

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 4, 2022

Водная флора и фауна

- Разнообразие Anisoptera в двух речных местообитаниях Южного Пенджаба, Пакистан
Сафдар Сидра, Ажар Махмуд, Мухамед Моавия, Хассаан Бин Саадае 339

Биология, морфология и систематика гидробионтов

- Новый вид рода *Tyrha* L. (Tyrhaceae) из Индии
А. Н. Краснова, А. Н. Ефремов 340
- Количественная и качественная характеристика пыльцы и механизмы опыления:
на примере десяти видов *Potamogeton*
А. Х. Ганье, З. А. Реши, Б. А. Вафай 341
- Типология строения суспензориума костистых рыб (Teleostei) в связи с их питанием (обзор)
В. В. Махотин, Е. С. Громова 342

Водная микробиология

- Метагеномный анализ сезонного разнообразия бактериальных сообществ
в городском озере (оз. Цзинху, Центральный Китай)
С. Ц. Лю, В. Ц. Вэнь, С. С. Ян, С. Я. Сюй, Т. Ч. Цзи, Х. М. Лю, Г. П. Чжу 366

Фитопланктон, фитобентос, фитоперифитон

- Содержание хлорофилла и современное трофическое состояние водохранилищ
р. Волги (2019, 2020 гг.)
Н. М. Минеева, И. В. Семадени, В. В. Соловьева, О. С. Макарова 367
- Таксономический состав и экологическая характеристика диатомовых водорослей
альгоценозов бентали устья крупной эвтрофно-гипертрофной реки (р. Ока, Россия)
Т. Хедацира, А. Г. Охапкин, С. И. Генкал, А. М. Глущенко, М. С. Куликовский 372

Высшая водная растительность

- Оценка состояния растительного покрова трансграничного водотока северной
Фенноскандии (российская часть р. Паз)
Н. В. Зуева, О. Г. Гришуткин, Ю. А. Зуев, Д. Ю. Ефимов, Е. В. Чемерис, А. А. Бобров 381

Зоопланктон, зообентос, зооперифитон

- Вертикальная структура вод и планктон водохранилища в весенний период
*А. В. Гончаров, С. Э. Болотов, В. В. Пуклаков,
Д. В. Малашенков, О. Н. Ерина, В. А. Ломов* 395
- Факторы, способствующие вселению раков *Procambarus clarkia* и снижению
биоразнообразия в ветланде Цаохай
Цин Ли, Бинь Се, Юнсян Чень, Хайтао Чжао, Сяосюй Сюэ, Ту Фэн 404

Паразитология гидробионтов

Дополнение к фауне паразитов пиленгаса <i>Planiliza haematocheila</i> (Mugilidae) <i>В. М. Юрахно, Е. А. Кожурин</i>	405
Сравнительный анализ паразитофауны остромордой лягушки <i>Rana arvalis</i> в средовых градиентах Урала <i>А. В. Буракова, В. Л. Вершинин, С. Д. Вершинина</i>	412

Экологическая физиология и биохимия гидробионтов

Дестабилизационные процессы в органах гемопоэза серебряного карася как следствие стратегии выживания цестоды <i>Ligula (Digramma) interrupta</i> (Cestoda: Pseudophyllidea) <i>О. Е. Мазур, И. А. Кутырев, Ж. Н. Дугаров</i>	425
Гематологические и биохимические параметры инвазивного вида земноводных <i>Pelophylax ridibundus</i> (Amphibia, Anura), интродуцированного в водные объекты Среднего Урала <i>Л. А. Ковальчук, Л. В. Черная, В. А. Мищенко, Н. В. Микшевич</i>	431

Водная токсикология

Влияние изменения условий на состав бактериального сообщества рудничных вод <i>Т. Н. Абашина, О. Н. Розова, М. Б. Вайнштейн</i>	440
--	-----

Краткие сообщения

Многолетние тренды содержания осадочных пигментов в Горьковском водохранилище <i>Н. А. Тимофеева, Л. Е. Сигарева, В. В. Законнов</i>	441
Новые для науки представители диатомовых водорослей (Bacillariophyta) из зоны отчуждения Чернобыльской АЭС (Украина) <i>С. И. Генкал, В. И. Щербак, Н. Е. Семенюк</i>	445
Структурно-функциональная организация сообщества ресничных червей (Turbellaria) малого водоема <i>Е. М. Коргина</i>	446
Таксономический состав Polychaeta Балаклавской бухты (Черное море, Крым) <i>Н. А. Болтачева, Е. В. Лисицкая</i>	447
Видовое разнообразие фауны пиявок (Annelida, Clitellata, Hirudinea) оз. Нарочь (Республика Беларусь) <i>И. Кайгородова, Н. Болбат, Н. Сороковикова, М. Батурина</i>	454
Интенсивность метаболизма у гидробионтов разных экологических групп в эксперименте <i>С. А. Курбатова, Н. А. Березина, А. С. Маврин, Н. Г. Отюкова</i>	459
Влияние ионов цинка водной среды на показатели дыхания <i>in vivo</i> моллюска <i>Planorbis corneus</i> <i>А. П. Стадниченко, Е. И. Уваева, Г. Х. Щербина</i>	464

ВОДНАЯ ФЛОРА
И ФАУНА

УДК 595.733(–87)

РАЗНООБРАЗИЕ Anisoptera В ДВУХ РЕЧНЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ
ЮЖНОГО ПЕНДЖАБА, ПАКИСТАН¹© 2022 г. Сафдар Сидра^а, *, Ажар Махмуд^а, Мухамед Моавия^а, Хассаан Бин Саадаат^б^а Университет ветеринарии и наук о животных, факультет дикой природы и экологии, Лахор, Пакистан^б Колледж наук о Земле и окружающей среде, Университет Пенджаба, Лахор, Пакистан

*e-mail: sidra.safdar@uvas.edu.pk

Поступила в редакцию 20.05.2021 г.

После доработки 27.11.2021 г.

Принята к публикации 21.01.2022 г.

Стрекозы являются важными индикаторами пресноводных экосистем. Разнообразие стрекоз в Пакистане хорошо изучено в северных районах страны, однако таковое в южных, более теплых районах исследовано недостаточно. Материал по разнообразию и численности Anisoptera собирали вдоль двух речных участков Южного Пенджаба в течение пяти месяцев. Собранные экземпляры ($n = 725$) принадлежали трем семействам: Aeshnidae, Gomphidae и Libellulidae. Преобладало сем. Libellulidae, представленное 13 видами из 16 видов, выявленных в районе исследования. Наиболее распространенным видом был *Crocothermis erythraea* (относительная численность R.A = 14%), *Bradinyoga geminata* (R.A = 10%) занимала второе место по численности. Значение индекса Шеннона–Винера ($H = 2.74$) указывало на умеренный уровень биоразнообразия фауны Anisoptera в этом районе. Поскольку стрекозы предпочитают более теплый влажный климат, разнообразие видов было самым высоким в течение летнего сезона, в более холодный декабрь стрекозы не обнаружены.

Ключевые слова: Insecta, Odonata, Libellulidae, река Чинаб, река Инд

DOI: 10.31857/S0320965222040246

Anisopteran Diversity in Two Riverine Habitats of Southern Punjab, Pakistan

Safdar Sidra^а, *, Azhar Mahmood^а, Muhammad Moavia^а, and Hassaan Bin Saadaat^б^а Wildlife and Ecology, University of Veterinary and Animal Sciences, Lahore, Pakistan^б College of Earth and Environmental Sciences, University of the Punjab, Lahore, Pakistan

*e-mail: sidra.safdar@uvas.edu.pk

Dragon flies are an important indicator species for freshwater ecosystems. While their diversity in Pakistan has been well studied in the northern areas of the country, odonate diversity in the southern, warmer areas is still not well documented. The current study determined the Anisopteran diversity and abundance along two riverine tracts of Southern Punjab for a duration of five months. The collected specimens ($n = 725$) belonged to three families; Aeshnidae, Gomphidae, and Libellulidae. Anisopteran fauna was dominated by Libellulidae family represented by thirteen species out of total sixteen species identified from the study area. *Crocothermis erythraea* was the most abundant species (Relative Abundance R.A = 14%) followed by *Bradinyoga geminata* (R.A = 10%). The Shannon–Wiener diversity index value ($H = 2.74$) indicated a moderate level of Anisopteran biodiversity in the area. Since the dragonflies prefer warmer humid climates, species diversity was highest during the summer season with no odonates found during the colder month of December.

Keywords: Insecta, Odonata, Libellulidae, River Chenab, River Indus

¹ Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2022, Vol. 15, No. 4 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>.

**БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ
И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ**

УДК 582.522.1.(87)

НОВЫЙ ВИД РОДА *Typha* L. (Typhaceae) ИЗ ИНДИИ¹© 2022 г. А. Н. Краснова^a, *, А. Н. Ефремов^b, **^aИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия^bНаучный центр фундаментальных и прикладных проблем биоэкологии и биотехнологии
Ульяновского государственного педагогического университета, Ульяновск, Россия

*e-mail: krasa@ibiw.ru

**e-mail: stratiotes@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.01.2020 г.

После доработки 15.11.2021 г.

Принята к публикации 24.01.2022 г.

Приведено описание нового вида рогоза *Typha vembanada*, обнаруженного на мелководье оз. Вембаннад (штат Керала, Индия). Габитуально он не отличается от *T. angustifolia*, *T. australis* (*T. angustata*), распространенных на этой территории. По результатам сравнительно-морфологического анализа пестичных цветков число прицветничков *T. vembanada* близко к *T. australis* (*T. angustata*), однако форма прицветничков иная. Кроме того, *T. vembanada* отличается длинным узко-лентовидным рыльцем, длинным столбиком, завязью на короткой ножке, булавовидными карподиями (деградированные цветки) с широкими прозрачными прицветничками, мелкими эллиптическими семенами, широкими лентовидными волосками на тычиночной оси.

Ключевые слова: Индия, озеро Вембаннад, род *Typha* L., пестичные и тычиночные цветки, сравнительно-морфологический анализ, *Typha vembanada* sp. n.

DOI: 10.31857/S0320965222040167**New Species of the Genus *Typha* L. (Typhaceae) from India**A. N. Krasnova^a, * and A. N. Efremov^b, **^aPapanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia^bResearch Center for Fundamental and Applied Problems of Bioecology and Biotechnology, Ulyanovsk State Pedagogical University, Ulyanovsk, Russia

*e-mail: krasa@ibiw.ru

**e-mail: stratiotes@yandex.ru

The description of a new species of cattail *Typha vembanada*, found in the shallow water of Lake Vembanad, Kerala, India was given. Habitually cattail did not differ from *T. angustifolia*, *T. australis* (*T. angustata*), which are known for this territory. As a result of comparative morphological analysis of pistillate flowers by the quality of bracteoles it is closer to *T. australis* (*T. angustata*), but the form of the bracteoles is different. In addition, *T. vembanada* differs by a long, narrow-ribbon-like stigma, a long column, an ovary on a short pedicel, narrow club-shaped carpodia (degraded flowers) with wide transparent bracteoles, small elliptical seeds, wide ribbon-like hairs on the stamen axis.

Keywords: India, Lake Vembanad, genus *Typha* L., pistillate and staminate flowers, comparative-morphological analysis, *Typha vembanada* sp. n.

¹ Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2022, Vol. 15, No. 4 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>.

**БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ
И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ**

УДК 582.536.31:581.162.3

**КОЛИЧЕСТВЕННАЯ И КАЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПЫЛЬЦЫ
И МЕХАНИЗМЫ ОПЫЛЕНИЯ: НА ПРИМЕРЕ
ДЕСЯТИ ВИДОВ *Potamogeton*¹**

© 2022 г. А. Х. Ганье^а, *, З. А. Реши^б, Б. А. Вафай^б^а Кашмирский университет, кафедра ботаники, кампус Каргил, J&K, 194105 Индия^б Кашмирский университет, кафедра ботаники, Сринагара, J&K, 190006 Индия*e-mail: aijazku@gmail.com

Поступила в редакцию 21.04.2020 г.

После доработки 08.02.2021 г.

Принята к публикации 29.01.2022 г.

С помощью световой и сканирующей электронной микроскопии исследована морфология пыльцы десяти видов рода *Potamogeton* L. *sensu lato* (Potamogetonaceae) в Кашмире, Гималаи. Зарегистрированы такие аспекты морфологии пыльцы, как диаметр зерна, форма, толщина экзины и плотность ретикулума, чтобы определить взаимосвязь этих признаков с механизмами опыления, связанными с различными видами рода. Настоящее исследование показало, что 6 видов (*P. crispus*, *P. lucens*, *P. natans*, *P. nodosus*, *P. perfoliatus* и *P. wrightii*) со сферическими мелкими пыльцевыми зёрнами являются исключительно анемофильными. Также зарегистрировано, что два вида [*P. amblyphyllus* (= *S. amblyphylla*) и *P. pectinatus* (= *S. pectinata*)] имеют почковидную или овальную форму, крупные пыльцевые зёрна и эпигидрофильность, связанные с этими видами. Настоящее исследование показало, что существует тесная взаимосвязь между характеристиками пыльцы с механизмами опыления и эволюцией систем опыления в роде.

Ключевые слова: морфология пыльцы, диаметр пыльцы, опыление, анемофилия, эпигидрофилия, эволюция

DOI: 10.31857/S0320965222040040

**Quantitative, Qualitative Pollen Characters and Pollination Mechanisms:
a Case Study of Ten *Potamogeton* Species¹**

A. H. Ganie^а, *, Z. A. Reshi^б, and B. A. Wafai^б^аDepartment of Botany, University of Kashmir, Kargil campus, J&K, 194105 India^бDepartment of Botany, University of Kashmir, Srinagar, J&K, 190006 India*e-mail: aijazku@gmail.com

Abstract—The pollen morphology of ten species of the genus *Potamogeton* L. *sensu lato* (Potamogetonaceae) in Kashmir Himalaya was examined, using light and scanning electron microscopy. Aspects of pollen morphology such as grain diameter, shape, exine thickness and density of reticulum was recorded to determine the relationship of these features with pollination mechanisms associated with different species of the genus. The present study revealed that 6 species (*P. crispus*, *P. lucens*, *P. natans*, *P. nodosus*, *P. perfoliatus*, and *P. wrightii*) with spheroid, small pollen grains are exclusively anemophilous. It has also been recorded that 2 species [*P. amblyphyllus* (= *S. amblyphylla*), and *P. pectinatus* (= *S. pectinata*)] have reniform to ovate, large pollen grains, and epihydrophily are associated with these species. The present study demonstrated that there is a strong relationship between pollen characters with pollination mechanisms and evolution of pollination systems in the genus.

Keywords: pollen morphology, pollen diameter, pollination, anemophily, epihydrophily, evolution

¹ Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2022, Vol. 15, No. 4 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>.

**БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ
И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ**

УДК 597.5

**ТИПОЛОГИЯ СТРОЕНИЯ СУСПЕНЗОРИУМА КОСТИСТЫХ РЫБ
(Teleostei) В СВЯЗИ С ИХ ПИТАНИЕМ (ОБЗОР)**© 2022 г. **В. В. Махотин^а**, **Е. С. Громова^а** *^аМосковский государственный университет, Москва, Россия

*e-mail: zhenya_s@inbox.ru

Поступила в редакцию 04.08.2021 г.

После доработки 25.01.2022 г.

Принята к публикации 11.02.2022 г.

Приведен обзор особенностей устройства суспензориума у представителей Teleostei на дефинитивной стадии развития в зависимости от особенностей его функционирования при различных способах питания этой группы животных. В основе предлагаемой качественной классификации строения подвесочного аппарата рыб лежит укрепление или ослабление его конструкции. В обзоре дана характеристика разновидностей внутреннего кинетизма суспензориума видов Teleostei и описан механизм “внутренней аддукции”.

Ключевые слова: костистые рыбы Teleostei, суспензориум, подвесочный аппарат, функциональная морфология, аппарат питания, кинетизм, механизм внутренней аддукции

DOI: 10.31857/S0320965222040192

Устройство костномускульной системы черепа взаимосвязано с особенностями пищевого поведения Teleostei (Westneat, 1991, 1994), последнее имеет ведущее значение в формировании диеты (Wainwright, Richard, 1995). Авторы Wainwright (1991), Turingan (1994) придерживаются мнения, что функциональная морфология аппарата питания костистых рыб формирует характер их кормодобывания. В литературе исследования, описывающие вариацию строения составляющих черепа у широкого набора представителей, принадлежащих к различным таксонам Teleostei, в связи с действием этих структур в процессе питания и/или особенностями экологии добычи пищи, представляют собой нечастое явление (Wainwright, Richard, 1995; Westneat, 2004), особенно в отношении суспензориума. В публикациях подобной тематики для изучения обычно используют лишь выборочные таксоны Teleostei без сравнения с остальными представителями этой группы (Воскобойникова, 1985). Более распространены работы, в которых авторы приводят спектр данных о различиях морфологии устройства подразделений аппарата питания (но без суспензориума) ряда видов рыб без обсуждения функциональных причин обнаруженного разнообразия (Winterbot-

tom, 1974a; Datovo, Vari, 2014; Кузищин и др., 2020). Суспензориум Teleostei представляет собой единую “костную щеку” рыбы и в основном сформирован элементами первичной верхней челюсти животного с включением некоторых покровных окостенений (Osse, 1969; Anker, 1974; Turingan, Wainwright, 1993). Часть составляющих его костей могут быть озублены (Sulak, 1977). В настоящей работе при описании суспензориума мы также будем использовать условный термин “подвесочный аппарат”. Впервые суспензориум появляется у новоперых рыб Neopterygii. Предпосылками для его формирования стали переориентация, укорочение и смещение вперед hyomandibulare относительно его положения, свойственного палеонискам Palaeonisciformes (Держинский, 2005). Как правило, подвесочный аппарат Teleostei, помимо сочленений с нейрокраниумом, формирует суставные поверхности еще: с жаберной крышкой, с гиоидом и с вторичной верхней и нижней челюстями. Количество исследований, описывающих морфологию суспензориума Teleostei, существенно превышает число публикаций, посвященных особенностям его действия (Ballintijn et al., 1972). В современной русскоязычной литературе отсутствуют обзоры с анализом внутреннего кинетизма подвесочного аппарата у ряда видов Teleostei. Имеются отдельные исследования, дающие представления о подвижности составляющих суспензориума друг относительно друга лишь у одиночных так-

Сокращения: AAP – m. adductor arcus palatini, AM – m. adductor mandibulae, LAP – m. levator arcus palatini, lig. – связка (ligamentum), m. – мускул (musculus), MJA – аппарат вторичных передних челюстей (mandibular jaw apparatus), pr. – отросток (processus), RAP – m. retractor arcus palatini.

