 мм).

Жизненный цикл амфиподы *Monoporeia affinis* во многом отличается от такового предыдущего вида (Berezina et al., 2021). В изученном озере этот вид моноциклический, достигает половой зрелости (при длине тела 6–8 мм) к осени второго года жизни. Самцы в озере встречаются с октября до конца зимы, после спаривания с самками они погибают. В декабре–январе самки откладывают яйца и вынашивают их в течение всей зимы в марзупиуме (выводковой камере). Пополнение популяции *M. affinis* молодью размером 1.5 мм происходит в конце марта или начале апреля. После выхода молоди в марте самки отмирают. К осени особи весенней генерации достигают 5 мм и зимой почти не растут, возобновляя рост весной следующего года. Таким образом, летом популяция *M. affinis* представлена особями двух когорт – перезимовавшей генерацией (5–6 мм) и молодью (2–3 мм), – а осенью – подростками сеголетками (4–5 мм) и взрослыми половозрелыми рачками (7–8 мм) второго года жизни.

Личинки поденки-эфимеры *Ephemera vulgata*, как и личинки ручейника *Phryganea bipunctata* и вислоккрылок *Sialis* sp. достигают высоких биомасс в бентосе озера в сентябре–октябре, зимуют и весной следующего года заканчивают развитие, вылетая из озера в конце мая–начале июня. Летом встречаются мелкие личинки младших возрастов. В зависимости от условий размножение может происходить каждый год (унивольтинный цикл) или 1 раз в 2–3 года (семивольтинный). В бентосе отмечены личинки поколений разных

лет, поэтому биомассы этих групп насекомых в озере сильно варьируют в межгодовом аспекте.

Моллюски *Pisidium crassum* и *Sphaerium corneum* очень многочисленны в литорали. Размножение этих видов начинается поздней весной, первая молодь появляется в июне. В середине июня большинство двустворок (5–6 мм) несут молодь в мантийной полости (до 18–30 экз. в одном моллюске). Летом молодь концентрируется в основном на мелководе, наиболее крупные особи предпочитают глубины 3–4 м.

Состав пищевого комка рыб. Спектр питания окуня и ряпушки широк и включает 10 групп беспозвоночных, объединяющих 25 видов и форм. Основные объекты питания представлены на рис. 3. Межгодовые различия в среднемассовом вкладе (%) групп в питание окуня и ряпушки недостоверны (W-тест, все значения $p > 0.05$; окунь – $F = 0.71$, $p = 0.23$, ряпушка – $F = 0.51$, $p = 0.08$). Уровень межгодового сходства пищевого спектра достигал 88% у окуня и 91% у ряпушки.

Доли амфипод *Gammarus lacustris* и *Monoporeia affinis* в пищевом комке окуня достигали в среднем 86% (2017 г.) и 81% (2019 г.) (рис. 4). Выявлены достоверные сезонные различия во вкладе разных групп в питание этого вида (ANOVA, $F_{3,19} = 7.00$, $p = 0.0001$). Так, вклад *Gammarus lacustris* в пищевом комке окуня составил 78% в июне 2017 г. и был на 40% ниже в сентябре (F -тест, $F = 3.07$, $p = 0.02$), вклад *Monoporeia affinis* снижался с 16% в июне до 5% в сентябре (F -тест, $F = 4.4$, $p = 0.003$). Моллюски (*Lymnaea* spp., Sphaeriidae) и рыбы (девятииглая колюшка и ряпушка) по доле в массе пищевого комка в сентябре (8–11%) значительно превышали таковые в июне (0–6%). Планктонные *Sida crystallina*, *Bosmina longirostris* и, в меньшей степени, *Eudiaptomus graciloides* потреблялись окунем осенью (до 18% массы пищевого комка), летом эти виды в питании не отмечены.

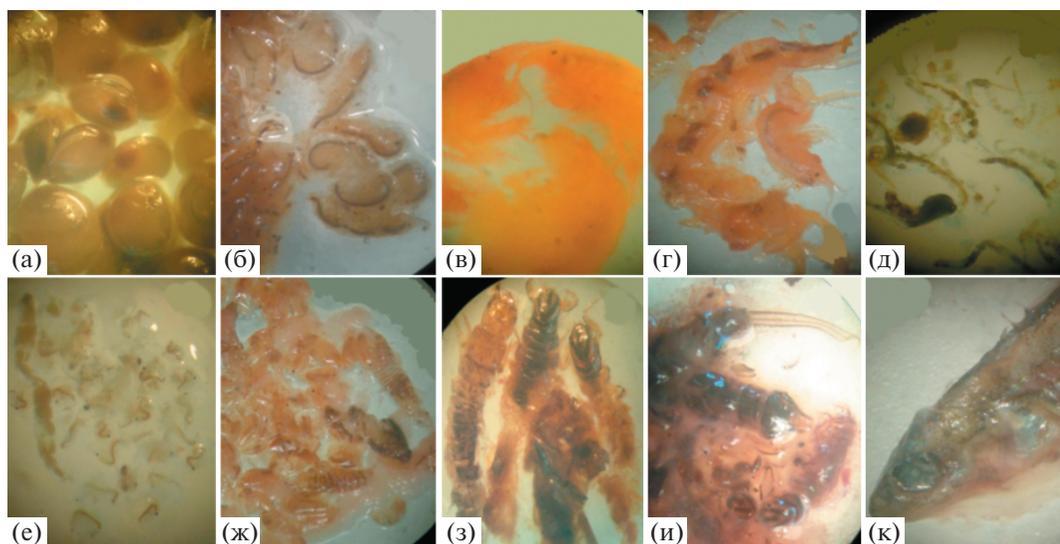


Рис. 3. Фото основных пищевых объектов в содержимом желудков окуня и ряпушки: а – моллюск *Sphaerium nitidum*, б – амфипода *Monoporeia affinis*, в – амфипода *Gammarus lacustris*, г – амфиподы *Gammaracanthus loricatus* и *Monoporeia affinis*, д – личинки и куколки хирономид, е – кладоцера *Bosmina longirostris*, ж – кладоцера *Sida crystallina* и личинки жука *Hydroporus* sp., з – личинки ручейников Phryganeidae и вислокрылки *Sialis*, и – личинки поденки *Ephemera vulgata* и ручейников, к – девятииглая колюшка (из окуня).

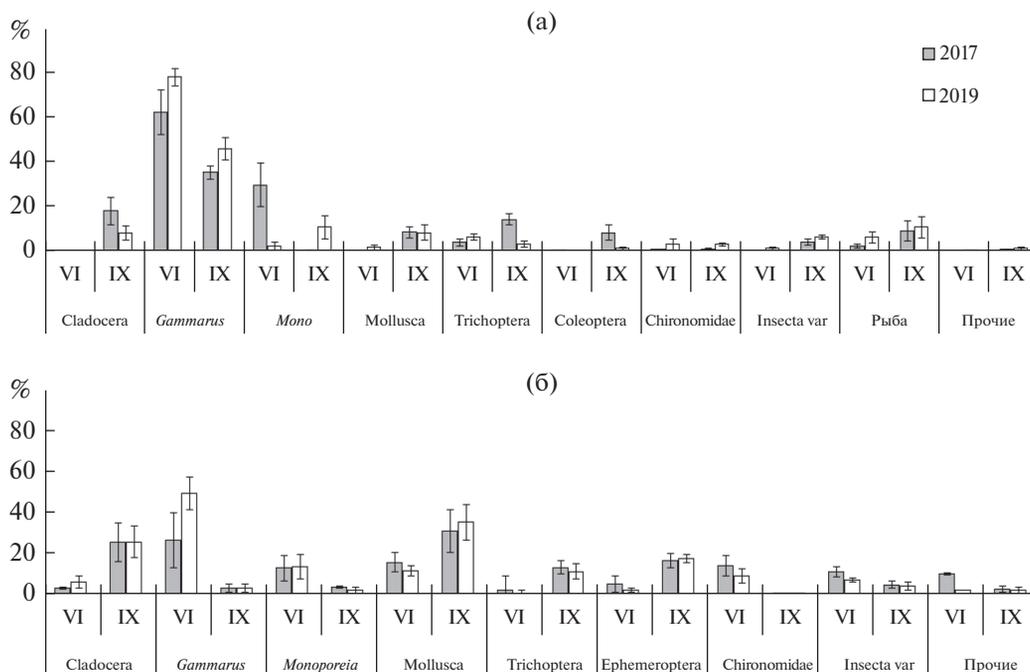


Рис. 4. Средний вклад объектов (% массы пищевого комка) в питание окуня *Perca fluviatilis* (а) и ряпушки *Coregonus al-bula* (б) в июне и сентябре 2017 и 2019 гг. в оз. Кривое.

В пищевом комке ряпушки сезонные различия в выборе предпочитаемых объектов питания ярко выражены (рис. 4). В июне доля амфипод *Gammarus lacustris* и *Monoporeia affinis* достигала в среднем >50% по массе, мелких двустворчатых моллюсков – 14%, куколок и личинок двукрылых –

12%. В сентябре масса амфипод в пищевом комке ряпушки снизилась до 5%, а доля моллюсков возросла в три раза (рис. 4). Основными объектами питания в это время были моллюски *Lymnaea* spp. и *Sphaeriidae*, личинки насекомых *Phryganea bipunctata*, *Ephemera vulgata*, кладоцеры *Sida crystallina* и

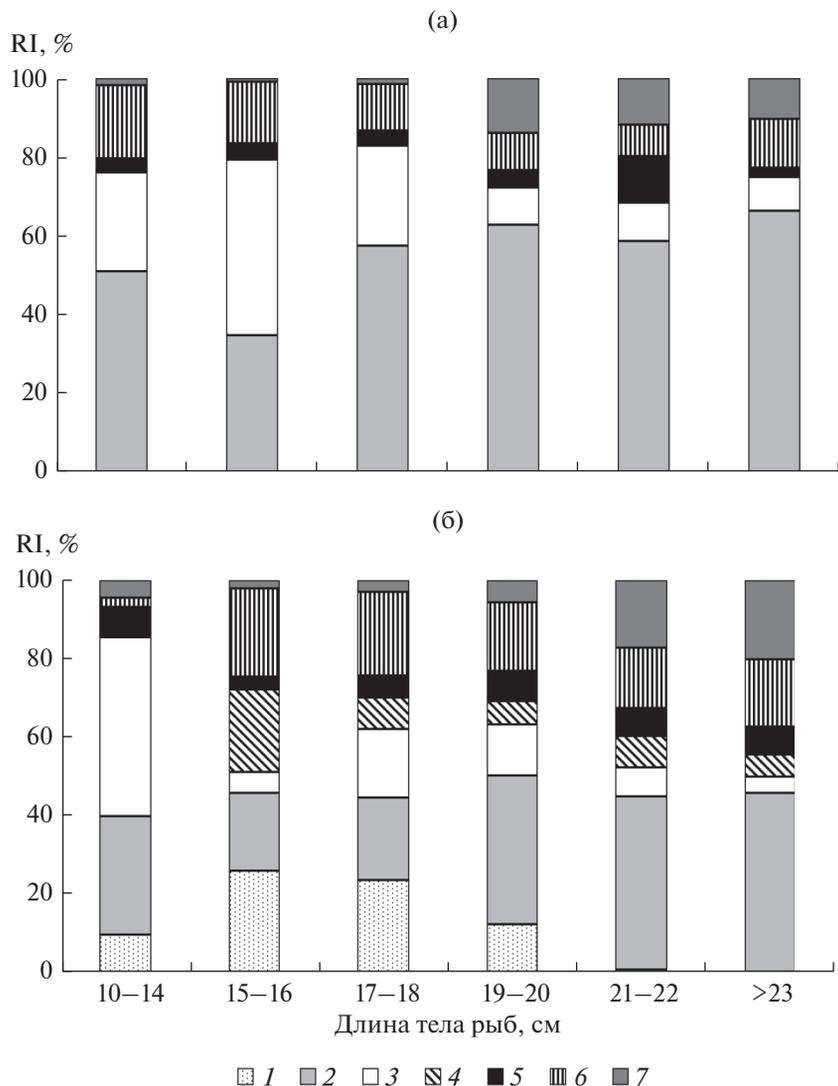


Рис. 5. Индекс относительной значимости (RI, %) основных компонентов питания у разноразмерных групп окуня *Percu fluviatilis* рассчитан как среднее для двух изученных лет: а – июнь, б – сентябрь. Объекты питания: 1 – *Cladocera*, 2 – *Gammarus lacustris*, 3 – *Monoporeia affinis*, 4 – *Sphaerium*, *Lymnaea*, 5 – Chironomidae (куколки, экзувии, личинки), 6 – личинки водных насекомых (ручейников, поденок, вислокрылок, жуков и др.), 7 – рыбы (колюшка и ряпушка).

Bosmina longirostris (>25% по массе). Также ряпушка потребляла икру своих же сородичей, однако доля этого компонента была <5%. Отмечены и наземные насекомые (муравьи), экзувии насекомых, колонии ностока и детрит.

Прослеживаются вариации в составе и относительной значимости объектов питания у рыб разной длины (рис. 5, 6). В июне в питании окуня всех размерных групп 54–84% составляли гаммарусы, в меньшей степени – монопорейи (>25% у окуня – размером <17 см). С ростом окуня в пище достоверно снизилась доля личинок ручейников ($R = -0.93$, $F_{1,6} = 24.5$; $p < 0.016$), а доля рыб (колюшек) в питании стала более заметной (10–14% при длине >18 см).

В сентябре у окуня разного размера выявлены различия в значимости амфиподы *Monoporeia affinis* как объекта питания. У мелких рыб доля этого вида была до 45%, а с увеличением размера рыб снижалась ($R = -0.82$, $F_{1,6} = 8.13$; $p = 0.021$), при этом доля *Gammarus lacustris* оставалась высокой и у наиболее крупных рыб (>40%). У окуня размером 19–23 см доля рыб (колюшек, ряпушек) в пище достигала 17–20%, отмечены останки *Gammarracanthus loricatus* (рис. 3) с глубин >20 м.