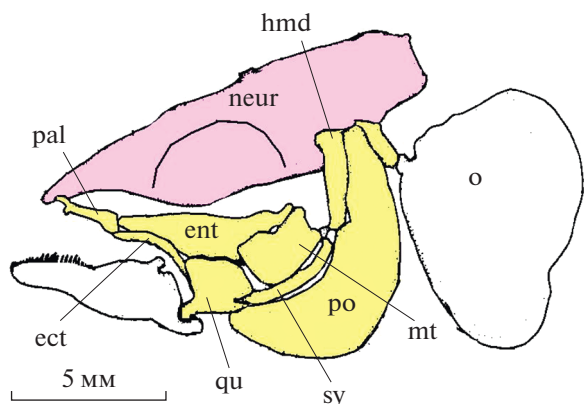


Рис. 1. Генерализованный вариант устройства суспензориума умбры *Umbra limi* (по Wilson, Veilleux, 1982). ect – ectopterygoideum, ent – entopterygoideum, hmd – hyomandibulare, mt – metapterygoideum, neur – neurocranium, o – operculum, pal – palatinum, po – praeoperculum, qu – quadratum, sy – symplecticum. Здесь и на рис. 2, 3, 5, 6, 9 масштаб на фрагментах рисунков взят из оригинальных публикаций, если авторы его указали.

сонов указанной группы рыб (Liem, 1970; Ballintijn et al., 1972; Westneat, Wainwright, 1989 и др.).

Цель настоящего обзора – обобщение имеющейся информации по анатомии подвесочного аппарата у Teleostei и качественная оценка функционального значения выявленных особенностей спланхнокраниума, связанных с различными способами питания – всасыванием (Lauder, 1985), укусом (Barel, 1983) и тараном (Konow, Ferry-Graham, 2013) – у большого числа видов. Классификация вариантов взаимосвязи суспензориума с нейрокраниумом у Teleostei, разработанная ранее (Stensio, 1921, 1932; De Beer, 1937; Hofer, 1945; Дзержинский, 2005 и др), требует дополнения и обновления современными морфологическими данными, сведениями определяющими характер внутреннего кинетизма суспензориума у ряда видов костистых рыб.

При описании устройства черепа рассматриваются сочленения суспензориума с этмоидным, глазничным и слуховым отделами нейрокраниума. В работе использованы термины, применяемые в литературе при характеристике скелета (Osse, 1969; Гуртовой и др., 1976), соединительно-тканых элементов (Lauder, 1980) и мышц Teleostei (Winterbottom, 1974a).

Общая характеристика конструкции суспензориума Teleostei

В суспензориуме большинства генерализованных форм Teleostei (таких как лососевые Salmonidae (Громова, Махотин, 2016), умбровые Umbriidae (Wilson, Veilleux, 1982) (рис. 1), определенные

сельдевые Clupeidae (Kirchhoff, 1958) самый рostrальный элемент – palatinum, тогда как крыловидные кости (ectopterygoideum, entopterygoideum и metapterygoideum) занимают относительно него каудальную позицию (Kirchhoff, 1958; Osse, 1969; Wilson, Veilleux, 1982). Quadratum, находящийся в наиболее вентральной области “костной щеки” рыбы, участвует в формировании челюстного сустава сверху и сзади. У большинства форм Teleostei praeoperculum включено в состав суспензориума (Osse, 1969; Anker, 1974; Turingan, Wainwright, 1993), в связи с чем, смещения данной кости не зависят от движений жаберной крышки (Branch, 1966; Liem, 1970; Waltzek, Wainwright, 2003). Metapterygoideum своим задним краем контактирует с передней частью hyomandibulare, последняя, в свою очередь, соединена с рostrальной кромкой praeoperculum (Osse, 1969; Ballintijn et al., 1972). Обычно точная окклюзия элементов переднего отдела суспензориума и нижней челюсти у Teleostei отсутствует, за исключением лишь некоторых видов, таких как акантонус *Acanthonus* (Howes, 1992).

У большинства Teleostei присутствует этмогиостилия: приращение (“подвеска”) суспензориума к слуховому отделу нейрокраниума и этмоиду (De Beer, 1937; Hofer, 1945; Дзержинский, 2005, 2013). У большей доли представителей описываемой группы рыб в рамках этмогиостилии palatinum – основной элемент, который выполняет крепление переднего конца суспензориума к рostrальному (этмоидному) отделу нейрокраниума (Sulak, 1977; Olney et al., 1993; Konstantinidis, Johnson, 2016; Воскобойникова, Назаркин, 2017). У части видов в образовании этой связи также могут участвовать крыловидные кости (Grande, Pouato-Ariza, 2010), в частности у дистиходонтовых Distichodontidae (Vari, 1979), хоботнорыловых Mastacembelidae и чаудхуриевых Chaudhuriidae (Britz, 1996). У различных представителей Teleostei palatinum формирует одинарную, двойную или тройную связь с этмоидным отделом нейрокраниума. Наличие одного и того же числа точек приращения суспензориума к этмоидной части черепной коробки у примитивных и продвинутых видов Teleostei, по-видимому, является следствием различных факторов. Так, у некоторых таксонов группы присутствие единственного сустава palatinum с этмоидом может быть результатом слияния исходных двух подобных структур в качестве адаптации к противостоянию к повышенной нагрузке, прикладываемой к челюстному аппарату рыбы в процессе питания (Hofer, 1945). У других представителей потеря каудального из рostrальных суставов суспензориума с черепной коробкой обусловлено чрезвычайным удлинением этмоидного отдела нейрокраниума (Norman, 1925). Кроме того, на развитие одного или двух указанных сочленений влияет положение ниж-

ней челюсти по отношению к черепной коробке. Морфологическое значение увеличения количества точек контакта palatinum с нейрокраниумом до конца не выяснено. Предположительно, это может обеспечивать рост способности переднего отдела черепа к поглощению давления, исходящего со стороны ротовой полости во время схватывания добычи и/или ее внутриротовой обработки, во избежание деформации или поломки скелетной конструкции головы (Hofer, 1945).

Среди Teleostei имеются примеры различных вариантов переориентации (относительно нейрокраниума и глазницы) суспензориума (рис. 2, рис. 3). Это изменение положения костей черепа животного может обусловить потерю прямого сочленения palatinum с нейрокраниумом. Так, у индоокеанского бомбиля *Harpadon nehereus* передний контакт суспензориума с черепной коробкой присутствует, однако, образован maxillare anterior (входит в состав суспензориума), с задним концом которого скреплена вышеупомянутая кость (рис. 3e) (Sulak, 1977). У фрактолема Анзорга *Phractolaemus ansorgei* palatinum не соединен с черепной коробкой, взамен имеется причленение к mesethmoideum посредством ectopterygoideum и quadratum (рис. 2e) (Grande, Poyato-Ariza, 2010). Переориентация подвесочного аппарата может проявляться в виде: 1) изменения соотношения величины и формы различных долей/отдельных костей суспензориума; 2) формирования в нем “окон”; 3) значительного увеличения или уменьшения его размера в целом; 4) изменения положения входящих в него элементов друг относительно друга; 5) изменения положения всего суспензориума на голове рыбы (рис. 2, рис. 3). Вариация морфологии подвесочного аппарата наблюдается на уровне таксонов Teleostei разного ранга. Значительная модификация конструкции суспензориума может быть связана со специализацией процесса кормодобывания у многих аностомовых Anostomidae, например, у сартора *Sartor elongatus* или петуланоса *Petulanos plicatus* (Sidlauskas, Vari, 2008), а также паразитических сомов ванделлии *Vandellia* и тридентопсиса *Tridentopsis* (Arratia, 1990). Вследствие формирования особого механизма выдвигания МЖА у фрактолема Анзорга *Phractolaemus ansorgei* присутствует перестройка подвесочного аппарата, в связи с чем изменяется местоположение нескольких костей — palatinum, quadratum и ectopterygoideum (Grande, Poyato-Ariza, 2010).

Таким образом, в рамках вариации морфологии подвесочного аппарата относительно его генерализованного устройства можно выделить две основные тенденции — укрепления и ослабления его структуры (рис. 4). Эти направления эволюционных преобразований находят проявление как в модификации конструкции самого суспензориума, так и в особенностях его контакта с че-

репной коробкой. Среди Teleostei, помимо видов со значительной степенью проявления ряда признаков этих двух крайних вышеупомянутых состояний, можно обнаружить широкий спектр представителей, чей подвесочный аппарат демонстрирует варианты промежуточной степени развития укрепления или ослабления его устройства.

Укрепление суспензориума

Укрепление суспензориума происходит путем увеличения внутренней прочности его конструкции и усиления фиксации суспензориума относительно нейрокраниума.

Причина наличия массивного суспензориума у определенных видов помацентровых Pomacentridae — поедание твердой пищи (Emery, 1973). Отсутствие внутренней подвижности характерно для прочно “скроенного” робустного суспензориума иглобрюховых Tetraodontidae (рис. 5a) и рыб-ежей Diodontidae, который способен выдерживать значительные нагрузки как при использовании дуорофагии, так и при силовой прокачке воды посредством ротовой полости во время поведения “раздувания” (Winterbottom, 1974b; Wainwright et al., 1995).

Увеличение прочности суспензориума у некоторых видов Teleostei достигается путем объединения его костей друг с другом. Так, у мормиропа *Mormyrops deliciosus* и камнеголова *Petrocephalus bane* ectopterygoideum и ectopterygoideum сливаются между собой (Ridewood, 1904) для возможности применения крепкого укуса добычи. У части представителей Teleostei имеет место увеличение размера костей “скелетной щеки” рыбы, поскольку основной вклад или его большую долю в укус добычи сверху осуществляет не вторичная, а первичная верхняя челюсть, т.е. суспензориум (Konstantinidis, Johnson, 2016). Доминирование роли первичной верхней челюсти в схватывании корма у Pisces обычно рассматривается в качестве примитивного признака (Держинский, 2005), если только это не представляет собой вторичное явление. Так, суспензориум играет ведущую роль в формировании челюстного аппарата в сравнении со сниженным значением МЖА у макрорамфосодеса *Macrorhamphosodes platycheilus* (рис. 5b) (Tyler, 1980) и бородатого единорога *Anacanthus barbatus* (Winterbottom, 1974b). У индоокеанского бомбиля *Harpadon nehereus* (рис. 3e) и рыбы-ящерицы *Saurida* происходит включение части вторичной верхней челюсти в состав суспензориума. Их маленькое maxillare anterior неподвижно сочленяется с передним концом крупного palatinum, служа его озубленным продолжением и участвуя в процессе кусания добычи (Sulak, 1977).

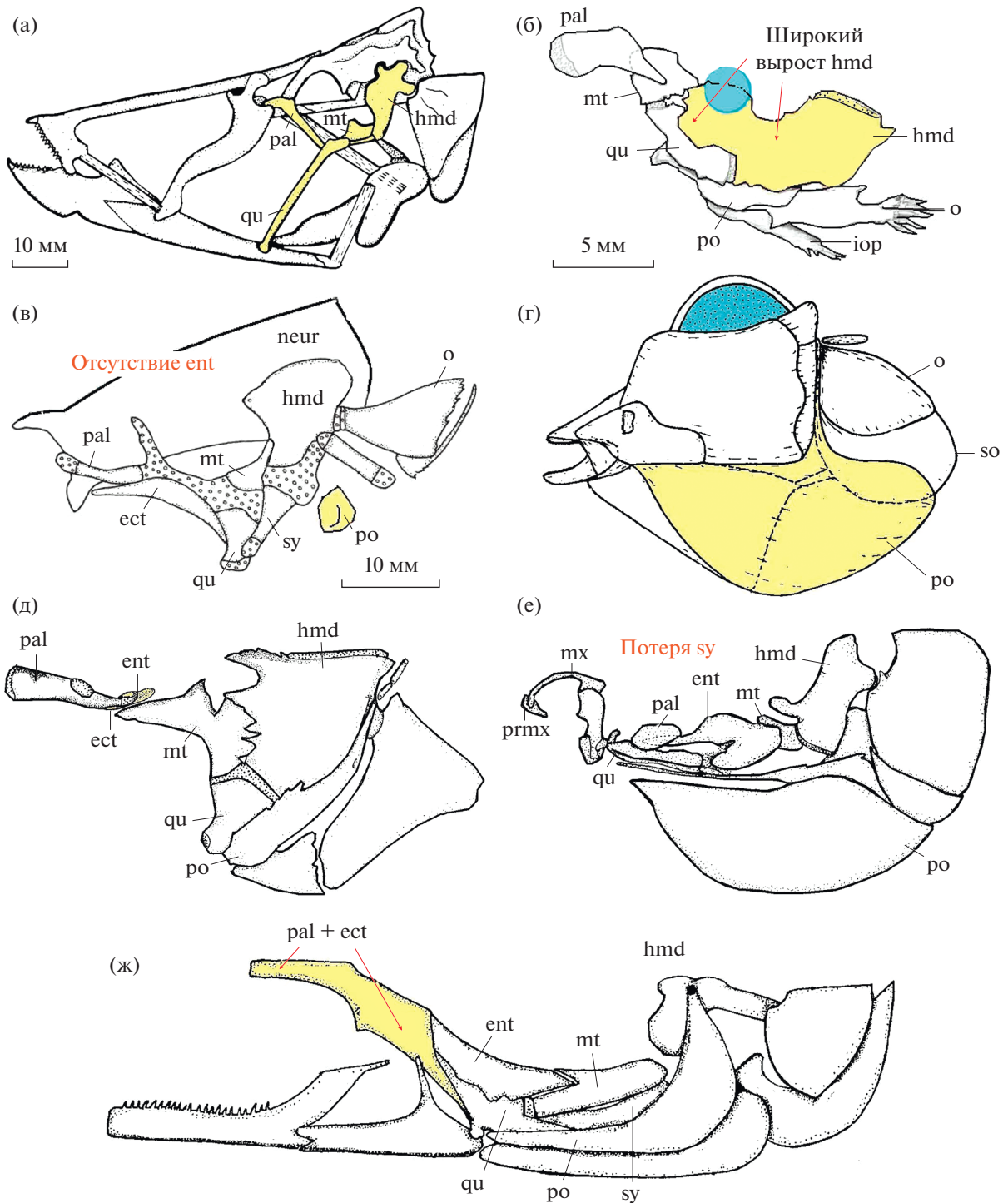


Рис. 2. Разнообразие морфологии суспензориума у различных видов Teleostei: а – экстремальное видоизменение костей суспензориума у губана-обманщика *Epibulus insidator* (по: Westneat, Wainwright, 1989); б – крупный роstralный вырост hyomandibulare трихомиктериевого сома *Trichomycterus* sp. (по: Arratia, 1990); в – отсутствие entopterygoideum у тихоокеанской желеносой рыбы *Ateleopus japonicus* (по: Sasaki et al., 2006); г – огромное праеорперкулум малоротой макропинны *Macropinna microstoma* (по: Chapman, 1942); д – редукция entopterygoideum у вельветового сома *Diplomystes* (по: Fink, Fink, 1981); е – потеря symplecticum у фрактолема Анзорга *Phractolaemus ansorgei* (по: Grande, Poyato-Ariza, 2010); ж – слияние palatinum и ectopterygoideum в единый элемент у красивого шукоглава *Luciocephalus pulcher* (по: Liem, 1967). so – suboperculum, остальные обозначения, как на рис. 1. Целевые для просмотра элементы даны желтым. Здесь и на рис. 3, 5–7 голубой цвет – глазное яблоко ряда представителей Teleostei.