Ряпушка характеризовалась высокой сезонной вариабельностью вклада в питание разных групп бентоса и планктона ($F_{1,4} = 218$, $p < 0.0001$). Летом основу питания ряпушки размером 10–16 см формировали амфиподы разных видов, куколки хирономид и личинки ручейников. У рыб

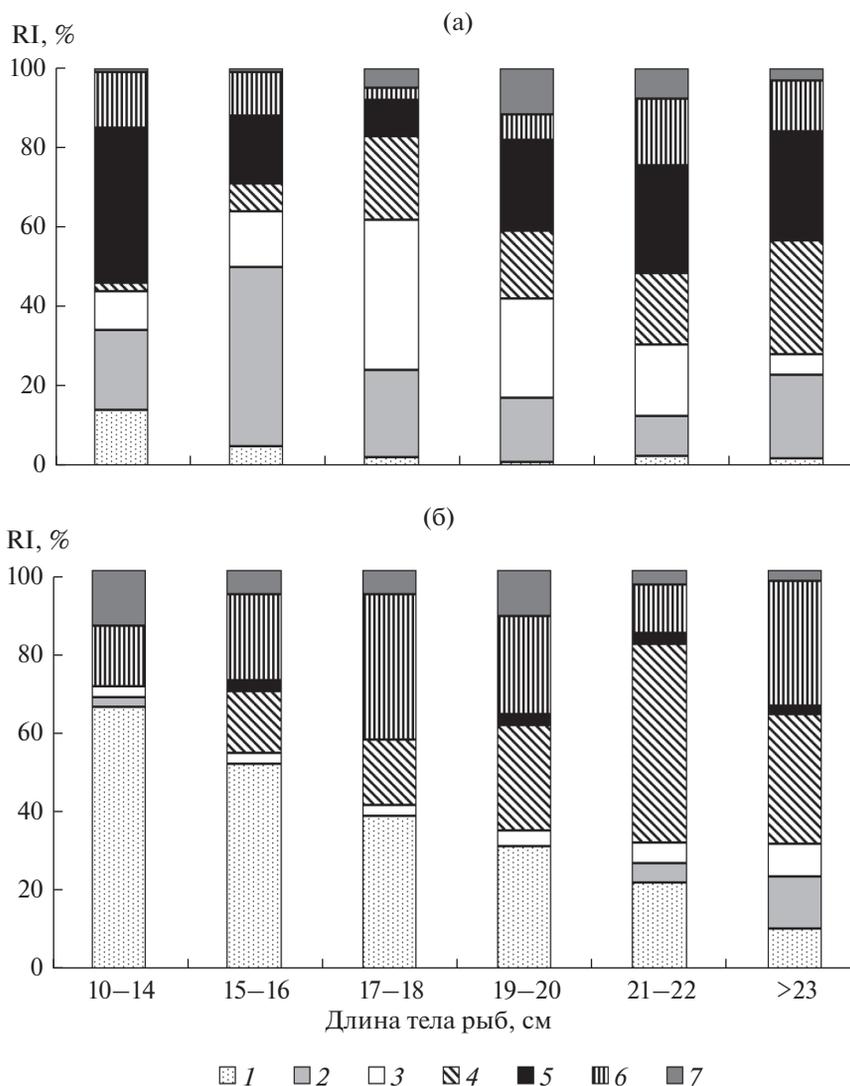


Рис. 6. Индекс относительной значимости (RI, %) основных компонентов питания у разновозрастных групп ряпушки *Coregonus albula* рассчитан как среднее для двух изученных лет: а – июнь, б – сентябрь. Объекты питания: 1 – Cladocera, 2 – *Gammarus lacustris*, 3 – *Monoporeia affinis*, 4 – *Sphaerium*, *Lymnaea*, 5 – Chironomidae (куколки, экзвиви, личинки), 6 – личинки водных насекомых (ручейников, поденок, вислокрылок, жуков и др.), 7 – прочее (икра рыб и редкие группы (пиявки, копеподы, мокрецы и другие двукрылые, муравьи, детрит)).

17–22 см доля моллюсков *Lymnaea* spp. была выше ($R = 0.88$, $F_{1,4} = 13.2$; $p = 0.02$), а доля амфипод в 2 раза ниже, чем у рыб меньшей длины ($R = -0.87$, $F_{1,4} = 12$; $p = 0.03$).

Осенью при увеличении роли планктонных рачков в питании ряпушки наблюдалась четкая корреляция их значимости с размером рыб ($R = -0.86$, $F_{1,4} = 16.9$; $p = 0.03$). У мелкой (≤ 15 см) ряпушки индекс относительной значимости планктонных рачков был $>65\%$ (рис. 6), это $\sim 450-1000$ экз. *Bosmina longirostris* или 100–250 экз. *Sida crystallina*. С увеличением длины ряпушки доля кладоцер достоверно снижалась до 10%. Более крупная ряпушка предпочитала потреблять зообентос, включая личинок поденок, ручейников и гаммарусов. Также, с

ростом рыб доля моллюсков Sphaeriidae в их питании возрастала ($R = 0.91$, $F_{1,4} = 18.6$; $p = 0.01$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

На основе полученных результатов выявлено, что бентосные беспозвоночные – наиболее важный пищевой ресурс для среднеразмерных окуня и ряпушки в оз. Кривое. В сезонном аспекте доля разных групп в пище варьирует, но летом ($>90\%$) и осенью ($>40\%$) в питании окуня наиболее значимы амфиподы (*Gammarus lacustris*, *Monoporeia affinis*) (рис. 2), доминирующие в зообентосе озера. В питании ряпушки доля этих амфипод в

июне >50%, однако осенью в ее пище доминируют моллюски (до 50%) и кладоцеры (до 18%).

Смена объектов питания окуня и ряпушки осенью, наблюдаемая в оба года исследований, отмечена ранее (Berezina et al., 2018). Она может быть обусловлена сезонными изменениями в структуре сообществ беспозвоночных: массовым развитием тех или иных видов или достижением ими размеров, при которых рыбы способны использовать их в пищу. По крайней мере, это справедливо для амфипод, моллюсков (рис. 2) и *Bosmina longirostris* (табл. 1), наибольшие биомассы которых в сообществах отмечены в периоды их наиболее интенсивного использования в пищу рыбами. Ряпушка *Coregonus albula*, известная как зоопланктофаг, в условиях северного озера активно питается зообентосом. В некоторых арктических регионах вселившаяся в озера мелкоразмерная ряпушка включала в пищу даже рыб, поскольку зоопланктона было недостаточно (Gamst et al., 2011; Reshetnikov et al., 2020).

Смена рыбами пищевых объектов напрямую связана с особенностями жизненных циклов видов жертв и определяется достаточной биомассой объекта в озере. Доминирование в первой половине лета крупных половозрелых особей *Gammarus lacustris* в составе бентоса обуславливает и высокую интенсивность питания ими окуня и ряпушки. С появлением потомства и последующим отмиранием взрослого поколения, основу в популяции этих амфипод формируют мелкие особи новой генерации, менее потребляемые рыбами. Осенью пищевой спектр рыб формируется за счет других представителей бентофауны — личинок насекомых (ручейников, поденок) и моллюсков. Крупные окуни больше, чем в летний период, питались колюшкой и ряпушкой (до 20%), но, по-прежнему, основу их пищи составлял зообентос (на 40% амфиподы).

Во многих озерах других регионов окуни на бентосоядной стадии часто потребляют амфипод в качестве основного корма (Eckmann et al., 2008). Например, в Ладожском озере доля амфипод *Gmelinoides fasciatus* и *Monoporeia affinis* в рационе окуня была >60% (Berezina, Strelnikova, 2010). В оз. Кривое окунь при достижении длины тела 18 см перешел на питание рыбой, в других озерах это случается раньше, при длине 15–16 см (Naakana et al., 2007; Yazıcıoğlu et al., 2016). Время наступления рыбаоядной стадии окуня различается в разных озерах и зависит от плотности и размерных характеристик других рыб (Persson, Eklöv, 1995).

Хотя в годовом масштабе макробеспозвоночные, по-видимому, являются наиболее важным пищевым ресурсом рыб в оз. Кривое, в осеннем питании окуня (18% массы пищевого комка) и ряпушки (25%) рачковый планктон также важен. Летом планктонные рачки отмечены в питании

ряпушки в незначительных количествах, окунь же ими совсем не питался. В прошлые годы (2004, 2008) в озере были выявлены сходные черты в летнем питании окуня (Стрельникова и др., 2019). В 2009 г. (Berezina et al., 2018) так же, как и в изученные годы, отмечали увеличение доли кладоцер в пищевом комке рыб (до 22%) в осенний период (сентябрь, октябрь). В питании арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) также выявлено увеличение доли зоопланктона (с 6 до 82%) в конце сезона открытой воды (Eloranta et al., 2010), хотя в течение лета основу его пищи составляли донные беспозвоночные. Эта особенность при подготовке рыб к зимовке, она связана с необходимостью запасаания ими липидов, которые в большом количестве содержатся в ракообразных (Eloranta, 2010).

Веслоногий рачок *Cyclops scutifer* не употреблялся в пищу рыбами. Другой веслоногий рачок *Eudiaptomus graciloides* встречался в питании окуня и ряпушки только осенью и в незначительных количествах (<2%), что, по-видимому, связано с его небольшой биомассой в озере (4–8 мг/м³) (табл. 1). Как и в оз. Кривое, в других озерах он входил в рацион ряпушки только осенью (Czarkowski et al., 2007).

Из планктонных ракообразных основные пищевые объекты ряпушки в оз. Кривое — наиболее массовые (*Bosmina longirostris*) и крупные (*Sida cristallina*) кладоцеры, которые менее подвижны, по сравнению с веслоногими рачками. В разных озерах в питании рыб доминируют планктонные рачки разных видов, массовые в том или ином водоеме. Так, в оз. Вигры (Wigry, Польша) ряпушка предпочитает питаться *Cyclops vicinus* Uljanin и *Daphnia* spp. (Czarkowski et al., 2007), в оз. Меларэн (Mälaren, Швеция) — *Bosmina* sp. (Northcote, Hammar, 2006). Однако, планктонный доминирующий в оз. Кривое вид *Asplanchna priodonta*, несмотря на относительно крупные размеры и высокие биомассы (до 88%) (табл. 1), не отмечен в пище ряпушки. Возможно, эта коловратка была недоучтена, поскольку имеет мягкое тело и быстро разрушается уже в пищевом комке рыб, в то время как рачки долго сохраняются в желудке (Sutela, 1994). Другие виды коловраток также не встречались в пище рыб из оз. Кривое. Вместе с тем имеются сведения о присутствии коловраток *Synchaeta pectinata* Ehrenberg, *Filina maior* (Colditz) и *Keratella cochlearis* (Gosse) в пище ряпушки оз. Плещеево (Халько и др., 2019).

Задача дальнейших исследований — изучить спектр питания рыб в подледный период (декабрь–конец мая), поскольку такие данные единичны. Возможно, в зимне-весенний период особая роль будет определена для размножающихся ракообразных, достигших в этот период максимальных размеров, биомасс и пищевого качества. Также

необходимо сравнительное изучение питания рыб в разных озерах арктического региона.

Выводы. Изучение состава зоопланктона и зообентоса и их вклада в питание рыб длиной тела >10 см: окуня *Perca fluviatilis* и ряпушки *Coregonus albula* в олиготрофном субарктическом оз. Кривое показало четкую связь пищевого спектра рыб с динамикой биомасс массовых видов беспозвоночных. Ряпушка, известная преимущественно как планктофаг, в условиях северного озера, где рачкового планктона мало, активно питалась зообентосом амфиподами – летом и сфереидами – осенью. Основу питания молоди окуня составляли крупные амфиподы (40–90%). Выявлено осеннее возрастание роли планктонных ракообразных (20%) в питании обоих видов рыб. Крупный окунь не переходил к облигатной ихтиофагии, оставаясь эврифагом с высокой долей донных беспозвоночных. Для окуня и ряпушки характерна сезонная смена пищевых объектов, повторяющаяся из года в год и связанная с особенностями жизненных циклов видов зоопланктона и зообентоса, потенциальных объектов питания этих рыб. Таким образом, основной момент, определяющий характер питания окуня и ряпушки в субарктических озерах, – массовое развитие доступных кормовых организмов. При этом важны и качественные характеристики кормовых объектов, т.е. выбор рыбами в пищу не только массовых и относительно крупных, но и ценных в пищевом отношении организмов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят за помощь в проведении работ коллектив Беломорской биостанции “Картеш” Зоологического института РАН.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена по гранту Минобрнауки Российской Федерации (AAAA-A19-119020690091-0) и Российского фонда фундаментальных исследований (19-04-01000a).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голубков С.М. 2000. Функциональная экология личинок амфибиотических насекомых // Труды Зоологического института РАН. Т. 284.
- Зубова Е.М., Кашулин Н.А. 2019. Питание сига *Coregonus lavaretus*, европейской ряпушки *C. albula* и европейской корюшки *Osmerus eperlanus* в оз. Имандра // Тр. Ферсмановской научной сессии Геологического института Кольского научно-центра РАН. Т. 16. С. 203.
- Куликова Т.П., Рябинкин А.В. 2015. Зоопланктон и макрозообентос малых водоемов разных типов ландшафтов южной Карелии // Тр. Карельского научного центра РАН. № 6. 2015. С. 47. <https://doi.org/10.17076/bg25>
- Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. Москва: Наука.
- Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В., Савосин Д.С. 2016. Окунь *Perca fluviatilis* (Percidae) разнотипных водоемов Карелии // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. № 2(155). С. 57.
- Стрельникова А.П., Березина Н.А., Жгарева Н.Н. 2019. Особенности летнего питания и пищевая специализация молоди окуня в оз. Кривое (северная Карелия) // Гидробиол. журн. Т. 55. № 6. С. 46.
- Халько Н.А., Терещенко Л.И., Малина Ю.И., Базаров М.И. 2019. Сезонные и межгодовые изменения спектра питания европейской ряпушки *Coregonus albula* (L.) в оз. Плещеево // Биол. внутр. вод. № 2. Вып. 2. С. 99. <https://doi.org/10.1134/S0320965219030100>
- Хлебович Т.В. 2010. Структурные и трофические характеристики протозойного планктона приполярного озера (Северная Карелия) // Биол. внутр. вод. № 3. С. 59.
- Яковлев В.А. 2005. Пресноводный зообентос северной Фенноскандии (разнообразие, структура и антропогенная динамика). Апатиты: Изд-во Карельск. науч. центра РАН. Ч. 2.
- Berezina N.A., Strelnikova A.P. 2010. The role of the introduced amphipod *Gmelinoides fasciatus* and native amphipods as fish food in two large-scale north-western Russian inland water bodies: Lake Ladoga and Rybinsk Reservoir // J. Appl. Ichthyol. V. 26 Issue s2. P. 89. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01493.x>
- Berezina N.A., Strelnikova A.P., Maximov A.A. 2018. The benthos as the basis of vendace and perch diets in an oligotrophic subarctic lake // Polar Biology. V. 41. P. 1789. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2319-0>
- Berezina N.A., Maximov A.A., Umnova L.P. et al. 2017. Excretion by benthic invertebrates as important source of phosphorus in oligotrophic ecosystem (Lake Krivoe, Northern Russia) // J. Sib. Fed. Univ. Biology. V. 10. № 4. P. 485. <https://doi.org/10.17516/1997-1389-0046>
- Berezina N., Kalinkina N., Maximov A. 2021. Distribution and functional ecology of malacostracan crustaceans in Russian Northern and Arctic Lakes // Lake Water: Properties and Uses (Case Studies of Hydrochemistry and Hydrobiology of Lakes in Northwest Russia). Series: Climate Change and its Causes, Effects and Prediction. New York: Nova Science Publishers. P. 229.
- Choi J., Jeong K., Kim S. et al. 2016. Distribution and attachment characteristics of *Sida crystallina* (O.F. Müller, 1776) in lentic freshwater ecosystems of South Korea // J. Ecol. Environ. V. 40. 7. <https://doi.org/10.1186/s41610-016-0006-z>
- Czarkowski T.K., Martyniak A., Kapusta A. et al. 2007. Feeding ecology of vendace, *Coregonus albula* (L.), in Lake Wigry (northeastern Poland) // Arch. Pol. Fish. V. 15. № 2. P. 117.
- Eckmann R., Mörtl M., Baumgärtner D. et al. 2008. Consumption of amphipods by littoral fish after the replacement of native *Gammarus roeselii* by invasive *Dikerogammarus villosus* in Lake Constance // Aquatic Invasions.