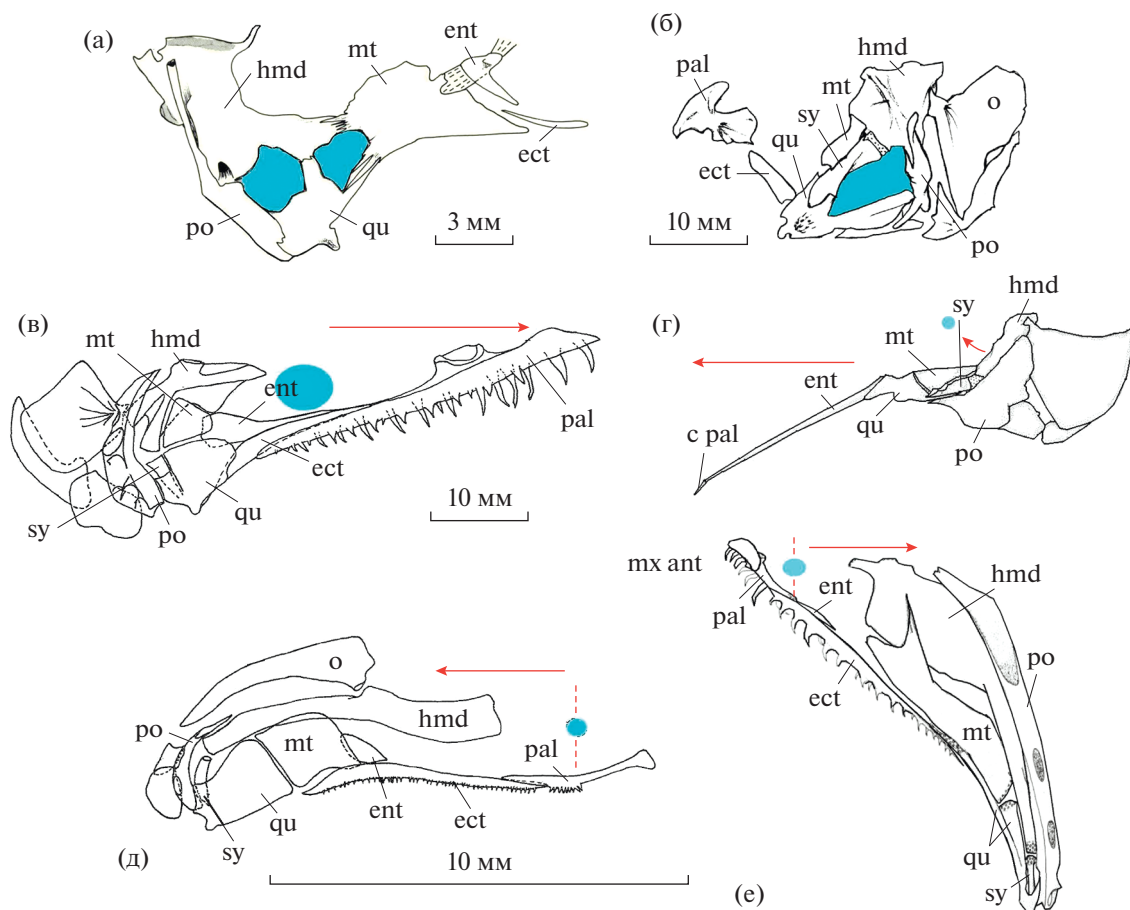


Рис. 3. Окна (голубые) в конструкции суспензориума у (а) плоскоголового сома *Pinirampus pinirampu* (по: Howes, 1983b) и (б) обыкновенного илистого прыгуна *Periophthalmus barbarus* (по: Michel et al., 2014). Значительное удлинение переднего отдела суспензориума у (в) батизавра *Bathysaurus* (по: Sulak, 1977) и (г) трубкорыла *Sternarchorhynchus chaoi* (по: Santana, Vari, 2010), с увеличением степени наклона нижней ветви hyomandibulare в ростральном направлении у последнего. Удлинение суспензориума в направлении назад у (д) батимикропса *Bathymicrops regis* (по: Sulak, 1977) и (е) индоокеанского бомбиля *Harpadon nehereus* (по: Johnson et al., 1996). c pal – cartilago palatini, mx ant – maxillare anterior, остальные обозначения, как на рис. 1.

У определенных видов Teleostei развивается увеличение прочности фиксации суспензориума относительно нейрокраниума. Эта модификация касается как передней (а), так и задней (б) областей их контакта:

а) У ряда форм впереди глазницы животного, каудальнее традиционной области контакта суспензориума с черепной коробкой посредством palatinum, развивается дополнительная точка крепления. Так, у бентопелагических особей тихоокеанской желеносой рыбы *Ateleopus japonicus* суспензориум формирует длинный, вертикально вверх ориентированный хрящевой отросток для прикрепления к латеральному предглазничному “крылу” нейрокраниума (рис. 2в) (Sasaki et al., 2006). У некоторых Teleostei элементы подвешенного аппарата включаются в состав черепной коробки. Так, у иглобрюховидных Tetraodontoidei в качестве адаптации к duroфагии palatinum объ-

единяется с нейрокраниумом: у иглобрюховых Tetraodontidae оно прочно срастается с сошником и этмоидом с сохранением швов между тремя этими костями (Tyler, 1980). На palatinum располагается сочленовная фасетка для контакта с остальной долей суспензориума. У макрорамфосодеса *Macrorhamphosodes platycheilus* palatinum и естоптеругоидеум неподвижно скреплены с vomer, таким образом, входя в состав нейрокраниума, в рамках адаптации к укреплению переднего отдела черепа – формированию монолитного длинного рыла. Протяженность последнего достигает до 49% длины тела рыбы (рис. 56) (Tyler, 1980). По мнению некоторых авторов (Pietsch, 1978b), palatinum палочкохвоста *Stylephorus chordatus* неподвижно прирастает впереди к его черепной коробке. Dermopalatinum перламутрового макрогнатуса *Macrognathus pancalus* прочно скреплено с ростральным отделом нейрокраниума: оно соеди-



Рис. 4. Разнообразие устройства суспензориума у Teleostei.

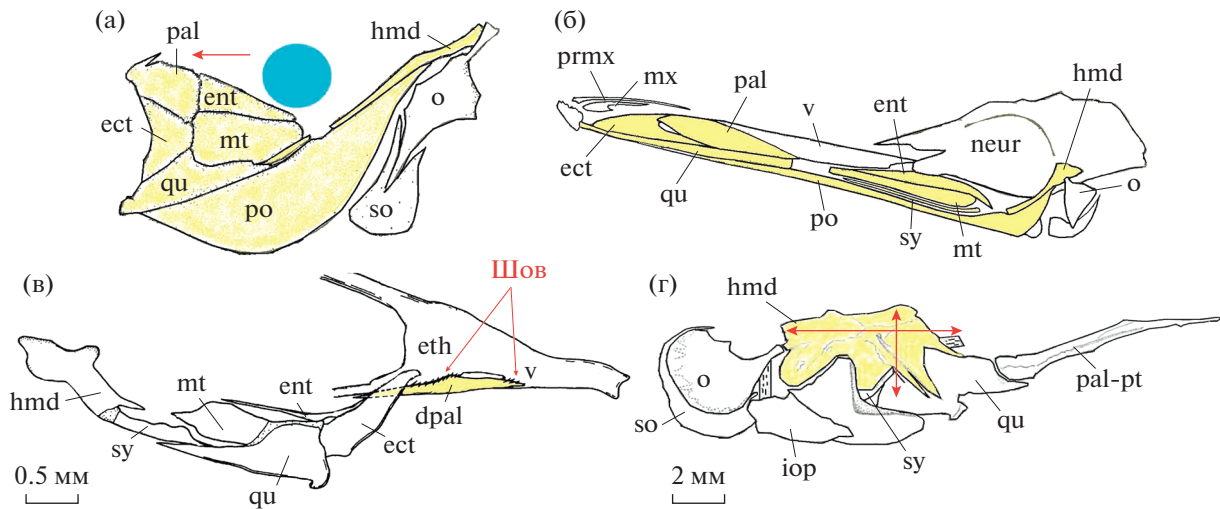


Рис. 5. Примеры укрепления суспензориума среди Teleostei: а – прочно “скроенный” суспензориум (круг – глазное яблоко) у острорылого иглобрюха *Canthigaster* (по: Tyler, 1980); б – увеличение роли суспензориума в формировании челюстного аппарата у макрорамфосодеса *Macrorhamphosodes* (по: Tyler, 1980); в – прирастание дермопалатинума перламутрового макрогнатуса *Macragnathus punctatus* (по: Britz, 1996) к этмоидному отделу нейрокраниума; г – робустное hyomandibulare утконосого угря *Hoplunnis punctata* (по: Eagderi, 2010). dpal – дермопалатинум, eth – этмоидеум, iop – интэроперкулум, mx – максилларе, pal-pt – палатоптерогоидеум, prmx – премаксилларе, v – vomer. Остальные обозначения, как на рис. 1, 2. Целевые для просмотра элементы закрашены.

няется швами с сошником и этмоидом (рис. 5в) (Britz, 1996).

б) Для кусания пищи у карповых Carapidae приспособлен мощный, с костными утолщения-

ми hyomandibulare, который способен противостоять нагрузке, оказываемой на него со стороны сокращающихся порций АМ. Прочность причленения кости к нейрокраниуму достигается за счет

ее большой ширины, которая превышает ее длину в вертикальной плоскости. В связи с этим, два сочлененных мышелка *hyomandibulare* располагаются на значительном расстоянии друг от друга и на уровне переднего и заднего концов слухового отдела черепной коробки (Parmentier et al., 1998). Подобная конструкция данной кости также свойственна пегасу *Pegasus*: протяженность описываемого элемента суспензориума лишь ненамного меньше его высоты, а суставные головки *hyomandibulare* для присоединения к нейрокраниуму широко разнесены друг от друга (Pietsch, 1978a).

Потеря устойчивой передней точки причленения суспензориума к нейрокраниуму в результате обособления *palatinum* обеспечивает прочность сустава *hyomandibulare* с черепной коробкой у многих сомов *Siluriformes* (Adriaens, 2003). Последнее свойственно также угреобразным *Anguilliformes*. Так, у утконосых угрей *Nettastomatidae* ширина мощного робустного *hyomandibulare* – основного элемента, выполняющего крепление суспензориума к черепной коробке, – превосходит его длину (рис. 5г). Две сочленовные головки этой кости для причленения к нейрокраниуму разнесены далеко друг от друга и потому создают очень устойчивое и прочное соединение указанных частей черепа (Eagderi, 2010). Упрощение конструкции суспензориума за счет уменьшения числа составляющих его элементов является адаптацией к высоким нагрузкам на его поверхность, возникающих в ходе рытья в грунте и крепкого укуса добычи. Каудальная подвеска суспензориума позволяет освободить в голове рыбы пространство для размещения и увеличения объема в ходе функционирования гипертрофированного АМ. Так, суспензориум грязевого угря *Rythonichthys macrurus* фактически включает только две кости, составляющие монолитный робустный костный блок: мощное *hyomandibulare*, соединенное неподвижным швом с *quadratum* (Eagderi, 2010). Гипертрофия широкого робустного *hyomandibulare* (ширина кости равна $\frac{3}{4}$ ее длины) анабаса *Anabas testudineus* с необычайным развитием верхнего отдела данной кости (Dutta, 1975), по-видимому, связана с присутствием у этой рыбы наземной локомоции. Жаберные крышки животного принимают активное участие в опоре на субстрат и крепятся к *hyomandibulare*. Поэтому на суше последняя кость анабаса фактически принимает на себя всю массу тела рыбы, в связи с чем ей требуется надежная поддержка на нейрокраниуме.

Ослабление суспензориума: области его внутренней подвижности

У части видов *Teleostei* в рамках суспензориума формируются области внутренней подвижности. Это происходит из-за конструкций, находящихся

между костями: 1) областей, заполненных хрящевой и/или соединительной тканью; 2) суставов или 3) связок (Gosline, 1951; Winterbottom, 1974b). В отдельных случаях, происходит значительное пространственное отделение элементов суспензориума друг от друга (Howes, Fumihito, 1991). Формирование вышеуказанных особенностей конструкции “костной щеки” дает в результате ослабленное соединение компонентов подвесочного аппарата. Появлению внутреннего кинетизма (см. далее) также способствует наложение одних элементов суспензориума на другие и расположение составляющих его скелетных единиц в разных плоскостях.

1) Наиболее распространенным из вышеперечисленных вариантов соединения отдельных элементов в рамках обладающего внутренней подвижностью суспензориума является наличие в его пределах гнущихся хрящевых областей в составе синхондрозов (Liem, 1970; Vial, Ojeda, 1992). Так, увеличение протяженности суспензориума гоноринха *Gonorynchus greyi* в продольном направлении служит причиной потери непосредственного контакта составляющих его костей и, вследствие этого, возможности их смещения друг относительно друга из-за широких областей между ними, заполненных хрящевой тканью (рис. 6а) (Grande, Poyato-Ariza, 2010). *Palatinum* барабулевых *Mullidae* (Gosline, 1984) соединено с *entopterygoideum* гнущейся зоной хряща.

2) Высокоподвижные суставы, приближающиеся по своему строению к шаровидным, развиваются между элементами суспензориума лишь у немногих представителей *Teleostei*, в частности у губана-обманщика *Epibulus* (Delsman, 1925), пескарки *Callionymus* (Kayser, 1962) и сома-коряжки *Bunocephalus* (Shafland, 1968). Наличие хорошо дифференцированных суставов обеспечивают присутствие внутреннего гиперкинетизма суспензориума у губана-обманщика *Epibulus insidator*; при этом монолитная структура его подвесочного аппарата почти целиком теряется (рис. 2а) (Delsman, 1925). У длиннорылых видов рыб-бабочек *Chaetodontidae* приобретение суставов внутри суспензориума увеличивает направленное вперед выдвигание верхней и нижней челюстей (рис. 6б) (Konow, Ferry-Graham, 2013). Так, слабое сочленение *palatinum* с остальным суспензориумом присутствует у просяной рыбы-бабочки *Chaetodon miliaris* (Motta, 1982).

3) У части представителей *Teleostei* кости в суспензориуме могут быть скреплены связками с отсутствием швов. Так, у коричневого илиофа *Ilyophis brunneus* тонкое *ectopterygoideum* соединено с *quadratum* посредством *lig. pterygoideum-quadratum* (Eagderi et al., 2016). У некоторых сомов *Siluriformes*, в частности у лягушкоротого сома *Chaca entopterygoideum* связкой скреплено с *metapterygoideum*, либо с *metapterygoideum* и *hyomandibu-*

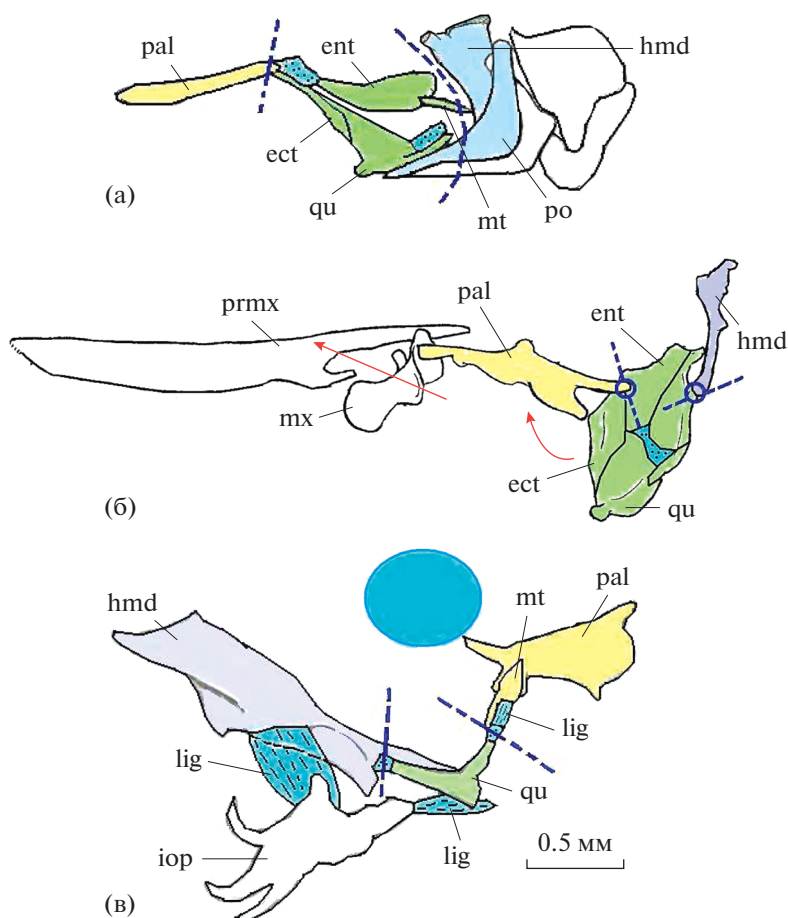


Рис. 6. Зоны подвижности в пределах суспензориума у Teleostei: а – хрящевые области у гоноринха *Gonorynchus greyi* (по: Grande, 1999); б – высокоподвижные суставы у обыкновенной длиннорылой рыбы-бабочки *Forcipiger longirostris* (по: Kopow, Ferry-Graham, 2013); в – связки у сома-ванделлии *Vandellia cirrhosa* (по: Arratia, 1990). Области внутренней подвижности между передним, срединным и задним отделами суспензориума (закрашены желтым, зеленым или голубым) показаны синей пунктирной линией. lig – ligamentum, остальные обозначения, как на рис. 1, 5. Здесь и на рис. 7, 9 хрящ обозначен точками и связки черточками на голубом фоне.

lare, в зависимости от вида рода (Brown, Ferraris, 1988). У кольчужных Loricariidae и астроблеповых Astroblepidae сомов, а также паразитических сомов охмакантуса *Ochmacanthus* и ванделлии *Vandellia metapterygoideum* и *quadratum* соединены связкой и небольшим количеством хряща (рис. 6в) (Arratia, 1990). У удильщика *Brachionichthys hirsutus* palatinum и ectopterygoideum разнесены друг от друга и связаны лишь посредством тяжа соединительной ткани (Pietsch, 1981).

4) Некоторые авторы описывают у определенных видов Teleostei изоляцию (полное отделение) palatinum от суспензориума без костной связи между ними. Как правило, при этом между данной костью и каудальным отделом подвесочного аппарата все же сохраняется контакт посредством соединительной ткани. В случае каждого конкретного вида Teleostei критерии правомерности выделения этого варианта конструкции – оценка протяженности свободного промежутка между

palatinum и задней частью суспензориума – определены исследователями по их собственному усмотрению (Winterbottom, 1974b; Gosline, 1975; Tyler, 1980; Fink, 1985; Adriaens, 2003; Diogo, Vandewalle, 2003; Huysentruyt, Adriaens, 2005).

В качестве наиболее характерного примера указанного типа строения подвесочного аппарата можно указать небо-максиллярный механизм для управления максиллярным усиком у сомообразных Siluriformes (рис. 7а) (Gosline, 1975; Howes, Fumihito, 1991; Adriaens, 2003; Huysentruyt, Adriaens, 2005). В ходе его образования palatinum переходит к функционированию в составе МЖА, а суспензориум утрачивает свое традиционное роstralное место приращения к нейрокраниуму (Gosline, 1975). У определенных продвинутых таксонов группы, например перистоусых Mochokidae (Arratia, 1992) и панцирниковых Callichthyidae (Huysentruyt, Adriaens, 2005) сомов, обособленное palatinum формирует самостоятельный, но слабый

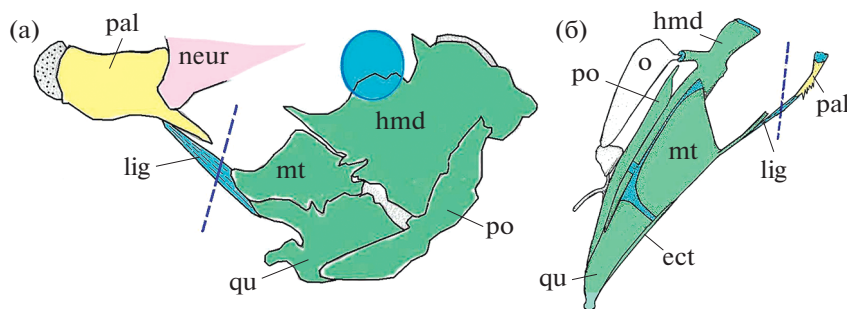


Рис. 7. Изоляция palatinum от каудальной доли суспензориума: а – астроблепового сома *Astrolepous* (в рамках небо-максиллярного механизма) (по Arratia, 1990); б – фотостомии *Photostomias guernei* (по: Fink, 1985). Области внутренней подвижности суспензориума показаны синей пунктирной линией. Обозначения, как на рис. 1, 6.

сустав с ectoethmoideum (Sarmiento-Soares, Porto, 2006). У более примитивных сомообразных palatinum прилегает к ectoethmoideum. Способ прикрепления к этмоиду определяет характер подвижности palatinum относительно черепной коробки: кость может выполнять переднезадние смещения (“скольжение”) или повороты (передним концом латерально, а задним медиально) (Gosline, 1975). Как правило, palatinum сомов Siluriformes контактирует длинным тяжем соединительной ткани/связкой с каудальным отделом суспензориума; кроме того, часто подобные мягкие, протяженные массивные структуры соединяют крыловидные кости с этмоидом (Gosline, 1975; Arratia, 1990, 1992; Diogo, Chardon, 1998; Huysentruij, Adriaens, 2005). Так, у перистоусых сомов Mochokidae palatinum соединено длинной связкой с metapterygoideum, принадлежащим основной доле суспензориума. У большинства видов данного семейства в составе этой связки присутствует сильно редуцированный передний птеригоидный элемент (Arratia, 1992). Следует отметить, что у некоторых специализированных сомов, таких как амфилиевые Amphiliidae и многие багариноподобные сомы Sisoroidea, palatinum сочленяется лишь с нейрокраниумом и больше не соединяется связкой с остальным суспензориумом. Следовательно, эта кость приобретает еще большую свободу самостоятельных движений (Diogo, Vandewalle, 2003). У единороговых Monacanthidae рудиментарное palatinum отделяется от суспензориума, утрачивает свое каудальное прочное скрепление с его костями и становится частью вторичной верхней челюсти – монолита maxillare и premaxillare, перемещаясь вместе с последним. Palatinum соединен с передним отделом суспензориума либо при помощи связки, либо подвижным, обособленным кусочком хряща. Роstralный конец суспензориума самостоятельно прицепляется к парасфеноиду посредством скользящего сочленения entopterygoideum и/или ectopterygoideum. Основную поддержку и контроль подвижности переднего отдела суспензо-

риума относительно нейрокраниума осуществляют ААР и РАР (Winterbottom, 1974a; Tyler, 1980). Обособленное от остальной части суспензориума palatinum, с которой оно связано лишь соединительной тканью, свойственно таким продвинутым представителям стомиеобразных Stomiiformes, как аристомииас *Aristostomias*, малакост *Malacosteus*, пахистомииас *Pachystomias* и фотостомииас *Photostomias* (рис. 7б). У эустомииаса *Eustomias* изолированный от каудального отдела суспензориума скелетный сегмент формируют ectopterygoideum и palatinum. Этот роstralный фрагмент “костной щеки” животного контактирует с ее задней частью лишь связкой и перемещается вместе с maxillare, а не с остальной долей суспензориума (Fink, 1985). Наличие внутренней подвижности в пределах подвесочного аппарата у вышеуказанных форм помогает им в процессе проглатывания сверхкрупной добычи увеличивать пространство своей ротовой полости с последующим упругим возвращением ее в исходное (нерастянутое) положение (подобие механизма кинетизма черепа некоторых змей *Serpentes* (Дзержинский, 2005)). Также обширное отделение palatinum от крыловидных костей суспензориума свойственно некоторым производным видам губановых Labridae, в частности централабрусу *Centrolabrus* (Westneat, 1993).

У видов Teleostei со значительно обособленным подвижным palatinum данная кость может приобретать самостоятельное мускульное обслуживание. Так, у обыкновенного илистого прыгуна *Periophthalmus barbarus* для этой цели дифференцируется отдельное подразделение ААР (Michel et al., 2014). Изолированным palatinum сомообразных Siluriformes управляет m. extensor tentaculi, который является подразделением ААР: его сокращение вызывает протракцию максиллярного усика (Gosline, 1975; Adriaens, 2003). У продвинутых представителей отряда, таких как анциструс *Ancistrus triradiatus*, присутствуют два m. extensor tentaculi – латеральный и медиальный (Geerinckx et al., 2007).

Снижение прочности соединения суспензориума с нейрокраниумом

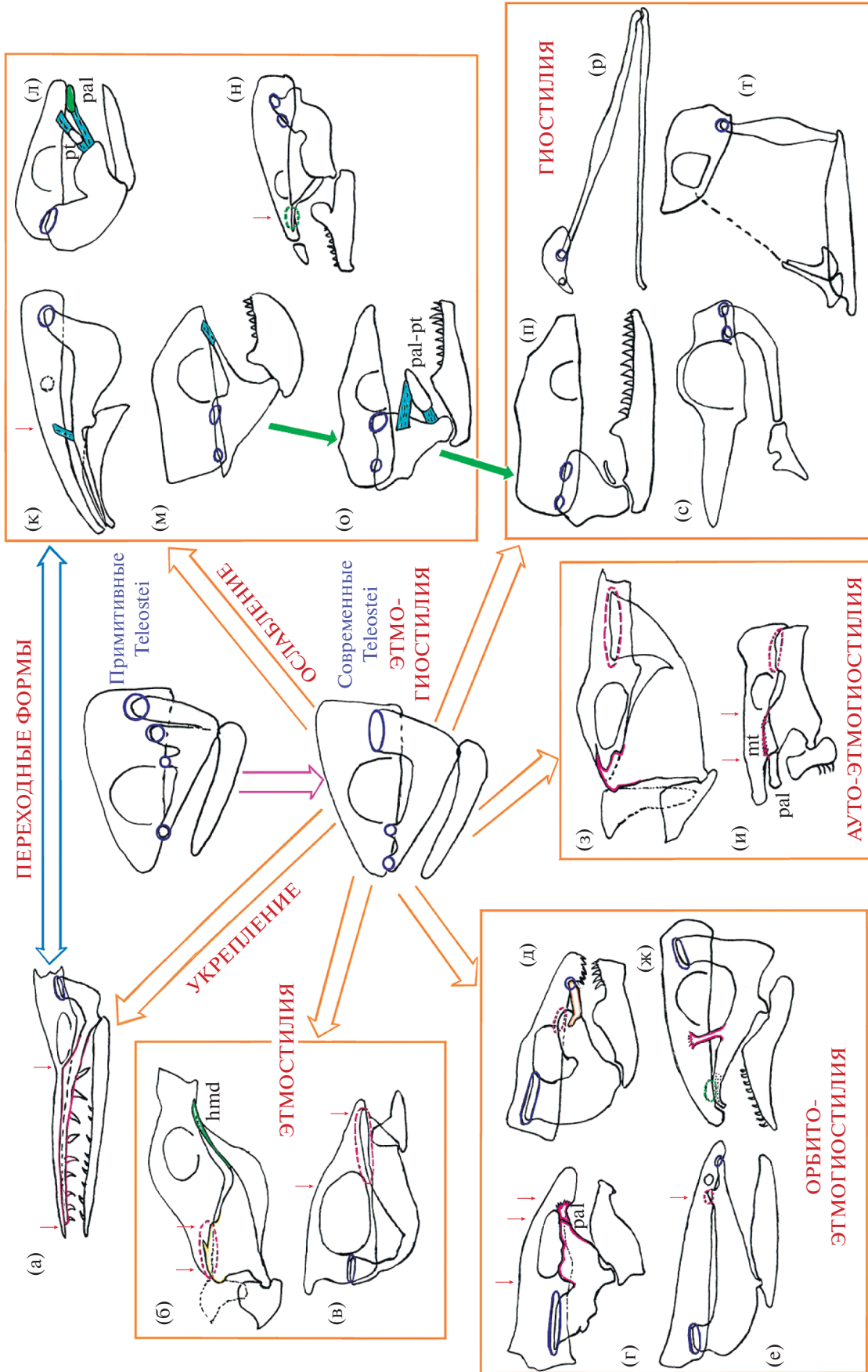
У определенных форм Teleostei области контакта суспензориума с черепной коробкой отличаются слабой структурой, с отсутствием выраженных мышечков, что обеспечивает наличие более значительной степени подвижности того или иного отдела суспензориума относительно нейрокраниума. При этом прикрепление элементов суспензориума к черепной коробке осуществляется при помощи: соединительной ткани (Liem, 1970; Gosline, 1975; Howes, 1983b; Albert, Crampton, 2009), плоского сустава (Громова, Махотин, 2020) или вовсе отсутствует (Regan, 1924; Pietsch, 1978b; Eagderi, 2010). У большинства видов присутствует ослабление контакта переднего, а не заднего, отдела подвесочного аппарата с нейрокраниумом (Konow, Ferry-Graham, 2013). Так, ослабленное присоединение редуцированной рostrальной части суспензориума к черепной коробке имеется у многих сомов Siluriformes. Например, миниатюрный entopterygoideum плоскоголового сома *Pinirampus pirinampu* находится внутри связки, прикрепляющейся к ectoethmoideum, тогда как крошечный ectopterygoideum включен в состав второй связки, оканчивающейся на palatinum (Howes, 1983b). У коричневого илиофа *Ilyophis brunneus* lig. pterygoideo-ethmoideum соединяет тоненький ectopterygoideum с этмоидным отделом нейрокраниума (Eagderi et al., 2016). Palatinum контактирует с черепной коробкой при помощи связки, без образования сустава у нандовых Nandidae, например, у рыбы-лист *Monocirrhus polyacanthus* (Liem, 1970), а также у некоторых длиннорылых видов рыб-бабочек Chaetodontidae (Konow, Ferry-Graham, 2013).

Описываемое ослабление области контакта суспензориума с нейрокраниумом может формироваться по нескольким причинам. Подобные особенности конструкции черепа развиваются как у представителей с отсутствием силового укуса жертвы, так и у хищников, заглатывающих чрезвычайно крупную добычу. Данные черты анатомии позволяют определенным рыбам-бабочкам Chaetodontidae использовать их подвижные передние челюсти для сбора корма с разнообразного и сложного по рельефу субстрата (Konow, Ferry-Graham, 2013). Финк (Fink, 1985) сообщает о наличии лишь слабого контакта миниатюрного palatinum с этмоидным отделом нейрокраниума у многих представителей стомиеобразных Stomiiformes, что вероятно помогает им заглатывать сверхкрупную добычу (см. выше).

Классификация вариантов соединения суспензориума с черепной коробкой у Teleostei

В течение многих лет исследователей интересовал вопрос взаимосвязи челюстного аппарата с нейрокраниумом у различных групп позвоночных Vertebrata (Goodrich, 1930; Clack, 1992; Dewey, Simpson, 2006), в том числе у рыб Pisces (Gregory, 1904; Stensio, 1921; Moy-Thomas, 1939; Wilga, Ferry, 2015). Среди наиболее значимых русскоязычных работ недавнего времени можно отметить работы Ф.Я. Держинского (Держинский, 2005; Держинский и др., 2013), а также переводные руководства — Т. Ромера, Т. Парсонса (1992) и Р. Кэрролла (1992). На основании изучения ряда источников литературы, рассмотренных (см. выше) в сочетании с собственными экспериментальными данными (Громова, Makhotin, 2018 и др.; Махотин, Громова, 2019; Громова, Махотин, 2020), в данной работе описаны варианты соединения суспензориума с черепной коробкой у представителей Teleostei. Одна из немногочисленных работ, посвященных сравнительному анализу строения “подвески” суспензориума к нейрокраниуму у некоторых видов данной группы — это исследование Хофера (Hofer, 1945). Однако, на настоящий момент оно недостаточно полно, содержит определенные ошибки и неточности. Ниже авторы приводят ряд дополнительных сведений по этой теме и дают скорректированную версию классификации вариантов контакта подвесочного аппарата с черепной коробкой, встречающихся среди Teleostei.

Дебир (De Beer, 1937) полагал, что исходно у примитивных Teleostei небноквадратный хрящ соединяется с нейрокраниумом в четырех точках. Сочленения образовывали hyomandibulare, рostrальный конец небного отдела суспензориума, а также пара отростков (pr. basalis и pr. oticus), контактирующих с заглазничной областью черепной коробки (рис. 8). В ходе эволюции группы широкое распространение получило более продвинутое состояние — этмогиостилия, в результате развития которой происходила редукция processus basalis и processus oticus. Некоторые авторы (Stensio, 1932) полагают, что на месте последнего у современных Teleostei окостеневает metapterygoideum, в связи с чем разновидности pr. metapterygoideus рассматривают в качестве рудиментов pr. oticus. Одной из причин формирования этмогиостилии было пространственное смещение ротовой полости в голове рыбы в рostrальном направлении, в сравнении с ее каудальным положением, присутствующим у палеонисков Palaeonisciformes (Hofer, 1945). Этот процесс потребовал развития наружного каркаса переднего отдела ротовой полости. У исследованных нами рыб — семги *Salmo salar* (Громова, Махотин, 2016), белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* (Махотин, Громова,



2019) и рубиново-пепельной рыбы-попугая *Scarus rubroviolaceus* (Громова, Махотин, 2020) — характер подвески суспензориума к нейрокраниуму можно описать как этмогиостилию. Между представителями Teleostei с крайними проявлениями сильной и слабой степени поддержки точек контакта суспензориума с нейрокраниумом в рамках этмогиостилии существует ряд многочисленных промежуточных морфологических форм. Следует отметить, что помимо этмогиостилии, формирование иных вариантов подвески суспензориума к черепной коробке (гиостилии, этмогиостилии, орбитоэтмогиостилии и аутоэтмогиостилии, см. далее) — это результат специализации аппарата питания обладающих им представителей Teleostei.

Тенденция к образованию гиостилии (рис. 8)

У части видов Teleostei в рамках этмогиостилии наблюдается ослабление передней области крепления суспензориума к нейрокраниуму, приводящее к формированию “функциональной гиостилии” (рис. 8к, 8л). В своей максимальной степени развития эта тенденция, вероятно, ведет к развитию классической (морфологической) гиостилии — подвеске челюстей посредством одного *hyomandibulare*, поскольку приращение небного отдела суспензориума к нейрокраниуму подвергается редукции. Среди спектра представителей группы можно найти примеры, представляющие собой разные стадии на пути формирования выше указанной конструкции.

Так, у некоторых представителей Teleostei передний отдел суспензориума, как и его точка крепления к черепной коробке, хоть и присутствуют, но подвергаются значительной редукции, как это имеет место у рыбы-ножа *Orthosternarchus tamandua*. У этого вида роstralный конец суспензориума представлен лишь тонким и грацильным стебельком небного хряща, который контактирует с этмоидом (Hilton, 2007). По-видимому,

сужение и сильная редукция переднего отдела суспензориума (исчезновение *palatinum* и *entopterygoideum*) вызвана необходимостью сокращения площади поперечного сечения начального отдела рыла с целью формирования удлиненного, конусообразного черепа для использования механизма всасывания корма по типу “пипетки” или “груши” (Marrero, Winemillar, 1993; Hilton, Fernandes, 2017). Подобная тенденция достигает еще большей степени проявления у трубкорылых сестринских представителей родов стернархоринхус *Sternarchorhynchus* и платиристернархус *Platyurosternarchus* в чрезвычайном удлинении и сужении *entopterygoideum*, длина которого превышает длину остальной части суспензориума, без какой-либо выраженной фасетки для контакта с нейрокраниумом (Santana, Vari, 2010). У этих двух видов трубкорылов суспензориум прикреплен к нейрокраниуму лишь в области глазницы при помощи *lig. pterygo-craniale*, связывающего *entopterygoideum* (либо *entopterygoideum* и *quadratum*) с *orbitosphenoidum*, тогда как более роstralная точка контакта суспензориума с черепной коробкой теряется (рис. 8к) (Santana, Vari, 2010). Задний птеригоид малайского зубастого сома *Belodontichthys dinema* соединен с передней частью черепной коробки лишь при помощи тонкой связки, включающей в себя крошечный передний птеригоид. В связи с этим суспензориум фактически утрачивает область прочной фиксации своей передней доли относительно роstralного отдела нейрокраниума (Howes, Fumihito, 1991).