- V. 3. P. 187.
<https://doi.org/10.3391/ai.2008.3.2.9>
- Eloranta A.P., Kahilainen K.K., Jones R.I. 2010. Seasonal and ontogenetic shifts in the diet of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in a subarctic lake // J. Fish Biol. V. 77. P. 80.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02656.x>
- Gamst S., Gjelland K.Ø., Reshetnikov Y.S. et al. 2011. A planktivorous specialist turns rapacious: Piscivory in invading vendace *Coregonus albula* // J. Fish Biol. V. 78. P. 332.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02831.x>
- Haakana H., Huuskonen H., Karjalainen J. 2007. Predation of perch on vendace larvae: diet composition in an oligotrophic lake and digestion time of the larvae // J. Fish. Biol. V. 70. P. 1171.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01383.x>
- Hyslop E.J. 1980. Stomach contents analysis – a review of methods and their application // J. Fish. Biol. V. 17. P. 411.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x>
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European Freshwater Fishes. Kottelat, Cornol, Switzerland. Freyhof, Berlin, Germany. ISBN: 978-2-8399-0298-4. 646 p.
- Northcote T.G., Hammar J. 2006. Feeding ecology of *Coregonus albula* and *Osmerus eperlanus* in the limnetic waters of Lake Malaren, Sweden // Boreal Env. Res. V. 11. P. 229.
- Persson L., Eklöv P. 1995. Prey refuges affecting interaction between piscivorous perch (*Perca fluviatilis*) and juvenile perch and roach (*Rutilus rutilus*) // Ecology. V. 76. P. 70.
<https://doi.org/10.2307/1940632>
- Reshetnikov Y.S., Sterligova O.P., Anikieva L.V., Koroleva I.M. 2020. Manifestation of unusual features in fish exposed to a new environment by the example of vendace *Coregonus albula* and European smelt *Osmerus eperlanus* // J. Ichthyol. V. 60. P. 491.
<https://doi.org/10.1134/S0032945220030145>
- Schindler D.E., Scheuerell M.D. 2002. Habitat coupling in lake ecosystems // Oikos. V. 98. P. 177.
<https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.980201.x>
- Sutela T. 1994. Digestion of zooplankton in the alimentary tract of vendace (*Coregonus albula*) larvae // J. Fish Biol. V. 44. № 4. P. 591.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1994.tb01235.x>
- Winberg G.G., Alimov A.F., Boullion V.V. et al. 1973. Biological productivity of two subarctic lakes // Freshwater Biol. V. 3. Iss. 2. P. 177.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1973.tb00071.x>
- Yazıcıoğlu O., Yılmaz S., Yazıcı R. et al. 2016. Feeding ecology and prey selection of European perch *Perca fluviatilis* inhabiting a eutrophic lake in northern Turkey // J. Fresh. Ecol. V. 31. P. 641.
<https://doi.org/10.1080/02705060.2016.1220432>

The Food Spectrum of Fishes in Connection with the Composition of Zooplankton and Benthos in the Sub-Arctic Lake

N. A. Berezina^{1,*}, L. F. Litvinchuk¹, and A. A. Maximov¹

¹Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

*e-mail: nadezhda.berezina@zin.ru

The seasonal variations of biomass of planktonic and bottom invertebrates and their contribution to the diet of fish (>10 cm body length), perch *Perca fluviatilis* and vendace *Coregonus albula*, in oligotrophic subarctic lake (Lake Krivoe) were studied. The distinct relationship of the food spectrum of fish with the composition of zooplankton and zoobenthos was revealed. It was shown that fish prefer to eat mass objects (mainly zoobenthos), but both seasonal variability of their contribution to the diet and their relative importance in fish of different lengths are significant. Amphipods (*Gammarus lacustris*, *Monoporeia affinis*) accounted for >90% in summer and >40% in autumn in the total mass of perch stomachs. Vendace consumed amphipods in the summer (>50%) and mollusks (up to 50%) in the fall. Cladocerans are important items in the autumn diet of fish (18–25%). In the diet of 18–25 cm perch, although the contributions of stickleback and vendace increased, amphipods still prevailed (>40%).

Keywords: fish feeding, trophic chains, plankton, benthos, northern Karelia

ОРГАНИЗАЦИЯ И ФУНКЦИИ ОСМОТИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ФРАКЦИЙ ПРОТЕОМА ПЛАЗМЫ РЫБ (Pisces) (ОБЗОР)

© 2021 г. А. М. Андреева*

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

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

Поступила в редакцию 04.12.2020 г.

После доработки 23.12.2020 г.

Принята к публикации 12.01.2021 г.

Проведен анализ разнообразия состава осмотически активных белковых фракций плазмы у представителей низших водных пойкилотермных позвоночных – рыб (Pisces), в группе костных рыб (Osteichthyes). Низкомолекулярные белки плазмы рассмотрены на примере модельных видов двоякодышащих рыб (Dipnoi), осетрообразных (Acipenseriformes) и наиболее детально – в группе экологически пластичных костистых рыб (Teleostei); в качестве групп сравнения использовали модельных представителей примитивных бесчелюстных рыбообразных (Petromyzoniiformes) и высших позвоночных (Mammalia). Результаты показали присутствие альбуминов в низкомолекулярных фракциях плазмы у древних и низших костистых рыб, у бесчелюстных рыбообразных и млекопитающих. Выявлен особый статус высших Teleostei, у которых вместо альбумина в составе низкомолекулярных фракций доминируют другие белки – белок тепловой акклимации, ингибиторы сериновых и цистеиновых протеиназ, и липопротеины высокой плотности. Белковое разнообразие осмотически активных фракций плазмы в разных группах позвоночных рассмотрено в форматах концепций о консервативном составе белков плазмы позвоночных, крупномономерной организации белков плазмы, критической солености и “безальбуминовой” модели капиллярного обмена у рыб. На обсуждение выносятся эволюционная модель протеома плазмы позвоночных, в которой определены стратегии формирования и эволюции протеома плазмы у предков позвоночных, рассмотрена их связь с соленостью внешней и внутренней среды.

Ключевые слова: Pisces, Teleostei, осмотически активные белки, эволюционная модель, протеома плазмы

DOI: 10.31857/S0320965221040045

ВВЕДЕНИЕ

Важность проблемы организации протеома плазмы позвоночных обусловлена его ключевой ролью в поддержании баланса внеклеточной жидкости в организме. Вопросы его организации традиционно регламентируют концепции о консервативном фракционном составе белков плазмы Vertebrata и их крупномономерной организации (Schulz, Schirmer, 1979). Сравнительные исследования глобулинов плазмы высших и низших Vertebrata указывают на их гомологию (Anderson et al., 2004; Lucitt et al., 2008; Vabaei et al., 2013). Что касается белков НМ-фракций плазмы, то они демонстрируют высокий уровень разнообразия, особенно в группе водных пойкилотермных низших позво-

ночных – Pisces. Так, у хрящевых (Elasmobranchii) и высших костистых (Teleostei) рыб в составе НМ-фракций плазмы отсутствует альбумин (Ballantyne, 2016; Li et al., 2017a), а группу Teleostei отличает гетерогенность НМ-фракций (Кирпичников, 1987; Andreeva, 2012) и обилие в них олигомерных белков (Andreeva, 2019). Объяснить эти особенности на основе сведений о структуре протеома плазмы высших позвоночных невозможно, поскольку в состав их НМ-фракций входит только один белок – альбумин. Между тем, среди белков плазмы именно НМ-фракция проявляет наибольшую осмотическую активность, участвуя в эффективном связывании воды и поддержании КОД плазмы, поэтому анализ стратегий ее организации в низших таксонах (Pisces) имеет прямое отношение к проблеме эволюционного становления капиллярного обмена у позвоночных.

В обзоре проведен сравнительный анализ разнообразия белкового состава осмотически актив-

Сокращения: НМ – низкомолекулярный, КОД – коллоидно-осмотическое давление, КС – критическая соленость, Мг – молекулярная масса, а.о. – аминокислотные остатки, HDL – липопротеины высокой плотности. кДа (kDa) – килодальтон.

ных фракций плазмы в группе костных рыб (*Osteichthyes*). НМ-белки плазмы рассмотрены на примере модельных видов двоякодышащих рыб (*Dipnoi*), осетрообразных (*Acipenseriformes*) и наиболее детально – в группе костистых рыб (*Teleostei*). В качестве групп сравнения использовали примитивных бесчелюстных рыбообразных (*Petromyzoniformes*) и высших позвоночных (*Mammalia*). Анализ осмотически активных белковых фракций плазмы рыб проводили в формате концепций о консервативном составе белков плазмы *Vertebrata*, крупномономерной организации белков плазмы (Schulz, Schirmer, 1979), критической солёности (Хлебович, 1974) и “безальбуминовой” модели капиллярного обмена рыб (Андреева, 2020). На обсуждение выносятся “эволюционная модель” протеома плазмы позвоночных. Она предлагает возможный сценарий преобразований протеомов жидкой среды организма у предков современных рыб в ходе освоения ими пресных и океанических вод, а также объясняет разнообразие осмотически активных фракций протеома плазмы современных *Teleostei* расширенным белковым составом фракций и разным профилем белок–белковых взаимодействий.

Развитие концепции о консервативном составе белков плазмы позвоночных на примере группы *Pisces*

Концепция формировалась на основе результатов фракционирования плазмы разных групп позвоночных с помощью технологии электрофореза, позволившей разделить белки по величине заряда и по *M_r* (Gaal et al., 1970). В протеоме плазмы высших и низших позвоночных были дифференцированы фракции α -, β - и γ -глобулинов и НМ-белков; глобулины характеризуются меньшей подвижностью в электрическом поле и большими величинами *M_r*, а НМ-белки – более высокой подвижностью в электрическом поле и меньшими величинами *M_r* (Tiselius, 1937; Moore, 1945; Deutsch, McShan, 1949; Gaal et al., 1970). Такой состав характерен для “истинных” белков плазмы, выполняющих в системе кровообращения специфические функции. Они представлены в плазме достаточно высокими концентрациями и имеют в структуре препробелка сигнальный пептид, определяющий конечную внеклеточную локализацию белка (Schulz, Schirmer, 1979). В плазме также присутствуют “транзитные” белки; они попадают в кровотоки в результате разрушения клеток, а также из вирусов и бактерий; величины их *M_r* варьируют в широком диапазоне. Концентрации этих белков в плазме в норме незначительны (Anderson et al., 2004), поэтому они не вносят существенного вклада в КОД и не рассматриваются в рамках данного обзора.

Вслед за электрофоретическим фракционированием плазмы были установлены общие для всех позвоночных белки-маркеры глобулиновых фракций – иммуноглобулины, гаптоглобины, трансферрины (Larsson et al., 1985; Power et al., 2000; Wicher, Fries, 2006). С помощью 2D-электрофореза и масс-спектрометрии MALDI подтвержден высокий уровень перекрытия протеомов плазмы высших и низших позвоночных по гомологичным глобулинам (Anderson et al., 2004; Lucitt et al., 2008; Babaei et al., 2013; Li et al., 2016). Между тем, маркеры НМ-фракций, названные Alb, у млекопитающих и рыб были представлены, большей частью, разными белками. В отличие от глобулинов позвоночных, кодируемых ортологичными генами, НМ-белки высших и некоторых низших позвоночных не являются гомологами, их кодируют разные гены.

Альбумины: организация, представленность в разных группах *Vertebrata*. Первоначально под “альбуминами” (Alb) подразумевали осмотически активные белки, связывающие воду и имеющие более высокие по сравнению с глобулинами отрицательный заряд и подвижность в электрофорезе. Такие белки есть у всех *Vertebrata*. Согласно современным представлениям, под альбумином подразумевают белок из суперсемейства альбуминоидов (ALB/AFP/VDB; PDB: c100031), состоящий из альбуминовых доменов (“Albumin domain”) и стабилизированный S–S-связями. Среди *Vertebrata* такие белки есть у млекопитающих, птиц, рептилий, амфибий (Li et al., 2017a), примитивных бесчелюстных многообразных (*Petromyzontiformes*) (Gray, Doolittle, 1992) и у рыб – древних двоякодышащих (*Dipnoi*) (Metcalf et al., 2003), хрящевых ганоидов (*Acipenseriformes*) и низших костистых (*Osteoglossiformes*, *Salmoniformes*) (Byrnes, Gannon, 1990; Salem et al., 2010; Pasquier et al., 2016) (табл. 1).

Среди первоочередных функций альбуминов в перечисленных группах позвоночных (кроме осетрообразных, по которым сведения о функции отсутствуют) отмечены транспортная (связывание воды, неорганических катионов, жирных кислот, гормонов, билирубина, лекарств) и осмотическая (регуляция КОД (PDB NCBI: c100031)).

Некоторые структурные характеристики альбуминов на примере модельных видов из разных групп позвоночных приведены ниже.

Mammalia. Альбумин человека (human serum albumin, HSA) состоит из 585 а.о. и имеет *M_r* ~ 66.5 кДа (UniProtKB: P02768). Белок организован в виде трех доменов, каждый стабилизирован пятью–шестью S–S-связями (Schoentgen et al., 1986; Lichenstein et al., 1994; PDB: 5Z0B_A); всего в белке имеется 17 S–S-мостиков (Saber et al., 1977) (рис. 1). В структуре белка отсутствует углевод, что типично для альбуминов млекопитающих.

Таблица 1. Количество записей об альбуминах модельных видов Vertebrata – Mammalia, Pisces и Agnatha в NCBI (данные от 16.11.2020 г.)

Таксон	Записи		Название белка по PDB	PDB
	PubMed	PDB		
Mammalia <i>Homo sapiens</i>	160064	887	Human serum albumin	NP_000468.1
Dipnoi <i>Neoceratodus forsteri</i>	1	2	Albumin	P83517.1
Petromyzoniformes <i>Petromyzon marinus</i>	10	13	Plasma albumin, serum albumin SDS-1	AAB27041.1 XP_032800944.1
Acipenseriformes <i>Acipenser ruthenus</i>	1	6	Serum albumin 2	RXM99468.1
Osteoglossiformes <i>Scleropages formosus</i>	–	6	Serum albumin-2-like	XP_018613844.1
Salmoniformes <i>Esox lucius</i>	16	17	Serum albumin 2	XP_012992300.1
<i>Salmo salar</i>	25	20	Albumin 1	NP_001117137.1

Примечание. PDB – Proteins Data Base NCBI.

ших, а также рептилий (Metcalf et al., 1998b, 2003, 2007). НМ-фракции плазмы млекопитающих состоят только из альбумина, на его долю приходится ~60% общего белка плазмы (Anguizola et al., 2013).

Petromyzoniformes. Альбумин миноги (препробелок) *Petromyzon marinus* состоит из 1423 а.о. и семи доменов (рис. 1); Mr 159.094 кДа (FASTA); белок стабилизируют 41 S-S-связь (связей). Имеет в структуре белка углеводы (NCBI: AAB27041.1; UniProtKB: Q91274).

Dipnoi. У представителя двоякодышащих – рогузуба *Neoceratodus forsteri* – альбумин имеет близкую к HSA величину Mr ~ 65 кДа (Metcalf et al., 2003). В структуре гомологичного альбумину человека фрагмента из 101 а.о. с Mr 11.413 кДа (FASTA) выделены два домена (Gray, Doolittle, 1992) (ALBU_NEOFS P83517.1). Не содержит углеводов в структуре белка (Metcalf et al., 2007).

Acipenseriformes. Альбумин стерляди *Acipenser ruthenus* состоит из 690 а.о., Mr 78.553 кДа (FASTA); организован в виде трех доменов (A0A662YVA5_ACIRT).