Среди угребразных *Anguilliformes* обнаружены примеры “постепенного перехода” от этмогиостилии к классической гиостилии по мере роста силы укуса добычи и необходимости увеличения прочности конструкции суспензориума.

Так, у садового угря Гилберта *Ariosoma gilberti* присутствует этмогиостилия (Eagderi, 2010).

Рис. 8. Схема типов контакта (“подвески”) суспензориума с нейрокраниумом у Teleostei. а — южноокеанский кинжалозуб *Anotopterus vorax* (по: Воскобойникова, Назаркин, 2017); б — карибский пуховик *Canthigaster rostrata* (по: Tyler, 1980); в — малоротая макропинна *Macropinna microstoma* (по: Chapman, 1942); г — большеголовый угорь *Macrocephalichthys brachialis* (по: Robins, Robins, 1971); д — угрехвостый сом *Plotosus lineatus* (по: Oliveira et al., 2001); е — темный болотный угорь *Ophisternon aenigmaticum* (по: Britz, 1996); ж — аптеронотус Бонапарта *Apteronotus bonapartii* (по: Hilton, Fernandes, 2017); з — рыбы-ежи *Diodontidae* (по: Tyler, 1980); и — анциструс *Ancistrus triradiatus* (по: Howes, 1983a; Arratia, 1990); к — трубкорыл *Sternarchorhynchus* (по: Santana, Vari, 2010); л — сом *Diplomystes chilensis*; м — курносый угорь *Simenchelys parasitica* (по: Eagderi et al., 2016); н — нагаихтис *Nagaichthys filipes* (по: Britz, Kottelat, 2003); о — грязевой угорь *Pythonichthys macrurus* (по: Eagderi, 2010); п — анархиас *Anarchias allardicei* (по: Mehta, Wainwright, 2007); р — большерот *Eurypharynx pelicanoides* (по: Eagderi, 2010); с — пегас *Pagrus* (по: Pietsch, 1978a); т — палочкохвост *Stylephorus chordatus* (по: Pietsch, 1978b). Усиление областей контакта суспензориума с нейрокраниумом: а — укрепленная этмогиостилия; б, в — этмогиостилия; г, ж — орбитоэтмогиостилия; з, и — аутоэтмогиостилия. Ослабление точек контакта суспензориума с нейрокраниумом: к, о — ослабленная этмогиостилия; п, р, с, т — гиостилия. Синие круги и овалы — подвижные сочлененные мышелки/поверхности для контакта суспензориума с нейрокраниумом умеренной устойчивости; розовый цвет — скелетные элементы и/или области мало подвижного контакта суспензориума с нейрокраниумом, зеленый — скелетные элементы и/или области слабого контакта суспензориума с нейрокраниумом. Красные вертикальные стрелки указывают на важные области присоединения переднего отдела первичной верхней челюсти к черепной коробке, а также их протяженность в переднезаднем направлении, салатовые стрелки — вероятные анатомические стадии развития гиостилии в группе угрей *Anguilliformes*. Связки окрашены голубым цветом.

Далее, суспензориум курносого угря *Simenche-lys parasitica* (рис. 8м) имеет упрощенное строение, консолидирован и уже утрачивает свой передний отдел. Вместо отсутствующих *palatinum*, *metapterygoideum*, *symplecticum* и *entopterygoideum*, тонкий костный стелек *palatopterygoideum* соединен посредством узкого тяжа соединительной ткани с этmoidной частью черепной коробки. Меньшее количество составных элементов в суспензориуме снижает вероятность их смещения друг относительно друга под воздействием высокой нагрузки, которая возникает при силовом укусе добычи. Область контакта *hyomandibulare* с нейрокраниумом у курносого угря малоподвижна и обладает повышенной прочностью за счет значительного увеличения протяженности этой зоны соединения, а также широкого разнесения между собой двух сочленовных головок *hyomandibulare*. Редукция передних костей суспензориума связана с необходимостью увеличения свободного пространства для размещения гипертрофированной челюстной мускулатуры, прежде всего разросшегося АМ (Eagderi et al., 2016).

Подобная тенденция находит большее развитие в случае грязевого угря *Pythonichthys macrurus* (рис. 8о): у данной формы маленький *palatopterygoideum* лишь при помощи двух связок подвижно соединен с крупным робустным задним отделом суспензориума — монолитным блоком скрепленных прочным швом *hyomandibulare* и *quadratum*. Таким образом, у грязевого угря имеется потеря скелетного контакта передней части суспензориума с черепной коробкой (Eagderi, 2010). То же состояние конвергентно развивается у продвинутых видов чаудхуриевых *Chaudhuriidae*, например нагаихтиса *Nagaichthys filipes* (рис. 8н), который придерживается схожего способа кормодобывания (Britz, Kottelat, 2003).

И наконец, пример классической гиостилии наблюдается среди мурен *Muraenidae* — анархиса *Anarchias allardicei* (рис. 8п) и гимноторакса *Gymnothorax prasinus*. У этих представителей *palatopterygoideum* почти полностью исчезает и сохраняется лишь в виде тонкой редуцированной косточки, лежащей у переднего края огромного *hyomandibulare*, широко причленяющегося к черепной коробке (Mehta, Wainwright, 2007). В связи со значительным уменьшением размеров *quadratum* и *praeperculum hyomandibulare* является, по сути, единственным хорошо развитым элементом в суспензориуме. Подобное устройство суспензориума также свойственно оregonскому слитножабернику *Synaphobranchus oregoni* (Robins, 1971). Формирование специализированной скелетной конструкции черепа у мурен обусловлено наличием уникальной системы фарингеального транспорта добычи к пищеводу при помощи перехватывающего ее укуса аппарата глоточных

челюстей, а также вентрокаудальной ориентацией крупной порции АЗ АМ (Eagderi, 2010).

Причиной тенденции к развитию гиостилического варианта конструкции суспензориума может выступать необходимость увеличения амплитуды медиолатеральных смещений суспензориума с целью более эффективного изменения объема ротовой полости при всасывании и/или использовании внутреннего гидравлического механизма (см. ниже). При этом подвижная костная составляющая переднего отдела суспензориума сокращает свой размер (редуцируется). Возникающий благодаря этому рост соединительнотканного компонента в области прикрепления к нейрокраниуму рострального отдела суспензориума рыбы обеспечивает возможность отклонений данного, по сути, слабо зафиксированного относительно черепной коробки костного подразделения. Сустав *hyomandibulare* с нейрокраниумом, наоборот, усилен. Так, у бычка кремерии *Kraemeria* лишь тонкий стерженек *palatinum* + *pterygoideum* связывает с этmoidом крупный каудальный блок костей суспензориума (Gosline, 1955).

Гиостилическая “подвеска” (контакт суспензориума с нейрокраниумом только посредством *hyomandibulare*) суспензориума к нейрокраниуму в классическом варианте формируется у палочкохвоста *Stylephorus chordatus* (рис. 8т). У этого вида передняя доля суспензориума редуцируется, а *palatinum* включается в состав черепной коробки. *Hyomandibulare* сочленяется с нейрокраниумом лишь одной головкой. Благодаря такому варианту строения узкий суспензориум рыбы приобретает значительную свободу движений относительно черепной коробки. Фактически суспензориум представляет собой костный “стержень”, включающий сильно редуцированные элементы, вследствие утраты его роли в увеличении в латеральном направлении объема ротовой полости. Расширение последней происходит в результате растяжения соединительной ткани ее боковых стенок (Regan, 1924; Pietsch, 1978b). Некоторые авторы предполагают также наличие области внутренней подвижности в суспензориуме данной рыбы (Olney et al., 1993). Следует отметить, что гиостилия палочкохвоста — это результат специализации его аппарата питания вследствие использования уникального механизма кормодобывания — высокообъемного всасывания, (Pietsch, 1978a) и представляет собой вторичное явление.

По данным Нельсона (Nelson, 2006), мешкоротовые *Saccopharyngidae* — это наиболее анатомически видоизмененные представители из всех видов позвоночных *Vertebrata*. Причина формирования гиостилии у мешкорота *Saccopharynx ampullaceus* и большерота *Eurypharynx pelicanoides* (рис. 8р) также может быть связана с особым способом питания — “заглатыванием”, при котором

происходит сильное растяжение боковых стенок ротовой полости (Tchernavin, 1947; Nielsen et al., 1989; Eagderi, 2010). Гиостилия у этих форм дает возможность выполнять чрезвычайно высоко амплитудное расширение внутреннего пространства головы рыбы. По своей морфологии суспензориум мешкорота и большерота напоминает таковой палочкохвоста: представляет собой очень длинный (в сравнении с величиной нейрокраниума) грацильный костный “стержень”, причленяющийся одной сочленовной головкой к черепной коробке. Задний конец суспензориума в области челюстного сустава расположен на уровне первого десятка позвонков. Передний отдел суспензориума утрачен (Eagderi, 2010). Некоторые авторы предполагают, что в хрящевых областях центральной области суспензориума большерота (Bertin, 1934; Nielsen et al., 1989) и мешкорота (Tchernavin, 1947) присутствует значительная степень подвижности, благодаря которой имеется возможность сгибов его поверхности, необходимая для увеличения способности расширения пространства ротовой полости этих специализированных форм.

Формирование гиостилии в той или иной степени сопровождается упрощением конструкции суспензориума путем потери по крайней мере нескольких составляющих его окостенений. У некоторых представителей, в частности пегаса *Pegasus* (рис. 8с), при этом исчезают более половины костей суспензориума – palatinum, ectopterygoideum, entopterygoideum и metapterygoideum (Pietsch, 1978a). За счет этого достигается увеличение прочности конструкции аппарата питания, которая необходима для использования тарана челюстей: поддержания возможности эффективной протракции гипертрофированного максиллярного механизма (Держинский, 2005).

Таким образом, конвергентное устройство черепа (гиостилия) развивается у представителей трех неродственных таксонов (угреобразных Anquilliformes, опахообразных Lampriformes и колюшкообразных Gasterosteiformes), использующих разные способы начального захвата добычи – всасывание, заглатывание и таран челюстей (Pietsch, 1978a; Lauder, Liem, 1981; Longo et al., 2016).

Укрепление “подвески” суспензориума (рис. 8)

Уменьшение степени подвижности между нейрокраниумом и суспензориумом в рамках этмогиостилии часто происходит при повышенных нагрузках на последний. Это может иметь место, например, у тех видов Teleostei, которые потребляют пищу с твердыми покровами или измельчают ее в ходе внутриротовой обработки, а также у некоторых рыбоядных хищников. Так, протяженность зоны соединения огромного робустного palatinum к длинному предглазничному отделу черепной коробки у южноокеанского кинжалозу-

ба *Anotopterus vorax* по площади в >5 раз превышает участок контакта hyomandibulare с нейрокраниумом у данной рыбы (рис. 8а) (Воскобойникова, Назаркин, 2017). Описываемый вариант подвески суспензориума свидетельствует, что у этой формы именно передний, а не задний, отдел черепа принимает на себя основную нагрузку во время укусов добычи.

Этмогиогилия. У некоторых специализированных видов Teleostei возможен следующий вариант изменения исходной этмогиостилической конструкции – значительное доминирование передней (этмоидной), а не каудальной, области подвески суспензориума. Подобное имеет место у карибского пуховика *Canthigaster rostrata* (рис. 8б) и паучеглазого иглобрюха *Canthigaster amboinensis*, у которых крупное робустное palatinum чрезвычайно широко и прочно прикрепляется к сошнику, тогда как маленькое, сильно редуцированное hyomandibulare фактически утрачивает значимую роль в соединении с нейрокраниумом (Tyler, 1980). Мы обозначили данное состояние в качестве “этмогиостилии” (доминирование широкой передней малоподвижной зоны крепления первичной верхней челюсти). По-видимому, причиной его формирования является наличие повышенных нагрузок, прилагаемых к переднему отделу суспензориума рыбы во время использования разгрызающего укуса (Turingan, 1994; Mehta, 2009) в рамках дуорофагии. Также усиление прочности малоподвижной обширной области крепления робустной ростральной доли суспензориума к этмоидной части нейрокраниума свойственно малоротой макропинне *Macropinna microstoma* (рис. 8в) (Chapman, 1942).

Орбитоэтмогиостилия. У хищных ножеголов *Magosternarchus* sp. и *Sternarchella orthos*, использующих силовой укус добычи, помимо традиционного причленения переднего конца суспензориума к этмоиду, возникает дополнительное малоподвижное место крепления – entopterygoideum посредством костного отростка к frontale в районе глазницы (Lundberg et al., 1996). Фактически, на примере этих представителей прослеживается тенденция к формированию среди Teleostei орбитоэтмогиостилии (развитие третьей дополнительной точки крепления суспензориума к орбитальному отделу нейрокраниума). У серебряной араваны *Osteoglossum bicirrhosum* также присутствует ее разновидность: наличие базиптеригонидного сустава у этого вида повышает устойчивость его суспензориума относительно нейрокраниума (Громова и др., 2017), что необходимо для выполнения внутриротовой обработки добычи – скобления (raking) (Sanford, Lauder, 1989). В более специализированном состоянии на пути формирования данного варианта конструкции черепа (орбитоэтмогиостилии), в частности, у ножеголовки аптеронотуса Бонапарта *Apteronotus bonapartii*

(рис. 8ж), в образовании областей контакта суспензориума с нейрокраниумом роль наиболее роstralной точки их соединения снижается в пользу усиления развития глазничной области “подвески” — отростка entopterygoideum к orbitosphenoideum. Ростральный конец суспензориума редуцирован в тонкий хрящевой стебелек pars autopalatinum, соприкасающийся с ethmoideum ventralis (Hilton, Fernandes, 2017). Доминирование присоединения робустного суспензориума к черепной коробке в области глазницы посредством хорошо дифференцированного вертикального отростка entopterygoideum присутствует у гимнота *Gymnotus carapo* (Albert et al., 2005). В целом, если рассматривать передний отдел черепа у хвостоперых ножеголов *Arteronotidae*, то основной поверхностью соприкосновения с добычей сверху, во время ее схватывания охотником, является нижняя сторона нейрокраниума, поскольку maxillare и premaxillare развиты слабо (Albert, Crampton, 2009). Таким образом, признаки орбитоэтномогиостилии можно обнаружить у форм, использующих и укус, и всасывание.

Черты развития орбитоэтномогиостилии присутствуют у угрехвостого сома *Plotosus lineatus* (рис. 8д), по-видимому, вследствие широкого использования укуса не только во время питания, но и во время турнирных боев между самцами. Суспензориум этой рыбы, по сравнению с другими сомообразными, обладает большей прочностью конструкции: palatinum формирует более крепкое соединение с крыловидными костями посредством коротких соединительнотканых волокон. Помимо сустава palatinum с ectoethmoideum, у угрехвостого сома имеется прочное прикрепление metapterygoideum к orbitosphenoideum и ectoethmoideum. Помимо этого, entopterygoideum образует сустав с vomer (Oliveira et al., 2001). У большеголового угря *Macrocephenchelys brachialis* (рис. 8г) хорошо развитый pterygoideum очень широко и прочно сочленяется с нейрокраниумом в области сошника и парасфеноида (в районе глазницы), а остатки palatinum неподвижно прирастают к vomer. Присутствует обширная область соединения hyomandibulare с черепной коробкой. Суспензориум весьма прочный и монолитный: pterygoideum, quadratum и hyomandibulare скреплены между собой взаимопроницающими костными отростками (Robins, Robins, 1971).

Наиболее близким к амфиостилии следует считать вариант контакта суспензориума с нейрокраниумом (орбитоэтномогиостилии) у слитножаберниковых Synbranchidae, в частности, у темного болотного угря *Ophisternon aenigmaticum* (рис. 8е) и слитножаберника *Synbranchus marmoratus*. У них формируется значительное удлинение заглазничного отдела нейрокраниума, а предглазничный отдел остается коротким. Вследствие этой модификации черепа пространство для размещения на

нем крупного АМ возрастает, а разрез рта животного значительно увеличивается, что повышает эффективность укуса добычи. Для укрепления конструкции аппарата питания позади глаза рыбы суспензориум формирует третью область сочленения с черепной коробкой — между ectopterygoideum и frontale (помимо суставов palatinum с этмоидом и hyomandibulare со слуховым отделом) (Gosline, 1983; Britz, 1996).

Аутоэтномогиостилия. У рыб-ежей Diodontidae в связи с прочным и малоподвижным прикреплением переднего и заднего отделов суспензориума к нейрокраниуму проявляется тенденция к образованию аутоэтномогиостилии (рис. 8з). У этой группы рыб palatinum включается в состав черепной коробки, а снизу прочно срастается с ectopterygoideum и entopterygoideum. В отличие от иглобрюховых Tetraodontidae, hyomandibulare развито хорошо и имеет крепкое причленение к нейрокраниуму (Tyler, 1980). Малоподвижное прикрепление суспензориума к черепной коробке обеспечивает прочную опору робустному МЖА и надежное место начала для мощного АМ (Turin-gan, 1994). Таким образом, рыбы-ежи демонстрируют более специализированную, по сравнению с иглобрюховыми, стадию приспособления их висцерального аппарата к использованию дуофагии. Для некоторых мормировых Mormyridae свойственно наличие акинетичного черепа (суспензориума) (Hofer, 1945). Так, для мормиропа *Mormyrops deliciosus* и камнеголова *Petrocephalus bane* характерно слияние palatinum обеих сторон головы с сошником, вследствие чего передний отдел суспензориума прикрепляется к нейрокраниуму неподвижно. В связи с прочным причленением hyomandibulare монолитного суспензориума к черепной коробке у обоих видов (Ridewood, 1904), в строении их висцерального аппарата можно отметить присутствие признаков аутоэтномогиостилии. Формирование данной специализации устройства черепа обусловлено использованием животными силового укуса добычи.