Osteoglossiformes. Альбумин (albumin-2-like) *Scleropages formosus* состоит из 610 а.о. (NCBI Reference Sequence: XP_018613844.1).

Salmoniformes. Альбумин лосося *Salmo salar* состоит из 608 а.о., Mr 67.151 кДа (ALBU1_SALSA P21848); белок организован в виде трех доменов и стабилизирован 18 S-S- связями (Burnes, Gannon, 1990) (рис. 1). Альбумины других лососевых (чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* и кумжи *Salmo trutta*) имеют близкие *Salmo salar* параметры (Burnes, Gannon, 1990; Metcalf et al.,

1998a, 1998b; Xu, Ding, 2005). Альбумины лососевых не содержат углеводов, однако, у кумжи в структуре белка выявлены сиаловые кислоты (Metcalf et al., 1998b).

В целом, у позвоночных встречаются альбумины с числом доменов от двух до десяти; у рыб описаны только одно-, двух- и трехдоменные альбумины (рис. 1), последние наиболее распространены среди Vertebrata (Li et al., 2017a).

Белковый состав НМ-фракций плазмы у костных рыб. У млекопитающих в НМ-фракциях плазмы доминирует альбумин; в электрофорезе ближе к аноду расположен еще один белок – “преальбумин”, являющийся тироксин-связывающим белком транстиретином (TTR). Однако его концентрация в плазме ≤0.04 г% (Dellière, Synober, 2017), что не предполагает существенного вклада этого белка в осмольность плазмы.

У осетрообразных Acipenseriformes (Chondrostei) в составе НМ-фракций плазмы обнаружены только альбумины (Кузьмин, 1996; Кузьмина, 2005). У низших Teleostei в составе НМ-фракции наряду с альбуминами (Burnes, Gannon, 1990; Metcalf et al., 1998a, 1998b, 1999) обнаружены другие белки (Андреева и др., 2015), которые доминируют в НМ-фракциях плазмы у высших Teleostei (табл. 2).

Белок тепловой акклимации – “warm temperature acclimated 65 kDa protein” или War65. Гомологичен гемопексину (Hx) млекопитающих. Основные функции – связывание “отработанного” гема, попавшего в плазму при деградации гем-содержащих белков, и транспорти-

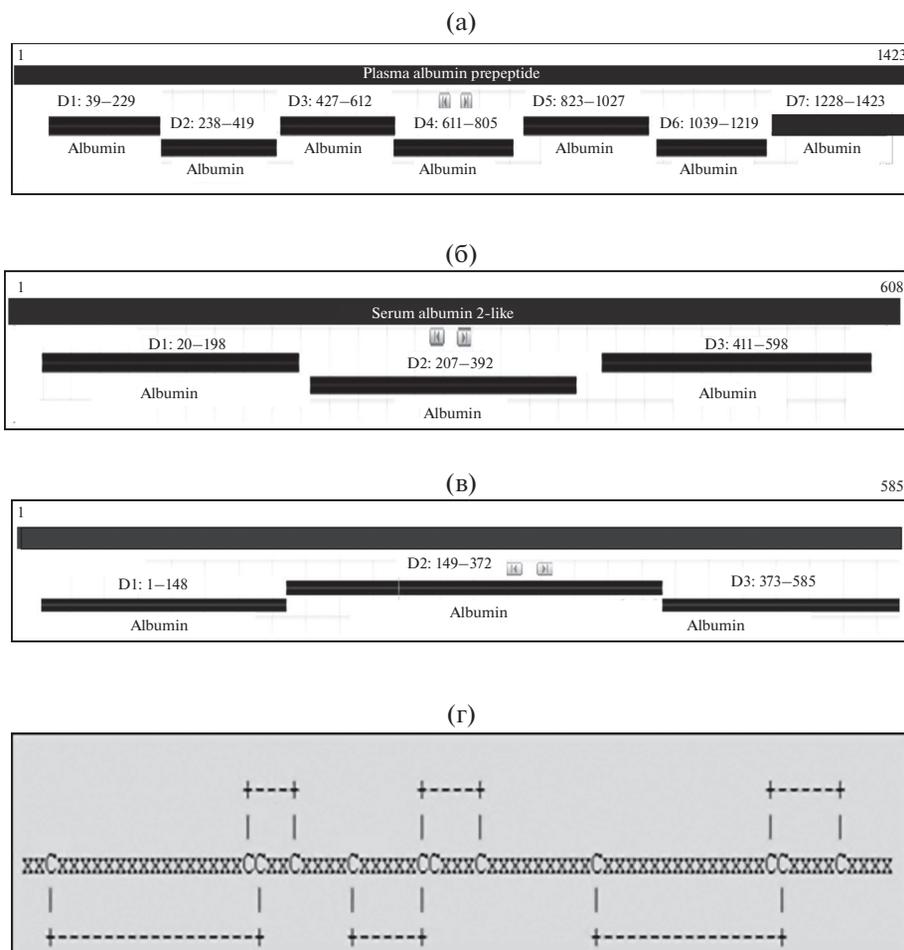


Рис. 1. Схема организации альбумина: а – альбумин миноги *Petromyzon marinus* в форме препептида из 1423 а.о. (GenBank: AAB27041.1), выделено семь доменов (D1–D7) с номерами а.о. (39–1415); б – альбумин лосося *Salmo salar* из 608 а.о., выделено три домена (D1–D3) с номерами а.о. (20–598) (XP_013998969.1); в – альбумин человека *Homo sapiens*, выделены три домена (D1–D3) с номерами а.о. (1–585) (Chain A, Serum albumin PDB: 5Z0B_A); г – схема расположения 12 цистеинов (C) и 6 S–S-мостиков в домене D3 HSA (EMBL-EBI: IPR014760 Serum albumin, N-terminal).

ровка его в печень. Установлена его роль в воспалении как белка острой фазы (Diaz-Rosales et al., 2014), титр белка в плазме меняется при повышении температуры и бактериальной и вирусной инфекциях (Sha et al., 2008; Sarroroulou et al., 2010; Cho et al., 2012).

Ингибиторы сериновых протеиназ серпины – Serpin или Spi. Регулируют различные физиологические процессы, реагируют на воспаление и вирусный патогенез; представлены нативной ингибирующей и неактивной (неингибирующей) формами (Janciauskiene, 2001).

Ингибиторы цистеиновых протеиназ фетуины – Fetuin или Fet. Обнаружены в семенной плазме радужной форели *Oncorhynchus mykiss* (Nynca et al., 2011), в плазме карповых рыб (Andreeva et al., 2015, 2019; Андреева, 2020). Участвуют в остром воспалении, иммунном ответе на

бактериальные инфекции и органогенезе (Liu et al., 2016, 2017b).

Аполипопротеины ApoA-I и Apo-14 (“14 kDa apolipoprotein”) гомологичны аполипопротеинам A-I и A-II млекопитающих соответственно (Choudhury et al., 2009; Dietrich et al., 2015). Оба белка входят в состав HDL, участвуют в транспорте липидов к клеткам, регулируют отток холестерина от клеток. В составе HDL, ApoA-I выполняет роль кофактора лецитинхолестерин-ацилтрансферазы (LCAT, КФ 2.3.1.43), структурной основы HDL и лиганда для связывания с рецепторами (Teramoto, 1994; Lamant et al., 2006). Apo-II может замещать ApoA-I в HDL (Ibdah et al., 1989; Saito et al., 2004).

Wap65, Spi, Fet и Apo обнаружены в разных тканях Teleostei (Tsai et al., 2004; Braceland et al., 2013; Low et al., 2013; Dietrich et al., 2015). Но только в плазме их общая доля в составе НМ-фракций

Таблица 2. Белки, доминирующие в НМ-фракции плазмы Teleostei, элементы их структуры и функций на примере модельных видов по UniProtKB и PDB NCBI

Белок, суперсемейство по PDB	Модельный вид по UniProtKB (а.о.; Мг, Да)*	Функция по UniProtKB/PDB
Белок тепловой акклимации (War65), Неморехин (cl024 71)	<i>Cyprinus carpio</i> A0A2K8J325_CYPCA (445 а.о.; 50503)	Транспорт гема из плазмы в печень; реакция на воспаление, бактериальные и вирусные инфекции
Серпины (Spi), Serine Proteinase Inhibitors – Serpin (cl38926)	<i>Danio rerio</i> Q7ZVL5_DANRE (395 а.о.; 43776)	Ингибируют сериновые протеазы, регулируют свертываемость крови; участвуют в фолдинге белков, транспорте гормонов, иммунной защите
Фетуины (Fet), CY – Cystatin (cl09238)	<i>Danio rerio</i> E7FE90_DANRE (499 а.о.; 56750)	Ингибируют цистеиновые протеазы; участвуют в иммунной защите; контролируют клеточный рост
Аполипопротеин AI (ApoAI), A1/A4/E domain – Apolipoprotein (cl27567)	<i>Danio rerio</i> APOA1_DANRE O42363 (262 а.о.; 30256)	Связывает и транспортирует липиды в составе липопротеинов высокой плотности (HDL)
Аполипопротеин AII (ApoAII), ApoA-II (cl04697)	<i>Danio</i> B3DFP9_DANRE 141 а.о.; 15537	Входит в состав HDL и может замещать ApoA-I в HDL; проявляет антибактериальную активность

* FASTA.

может достигать 50% от тотального белка плазмы: ~20% приходится на War65 + Iln и ~33–36% на аполипопротеины в составе HDL (Andreeva, 2019). У Salmonidae доля HDL от общего белка плазмы (~36%) (Babin, Vernier, 1989) может даже превышать долю сывороточного альбумина (~25–28%) (Шульман, 1978; Metcalf et al., 1998a, 1998b; Byrnes, Gannon, 1990; Xu, Ding, 2005).

Развитие концепции о крупномономерной организации белков плазмы на примере группы Teleostei

Концепция формировалась на основе сведений о структуре белков плазмы человека (Schulz, Schirmer, 1979). Мономерными называют белки из одной полипептидной цепи, (например, альбумины) или белки из нескольких цепей, связанных ковалентно (например, иммуноглобулины, в структуре которых N- и L-цепи связаны ковалентно). Олигомерные белки состоят из нескольких цепей, связанных друг с другом нековалентно. Под влиянием ряда факторов они могут распадаться на субъединицы, которые с легкостью фильтруются в интерстиций, по этой причине белки–олигомеры не считаются надежными факторами КОД.

Для реализации осмотической функции требуется преимущественное нахождение белков внутри сосудов, хотя бы в течение некоторого времени. Таким свойством обладают только достаточно крупные белковые молекулы с $M_r \geq 60$ кДа и

“неделимой” структурой; именно так организованы белки плазмы Mammalia.

В отличие от Mammalia, НМ-фракции плазмы Teleostei содержат высокий титр олигомерных структур. В виде олигомерных комплексов организованы аполипопротеины ApoA-I и Apo-14 (Apo-II) в составе HDL, где они ассоциированы с липидами. Их стехиометрию можно представить как $[(ApoAI)_n(Apo14)_m]L_p$, где n , m – степень олигомеризации белков, а L_p – липиды (Андреева, 2017; Andreeva, 2019; Андреева, 2020). HDL доминируют в плазме костистых рыб, их концентрация более чем в 3 раза превышает содержание HDL в плазме человека (Babin, Vernier, 1989; Stoletov et al., 2009).

Организация протеома плазмы рыб и концепция критической солености В.В. Хлебовича

Теоретические основы влияния КС на разные уровни биологической интеграции разработаны в виде концепции критической солености (Хлебович, 1974). Она рассматривает КС как область раздела пресноводной и морской фаун, при переходе через которую параметры биологических систем меняются нелинейно. Критической областью является диапазон солености 5–8‰, в котором еще сохраняется целостность биохимических структур, но при снижении солености ниже этого интервала их стабильность нарушается. Автор концепции отмечает, что соленость внешней среды, в которой формировались предки низших организмов, не имевшие настоящей внутренней

среды, была, предположительно, несколько выше 5–8‰ и приближалась к 10‰. Поэтому формирование биохимических структур и метаболизм у первичных пойкилосмотических форм происходили, предположительно, при солености ~10‰. От этих форм произошли организмы с настоящей внутренней средой, в том числе и организмы с гиперосмотической регуляцией, колонизировавшие пресные воды и сохранившие внутреннюю соленость ~10‰. Они дали начало наземным организмам, гипоосмотическим морским и ультрагалинным организмам, а также вторично-морским пойкилосмотическим организмам, поддерживающим осмотический гомеостаз за счет минеральной и органической фракций (Хлебович, 1974).

При оценке границ КС тестируемого вида учитываются оптимальные границы солености для процессов оплодотворения и для обитания молодежи и половозрелых форм. Например, для пресноводных Teleostei они варьируют от 5–8 до 7–10‰ и от 10 до 12‰ и даже 16‰ соответственно (Мартемьянов, 1989; Martemyanov, Borisovskaya, 2012). В применении к белкам жидкой среды организма водных пойкилосмотических организмов КС проявляет себя как барьер, при пересечении которого меняется стабильность белков. Это доказано опытами *in vitro*, в которых разведенные образцы плазмы и гемолимфы организмов мутнели при снижении солености за границы КС (Хлебович, 1974). В качестве возможных мишеней КС автором отмечены белковые комплексы, реакции которых на изменение солености могли бы реализоваться в их перестройках по типу распада или ассоциации. Последующие исследования в экспериментах *in vivo* подтвердили это предположение. Так, на примере молодежи и половозрелых пресноводных костистых рыб – серебряных карасей, плотвы и леща, – акклимированных к условиям КС и вновь помещенных в пресную воду, показано, что их сывороточные комплексы (HDL) претерпевают обратимые структурные реорганизации, диссоциируя в соленой воде и ассоциируя в исходные структуры при возвращении рыб в пресную воду (Andreeva, 2010; Andreeva et al., 2019; Андреева, 2020). Функциональный эффект распада олигомерных структур (HDL) может заключаться в повышении общего количества осмотически активных частиц в плазме, росте ее осмоляльности и, как следствие, в дополнительной “накачке” воды в организм акклимированных к КС рыб (Андреева, 2020).

Другим аспектом развития концепции КС в применении к белкам рыб является обнаружение разного профиля белок–белковых взаимодействий в составе протеома плазмы у морских и пресноводных Teleostei, проявляющегося в разном балансе мономерных и олигомерных белков (Андреева, 2017; Andreeva, 2019; Андреева, 2020).

Объяснение этому феномену дает эволюционная модель протеома плазмы Pisces.

Эволюционная модель протеома плазмы Pisces

В вопросе о происхождении последнего общего предка всех рыб до сих пор не достигнута ясность. Разные авторы сходятся на том, что осмоляльность внутренней среды в кладе “Teleostei – Tetrapoda” составляла ~9 или 10‰, что может указывать на пресноводное или мезогалинное происхождение данной группы (Хлебович, 1974; Halstead, 1985; Evans, Claiborne, 2009).

Представленная в данном обзоре эволюционная модель разработана для предков позвоночных с настоящей внутренней средой соленостью ~9–10‰ и гиперосмотической регуляцией в соответствии с концепцией критической солености (Хлебович, 1974). Она регламентирует основные этапы становления протеома плазмы в виде разных сценариев его преобразований, касающихся белок–белковых взаимодействий, учитывая их согласованность с изменениями солености окружающей и внутренней среды. Модель рассматривает исходный анцестральный (А) тип протеома у организмов без настоящей внутренней среды в виде слабо ассоциированных друг с другом полипептидных цепей (рис. 2).

Эти исходные формы дали начало организмам с настоящей внутренней средой и гиперосмотической регуляцией. В условиях пресных вод содержание Na^+ во внутренней среде этих организмов поддерживалось, вероятно, на уровне 140–150 моль/кг, отмеченном у современных пресноводных костистых рыб (Мартемьянов, 1992). При таком уровне Na^+ белки внутренней среды могли объединяться в олигомерные комплексы; это способствовало снижению КОД и стабилизировало водный баланс организма в условиях гипотоничной по отношению к нему внешней среды. Тип протеома жидкой среды организма с преобладанием олигомерных структур назван ассоциированным или пресноводным (П). Высокое содержание олигомеров (HDL) в плазме современных пресноводных Teleostei согласуется с данной моделью (Andreeva, 2010, 2012, 2019).

При попадании предковых форм в условия повышенной солености могла быть задействована другая стратегия – распад белковых ассоциатов на отдельные мономерные белки. Она могла реализоваться у форм с гипоосмотической осморегуляцией. Содержание Na^+ в их внутренней среде было выше, чем у пресноводных рыб, и, вероятно, поддерживалось на уровне 180–250 или моль/кг, отмеченном у современных морских Teleostei (Martemyanov, 2020). Повышенное содержание Na^+ поддерживало мономерную организацию их белков плазмы. Такая организация про-

теома внутренней среды способствовала росту КОД и общего осмотического давления плазмы, а, следовательно, защите организма от обезвоживания. Тип протеома внутренней среды организма с преобладанием мономерных белков был назван диссоциированным или морским (М). Высокие уровни гетерогенности НМ-фракций плазмы у современных морских Teleostei, обилие мономерных белков и нестабильное присутствие в них олигомерных структур (HDL) согласуются с данной моделью (Andreeva, 2010, 2012, 2019; Андреева и др., 2015; Андреева, 2017).

Различия между разными типами протеомов эволюционная модель объясняет разными сценариями расселения предков рыб. Большинство исследователей сходится на том, что смена соленостных условий происходила в несколько этапов. Рассмотрим один из вероятных сценариев: первые древние рыбы появились в соленых (Nelson et al., 2006) или солоноватых (Хлебович, 1974) водах; на следующем этапе (до появления Actinopterygii) они освоили пресные воды, а во время второй волны экспансии морей (после появления Teleostei) – высокосолёные акватории. Обозначив солоноватые, пресные и морские воды как СВ, ПВ и МВ соответственно, этапы расселения исходных форм и предков Pisces из солоноватых в пресные, из пресных в морские и из солоноватых в морские можно обозначить как СВ → ПВ, ПВ → МВ и СВ → МВ. При смене солености организмы оказывались перед проблемой адаптации внутренней среды к осмотическим условиям внешней среды на основе сформированного типа протеома плазмы – анцестрального (А) или пресноводного (П), поэтому при изменении солености СВ → ПВ, ПВ → МВ и СВ → МВ соответствующие преобразования протеомов можно представить как А → П и П → М и А → М (рис. 2).

События предположительно третьей полногеномной дупликации WGD (whole genome duplication), коснувшиеся из позвоночных только костистых рыб (teleost genome duplication, TGD), стали возможной причиной потери в группе высших Teleostei белка альбумина (Noel et al., 2010; Braasch et al., 2016; Pasquier et al., 2016). По этой причине ключевыми факторами баланса внеклеточной жидкости организма у костистых рыб стали другие белки, присутствующие в плазме, предположительно – Warb65, Spi, Fet и Apo (в составе HDL). В то же время, наземные позвоночные, взявшие начало от примитивных пресноводных предков с гиперосмотической регуляцией, выстроили систему поддержания осмотического гомеостаза внутри организма на основе альбумина (рис. 2).

Таким образом, наличие или отсутствие альбумина в плазме современных Teleostei эволюционная гипотеза объясняет событиями WGD, разных



Рис. 2. Гипотетическая схема эволюции протеома внутренней жидкой среды организма от анцестрального (А-типа) к пресноводному (П-типу), морскому (М-типу) и наземному типу, согласованная со схемой основных путей эволюции соленостных отношений животных и среды (Хлебович, 1974). В соответствии с ней предполагается наличие промежуточных форм: 1 – первичные пойкилоосмотические организмы без настоящей внутренней среды, протеом А-типа из слабо ассоциированных белков; 2 – предок с настоящей внутренней средой и гиперосмотической регуляцией, П-тип протеома, доминируют олигомеры, есть альбумин; 3 – низшие Teleostei с гиперосмотической регуляцией; П-тип протеома, доминируют олигомеры, есть альбумин; 4 – высшие Teleostei с гиперосмотической регуляцией, П-тип протеома, доминируют олигомеры, нет альбумина; 5 – высшие Teleostei с гипосмотической регуляцией, М-тип протеома, доминируют мономеры; нет альбумина; 6 – Mammalia, в протеоме доминируют альбумины. Тонкие стрелки – направление преобразований протеома; TGD (teleost genome duplication) – событие полногеномной дупликации.

состав заменивших альбумин НМ-белков (Warb65, Spi, Fet, Apo) – особенностями метаболизма в водной среде, интенсивность которого различается в пресной и соленой воде (Tarallo et al., 2016), а разный баланс мономерных и олигомерных белков в плазме современных пресноводных и морских костистых рыб – разными соленостными условиями среды, в которой формировались предковые формы. По-видимому, заменившие альбумин белки плазмы костистых рыб должны были соответствовать определенным критериям осмотиче-

ски активных белков, чтобы выполнять осмотическую функцию связывания воды и контроля баланса внеклеточной жидкости в организме.

В отличие от специализированного осмотически активного альбумина млекопитающих, белки War65, Inh и HDL-частицы выполняют в организме рыб, прежде всего, функции транспорта и иммунной защиты. Их высокий титр в плазме обусловлен востребованностью, прежде всего, этих функций: HDL требуется для транспорта липидов, лежащих в основе энергетики рыб; War65 необходим для утилизации гема и в реакциях организма на воспаление и инфекции (бактериальные и вирусные), Inh также участвуют в иммунном ответе организма на вирусные и бактериальные инфекции (табл. 2). Высокое содержание в плазме позволяет этим белкам участвовать и в осморегуляции, создавая КОД в соответствии с уравнением Вант-Гоффа для коллоидных растворов:

$$\pi = (c/M) \times RT,$$

где π – осмотическое давление, c – концентрация частиц в коллоидном растворе, M – молекулярная масса белка, R – универсальная газовая постоянная, T – температура (Детлаф, Яворский, 1989). Согласно уравнению, больший вклад в КОД вносят белки с меньшими размерами и большей концентрацией. Величины M_g для War65 и Inh (~40–70 кДа) сопоставимы с M_g альбумина (~66.5 кДа), а размеры HDL (~5–14 нм) сопоставимы с размерами альбуминовых глобул (~4–14 нм) (Kragh-Hansen, 1990); общая концентрация этих белков в плазме рыб достигает почти 50%. Таким образом, данные белки удовлетворяют критериям осмотически активных белков и, следовательно, способны заменить альбумин в части создания необходимого для жизнедеятельности уровня КОД.

Способы проявления осмотической активности белками плазмы в формате “безальбуминовой” гипотезы капиллярного обмена. Стратегии организации осмотически активной части протеома плазмы рыб

Белковый состав осмотически активных фракций и содержание белка в интерстиции у млекопитающих и рыб различны – у Mammalia концентрация белка в интерстиции значительно уступает таковой в плазме, а у рыб она варьирует в широком диапазоне значений (Hargens et al., 1974; Olson et al., 2003; Andreeva et al., 2017, 2019), в результате осмотический эффект белков плазмы реализуется по-разному.

Будучи локализованными преимущественно внутри сосудов, белки плазмы Mammalia, половина которых приходится на альбумин, создают незначительный перевес неорганических катионов (прежде всего, Na^+) в плазме, по сравнению с

интерстициальной жидкостью (эффект Гиббса–Даннона), в результате чего осмоляльность плазмы незначительно превосходит осмоляльность интерстициальной жидкости (Nguyen, Kurtz, 2006). Поскольку структура альбумина идеально приспособлена для удержания неорганических катионов по причине высокой концентрации поверхностного отрицательного заряда и отсутствия углеводов, то она способна связать и удержать достаточно диполей воды во внутрисосудистом пространстве для создания и поддержания КОД. Альбумин млекопитающих, будучи специализированным осмотически активным белком плазмы, обеспечивает до 80% ее осмотического эффекта (Levitt, Levitt, 2016).

“Безальбуминовая” модель капиллярного обмена рыб рассматривает в качестве основного белкового фактора поддержания баланса внеклеточной жидкости в организме не альбумин, а другие белки НМ-фракций плазмы рыб – War65, Inh, HDL (а также альбумины в группе низших Teleostei) (Андреева, 2020). Проявление осмотической активности белками плазмы рыб происходит по сценарию, отличному от такового Mammalia, из-за присутствия белка в интерстиции. У рыб концентрация белка в интерстициальной жидкости подвержена сильному колебанию. Так, у серебряного карася наиболее низкие концентрации белка в интерстиции отмечены в условиях голодания; сопоставимые с плазмой – в период нагула, превосходящие плазму – в преднерестовый период (Andreeva et al., 2019). Находясь по обе стороны капиллярной стенки, белки реагируют на изменения температуры (и/или солености) окружающей их микросреды изменением степени ионизации поверхностных аминокислотных остатков, в результате чего меняется взаимодействие белков с небольшими осмолитами, например амфифильными дипептидами, и профиль белок–белковых взаимодействий. Присутствие олигомерных структур (олигомерных аполипопротеинов, ассоциированных с липидами в составе HDL) по обе стороны капиллярной стенки и их способность к ассоциации/диссоциации облегчают задачу “выравнивания” осмотических концентраций жидкостей и поддержания их изотонии (Андреева, 2020). Отмеченный выше высокий титр олигомерных структур в крови Teleostei предполагает и их высокий вклад в осморегуляцию. Согласно “безальбуминовой” модели, даже при наличии в плазме рыб альбумина, его осмотическая активность на фоне обилия белка в интерстиции не будет столь эффективной как у млекопитающих (Андреева, 2020).

Описанные в эволюционной модели типы протеомов плазмы – ассоциированный (пресноводный) и диссоциированный (морской) – можно рассматривать как стратегии организации белков плазмы в пресной и соленой воде у костистых

рыб с гипер- и гипоосмотической осморегуляцией. Учитывая особенности организации осмотически активных белковых фракций плазмы рыб, можно предположить широкий спектр возможностей адаптации их внутренней среды к условиям внешней среды благодаря варьированию состава и относительного содержания отдельных белков и балансу мономерных и олигомерных белков. Нарастивая титр востребованных в метаболизме белков, удовлетворяющих критериям осмотической активности, рыбы оказались достаточно пластичными в адаптациях к меняющимся условиям среды, что проявилось в их успешном расселении по разнообразным акваториям.

Особое место в стабилизации водного баланса в организме рыб “безальбуминовая” модель отводит HDL. Их основная функция заключается в транспорте липидов, однако, имеющиеся в литературе данные указывают на их участие в иммунной защите и регенерации (Harel et al., 1990; Ndiaye et al., 2000; Concha et al., 2003, 2004; Braceland et al., 2013). Анализ реорганизаций HDL по типу ассоциации/диссоциации по разные стороны капиллярной стенки у рыб в природных условиях и в условиях экспериментальной солёности показал их направленность на поддержание изотонии внеклеточных жидкостей в организме рыб (Andreeva et al., 2019; Андреева, 2020) и, следовательно, на осморегуляторную функцию.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ разнообразия осмотически активных белковых фракций плазмы в группе Pisces выявил, с одной стороны, их отличия от высших позвоночных, а с другой стороны, – различия внутри самой группы. От млекопитающих их отличает “расширенный” белковый состав фракции, отсутствие альбумина (“безальбуминовая” гипотеза капиллярного обмена (Андреева, 2020)) или его слабая роль в поддержании осмотического гомеостаза. Группа Teleostei оказалась неоднородной по наличию альбумина; кроме того, у пресноводных и морских рыб выявлены различия в профиле белок–белковых взаимодействий и широкий диапазон варьирования концентрации белка в интерстиции. К факторам, определившим эти черты, можно отнести зависимый от среды характер обменных процессов у низших пойкилотермных Vertebrata, отсутствие антигравитационных приспособлений сердечно-сосудистой системы (Olson et al., 2003) и настоящей лимфатической системы (Koltowska et al., 2013).

В эволюционной модели важная роль в организации протеома внутренней среды отводится концентрации натрия, модулирующему профиль белок–белковых взаимодействий. Модель объясняет этот феномен воздействием сильного электролита (NaCl) на слабые полиэлектролиты (бел-

ки) и титром Na^+ во внутренней среде (Андреева, 2020). Эти предположения подтверждаются сведениями о разном балансе мономерных и олигомерных белков в плазме пресноводных и морских Teleostei (Андреева, 2017), имеющих разные концентрации Na^+ в плазме (Мартемьянов, 1992; Martemyanov, 2020).

Назначение осмотически активных белков плазмы заключается в эффективном связывании воды внутри сосудов, поддержании их волеми и КОД плазмы. У пресноводных Teleostei более низкий, по сравнению с морскими видами, уровень Na^+ в плазме поддерживает преобладание в ней олигомерных структур, содержание фракции связанной воды при этом варьирует от 0.5 до 2.5% (Мартемьянов, 1992, 2014; Андреева, 2017). У морских рыб более высокий по сравнению с пресноводными видами уровень Na^+ в плазме поддерживает преобладание в ней мономерных белков; содержание связанной воды составляет 1.2–2.0% (Андреева, 2017; Martemyanov, 2020). Таким образом, относительно стабильный уровень связывания воды коллоидами плазмы в сосудах в условиях разного содержания в ней натрия достигается у пресноводных и морских рыб разными стратегиями организации осмотически активной части протеома.

В формате обновленной гипотезы Старлинга, слабая выраженность эффекта Гиббса–Доннана (из-за наличия белка в интерстиции) не дает представления о степени участия белков плазмы рыб в поддержании осмотического гомеостаза (Olson, 1992). “Безальбуминовая” модель объясняет вклад белков плазмы рыб в осморегуляцию их структурными реорганизациями по типу ассоциаций/диссоциаций, взаимодействием с небольшими осмолитами небелковой природы, направленными на поддержание изотонии внеклеточных жидкостей рыб в широком диапазоне варьирования средовых факторов (Андреева, 2020).