Тенденцию к формированию аутоэтномогиостилии (малоподвижное, прочное крепление суспензориума к нейрокраниуму спереди и сзади) можно заметить в группе кольчужных сомов Loricariidae (рис. 8и) (Howes, 1983a; Schaefer, Provenzano, 2008). “Костная щека” этих форм испытывает большие нагрузки в процессе присасывания животного к субстрату. Так, у анциструса *Ancistrus triradiatus* присутствует значительное увеличение прочности рострального и каудального соединений суспензориума с нейрокраниумом: между ними формируются три области прямого контакта. У этого вида, в сравнении с другими не столь уплощенными сомами, palatinum демонстрирует малоподвижное прикрепление к metapterygoideum (коротким, а не длинным, соединительнотканым промежуток), которое находится в составе

монолитной конструкции первичной верхней челюсти. *Metapterygoideum* рыбы самостоятельным прочным суставом надежно сочленяется с *ectoethmoideum* (Schaefer, 1990, 1991; Diogo, Chardon, 1998). Часть авторов полагает, что между *metapterygoideum* и *ectoethmoideum* кольчужных сомов формируется неподвижный шов (Arratia, 1990). Крупное *palatinum* андиструса причленяется к *ectoethmoideum*, а также соединено с *mesethmoideum* связкой. Авторы подчеркивают, что *hyomandibulare* надежно и малоподвижно скреплено швом с *pterosphenium* (Diogo, Vandewalle, 2003; Geerinckx et al., 2007). Из-за отсутствия у многих кольчужных сомов LAP, их суспензориум имеет весьма сокращенную амплитуду перемещений. Обширная степень его подвижности уменьшала бы способность этих рыб к адгезии к субстрату.

Кинетизм суспензориума. Механизм “внутренней аддукции”

Подвижность суспензориума относительно черепной коробки как целого у большинства Teleostei можно охарактеризовать как плеврокинетизм — перемещение латеромедиально “костных щек” рыбы в поперечной плоскости (Иорданский, 1990). Особенности мобильности суспензориума относительно нейрокраниума формирует характер прикрепления “костной щеки” рыбы к черепной коробке, в частности структура задействованных связок и/или сочленений (см. выше). У многих Teleostei мышелки/суставы, при помощи которых суспензориум осуществляет переднее (этноидное) и заднее причленения к черепной коробке, отличаются по своему строению, а также могут находиться не на одной оси (быть не соосны) (Otten, 1983). Характер смещений суспензориума во многом определяют движения *hyomandibulare*, которое, как правило, имеет один (Branch, 1966; Pietsch, 1978b; Hilton, Fernandes, 2017) или два (Pietsch, 1978a; Grande, Poyato-Ariza, 2010; Odani, Imamura, 2011) сочленовных мышелка для связи с нейрокраниумом (Grande et al., 2013). Последние могут, однако, варьировать по форме, размеру и/или находиться в разных плоскостях вследствие изгиба тела или рельефа *hyomandibulare*. Присутствие единственной мышелка предоставляет кости большую свободу поворотов относительно черепной коробки. Также важную роль играют конструкция, размер, масса и характер прикрепления обслуживающих суспензориум мускулов. В связи с вышеуказанным, подвижность суспензориума относительно нейрокраниума и других элементов черепа характеризуется сложной функцией, которая включает в себя несколько независимых переменных.

Анализ ряда литературных источников, описывающих морфологию первичной верхней челюсти Teleostei, позволил выделить, помимо мобильности их “костной щеки” как целого, присутствие внутренней подвижности одних составляющих суспензориума относительно других (см. выше). Исходная монолитная структура “костной щеки” животного делится на два или более функционально независимых “компонента” (Громова, Махотин, 2020). Кинетизм этих компонентов в основном включает в себя их смещения латеромедиально, которые в некоторых случаях могут дополняться протракцией (с обратной ретракцией). В результате такого строения черепа положение челюстного сустава рыбы может быть жестко не закреплено, и он способен в некоторой степени совершать перемещения вовнутрь—наружу и/или вперед—назад относительно нейрокраниума (Gosline, 1973). В формировании внутреннего кинетизма суспензориума также имеет значение соотношение размеров скрепленных друг с другом компонентов и величина области их соединения. Так, связь тонкого грацильного элемента с крупным робустным костным блоком морфологически предполагает возможность прогибов в узкой зоне их контакта (Gosline, 1963). Кроме того, на характер внутренней подвижности суспензориума Teleostei влияют особенности его соединения с нейрокраниумом — устройство задействованных связок и/или сочленений (Громова, Махотин, 2020).

Латеромедиальный кинетизм. Во многих случаях у Teleostei присутствует латеромедиальный кинетизм между передним (*palatinum* и/или *entopterygoideum/ectopterygoideum*) и задним отделами суспензориума (остальные кости). Двухкомпонентный суспензориум с одной зоной внутренней подвижности описываемой категории имеется у бычковых Gobiidae (Gosline, 1955), песчаного копальщика *Crystallodytes cookei* (Gosline, 1963), удильщиков тетрабрахиума *Tetrabrachium ocellatum*, клоуна-сангвиника *Antennarius sanguineus* (Pietsch, 1981), рогатого фонаря *Centrophryne spinulosa* (Pietsch, 1972) и некоторых хоботнорылоподобных Mastacembeloidei (Travers, 1984; Britz, 1996). Трехкомпонентным вариантом конструкции первичной верхней челюсти обладает королевский спинорог *Balistes vetula* (рис. 9а), который имеет тонкое “Т”-образное *palatinum* и большой центральный костный блок, включающий *ecto-, entopterygoideum, quadratum, symplecticum*, скрепленный широким хрящевым промежутком с *hyomandibulare*. У спинороговых Balistidae *palatinum* подвижно сочленено с *ectopterygoideum*, а с нейрокраниумом — полоской соединительной ткани (Hofer, 1937). Благодаря такому устройству срединный скелетный блок способен осуществ-

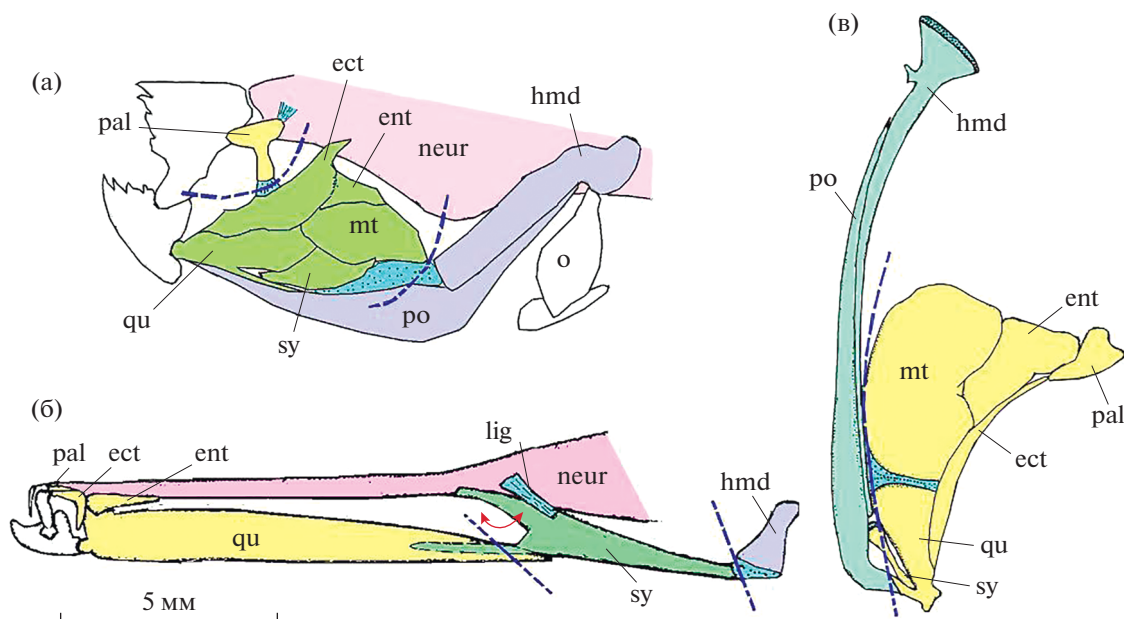


Рис. 9. Внутренняя подвижность — присутствие механизма “внутренней аддукции”: а, б — в трехкомпонентном суспензориуме оранжевополосого спинорога *Baliatapus undulatus* (по: Tyler, 1980) и обыкновенной морской иглы *Syngnathus acus* (по: Branch, 1966) соответственно; в — в двухкомпонентном суспензориуме рыбы-топорика *Sternoptyx diaphana* (по: Weitzman, 1974). Пунктирная линия — область подвижности в рамках суспензориума. Обозначения, как на рис. 1, 6.

лять смещения относительно hyomandibulare в медиолатеральном направлении, повышая эффективность схватывания добычи путем всасывания. Всасывание представляет собой процесс попеременного расширения и сжатия внутренних камер головы животного для затягивания корма в рот вместе с небольшим количеством окружающей ее воды (Carroll et al., 2004). Многие авторы (Barel, 1983; Lauder, 1985; Gibb, Ferry-Graham, 2005) отмечают важность возможности расширения полостей черепа Teleostei для повышения эффективности процесса их всасывания, однако, часто упускают из виду значимость предшествующего всасыванию сжатия этих пространств. Расширение ротовой полости будет тем эффективнее, чем меньше был ее изначальный объем (Barel, 1983). В основе всасывания у королевского спинорога *Balistes vetula* лежит процесс приведения медиально подвижного центрального отдела суспензориума за счет раннего начала сокращения мощного RAP в процессе изначального схватывания добычи (Wainwright, Turingan, 1993). Сходную возможность отклонения костей суспензориума вовнутрь пространства черепа во время всасывания у рыб-игл Syngnathidae отмечает Бранч (Branch, 1966): так, symplecticum обыкновенной морской иглы *Syngnathus acus*, будучи соединенное с нейрокраниумом связкой, поворачивается медиально при сокращении оканчивающегося на нем

AAP, тем самым сокращая объем полости рыла животного (рис. 9б). Использование описываемого механизма “внутренней аддукции” сегментов суспензориума для увеличения эффективности всасывания также свойственно австралийскому звездочету *Leptoscopus macropygus* и рыбе-топорика *Sternoptyx diaphana* (рис. 9в) (Weitzman, 1974). Подобное приспособление присуще и некоторым харациновым Characidae, таким как брикон *Brycon*, у которого имеется мостик “ectopterygoideum-entopterygoideum”, действующий как планка, соединяющая два подвижных отдела суспензориума — передний (palatinum) и задний (основная несущая кость — hyomandibulare) (Gosline, 1973). Ковергентно схожая анатомия свойственна перкофовой рыбе *Matsubaraea fusiforme* (Odani, Imamura, 2011). Подразделение суспензориума на три подвижных относительно друг друга сегмента, два из которых palatinum и hyomandibulare, присутствует у гиреллы *Girella laevisfrons* (Vial, Ojeda, 1992) и обыкновенного илистого прыгуна *Periophthalmus barbarus* (рис. 36) (Michel et al., 2014). Нами показано, что у некоторых видов Teleostei механизм внутренней аддукции является этапом работы внутреннего гидравлического механизма — интенсификации процесса попеременной смены объемов в камерах головы рыбы в процессе питания, в частности, у белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* (Махотин, Гро-

мова, 2019) и рубиново-пепельной рыбы-попугая *Scarus rubroviolaceus* (Громова, Махотин, 2019).

Переднезадние смещения. Выдвижение суспензориума отмечено у видов Teleostei, у которых palatinum отделено от entopterygoideum и ectopterygoideum. Это губан-обманщик *Epibulus insidiator* (Westneat, Wainwright, 1989), желтая длиннорылая рыба-бабочка *Forcipiger flavissimus* (Ferry-Graham et al., 2001a), рыба-лист *Monocirrhus polyacanthus* (Liem, 1970) и цихлиды *Petenia splendida* и *Caquetaia spectabile* (Waltzek, Wainwright, 2003). Внутренняя подвижность в суспензориуме у обыкновенной длиннорылой рыбы-бабочки *Forcipiger longirostris* лежит в основе возможности его протракции и, таким образом, выдвижения вперед челюстного сустава, а вместе с ним и всего МЖА. Сочленения присутствуют между palatinum и entopterygoideum (поддерживается lig. palato-entopterygoideum) и между hyomandibulare и остальным комплексом костей (рис. 6б). Поворот вперед нижней ветви hyomandibulare становится возможен благодаря наличию одинарной головки, соединяющей данный элемент с нейрокраниумом. Смещение роstralно (на 25°) центрального скелетного комплекса суспензориума происходит во время его аддукции посредством сокращения ААР и вызывает протракцию челюстного сустава и palatinum (Ferry-Graham et al., 2001b). Подобный механизм внутреннего кинетизма трехкомпонентного суспензориума присутствует и у некоторых цихлид Cichlidae – петении *Petenia splendida* и кагуеты *Caquetaia spectabile*. Поворот hyomandibulare у первого из этих видов достигает 24°, а у второго – 19°. Palatinum контактирует с птеригоидами при помощи гибкой полоски хряща. Смещение центрального костного блока суспензориума в суставе с hyomandibulare посредством сокращения ААР помогает выдвижению челюстного сустава этих двух видов (Waltzek, Wainwright, 2003). У определенных видов Teleostei самостоятельные сдвиги праеорперкулум относительно других составляющих первичной верхней челюсти могут вызвать протракцию отдельных ее костей (Liem, 1970). У некоторых представителей группы праеорперкулум, обычно включенное в состав суспензориума, приобретает самостоятельную подвижность. Так, у керчака *Leptocottus* возможность подобных смещений возникает в рамках развития механизма защиты от врагов. Праеорперкулум данного вида формирует два подвижных шарнирных сустава с остальным суспензориумом. Подвижность кости обеспечивается посредством сокращения специальной части LAP, которая образует обособленное место окончания на праеорперкулум. В результате функционирования данного мускульного подразделения

праеорперкулум отклоняется вперед и вверх, выставляя расположенный на нем крупный костный шип в сторону животного-агрессора (Gosline, 1989). Кроме того, существованию протракции суспензориума у Teleostei способствует редукция некоторых или всех составляющих его роstralного отдела – palatinum, ento-, ectopterygoideum. Это сокращение размеров указанных костей предоставляет пространство для поворота суспензориума вперед (Westneat, 1991). Так, значительная редукция palatinum и entopterygoideum у гнатодолуса *Gnathodolus bidens*, способствующая значительному уменьшению величины передней части суспензориума, обеспечивает возможность скольжения роstralного отдела последнего вперед-назад по двум глубоким продольным желобкам сошника в процессе открывания и закрывания нижней челюсти рыбы (Sidlauskas, Vari, 2008).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Строение суспензориума Teleostei представлено широким разнообразием как конструкции в целом, так и отдельных ее составляющих. В настоящей работе была прослежена взаимосвязь между функциональной морфологией подвешочного аппарата и экологией питания рыб. Промонстрировано, что особенности строения суспензориума влияют на эффективность ловли корма и тем самым могут определять способы использования пищевых ресурсов в окружающей среде обитания животного. Признаки строения челюстей можно использовать в качестве индикаторов экологии питания исследуемого представителя ихтиофауны. На основе анализа литературных данных скорректирована систематизация вариантов взаимодействия суспензориума с нейрокраниумом у Teleostei. Исходное состояние для развития ряда специализированных видов устройства черепа у рыб этой группы – это этмогиостилия. Приведены примеры таксонов, представляющих собой разные морфологические “стадии” на пути формирования выделенных нами вариантов взаимодействия суспензориума и нейрокраниума у Teleostei.