Рассматривая анцестральный тип протеома внутренней среды организма у предков рыб как исходную для всех позвоночных динамичную и способную к перестройкам “платформу”, эволюционная модель выводит из нее все возможные способы организации протеомов плазмы, включая осмотически активные фракции, в разных группах Vertebrata. Анализ этих стратегий в низших таксонах имеет прямое отношение к проблеме эволюционного становления капиллярного обмена как основы осмотического гомеостаза у всех позвоночных.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания АААА-А19-119102890013-3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреева А.М. 2017. Стехиометрия белковых агрегатов плазмы рыб // Тр. Инст. биол. внутр. вод РАН. Вып. 80(83). С. 5. https://www.elibrary.ru/download/elibrary_29871197_74751717.pdf
- Андреева А.М. 2020. Структурная организация белков плазмы как фактор капиллярной фильтрации в группе Pisces // Биология внутренних вод. № 6. С. 600. <https://doi.org/10.31857/S0320965220060030>
- Андреева А.М., Рябцева И.П., Федоров Р.А. 2015. Организация белковых комплексов плазмы у костистых рыб // Тр. Инст. биол. внутр. вод РАН. Вып. 72(75). С. 5. <https://ibiw.ru/scan/upload/112532.pdf>
- Детлаф А.А., Яворский Б.М. 1989. Курс физики: Учеб. пособ. для вузов. Москва: Высшая школа.
- Кирпичников В.С. 1987. Генетика и селекция рыб. Ленинград: Наука.
- Кузьмин Е.В. 1996. Альбуминовая система сыворотки крови осетрообразных в речной период жизни // Вопр. ихтиол. Т. 36. № 1. С. 101.
- Кузьмин Е.В., Кузьмина О.Ю. 2005. Популяционный анализ электрофоретической изменчивости альбуминов сыворотки крови европейской (*A. ruthenus* L.) и сибирской (*A. ruthenus marsiglii* Brandt.) стерляди // Генетика. Т. 41. № 2. С. 246.
- Мартемьянов В.И. 1989. Влияние солености на пресноводных рыб // Зоол. журн. Т. LXVIII. Вып. 5. С. 72.
- Мартемьянов В.И. 1992. Содержание катионов в плазме, эритроцитах и мышечной ткани рыб Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Журн. эвол. биохим. и физиол. Т. 28. № 5. С. 576.
- Мартемьянов В.И. 2014. Методы определения общей, свободной и связанной фракций воды в организме и тканях гидробионтов // Вода: химия и экология. № 2. С. 86.
- Хлебович В.В. 1974. Критическая соленость биологических процессов. Ленинград: Наука.
- Шульман Г.Е. 1978. Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. Киев: Наукова думка.
- Anderson N.L., Polanski M., Pieper R. et al. 2004. The human plasma proteome: a nonredundant list developed by combination of four separate sources // Mol. Cell. Proteomics. V. 3. P. 311. <https://doi.org/10.1074/mcp.M300127-MCP200>
- Андреева А.М. 2010. The role of structural organization of blood plasma proteins in the stabilization of water metabolism in bony fish (Teleostei) // J. Ichthyol. V. 5. № 7. P. 552. <https://doi.org/10.1134/S0032945210070076>
- Андреева А.М. 2012. Structural and functional organization of fish blood proteins. New York: Nova Science Publ.
- Андреева А.М. 2019. The Strategies of Organization of the Fish Plasma Proteome: with and without Albumin // Russ. J. Mar. Biol. V. 45. № 4. P. 263. <https://doi.org/10.1134/S1063074019040023>
- Андреева А.М., Ламаш Н.Е., Серебрякова М.В. et al. 2015. Reorganization of low-molecular-weight fraction of plasma proteins in the annual cycle of cyprinidae // Biochemistry. V. 80. P. 208. <https://doi.org/10.1134/S0006297915020078>
- Андреева А.М., Серебрякова М.В., Ламаш Н.Е. 2017. Oligomeric protein complexes of apolipoproteins stabilize the internal fluid environment of organism in red-fins of the *Tribolodon* genus [Pisces; Cypriniformes, Cyprinidae] // Comp. Biochem. Physiol., Part D: Genomics Proteomics. V. 22. P. 90. <https://doi.org/10.1016/j.cbd.2017.02.00>
- Андреева А.М., Васильев А.С., Торопыгин И.Ю. et al. 2019. Involvement of apolipoprotein A in maintaining tissue fluid balance in goldfish *Carassius auratus* // Fish Physiol. Biochem. V. 45. № 5. P. 1717. <https://doi.org/10.1007/s10695-019-00662-1>
- Андреева А.М., Торопыгин И.Ю., Гарина Д.В. et al. 2020. The Role of High Density Lipoproteins in Maintaining Osmotic Homeostasis in the Goldfish *Carassius auratus* L. (Cyprinidae) // J. Evol. Biochem. Physiol. V. 56. № 2. P. 102. <https://doi.org/10.1134/S0022093020020027>
- Anguizola J., Matsuda R., Barnaby O.S. et al. 2013. Review: Glycation of human serum albumin // Clin. Chim. Acta. V. 425. P. 64. <https://doi.org/10.1016/j.cca.2013.07.013>
- Babaei F., Ramalingam R., Tavendale A. et al. 2013. Novel blood collection method allows plasma proteome analysis from single zebrafish // J. Proteome Res. V. 12. № 4. P. 1580. <https://doi.org/10.1021/pr3009226>
- Babin P.J., Vernier J.M. 1989. Plasma lipoproteins in fish // J. Lipid Res. V. 30. P. 467. <https://www.jlr.org/content/30/4/467.long>
- Ballantyne J.S. 2016. Some of the most interesting things we know, and don't know, about the biochemistry and physiology of elasmobranch fishes (sharks, skates and rays) // Comp. Biochem. Physiol., Part B: Biochem. Mol. Biol. V. 199. P. 21. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2016.03.005>
- Braasch I., Gehrke A.R., Smith J.J. et al. 2016. The spotted gar genome illuminates vertebrate evolution and facilitates human-teleost comparisons // Nat. Genet. V. 48. № 4. P. 427. <https://doi.org/10.1038/ng.3526>
- Braceland M., Bickerdike R., Tinsley J. et al. 2013. The serum proteome of Atlantic salmon, *Salmo salar*, during pancreas disease (PD) following infection with salmonid alphavirus subtype 3 (SAV3) // J. Proteomics. V. 94. P. 423.
- Byrnes L., Gannon F. 1990. Atlantic salmon (*Salmo salar*) serum albumin: cDNA sequence, evolution, and tissue expression // DNA Cell Biol. V. 9. № 9. P. 647. <https://doi.org/10.1089/dna.1990.9.647>
- Cho Y.S., Kim B.S., Kim D.S. et al. 2012. Modulation of warm-temperature acclimation-associated 65-kDa protein genes (Wap65-1 and Wap65-2) in mud loach (*Misgurnus mizolepis*, Cypriniformes) liver in response to different stimulatory treatments // Fish Shellfish Immunol. V. 32. 662e9.
- Choudhury M., Yamada S., Komatsu M. et al. 2009. Homologue of mammalian apolipoprotein A-II in non-mammalian vertebrates // Acta Biochim. Biophys. Sin. (Shanghai). V. 41. № 5. P. 370.

- Concha M.I., Molina S., Oyarzun C. et al. 2003. Local expression of apolipoprotein A-I gene and a possible role for HDL in primary defence in the carp skin // *Fish Shellfish Immunol.* V. 14. № 3. P. 259. <https://doi.org/10.1006/fsim.2002.0435>
- Concha M.I., Smith V.J., Castro K. et al. 2004. Apolipoproteins AI and A-II are potentially important effectors of innate immunity in the teleost fish *Cyprinus carpio* // *Eur. J. Biochem.* V. 271. № 14. P. 2984. <https://doi.org/10.1111/j.1432-1033.2004.04228.x>
- Dellière S., Cynober L. 2017. Is transthyretin a good marker of nutritional status? // *Clinical Nutrition.* V. 36(2). P. 364.
- Deutsch H.F., McShan W.H. 1949. Biophysical studies of blood plasma proteins; electrophoretic studies of the blood serum proteins of some lower animals // *J. Biol. Chem.* V. 180. № 1. P. 219. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18133388>
- Diaz-Rosales P., Pereiro P., Figueras A. et al. 2014. The warm temperature acclimation protein (Wap65) has an important role in the inflammatory response of turbot (*Scophthalmus maximus*) // *Fish Shellfish Immunol.* V. 41(1). P. 80. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2014.04.012>
- Dietrich M.A., Nynca J., Adamek M. et al. 2015. Expression of apolipoprotein A-I and A-II in rainbow trout reproductive tract and their possible role in antibacterial defence // *Fish Shellfish Immunol.* V. 45. P. 750.
- Evans D.H., Claiborne J.B. 2009. Osmotic and ionic regulation in fishes // *Osmotic and Ionic Regulation.* P. 295. Boca Raton: Taylor and Francis Group.
- Gaal O., Medgyesi G.A., Vereczkey L. 1980. Electrophoresis in the Separation of Biological Macromolecules. Budapest (Akadémia Kiadó).
- Gray J.E., Doolittle R.F. 1992. Characterization, primary structure, and evolution of lamprey plasma albumin // *Protein Sci.* V. 1(2). P. 289. <https://doi.org/10.1002/pro.5560010211>
- Halstead L.B. 1985. The vertebrate invasion of fresh water // *Philos. Trans. R. Soc. Part B: Biol. Sci.* V. 309. P. 243.
- Harel A., Fainaru M., Rubinstein M. et al. 1990. Fish apolipoprotein-A-I has heparin binding activity: implication for nerve regeneration // *J. Neurochem.* V. 55. № 4. P. 1237. <https://doi.org/10.1111/j.1471-4159.1990.tb03130.x>
- Hargens A.R., Millard R.W., Johansen K. 1974. High capillary permeability in fishes // *Comp. Biochem. Physiol.* V. 48A. P. 675.
- Ibdah J.A., Krebs K.E., Phillips M.C. 1989. The surface properties of apolipoproteins A-I and A-II at the lipid/water interface // *Biochim. Biophys. Acta.* V. 1004. № 3. P. 300.
- Janciauskiene S. 2001. Conformational properties of serine proteinase inhibitors (serpins) confer multiple pathophysiological roles // *Biochim. Biophys. Acta.* V. 1535(3). P. 221. [https://doi.org/10.1016/s0925-4439\(01\)00025-4](https://doi.org/10.1016/s0925-4439(01)00025-4)
- Koltowska K., Betterman K.L., Harvey N.L., Hogan B.M. 2013. Getting out and about: the emergence and morphogenesis of the vertebrate lymphatic vasculature // *Development.* V. 140. P. 1857. <https://doi.org/10.1242/dev.089565>
- Kragh-Hansen U. 1990. Structure and ligand binding properties of human serum albumin // *Dan. Med. Bull.* V. 37. № 1. P. 57. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/2155760>
- Lamant M., Smih F., Harmancey R. et al. 2006. ApoO, a novel apolipoprotein, is an original glycoprotein up-regulated by diabetes in human heart // *J. Biol. Chem.* V. 281. № 47. P. 36289.
- Larsson M., Pettersson T., Carlstrom A. 1985. Thyroid hormone binding in serum of 15 vertebrate species: isolation of thyroxine-binding globulin and prealbumin analogs // *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 58. № 3. P. 360.
- Levitt D., Levitt M. 2016. Human serum albumin homeostasis: a new look at the roles of synthesis, catabolism, renal and gastrointestinal excretion, and the clinical value of serum albumin measurements // *Int. J. Gen. Med.* V. 9. P. 229. <https://doi.org/10.2147/IJGM.S102819>
- Li C., Tan X.F., Lim T.K. et al. 2016. Comprehensive and quantitative proteomic analyses of zebrafish plasma reveal conserved protein profiles between genders and between zebrafish and human // *Sci. Rep.* V. 6. № 24329. P. 1. <https://doi.org/10.1038/srep24329>
- Li S., Cao Y., Geng F. 2017a. Genome-wide identification and comparative analysis of albumin family in vertebrates // *Evol. Bioinf. Online.* V. 13. P. 1. <https://doi.org/10.1177/1176934317716089>
- Li C., Gao C., Fu Q. et al. 2017b. Identification and expression analysis of fetuin B (FETUB) in turbot (*Scophthalmus maximus* L.) mucosal barriers following bacterial challenge // *Fish & Shellfish Immunol.* V. 68. P. 386.
- Lichenstein H.S., Lyons D.E., Wurfel M.M. et al. 1994. Afamin is a new member of the albumin, alpha-fetoprotein, and vitamin D-binding protein gene family // *J. Biol. Chem.* V. 269. № 27. P. 18149.
- Liu F., Su B., Gao C. et al. 2016. Identification and expression analysis of TLR2 in mucosal tissues of turbot (*Scophthalmus maximus* L.) following bacterial challenge // *Fish Shellfish Immunol.* V. 55. 654e661.
- Low C.F., Shamsudin M.N., Chee H.Y. et al. 2013. Putative apolipoprotein A-I, natural killer cell enhancement factor and lysozyme g are involved in the early immune response of brown-marbled grouper, *Epinephelus fuscoguttatus*, Forskal, to *Vibrio alginolyticus* // *J. Fish Dis.* V. 37. № 8. P. 693.
- Lucitt M.B., Price T.S., Pizarro A. et al. 2008. Analysis of the zebrafish proteome during embryonic development // *Mol. Cell. Proteomics.* V. 7. № 5. P. 981. <https://doi.org/10.1074/mcp.M700382-MCP200>
- Martemyanov V.I. 2020. Indicators of Osmotic and Ion Regulation in the Fish of the White Sea // *J. Ichthyol.* V. 60. № 2. P. 305. <https://doi.org/10.1134/S0032945220020101>
- Martemyanov V.I., Borisovskaya E.V. 2012. Indices of salt and water metabolism in tubenose goby *Proterorhinus marmoratus* Pallas, introduced into Rybinsk Reservoir, and in indigenous carp *Cyprinus carpio* L. depending on environmental salinity // *Russ. J. Biol.* V. 3. P. 110.
- Metcalfe V.J., Brennan S.O., Chambers G.K. et al. 1998a. The albumin of the brown trout (*Salmo trutta*) is a glycopro-

- tein // *Biochim. Biophys. Acta*. V. 1386. № 1. P. 90–96.
[https://doi.org/10.1016/S0167-4838\(98\)00060-0](https://doi.org/10.1016/S0167-4838(98)00060-0)
- Metcalf V., Brennan S., Chambers G et al. 1998b. The albumins of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) and brown trout (*Salmo trutta*) appear to lack a propeptide // *Arch. Biochem. Biophys.* V. 350. № 2. P. 239.
<https://doi.org/10.1006/abbi.1997.0509>
- Metcalf V.J., Brennan S.O., George P.M. 1999. The Antarctic toothfish (*Dissostichus mawsoni*) lacks plasma albumin and utilizes high density lipoprotein as its major palmitate binding protein // *Comp. Biochem. Physiol., Part B: Biochem. Mol. Biol.* V. 124. № 2. P. 147.
[https://doi.org/10.1016/s0305-0491\(99\)00051-6](https://doi.org/10.1016/s0305-0491(99)00051-6)
- Metcalf V., Brennan S., George P. 2003. Using serum albumin to infer vertebrate phylogenies // *Appl. Bioinformatics*. V. 2(3 Suppl). P. 97.
- Metcalf V.J., George P.M., Brennan S.O. 2007. Lungfish albumin is more similar to tetrapod than to teleost albumins: purification and characterization of albumin from Australian lungfish, *Neocarotodus forsteri* // *Comp. Biochem. Physiol., Part B: Biochem. Mol. Biol.* V. 147(3). P. 428.
- Moore D.H. 1945. Species differences in serum protein patterns // *J. Biol. Chem.* V. 161. P. 21.
<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21005711>
- Ndiaye D., Katoh H., Ge Y.P. et al. 2000. Monoclonal antibodies to plasma high density lipoprotein (HDL) of eel (*Anguilla japonica*) // *Comp. Biochem. Physiol., Part B: Biochem. Mol. Biol.* 2000. V. 125. № 4. P. 473.
[https://doi.org/10.1016/s0305-0491\(00\)00159-0](https://doi.org/10.1016/s0305-0491(00)00159-0)
- Nelson J.S. 2006. *Fishes of The World*. Hoboken. New York: John Wiley.
- Nguyen M., Kurtz I. 2006. Quantitative interrelationship between Gibbs-Donnan equilibrium, osmolality of body fluid compartments, and plasma water sodium concentration // *J. Appl. Physiol.* V. 100. P. 1293.
<https://doi.org/10.1152/jappphysiol.01274.2005>
- Noel E.S., Reis M., Arain Z., Ober E.A. 2010. Analysis of the Albumin/ Fetoprotein/Afamin/Group specific component gene family in the context of zebrafish liver differentiation // *Gene Expression Patterns*. V. 10. № 6. P. 237.
<https://doi.org/10.1016/j.gep.2010.05.002>
- Nynca J., Słowinska M., Dietrich M.A. et al. 2011. Isolation and identification of fetuin-B-like protein from rainbow trout seminal plasma and its localization in the reproductive system // *Comp. Biochem. Physiol., Part B: Biochem. Mol. Biol.* V. 158. P. 106.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2010.10.002>
- Olson K.R. 1992. Blood and extracellular fluid volume regulation: role of the renin-angiotensin system, kallikrein-kinin system, and atrial natriuretic peptides // *Fish Physiol.* V. 12. Part B. P. 136.
[https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60010-2](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60010-2)
- Olson K.R., Kinney D.W., Dombrowski R.A., Duff D.W. 2003. Transvascular and intravascular fluid transport in the rainbow trout: revisiting Starling's forces, the secondary circulation and interstitial compliance // *J. Exp. Biol.* V. 206. P. 457.
<https://doi.org/10.1242/jeb.00123>
- Pasquier J., Cabau C., Nguyen T. et al. 2016. Gene evolution and gene expression after whole genome duplication in fish: the PhyloFish database // *BMC Genomics*. V. 17. № 368. P. 1.
<https://doi.org/10.1186/s12864-016-2709-z>
- Power D.M., Elias N.P., Richardson S.J. et al. 2000. Evolution of the thyroid hormone-binding protein, transthyretin // *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 119. P. 241.
<https://doi.org/10.1006/gcen.2000.7520>
- Saber M.A., Stockbauer P., Moravec L., Meloun B. 1977. Disulfide bonds in human serum albumin // *Collect. Czech. Chem. Commun.* V. 42. P. 564.
- Saito H., Lund-Katz S., Phillips M. 2004. Contributions of domain structure and lipid interaction to the functionality of exchangeable human apolipoproteins // *Prog. Lipid Res.* V. 43. P. 350.
<https://doi.org/10.1016/j.plipres.2004.05.002>
- Salem M., Xiao C., Womack J. et al. 2010. A microRNA repertoire for functional genome research in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Mar. Biotechnol.* V. 12. № 4. P. 410.
<https://doi.org/10.1007/s10126-009-9232-z>
- Sarropoulou E., Fernandes J.M.O., Mitter K. et al. 2010. Evolution of a multifunctional gene: The warm temperature acclimation protein Wap65 in the European seabass *Dicentrarchus labrax* // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 55(2). P. 640.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.10.001>
- Schoentgen F., Metz-Boutigue M.H., Jolles J. et al. 1986. Complete amino acid sequence of human vitamin D-binding protein (group-specific component): evidence of a threefold internal homology as in serum albumin and alpha-fetoprotein // *Biochim. Biophys. Acta*. 1986. V. 871. № 2. P. 189.
[https://doi.org/10.1016/0167-4838\(86\)90173-1](https://doi.org/10.1016/0167-4838(86)90173-1)
- Schulz G.E., Schirmer R.H. 1979. *Principles of Protein Structure*. New York: Springer.
- Sha Z., Peng Xu, Tomokazu Takano et al. 2008. The warm temperature acclimation protein Wap65 as an immune response gene: Its duplicates are differentially regulated by temperature and bacterial infections // *Mol. Immunol.* V. 45(5). P. 1458.
<https://doi.org/10.1016/j.molimm.2007.08.012>
- Stoletov K., Longhou Fang, Soo-Ho Choin et al. 2009. Vascular Lipid Accumulation, Lipoprotein Oxidation, and Macrophage Lipid Uptake in Hypercholesterolemic Zebrafish // *Circul. Res.* V. 104. P. 952.
<https://doi.org/10.1161/CIRCRESAHA.108.189803>
- Tarallo A., Angelini C., Sanges R. et al. 2016. On the genome base composition of teleosts: the effect of environment and lifestyle, *BMC Genomics*. V. 17. № 173. P. 2.
<https://doi.org/10.1186/s12864-016-2537-1>
- Teramoto T. 1994. Structure and function of apolipoproteins // *Nihon Rinsho*. V. 52. № 12. P. 3100–3107.
- Tiselius A.E. 1937. Electrophoresis of serum globulin: Electrophoretic analysis of normal and immune sera // *Biochem. J.* V. 31. № 9. P. 1464.
<https://doi.org/10.1042/bj0311464>
- Tsai P.L., Chen C.H., Huang C.J. et al. 2004. Purification and cloning of an endogenous protein inhibitor of carp

- nephrosin, an astacin metalloproteinase // *J. Biol. Chem.* V. 279. № 12. P. 11146.
<https://doi.org/10.1074/jbc.M310423200>
- Wicher K.B., Fries E.* 2006. Haptoglobin, a hemoglobin-binding plasma protein, is present in bony fish and mammals but not in frog and chicken // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* V. 103. № 11. P. 4168.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0508723103>
- Xu Y., Ding Z.* 2005. N-terminal sequence and main characteristics of Atlantic salmon (*Salmo salar*) albumin // *Prep. Biochem. Biotechnol.* V. 35. № 4. P. 283–290.
<https://doi.org/10.1080/10826060500218081>

Organization and Functions of Osmotically Active Blood Plasma Proteome Fraction in Pisces (Review)

A. M. Andreeva*

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

*e-mail: aam@ibiw.ru

The diversity of the composition of osmotically active protein fractions of plasma in lower aquatic poikilothermic vertebrates – fishes (Pisces), in the group of bony fishes (Osteichthyes) are represented in this review. Low molecular weight (LM) plasma proteins are considered on the example of model species of Dipnoi, Acipenseriformes, and in most detail – in the group of ecologically plastic Teleostei; a Petromyzoniformes and Mammalia were used as comparison groups. The results showed the presence of albumin in LM-fractions of plasma in ancient and lower teleost fishes, as well as in jawless fishes and mammals; and revealed a special status of higher Teleostei, in which, instead of albumin, other proteins dominate in the composition of LM fractions – warm temperature acclimated 65 kDa protein, proteinase inhibitors serpins and fetuins, and high density lipoproteins. The protein diversity of osmotically active plasma fractions in different groups of vertebrates is considered in the format of the concepts of conservative composition of vertebrate plasma proteins and the large-scale organization of plasma proteins and critical salinity concept. An evolutionary model of the vertebrate plasma proteome is presented for discussion, in which strategies for the formation of plasma proteome in vertebrate ancestors are determined and their relationship with the salinity of the external and internal environment is revealed.

Keywords: Pisces, Teleostei, osmotically active proteins, evolutionary model of the plasma proteome

ВЛИЯНИЕ ЦИПЕРМЕТРИНА И ТИОМОЧЕВИНЫ НА ОКИСЛИТЕЛЬНО-ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫЙ СТАТУС, АКТИВНОСТЬ ФОСФАТАЗ И ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ФЕРМЕНТОВ, А ТАКЖЕ ГИСТОПАТОЛОГИЮ КИШЕЧНИКА АФРИКАНСКОГО СОМА *Clarias gariepinus*¹

© 2021 г. Джозеф А. Адейми*, **

Факультет биологии, Школа наук, Федеральный технологический университет, Акуре, штат Ондо, Нигерия

*e-mail: jaadeyemi@futa.edu.ng

**e-mail: joseph.adeyemi@gmail.com

Поступила в редакцию 07.09.2020 г.

После доработки 28.01.2021 г.

Принята к публикации 16.02.2021 г.

Агрохимикаты, включая циперметрин и тиомочевину, все чаще применяют в современном сельском хозяйстве для борьбы с вредителями и повышения урожайности сельскохозяйственных культур. Однако их использование часто приводит к серьезным экологическим проблемам. Молодь африканского сома *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) подвергали воздействию 50 мкг/л циперметрина, 100 мкг/л циперметрина, 0.05% тиомочевины, 50 мкг/л циперметрина + 0.05% тиомочевины или 100 мкг/л циперметрина + 0.05% тиомочевины в статическом режиме в течение трех недель, затем рыбу убивали, а уровень восстановленного глутатиона и активность кислой фосфатазы, щелочной фосфатазы, амилазы, протеазы и липазы определяли в гомогенатах печени или кишечника. Рыб контрольной группы содержали в чистой воде (не подвергали воздействию циперметрина или тиомочевины). Индивидуальное воздействие циперметрина и тиомочевины на рыб приводило к значительному снижению уровня восстановленного глутатиона и активности большинства ферментов. Эти эффекты были более выражены у рыб, подвергшихся совместному воздействию циперметрина и тиомочевины. Гистологический анализ некоторых отделов кишечника также подтвердил токсикологический эффект этих агрохимикатов, и их использование приводило к видимым патологиям кишечника, таким как сильная эрозия слизистого слоя, стертая слизистая оболочка и распад мышечного слоя. Результаты исследования показывают, что и циперметрин, и тиомочевина могут изменять окислительно-восстановительный статус и физиологию питания рыб. Более токсический эффект циперметрина и тиомочевины в условиях совместного воздействия подтвердил возможность взаимодействия и синергетических связей между токсикантами.

Ключевые слова: циперметрин, тиомочевина, окислительный стресс, физиология питания, ферментативная активность, гистология кишечника

DOI: 10.31857/S0320965221040033

Effects of Exposure to Cypermethrin and Thiourea on Redox Status, Activities of Phosphatases and Digestive Enzymes, and Intestinal Histopathology in African Catfish, *Clarias gariepinus*

Joseph A. Adeyemi*, **

Department of Biology, School of Sciences, Federal University of Technology, P.M.B. 704, Akure, Ondo State, Nigeria

*e-mail: jaadeyemi@futa.edu.ng

**e-mail: joseph.adeyemi@gmail.com

¹ Полный текст статьи опубликован в английской версии журнала *Inland Water Biology*, 2021, Vol. 14, No. 4, и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>

Abstract—Agrochemicals including cypermethrin (cyp) and thiourea are increasingly being applied in modern agriculture, for pest control and to improve crop yield. However, their usage often results in serious environmental concerns. In this study, juvenile African catfish *Clarias gariepinus* (Burchell 1822) were exposed to 50 µg/L cyp, 100 µg/L cyp, 0.05% thiourea, 50 µg/L cyp + 0.05% thiourea or 100 µg/L cyp + 0.05% thiourea, in a static renewal for 3 weeks, after which the fish were sacrificed, and the level of reduced glutathione and activities of acid phosphatase, alkaline phosphatase, amylase, protease and lipase were determined in the liver or intestinal homogenates. Also, the histopathology of some sections of the intestine was performed. The control fish were maintained in uncontaminated water (i.e. not exposed to cypermethrin or thiourea). The individual exposure of fish to cypermethrin and thiourea resulted in a significant decrease in the levels of GSH and the activities of most of the enzymes. These effects were more pronounced in fish that were exposed to cypermethrin and thiourea under a co-exposure scenario. The histological analyses of some sections of the intestine also revealed the toxicological effect of these agrochemicals, and their use led to visible intestinal pathologies such as severe erosion of the mucosa layer, faded lamina propria and disintegration of the muscle layer. The results of this study demonstrate that both cypermethrin and thiourea can alter the redox status and nutritional physiology of fish. The greater toxic effects of cypermethrin and thiourea under the co-exposure condition reiterated the potential for interactions and synergistic relationship among toxicants.

Keywords: cypermethrin, thiourea, oxidative stress, nutritional physiology, enzymatic activities, gut histology

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

МАТЕРИАЛЫ ПО ФАУНЕ ЖУКОВ-ТЯСИННИКОВ (Coleoptera: Scirtidae)
ОХРАНЯЕМЫХ ТЕРРИТОРИЙ ПРИМОРСКОГО КРАЯ
С ЗАМЕТКАМИ ПО ИХ СИНОНИМИИ¹⁾

© 2021 г. А. С. Сажнев^{a,*}, М. Е. Сергеев^b

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

^bФедеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии,
Дальневосточное отделение Российской академии наук, Владивосток, Россия

*e-mail: sazh@list.ru

Поступила в редакцию 17.12.2020 г.

После доработки 15.01.2021 г.

Принята к публикации 20.02.2021 г.

Приведен аннотированный список 16 видов из 4 родов жуков-трясинников (Scirtidae) Приморского края. Впервые представлены данные по видовому составу Scirtidae из четырех заповедников Приморья: Сихотэ-Алинского заповедника – 10 видов, Ханкайского – 2 вида, Дальневосточного морского – 3 вида, “Кедровая падь” – 2 вида. Дополнительно для островов залива Петра Великого впервые указывается 5 видов. Выявлен новый для фауны России вид *Sacodes kaszabi* Klausnitzer, 1973. Впервые для Сахалинской обл. приводится *Scirtes sobrinus* Lewis, 1895. На основе изученного материала и исследования строения генитального аппарата самцов и самок, предлагается новая синонимия *Contacyphon wuorentausi* Nyholm, 1949 = *C. ozensis* (Satô, 1982), syn. n.

Ключевые слова: Coleoptera, Scirtidae, фауна, новые находки, новая синонимия, Дальний Восток, Россия

DOI: 10.31857/S0320965221040094

Materials to the Fauna of Marsh Beetles (Coleoptera: Scirtidae)
of the Primorsky Krai Protected Areas, with Notes on Synonymy

A. S. Sazhnev^{1,*} and M. E. Sergeev²

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

²Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far East Branch of the Russian Academy of Sciences,
Vladivostok, Russia

*e-mail: sazh@list.ru

Abstract—An annotated list of 16 species from four genera of marsh beetles (Scirtidae) from Primorsky Krai is given. For the first time, the article presents the data on the species of Scirtidae from four specially protected natural areas of Primorsky Krai: Sikhote-Alin Nature Reserve – 10 species, Khanka Nature Reserve – 2 species, Far Eastern State Marine Reserve – 3 species, and Kedrovaya Pad Nature Reserve – 2 species. Additionally, 5 species are given for the islands of Peter the Great Bay. *Sacodes kaszabi* Klausnitzer, 1973 is recorded for the Russia for the first time. *Scirtes sobrinus* Lewis, 1895 is recorded for the Sakhalin oblast for the first time. Based on the material studied, and the examination of the structures of male and female genitalia, the following synonymy is proposed: *Contacyphon wuorentausi* Nyholm, 1949 = *C. ozensis* (Satô, 1982), syn. n.