Перемещения элементов суспензориума относительно нейрокраниума имеют место преимущественно в поперечной и/или парасагиттальной плоскостях. Выделенные нами варианты подвижности черепа Teleostei – кинетизм элементов в рамках конструкции суспензориума и мобильное прикрепление последнего к нейрокраниуму – могут присутствовать по отдельности, либо сочетаться в одном и том же механизме головы животного и быть представлены в разной степени. Для рыб, применяющих укусы кинетизм черепа способствует гибкой подгонке челюстей рыбы к про-

глатываемому пищевому объекту. Описываемая подвижность может служить им также для лучшего удержания вырывающейся добычи в челюстях хищника. Внутренняя мобильность суспензориума повышает его манипуляционные возможности. Для всасывающих видов Teleostei развитие механизма “внутренней аддукции” одних отделов подвесочного аппарата относительно других способствует успешному захвату добычи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена на личные средства авторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воскобойникова О.С. 1985. Морфология и основные направления эволюции висцерального скелета нототениевых рыб (Nototheniidae): Дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург: Зоол. ин-т АН СССР.
- Воскобойникова О.С., Назаркин М.В. 2017. Остеология южноокеанского кинжалозуба *Anotopterus vorax* и положение рода *Anotopterus* в отряде *Aulopiformes* // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 1. С. 4. <https://doi.org/10.7868/80042875217010167>
- Громова Е.С., Держинский Ф.Я., Махотин В.В. 2017. Морфофункциональные особенности висцерального аппарата серебряной араваны *Osteoglossum bicirrhosum* (Osteoglossidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 4. С. 379. <https://doi.org/10.7868/S0042875217040038>
- Громова Е.С., Махотин В.В. 2016. Функциональная морфология висцерального аппарата семги *Salmo salar* (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 4. С. 410. <https://doi.org/10.7868/S0042875216040068>
- Громова Е.С., Махотин В.В. 2019. Детали строения и функционирования аппарата глоточных челюстей рубиново-пепельной рыбы-попугая *Scarus rubroviolaceus* (Scaridae) // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 6. С. 1. <https://doi.org/10.1134/S0042875219060031>
- Громова Е.С., Махотин В.В. 2020. Морфофункциональные особенности висцерального аппарата рубиново-пепельной рыбы-попугая *Scarus rubroviolaceus* (Scaridae) // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 2. С. 137. <https://doi.org/10.31857/S0042875220010075>
- Гуртовой Н.Н., Матвеев Б.С., Держинский Ф.Я. 1976. Практическая зоотомия позвоночных (низшие хордовые, бесчелюстные, рыбы) // Учеб. пособие для биол. специальностей ун-ов. Москва: Высш. школа.
- Держинский Ф.Я. 2005. Сравнительная анатомия позвоночных животных. Москва: Аспект Пресс.
- Держинский Ф.Я., Васильев Б.Д., Малахов В.В. 2013. Зоология позвоночных. Москва: Академия.
- Иорданский Н.Н. 1990. Эволюция комплексных адаптаций. Челюстной аппарат амфибий и рептилий. Москва: Наука.
- Кузицин К.В., Груздева М.А., Филенко В.А. и др. 2020. Сельдь-черноспинка *Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887) из р. Ахтубы нижневолжского бассейна: биологические и морфологические особенности // Биология внутр. вод. № 1. С. 67. (Kuzishchin K.V., Gruzdeva M.A., Filenko V.A. et al. 2020. Caspian anadromous shad *Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887) from the Akhtuba river, lower Volga River basin: biological and morphological features // Inland Water Biol. V. 13. P. 79. <https://doi.org/10.1134/S1995082920010125> <https://doi.org/10.31857/S0320965220010143>
- Кэрролл Р. 1992. Палеонтология и эволюция позвоночных. Москва: Мир. Т. 1. С. 279. (Carroll R.L. 1988. Vertebrate paleontology and evolution // New York. W.H. Freeman and Company. P. 698).
- Махотин В.В., Громова Е.С. 2019. Детали строения скелета, мышц и соединительнотканых элементов головы белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* (Cyprinidae) в связи с особенностями функционирования его висцерального аппарата // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 1. С. 3. <https://doi.org/10.1134/S0042875219010053>
- Ромер А., Парсонс Т. 1992. Анатомия позвоночных. Т. 1. Москва: Мир. (Romer A.S., Parsons Th.S. 1992. The vertebrate body. Saunders College Publish. P. 624.)
- Адриаенс Д. 2003. Feeding mechanisms in catfishes // Catfishes. Sci. Publ. P. 221.
- Алберт Дж.С., Крамптон У.Г.Р. 2009. A new species of electric knifefish, genus *Compsoaraia* (Gymnotiformes: Apteronotidae) from the Amazon River, with extreme sexual dimorphism in snout and jaw length // System. Biodiv. V. 7. № 1. P. 81. <https://doi.org/10.1017/S1477200008002934>
- Алберт Дж.С., Крамптон У.Г.Р., Торсен Д.Х., Ловеjoy Н.Р. 2005. Phylogenetic systematics and historical biogeography of the Neotropical electric fish *Gymnotus* (Teleostei: Gymnotidae) // System. Biodiv. V. 2. № 4. P. 375. <https://doi.org/10.1017/S1477200004001574>
- Анкер Г.Ч. 1974. Morphology and kinetics of the head of the stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Trans. Zool. Soc. Lond. V. 32. P. 311.
- Арратия Г. 1990. Development and diversity of the suspensorium of trichomycterids and comparison with loricarioids (Teleostei: Siluriformes) // J. Morph. V. 205. P. 193. <https://doi.org/10.1002/jmor.1052050208>
- Арратия Г. 1992. Development and variation of the suspensorium of primitive catfishes (Teleostei: Ostariophysi) and their phylogenetic relationships // Bonn. Zool. Monograph. V. 32. P. 1.
- Баллентин С.М., Бург А., Эгберинк В.П. 1972. An electromyographic study of the adductor mandibulae complex of a free-swimming carp (*Cyprinus carpio* L.) during feeding // J. Exp. Biol. V. 57. P. 261.

- Barel C.D.N.* 1983. Towards a constructional morphology of cichlid fishes (Teleostei, Perciformes) // *Nether. J. Zool.* V. 33. № 4. P. 357.
- Bertin L.* 1934. Les poissons Apodes appartenant au sous-ordre des lyomeres // *Dana Rep.* V. 3. P. 1.
- Branch G.M.* 1966. The feeding mechanism of *Syngnathus acus* Linnaeus // *Zool. Afric.* V. 2. № 1. P. 69.
- Britz R.* 1996. Ontogeny of the ethmoidal region and hypoplatine arch in *Macrognathus pancalus* (Percomorpha, Mastacembeloidei), with critical remarks on Mastacembeloid inter- and intrarelations // *Am. Mus. Novit.* № 3181. P. 1.
- Britz R., Kottelat M.* 2003. Descriptive osteology of the family *Chaudhuriidae* (Teleostei, Synbranchiformes, Mastacembeloidei), with a discussion of its relationships // *Amer. Mus. Novit.* № 3418. P. 1.
[https://doi.org/10.1206/0003-0082\(2003\)418<0001:DO-OTFC>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1206/0003-0082(2003)418<0001:DO-OTFC>2.0.CO;2)
- Brown B.A., Ferraris C.J.* 1988. Comparative osteology of the asian catfish family *Chacidae*, with the description of a new species from Burma // *Am. Mus. Novit.* № 2907. P. 1.
- Carroll A.M., Wainwright P.C., Huskey S.H. et al.* 2004. Morphology predicts suction feeding performance in centrarchid fishes // *J. Exp. Biol.* V. 207. P. 3873.
<https://doi.org/10.1242/jeb.01227>
- Chapman W.McL.* 1942. The osteology and relationship of the bathypelagic fish *Macropinna microstoma*, with notes on its visceral anatomy // *Ann. Magaz. Nat. Hist. Ser. 11.* V. 9. P. 272.
- Clack J.A.* 1992. The stapes of *Acanthostega gunnari* and the role of the stapes in early tetrapods // *The evolutionary biology of hearing.* New York: Springer-Verlag. P. 405.
- Datovo A., Vari R.P.* 2014. The adductor mandibulae muscle complex in lower teleostean fishes (Osteichthyes: Actinopterygii): comparative anatomy, synonymy, and phylogenetic implications // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 171. P. 554.
<https://doi.org/10.1111/zoj.12142>
- De Beer G.R.* 1937. The development of the vertebrate skull. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Delsman H.C.* 1925. Fishes with protrusile mouths // *Treubia.* V. 6. № 2. P. 98.
- Depew M.J., Simpson C.A.* 2006. 21st century neontology and the comparative development of the vertebrate skull // *Develop. Dynamics.* V. 235. P. 1256.
<https://doi.org/10.1002/dvdy.20796>
- Diogo R., Chardon M.* 1998. Morphofunctional and comparative analysis of the suspensorium in catfish // *Proceedings of the 5th Benelux Congress of Zoology.* V. 235. P. 61.
<https://doi.org/10.1002/dvdy.20796>
- Diogo R., Vandewalle P.* 2003. Catfishes as a case study for discussions on general evolution: the importance of functional uncouplings in morphological macroevolution // *Europ. J. Morph.* V. 41. № 3/4. P. 139.
<https://doi.org/10.1080/09243860500043596>
- Dutta H.M.* 1975. The suspensorium of *Ctenopoma acutirostre*: a comparative functional analysis with *Anabas testudineus* // *J. Morph.* V. 146. P. 457.
- Eagderi S.* 2010. Structural diversity in the cranial musculoskeletal system in *Anguilliformes*: an evolutionary-morphological study: *Diss. Doc. Sci. Biol.* P. 1–157.
- Eagderi S., Christiaens J., Boone M. et al.* 2016. Functional morphology of the feeding apparatus in *Simenchelys parasitica* (Simenchelyinae: Synaphobranchidae), an alleged parasitic eel // *Copeia.* № 2. P. 421.
<https://doi.org/10.1643/CI-15-329>
- Emery A.R.* 1973. Comparative ecology and functional osteology of fourteen species of damselfish (Pisces: Pomacentridae) at Alligator reef, Florida keys // *Bull. Marine Sci.* V. 23. № 3. P. 649.
- Ferry-Graham L.A., Wainwright, P.C., Hulsey C.D., Bellwood D.R.* 2001a. Evolution and mechanics of long jaws in butterflyfishes (Family Chaetodontidae) // *J. Morph.* V. 248. P. 120.
<https://doi.org/10.1002/jmor.1024>
- Ferry-Graham L.A., Wainwright, P.C., Bellwood D.R.* 2001b. Prey capture in long-jawed butterflyfishes (Chaetodontidae): the functional basis of novel feeding habits // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 256. P. 167.
[https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(00\)00312-9](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(00)00312-9)
- Fink W.L.* 1985. Phylogenetic interrelationships of the stomiid fishes (Teleostei: Stomiiformes) // *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan.* № 171. P. 1.
- Fink S.V., Fink W.L.* 1981. Interrelationships of the Ostariophysan fishes (Teleostei) // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 72. № 4. P. 297.
<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1981.tb01575.x>
- Geerinckx T., Brunain M., Herrel A. et al.* 2007. A head with a suckermouth: a functional-morphological study of the head of the suckermouth armoured catfish *Ancistrus cf. triradiatus* (Loricariidae, Siluriformes) // *Belg. J. Zool.* V. 137. № 1. P. 47.
- Gibb A.C., Ferry-Graham L.* 2005. Cranial movements during suction feeding in teleost fishes: are they modified to enhance suction production? // *Zoology.* V. 108. P. 141.
<https://doi.org/10.1016/j.zool.2005.03.004>
- Goodrich E.S.* 1930. Studies on the structure and development of vertebrates // London: Macmil. Co.
- Gosline W.A.* 1951. The osteology and classification of the ophichthid eels of the Hawaiian Islands // *Pacif. Sci.* V. 5. № 4. P. 298.
- Gosline W.A.* 1955. The osteology and relationships of certain gobioid fishes, with particular reference to the genera *Kraemeria* and *Microdesmus* // *Pacif. Sci.* V. 9. № 2. P. 158.
- Gosline W.A.* 1963. Notes on the osteology and systematic position of *Hypoptychus dybowskii* Steindachner and other elongate perciform fishes // *Pacif. Sci.* V. 17. № 1. P. 90.
- Gosline W.A.* 1973. Considerations regarding the phylogeny of cypriniform fishes, with special reference to struc-

- tures associated with feeding // *Copeia*. V. 1973. № 4. P. 761.
- Gosline W.A. 1975. The palatine- maxillary mechanism in catfishes, with comment on the evolution and zoogeography of modern Siluroids // *Occ. Pap. Calif. Acad. Sci.* V. 120. P. 1.
- Gosline W.A. 1983. The relationships of the Mastacembelid and Synbranchid fishes // *Japan. J. Ichth.* V. 29. № 4. P. 323.
- Gosline W.A. 1984. Structure, function, and ecology in the goatfishes (Family Mullidae) // *Pacif. Sci.* V. 38. № 4. P. 312.
- Gosline W.A. 1989. Movable head armature in higher teleostean fishes // *Envir. Biol. Fish.* V. 24. № 1. P. 75. <https://doi.org/10.1007/BF00001612>
- Grande T., Poyato-Ariza F.J. 2010. Reassessment and comparative morphology of the gonorynchiform head skeleton // *Gonorynchiformes and Ostariophysan relationships. A comprehensive review. Ser. Teleost.* // *Fish Biol.* P. 1.
- Grande T., Borden W.C., Smith W.L. 2013. Limits and relationships of *Paracanthopterygii*: A molecular framework for evaluating past morphological hypotheses // *Global Diversity and Evolution*. P. 385.
- Gregory W.K. 1904. The relations of the anterior visceral arches to the chondrocranium // *Biol. Bull.* V. 7. № 1. P. 55.
- Gromova E.S., Makhotin V.V. 2018. Maxillary apparatus in feeding of the silver carp *Hypophthalmichthys molitrix* (Cyprinidae) // *J. Ichthyol.* V. 58. № 6. P. 857. <https://doi.org/10.1134/S0032945218060036>
- Hilton E.J. 2007. Redescription of *Orthosternarchus tamandua* (Boulenger, 1898) (Gymnotiformes, Apterontidae), with reviews of its ecology, electric organ discharges, external morphology, osteology, and phylogenetic affinities // *Proc. Acad. Nat. Sci. Phil.* V. 156. P. 1. [https://doi.org/10.1635/0097-3157\(2007\)156\[1:ROO-TBG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1635/0097-3157(2007)156[1:ROO-TBG]2.0.CO;2)
- Hilton E.J., Fernandes C.C. 2017. Identity of “*Apteronotus bonapartii* (Castelnau, 1855), a sexually dimorphic South American knifefish from the Amazon, with notes on its cranial osteology and on the taxonomic status of “*Apteronotus apurensis* Fernandez-Yepey, 1968 (Gymnotiformes, Apterontidae) // *Proc. Acad. Nat. Sci. Phil.* V. 165. P. 91. <https://doi.org/10.1635/053.165.0109>
- Hofer H. 1937. Der Schadel von *Tetrodon* und *Balistes*, nebst allgemeinen Bemerkungen uber die Funktion des Palatoquadratbogens der Knochenfische // *Diss. Philosoph. Fakult. Univ. Wien*.
- Hofer H. 1945. Zur Kenntnis der Suspensionsformen des Kieferbogens und deren Zusammenhange mit dem Bau des knochernen Gaumens und mit der Kinetik des Schadels bei den Knochenfischen // *Zool. Jahrb. Anat. Ontog.* V. 69. P. 321.
- Howes G.J. 1983a. The cranial muscles of the loricarioid catfishes, their homologies and value as taxonomic characters (Teleostei: Siluroidei) // *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Zool.* V. 45. P. 309.
- Howes G.J. 1983b. Problems in catfish anatomy and phylogeny exemplified by the Neotropical Hypophthalmidae (Teleostei: Siluroidei) // *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool.* V. 45. P. 1.
- Howes G.J. 1992. Notes on the anatomy and classification of ophidiiform fishes with particular reference to the abyssal genus *Acanthonus* Gunther, 1878 // *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Zool.* V. 58. № 2. P. 95.
- Howes G.J., Fumihito A. 1991. Cranial anatomy and phylogeny of the South-east asian catfish genus *Belodontichthys* // *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Zool.* V. 57. № 2. P. 133.
- Huysentruyt F., Adriaens D. 2005. Descriptive osteology of *Corydoras aeneus* (Siluriformes: Callichthyidae) // *Cy-bium.* V. 29. № 3. P. 261.
- Kayser H. 1962. Vergleichende Untersuchung uber Vorstreckmechanismen der Oberkiefer bei Fischen. Der Bau und die Funktion des Kiefer- und Kiemenapparates von Knochenfischen der Gattung *Ammodytes* und *Callionymus* // *Zool. Beitr. N.F.* V. 7. P. 321.
- Kirchhoff H. 1958. Funktionell – anatomische Untersuchung des Visceralapparates von *Clupea harengus* L. // *Zool. Jahrb. Abteil. Anat. Ontog. Tier.* Band 76. Heft 4. S. 462.
- Konow N., Ferry-Graham L.A. 2013. Functional morphology of butterflyfishes // *The biology of butterflyfishes.* Taylor, Francis Group. Boca Raton: CRC Press. P. 19.
- Konstantinidis P., Johnson G.D. 2016. Osteology of the teleostefishes of the genus *Gigantura* (Brauer, 1901), Teleostei: Aulopiformes // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 179. № 2. P. 338. <https://doi.org/10.1111/zoj.12469>
- Lauder G.V. 1980. Evolution of the feeding mechanism in primitive actinopterygian fishes: a functional anatomical analysis of *Polypterus*, *Lepisosteus* and *Amia* // *J. Morphol.* V. 163. P. 283. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051630305>
- Lauder G.V. 1985. Aquatic feeding in lower vertebrates // *Functional vertebrate morphology.* Cambridge: Harvard Univ. Press. P. 210–229.
- Lauder G.V., Liem K.F. 1981. Prey capture by *Luciocephalus pulcher*: implications for models of jaw protrusion in teleost fishes // *Envir. Biol. Fish.* V. 6. № 3/4. P. 257. <https://doi.org/10.1007/BF00005755>
- Liem K.F. 1970. Comparative functional anatomy of the Nandidae (Pisces: Teleostei) // *Field. Zool. Ser.* V. 56. P. 1.
- Longo S.J., McGee M.D., Oufiero C.E. et al. 2016. Body ram, not suction, is the primary axis of suction-feeding diversity in spiny-rayed fishes // *J. Exp. Biol.* V. 219. P. 119. <https://doi.org/10.1242/jeb.129015>
- Lundberg J.G., Fernandes C.C., Albert J.S., Garcia M. 1996. *Magosternarchus*, a new genus with two new species of electric fishes (Gymnotiformes: Apterontidae) from the Amazon River basin, South America // *Copeia.* V. 1996. № 3. P. 657. <https://doi.org/10.2307/1447530>
- Marrero C., Winemillar K.O. 1993. Tube-snouted gymnotiform and mormyriiform fishes: convergence of a spe-