Keywords: Coleoptera, Scirtidae, fauna, new record, new synonymy, Far East, Russia

¹⁾Полный текст статьи опубликован в английской версии журнала *Inland Water Biology*, 2021, Vol. 14, No. 4, и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>

БИОМАССА ПОПУЛЯЦИИ, ПРОДУКЦИЯ ЗА ВЕГЕТАЦИОННЫЙ ПЕРИОД И БИОРЕСУРСНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ИНВАЗИВНОГО *Gmelinoides fasciatus* (Crustacea: Amphipoda) В ОНЕЖСКОМ ОЗЕРЕ

© 2021 г. И. А. Барышев^{а, *}, А. И. Сидорова^б, А. П. Георгиев^б, Н. М. Калинкина^б

^аИнститут биологии Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”, Петрозаводск, Россия

^бИнститут водных проблем Севера Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”, Петрозаводск, Россия

*e-mail: i_baryshev@mail.ru

Поступила в редакцию 27.01.2021 г.

После доработки 17.02.2021 г.

Принята к публикации 24.02.2021 г.

На основе собственных и литературных данных впервые оценена суммарная биомасса инвазивной амфиподы *Gmelinoides fasciatus* в Онежском озере (1.6–2.2 тыс. т сырой массы на весь водоем) и его продукция за вегетационный период (2.9–4.0 тыс. т). Наиболее богатый запасами этого вида биотоп зарослей тростника, где биомасса рачка может достигать 39 г/м², находится преимущественно в северной части озера. Обсуждается возможность рассматривать *G. fasciatus* как потенциально промысловый вид с рассчитанным общим допустимым уловом до 1.5–2.0 тыс. т в год.

Ключевые слова: биологические ресурсы, ракообразные, беспозвоночные, мормыш, общий допустимый улов, вселенец

DOI: 10.31857/S0320965221040057

Инвазия *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) в Онежское озеро приходится на начало 2000-х гг. (Березина, Панов, 2003). С тех пор этот вид прижился и расселился по всей литорали озера, вытеснив аборигенный вид *Gammarus lacustris* G.O. Sars (Лобанова и др., 2017). Однако в плесах рек бассейна Онежского озера его до настоящего времени не обнаруживали (Барышев, 2020). Большая часть популяции в летнее время обитает на глубине до 1–2 м, где формирует значительные скопления – до 90% сообщества по численности (≤ 8 тыс. г/м²) и биомассе (40 г/м²) (Кухарев и др., 2008; Сидорова, 2013; Лобанова и др., 2017; Георгиев и др., 2019). Биологические ресурсы – живые организмы и их сообщества, продукция и жизнедеятельность которых используются или могут быть использованы человеком (Павлов, Стриганов, 2005). Выявлено, что *G. fasciatus* активно потребляется в пищу прибрежными рыбами – ершом, сигом, хариусом и окунем, причем у последнего на эту амфиподу приходится до 50% пищевого комка (Лобанова, Шустов, 2017; Георгиев и др., 2019).

Таким образом, *G. fasciatus* безусловно обладает средообразующим значением как объект питания прибрежных рыб, и его популяцию следует рассматривать как биологический ресурс. В ряде работ приведены результаты успешного использования этого вида для оценки состояния донных местообитаний Ладожского и Онежского озер, что указывает на его биоиндикационное значение (Березина и др., 2016; Slukovskii et al., 2019). Также для рационального природопользования важен поиск новых объектов промысла, в связи с чем актуально оценить возможность добычи *G. fasciatus* в Онежском озере. В ряде регионов массовых представителей амфипод добывают как ценный промысловый объект (мормыш), востребованный при производстве кормов для животных и биологически активных добавок для человека (Козлов, Садчиков, 2002; Кашина и др., 2014). Однако, в настоящее время неизвестно количество *G. fasciatus*, обитающего в Онежском озере, и какова его продукция за вегетационный период на весь водоем. По этой причине невозможно оценить, в каких количествах можно добывать этого рачка без ущерба для кормовой базы рыб, что важно для расчета рентабельности промысла.

Сокращения: ОДУ – общий допустимый улов.

Таблица 1. Биомасса и продукция *Gmelinoides fasciatus* в литорали различного типа Онежского озера, по данным 2001–2014 гг.

Тип литорали	Доля в литорали, %	Площадь литорали до глубины 1 м, км ²	Биомасса			Годовая продукция, т
			средняя, г/м ²	суммарная до глубины 1 м, т	суммарная на всей литорали, т	
по: (Онежское ..., 2010)						
Каменистая	35	52.5–71.5	8.1	425–579	851–1158	1544–2101
Песчаная	33	49.5–67.4	1.3	64–87	129–175	234–318
Илистая	14	21.0–28.6	5.6	118–160	235–320	427–581
Скалисто-глыбовая	12	18.0–24.5	8.1	146–198	292–397	529–720
Глинистая	6	9.0–12.3	5.6	50–69	101–137	183–249
Всего					1608–2187	2917–3970

Примечание. Показан диапазон между значениями, полученными двумя способами расчета площади обитания.

Цель работы – оценка запасов *G. fasciatus* в Онежском озере – суммарной биомассы, продукции за вегетационный период и ОДУ.

Для оценки показателей *G. fasciatus* в Онежском озере были использованы собственные материалы, собранные в 2011–2014 гг. и литературные данные (Березина, Панов, 2003; Кухарев и др., 2008). Продукцию вида (сырая масса за вегетационный период, т.) в озере рассчитывали как произведение площади обитания (км²) на биомассу (т) и Р/В коэффициент. Величина Р/В коэффициента за вегетационный период (150 сут) установлена была ранее – в среднем 1.815 (Сидорова, 2013). Расчет проводили отдельно для литорали различного типа (каменистая, песчаная, илистая, скалисто-глыбовая и глинистая), поскольку биомасса *G. fasciatus* варьирует по биотопам.

Ранее получено, что в летний период максимальные показатели обилия *G. fasciatus* отмечены на глубинах до 1 м (Лобанова и др., 2017). Площадь литорали до глубины 1 м рассчитывали двумя способами. Первый способ основан на том, что среднее значение уклона берега на глубине до 5 м в Онежском озере составляет 0.01–0.02 (Игнатов и др., 2018). Таким образом, ширину зоны литорали в среднем можно принять равной 50–100 м, для дальнейших расчетов – 75 м. Известно, что длина материковой береговой линии Онежского озера достигает 1810 км, а берега островов – 190 км (Черняева, 1973; Онежское ..., 2010). Площадь литорали глубиной < 1 м с учетом островов оценивалась в 150.0 км². Второй способ расчета базировался на том, что площадь литорали от уреза воды до глубины 5 м без учета островов 924.1 км² (Кириллова, 1975). Приняв уклон берега до глубины 5 м равномерный, на площадь литорали до глубины 1 м приходилось 20% от этой величины или 184.8 км². Для вычисления площади с учетом островов полученную величину увеличили на 10.5% (длина островной береговой линии относительно мате-

риковой), итого 204.2 км². Полученные указанными способами величины (150.0 и 204.2 км²) различаются в 1.36 раза. Расчет биомассы и продукции *G. fasciatus* был проведен для обоих полученных значений.

Установлено, что в период открытой воды ~50% популяции *G. fasciatus* обитает глубже 1 м (Сидорова, 2013), поэтому для оценки всей популяции *G. fasciatus* биомассу, полученную для глубины < 1 м, удваивали. Для расчета суммарной продукции *G. fasciatus* использовали средние показатели биомассы в каменистой, илистой и песчаной литорали Онежского озера (табл. 1). Поскольку достоверные данные об обилии этого вида на некоторых участках литорали отсутствуют, для расчетов взяты показатели наиболее близких субстратов: каменистого – для скалисто-глыбовой литорали и илистого – для глинистой. Полученные величины биомассы и продукции рачка за вегетационный период приведены в табл. 1.

Биомасса *G. fasciatus* в водоемах, где он прижился (Ладожское озеро, Рыбинское водохранилище, Псковско-Чудское озеро) значительно варьирует – от 0.1 до 158 г/м², обычно находится в пределах 1–10 г/м², обзор со ссылками на источники приведен в работе А.П. Георгиева (Георгиев и др., 2019). Обнаруженные в Онежском озере плотности *G. fasciatus* в целом сопоставимы с таковыми в других водоемах, а длинная береговая линия обуславливает большую площадь обитания и достаточно высокие суммарные показатели.

Методики расчета ОДУ для *G. fasciatus* не разработаны, однако для близкого по экологии *G. lacustris* рекомендуют использовать величину изъятия ≤50% годовой продукции (Литвиненко и др., 2004). В настоящее время данные о росте и естественной убыли *G. fasciatus* в Онежском озере в зимнее время отсутствуют. Однако на примере Ладожского озера показано, что с октября по май суммарная биомасса особей на 1 м² не претерпе-

вает значительных изменений, хотя численность снижается, а доля крупных особей возрастет (Барков, Курашов, 2011). Соответственно, можно предположить, что годовая продукция близка к таковой за вегетационный период и провести расчет ОДУ на основе полученных нами данных (табл. 1). Таким образом, объем ОДУ, может достигать 1458–1985 т/год.

Промысел бокоплавов обычно проводят в местах их естественной концентрации (Козлов, Садчиков, 2002). Установлено, что большое влияние на обилие *G. fasciatus* в литорали Онежского озера оказывают заросли тростника, где биомасса амфиподы возрастает в 2–5 раз, достигая 34–39 г/м² (Березина, Панов, 2003; Кухарев и др., 2008; Сидорова, 2013). Скопления этого макрофита в Онежском озере приурочены к северной, насыщенной заливами и губами его части и занимают ~1.5 тыс. га (Распопов, 1975).

Выводы. *G. fasciatus*, который натурализовался в Онежском озере и расселился вдоль всей береговой линии, обладает весомым биоресурсным потенциалом. В настоящее время этот вид не только важный объект питания прибрежных рыб и биоиндикатор состояния донных местообитаний. Полученные величины продукции *G. fasciatus* за вегетационный период (~3–4 тыс. т) и рассчитанный объем ОДУ (до 1.5–2.0 тыс. т/год) позволяют рассматривать его как потенциально промысловый вид в Онежском озере. Основные *G. fasciatus* приурочены к северной части озера, где в многочисленных заливах и губах развиты заросли макрофитов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена из средств федерального бюджета на выполнение государственных заданий Института биологии Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр РАН” и Института водных проблем Севера Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр РАН” (0218-2019-0081 и 0185-2021-0007).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барков Д.В., Курашов Е.А. 2011. Популяционная характеристика и жизненный цикл байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) (Crustacea: Amphipoda) в Ладожском озере // Биол. внутр. вод. № 2. С. 46–56.
https://doi.org/10.1134/S1995082911020040
- Барышев И.А. 2020. Зообентос плесовых участков порожистых водотоков: состав, обилие и трофическая структура (на примере Восточной Фенноскандии) // Биол. внутр. вод. № 1. С. 57.
https://doi.org/10.31857/S0320965220010027
- Березина Н.А., Голубков С.М., Максимов А.А. 2016. Опыт использования нового биоиндикатора (*Gmelinoides fasciatus*) для оценки состояния донных местообитаний в Финском заливе // Вода: химия и экология. № 4(94). С. 40.
- Березина Н.А., Панов В.Е. 2003. Вселение байкальской амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Amphipoda, Crustacea) в Онежское озеро // Зоол. журн. Т. 82. № 6. С. 731.
- Георгиев А.П., Сидорова А.И., Шустов Ю.А., Лесонен М.А. 2019. Байкальская амфипода *Gmelinoides fasciatus* (Amphipoda, Crustacea) в питании окуня литоральной зоны Онежского озера (возрастной и сезонный аспекты) // Зоол. журн. Т. 98. № 7. С. 749.
https://doi.org/10.1134/S0044513419070055
- Игнатов Е.И., Землянов И.В., Санин А.Ю. и др. 2018. Применение расчетных методов для изучения динамики берегов Онежского озера и их развития // Труды Карельского научного центра РАН. № 3. С. 84.
https://doi.org/10.17076/lim529
- Кашина Г.В., Шелепов В.Г., Машанов А.И. 2014. Биологически активные добавки на основе продуктов переработки рачка гаммаруса (*Gammarus lacustris*) // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. № 5(92). С. 238.
- Кириллова В.А. 1975. Морфометрическая характеристика литоральной зоны Онежского озера // Литоральная зона Онежского озера. Ленинград: “Наука”. С. 15.
- Козлов О.В., Садчиков А.П. 2002. Промысловая гидробиология озерных беспозвоночных: Учебное пособие. Москва: МАКС Пресс.
- Кухарев В.И., Полякова Т.Н., Рябинкин А.В. 2008. Распространение байкальской амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Amphipoda, Crustacea) в Онежском озере // Зоол. Журн. Т. 87. № 10. С. 1270.
- Литвиненко Л.И., Литвиненко А.И., Козлов О.В. и др. 2004. Определение общих допустимых уловов (ОДУ) амфиподы *Gammarus lacustris*. Тюмень: Госрыбцентр.
- Лобанова А.С., Шустов Ю.А. 2017. Особенности питания рыб литоральной зоны Онежского озера // Уч. записки Петрозав. гос. ун-та. № 2(163). С. 52.
- Лобанова А.С., Сидорова А.И., Георгиев А.П. и др. 2017. Роль инвазионного вида *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) в питании речного окуня *Perca fluviatilis* L. литоральной зоны Онежского озера // Росс. журн. биол. инвазий. Т. 10. № 2. С. 81.
https://doi.org/10.1134/S2075111717030092
- Онежское озеро. Атлас. 2010. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН.
- Павлов Д.С., Стриганова Б.Р. 2005. Биологические ресурсы России и основные направления фундаментальных исследований // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. Сборник научных статей. Москва: Товарищество науч. изданий КМК. С. 4.
- Распопов В.А. 1975. Экосистемы литоральной зоны Онежского озера // Литоральная зона Онежского озера. Ленинград: Наука. С. 76.
- Сидорова А.И. 2013. Структурно-функциональные характеристики популяции байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* Stebbing (Crustacea: amphipoda)

- на северной границе ареала (Онежское озеро). Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Петрозаводск: Карельск. научн. центр РАН.
- Черняева Ф.А. 1973. Морфометрическая характеристика Онежского озера // Тепловой режим Онежского озера. Ленинград: Наука. С. 7.
- Slukovskii Z., Sidorova A., Kalinkina N. 2019. Estimation of heavy metal concentrations in organisms of the baikalian amphipod *Gmelinoides fasciatus* Stebbing (Crustacea: Amphipoda) in Petrozavodsk bay, Lake Onego // J. Elementology. Т. 24. № 1. С. 267. <https://doi.org/10.5601/jelem.2018.23.2.1633>

Biomass of the Population, Production During the Vegetation Season, and Bioresource Value of Invasive *Gmelinoides fasciatus* (Crustacea: Amphipoda) in Lake Onega

I. A. Baryshev^{1,*}, A. I. Sidorova², A. P. Georgiev², and N. M. Kalinkina²

¹*Institute of Biology of the Karelian Research Centre, Russian Academy of Science, Petrozavodsk, Russia*

²*Northern Water Problems Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia*

*e-mail: i_baryshev@mail.ru

On the basis of our and published data, the total biomass of the invasive amphipod *Gmelinoides fasciatus* in Lake Onega was estimated for the first time; it ranges from 1.6 to 2.2 thousand tons of wet weight for the entire water body. Production for the growing season ranges from 2.9 to 4.0 thousand tons. The biotope that is the richest in reserves of this species (reed thickets, where the biomass of the crustacean can reach 39 g/m²) is located mainly in the northern part of the lake. The possibility of considering *G. fasciatus* as a potential commercial species with an estimated allowable catch of up to 1.5–2.0 thousand tons per year is discussed.

Keywords: biological resources, crustaceans, invertebrates, production