- cialized foraging mode in teleosts // *Envir. Biol. Fish.* V. 38. P. 299.
<https://doi.org/10.1007/BF00007523>
- Mehta R.S. 2009. Ecomorphology of the moray bite: relationship between dietary extremes and morphological diversity // *Physiol. Biochem. Zool.* V. 82. № 1. P. 90.
<https://doi.org/10.1086/594381>
- Mehta R.S., Wainwright P.C. 2007. Biting releases constraints on moray eel feeding kinematics // *J. Exp. Biol.* V. 210. P. 495.
<https://doi.org/10.1242/jeb.02663>
- Michel K.B., Adriaens D., Aerts P. et al. 2014. Functional anatomy and kinematics of the oral jaw system during terrestrial feeding in *Periophthalmus barbarus* // *J. Morph.* V. 275. P. 1145.
<https://doi.org/10.1002/jmor.20291>
- Motta P.J. 1982. Functional morphology of the head of the inertial suction feeding butterflyfish, *Chaetodon miliaris* (Perciformes, Chaetodontidae) // *J. Morph.* V. 174. P. 283.
- Moy-Thomas J.A. 1939. Palaeozoic Fishes. New York: Chemical Pub.
- Nelson J.S. 2006. Fishes of the world. New Jersey: Wiley.
- Nielsen J.G., Bertelsen E., Jespersen A. 1989. The Biology of *Eurypharynx pelecanooides* (Pisces, Eurypharyngidae) // *Acta Zool. Stock.* V. 70. № 3. P. 187.
<https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.1989.tb01069.x>
- Norman J.R. 1925. Two new fishes from Tonkin, with notes on the Siluroid genera *Glyptosternum*, *Exostoma*, etc // *Ann. Magaz. Nat. Hist.* V. 15. № 89. P. 570.
<https://doi.org/10.1080/00222932508633249>
- Odani K., Imamura H. 2011. New phylogenetic proposal for the family *Leptoscopidae* (Perciformes: Trachinoidei) // *Bull. Fish. Sci. Hokkaido Univ.* V. 62. № 2/3. P. 49.
- Oliveira C., Diogo R., Vandewalle P., Chardon M. 2001. Osteology and myology of the cephalic region and pectoral girdle of *Plotosus lineatus*, with comments on Plotosidae (Teleostei: Siluriformes) autapomorphies // *J. Fish Biol.* V. 59. P. 243.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00128.x>
- Olney J.E., Johnson G.D., Baldwin C.C. 1993. Phylogeny of lampridiform fishes // *Bull. Mar. Sci.* V. 32. № 1. P. 137.
- Osse J.W.M. 1969. Functional morphology of the head of the perch (*Perca fluviatilis* L.): an electromyographic study // *Neth. J. Zool.* V. 19. P. 289.
- Otten E. 1983. The jaw mechanism during growth of a generalized *Haplochromis* species: *H. elegans* Trewavas 1933 (Pisces, Cichlidae) // *Neth. J. Zool.* V. 33. № 1. P. 55.
- Parmentier E., Chardon M., Poulicek M. et al. 1998. Morphology of the buccal apparatus and related structures in four species of *Carapidae* // *Aust. J. Zool.* V. 46. P. 391.
<https://doi.org/10.1071/ZO97035>
- Pietsch T.W. 1972. A review of the monotypic deep-sea anglerfish family Centrophrynidae: taxonomy, distribution and osteology // *Copeia.* V. 1972. № 1. P. 17.
<https://doi.org/10.2307/1442779>
- Pietsch T.W. 1978a. Evolutionary relationships of the sea moths (Teleostei: *Pegasidae*) with a classification of gasterosteiform families // *Copeia.* V. 1978. № 3. P. 517.
<https://doi.org/10.2307/1443620>
- Pietsch T.W. 1978b. The feeding mechanism of *Stylephorus chordatus* (Teleostei: Lampridiformes): functional and ecological implications // *Copeia.* V. 1978. № 2. P. 255.
<https://doi.org/10.2307/1443560>
- Pietsch T.W. 1981. The osteology and relationships of the anglerfish genus *Tetrabrachium* with comments on lophiiform classification // *Fish. Bull.* V. 79. № 3. P. 387.
- Regan C.T. 1924. The morphology of a rare oceanic fish, *Stylephorus chordatus*, Shaw; based on specimens collected in the Atlantic by the "Dana" expeditions 1920–1922 // *Proc. Royal Soc. Lond. Ser. B.* V. 96. № 674. P. 193.
- Ridewood W.G. 1904. On the cranial osteology of the fishes of the families *Mormyridae*, *Notopteridae* and *Hyodontidae* // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 29. № 190. P. 188.
- Robins C.H. 1971. The comparative morphology of the synbranchid eels of the straits of Florida // *Proc. Acad. Nat. Sci. Phil.* V. 123. № 7. P. 153.
- Robins C.H., Robins C.R. 1971. Osteology and relationships of the eel family *Macrocephenchelyidae* // *Proc. Acad. Nat. Sci. Phil.* V. 123. № 6. P. 127.
- Sanford C.P., Lauder G.V. 1989. Functional morphology of the "tongue-bite" in the osteoglossomorph fish *Notopterus* // *J. Morphol.* V. 202. P. 379.
<https://doi.org/10.1002/jmor.1052020307>
- Santana C.D., Vari R.P. 2010. Electric fishes of the genus *Sternarchorhynchus* (Teleostei, Ostariophysi, Gymnotiformes); phylogenetic and revisionary studies // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 159. P. 223.
<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00588.x>
- Sarmiento-Soares L.M., Porto M. 2006. Comparative anatomy of the cheek muscles within the *Centromochlinae* subfamily (Ostariophysi, Siluriformes, Auchenipteridae) // *J. Morph.* V. 267. P. 187.
<https://doi.org/10.1002/jmor.10395>
- Sasaki K., Tanaka Y., Takata Y. 2006. Cranial morphology of *Ateleopus japonicus* (Ateleopodidae: Ateleopodiformes), with a discussion on metamorphic mouth migration and lampridiform affinities // *Ichthyol. Res.* V. 53. P. 254.
<https://doi.org/10.1007/s10228-006-0343-5>
- Schaefer S.A. 1990. Anatomy and relationships of the scoloplacid catfishes // *Proc. Acad. Nat. Sci. Phil.* V. 142. P. 167.
- Schaefer S.A. 1991. Phylogenetic analysis of the loricariid subfamily Hypoptopomatinae, (Pisces: Siluroidei: Loricariidae), with comments on generic diagnoses and geographical distribution // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 102. P. 1.
<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1991.tb01535.x>
- Schaefer S.A., Provenzano F. 2008. The Lithogeninae (Siluriformes, Loricariidae): anatomy, interrelationships, and description of a new species // *Amer. Mus. Novit.*

- № 3637. P. 1.
<https://doi.org/10.1206/625.1>
- Shafland J.L.* 1968. Functional and anatomical convergence in body form and feeding behavior in three diverse species of freshwater bottom dwelling vertebrates // PhD. Thes. Univ. Chicago. P. 183.
- Sidlauskas B.L., Vari R.P.* 2008. Phylogenetic relationships within the South American fish family *Anostomidae* (Teleostei, Ostariophysi, Characiformes) // *Zool. J. Linn. Soc. V. 154. P. 70.*
<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2008.00407.x>
- Stensio E.A.* 1921. Triassic fishes from Spitzbergen // *Vien. A. Holzhausen.* P. 43.
- Stensio E.A.* 1932. Triassic fishes from East Greenland collected by the Danish expeditions in 1929–1931 // *Meddel. Gronland. V. 83. № 3. P. 1.*
- Sulak K.J.* 1977. The systematics and biology of *Bathypterois* (Pisces, Chlorophthalmidae) with a revised classification of benthic myctophiform fishes // *Galathea Rep. V. 14. P. 49.*
- Tchernavin V.V.* 1947. Six specimens of *Lyomeri* in the British Museum (with notes on the skeleton of *Lyomeri*) // *Zool. J. Linn. Soc. V. 41. № 279. P. 287.*
<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1940.tb02078.x>
- Travers R.A.* 1984. A review of the Mastacembeloidei, a suborder of synbranchiform teleost fishes. Part I. Anatomical descriptions // *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool. V. 46. № 1. P. 1.*
- Turingan R.G.* 1994. Ecomorphological relationships among Caribbean tetraodontiform fishes // *J. Zool. Lond. V. 233. P. 493.*
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1994.tb05279.x>
- Turingan R.G., Wainwright P.C.* 1993. Morphological and functional bases of durophagy in the queen triggerfish, *Balistes vetula* (Pisces, Tetraodontiformes) // *J. Morph. V. 215. P. 101.*
<https://doi.org/10.1002/jmor.1052150202>
- Tyler J.C.* 1980. Osteology, phylogeny, and higher classification of the fishes of the order Plectognathi (Tetraodontiformes) // *United States. Nat. Mar. Fish. Serv. V. 434. P. 1.*
- Vari R.P.* 1979. Anatomy, relationships and classification of the families *Citharinidae* and *Distichodontidae* (Pisces, Characoidea) // *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Zool. V. 36. № 2. P. 261.*
- Vial C.I., Ojeda F.P.* 1992. Comparative analysis of the head morphology of Pacific temperate kyphosid fishes: a morpho-functional approach to prey-capture mechanisms // *Rev. Chil. Hist. Nat. V. 65. P. 471.*
- Wainwright P.C.* 1991. Ecomorphology: experimental functional anatomy for ecological problems // *Amer. Zool. V. 31. P. 680.*
<https://doi.org/10.1093/icb/31.4.680>
- Wainwright P.C., Richard B.A.* 1995. Predicting patterns of prey use from morphology of fishes // *Envir. Biol. Fish. V. 44. P. 97.*
<https://doi.org/10.1007/BF00005909>
- Wainwright P.C., Turingan R.G.* 1993. Coupled versus uncoupled functional systems: motor plasticity in the queen triggerfish *Balistes vetula* // *J. Exp. Biol. V. 180. P. 290.*
<https://doi.org/10.1242/jeb.180.1.209>
- Wainwright P.C., Turingan R.G., Brainerd E.L.* 1995. Functional morphology of pufferfish inflation: mechanism of the buccal pump // *Copeia. V. 1995. № 3. P. 614.*
<https://doi.org/10.2307/1446758>
- Waltzek T.B., Wainwright P.C.* 2003. Functional morphology of extreme jaw protrusion in neotropical cichlids // *J. Morph. V. 257. P. 96.*
<https://doi.org/10.1002/jmor.10111>
- Weitzman S.H.* 1974. Osteology and evolutionary relationships of the *Sternoptychidae* with a new classification of stomiatoid families // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. V. 153. № 3. P. 327.*
- Westneat M.W.* 1991. Linkage biomechanics and evolution of the jaw protrusion mechanism of the sling-jaw wrasse, *Epibulus insidiator* // *J. Exp. Biol. V. 159. P. 165.*
<https://doi.org/10.1242/jeb.159.1.165>
- Westneat M.W.* 1993. Phylogenetic relationships of the tribe *Cheilini* (Labridae: Perciformes) // *Bull. Mar. Sci. V. 52. № 1. P. 351.*
- Westneat M.W.* 1994. Transmission of force and velocity in the feeding mechanisms of labrid fishes (Teleostei, Perciformes) // *Zoomorph. V. 114. P. 103.*
<https://doi.org/10.1007/BF00396643>
- Westneat M.W.* 2004. Evolution of levers and linkages in the feeding mechanisms of fishes // *Integr. Comp. Biol. V. 44. P. 378.*
<https://doi.org/10.1093/icb/44.5.378>
- Westneat M.W., Wainwright P.C.* 1989. The feeding mechanism of the sling-jaw wrasse *Epibulus insidiator* (Labridae; Teleostei): evolution of a novel functional system // *J. Morph. V. 202. P. 129.*
<https://doi.org/10.1002/jmor.1052020202>
- Wilga C.A.D., Ferry L.A.* 2015. Functional anatomy and biomechanics of feeding in Elasmobranchs // *Physiology of elasmobranch fishes: structure and interaction with environment. Acad. Press Elsevier. P. 153.*
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-801289-5.00004-3>
- Winterbottom R.* 1974a. A descriptive synonymy of the striated muscles of the *Teleostei* // *Proc. Acad. Nat. Sci. Phil. V. 125. P. 225.*
- Winterbottom R.* 1974b. The familial phylogeny of the *Tetraodontiformes* (Acanthoptegii: Pisces) as evidenced by their comparative myology // *Smiths. Contrib. Zool. V. 155. P. 1.*
- Wilson M.V.H., Veilleux P.* 1982. Comparative osteology and relationships of the Umbridae (Pisces: Salmoniformes) // *Zool. J. Linn. Soc. V. 76. P. 321.*
<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1982.tb02186.x>

The Typology of Suspensorium Structure of Teleost Fishes in View of Their Feeding (Review)

V. V. Makhotin¹ and **E. S. Gromova^{1, *}**

¹*Moscow State University, Moscow, Russia*

**e-mail: zhenya_s@inbox.ru*

The paper provides a review of the diversity suspensorium structure at the definitive stage of development in a number representatives of Teleostei due to the peculiarities of its functioning in the feeding these fishes. The basis of the proposed quality systematization of the variability of the morphology of the suspensorium of fishes is the reinforcement or weakening of its construction. The review describes the variants of the inner kinetism of the suspensorium of teleost species, and a description of the mechanism of “internal adduction” is presented.

Keywords: Teleostei, suspensorium, functional morphology, feeding apparatus, primary upper jaw, kinetism, mechanism of internal adduction

**ВОДНАЯ
МИКРОБИОЛОГИЯ**

УДК 579.64(-87)

**МЕТАГЕНОМНЫЙ АНАЛИЗ СЕЗОННОГО РАЗНООБРАЗИЯ
БАКТЕРИАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В ГОРОДСКОМ ОЗЕРЕ
(оз. ЦЗИНХУ, ЦЕНТРАЛЬНЫЙ КИТАЙ)¹**© 2022 г. С. Ц. Лю^a, В. Ц. Вэнь^b, С. С. Ян^b, С. Я. Сюй^a, Т. Ч. Цзи^a, Х. М. Лю^a, Г. П. Чжу^a, *^aАньхойский педагогический университет, Уху, Аньхой, Китай^bКитайский университет науки и технологий, Хэфэй, Аньхой, Китай

*e-mail: gpz2012@ahnu.edu.cn

Поступила в редакцию 22.12.2021 г.

После доработки 24.02.2022 г.

Принята к публикации 28.02.2022 г.

В работе исследованы сезонные и пространственные факторы, контролирующие состав и разнообразие бактериальных сообществ в городском оз. Цзинху г. Уху, около р. Янцзы в провинции Аньхой, Центральный Китай. Образцы, собранные в разных местах и в разные времена года, анализировали с помощью секвенирования 16s рРНК. При этом физико-химические показатели проб из разных мест, собранные в разные сезоны, измеряли и анализировали совместно. По индексу разнообразия летне-осеннее разнообразие было выше, чем осенне-зимнее. По относительной численности Cyanobacteria, Proteobacteria и Bacteroides были более многочисленным бактериальным сообществом в оз. Цзинху. Согласно анализу RDA, помимо температуры, наибольшая корреляция численности бактериального сообщества была с O₂, аммиаком и общим азотом.

Ключевые слова: бактериальное сообщество, биоразнообразие, факторы среды, городское озеро, 16S рРНК

DOI: 10.31857/S0320965222040295

**Metagenomics Analysis on Bacterial Communities Seasonal Diversity
in the Urban Lake Jinghu, Central of China**X. J. Liu^a, W. J. Wen^b, X. X. Yang^b, H. Y. Hu^a, T. Ch. Ji^a, H. M. Liu^a, and G. P. Zhu^a, *^aAnhui Normal University, Anhui, China^bUniversity of Science and Technology of China, Hefei, Anhui, China

*e-mail: gpz2012@ahnu.edu.cn

Abstract—Seasonal and spatial factors controlling the composition and diversity of bacterial communities in the urban Jinghu Lake of Wuhu City, near the Yangtze River in Anhui Province, Central of China were investigated. Samples collected in different places and at different times of the year were analyzed using 16s rRNA sequencing. At the same time, the physico-chemical parameters of samples from different places and collected in different seasons were measured and analyzed together. According to the diversity index, the summer-autumn diversity was higher than the autumn-winter one. According to the relative abundance of Cyanobacteria, Proteobacteria and Bacteroidetes were the most numerous bacterial communities in the Jinghu Lake. According to the RDA analysis, in addition to temperature, the greatest correlation of the bacterial community was O₂, ammonia and total nitrogen.

Keywords: bacterial community, biodiversity, environmental factors, Urban Lake, 16S rDNA

¹ Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2022, Vol. 15, No. 4 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>.

**ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС,
ФИТОПЕРИФИТОН**

УДК 574.583(28):581

**СОДЕРЖАНИЕ ХЛОРОФИЛЛА И СОВРЕМЕННОЕ ТРОФИЧЕСКОЕ
СОСТОЯНИЕ ВОДОХРАНИЛИЩ Р. ВОЛГИ (2019, 2020 ГГ.)**© 2022 г. Н. М. Минеева^а, *, И. В. Семадени^а, В. В. Соловьева^а, О. С. Макарова^а^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

*e-mail: mineeva@ibiw.ru

Поступила в редакцию 15.03.2021 г.

После доработки 28.09.2021 г.

Принята к публикации 19.01.2022 г.

Приведены данные по содержанию хлорофилла *a* (Хл *a*), определенного стандартным спектрофотометрическим методом в водохранилищах р. Волги летом 2019 и 2020 гг. Содержание Хл *a* было типичным для летнего максимума фитопланктона р. Волги и изменялось от <10 до >100 мкг/л. Локальное увеличение Хл *a* отмечено в приплотинных расширениях, в прибрежных мелководьях, в водах и устьевых участках притоков, максимальное — в Шошинском плесе Иваньковского водохранилища и устьевом участке р. Оки в Чебоксарском водохранилище. Средние концентрации Хл *a* характеризуют Иваньковское, Угличское и Чебоксарское водохранилища как эвтрофные, Рыбинское, Саратовское и Волгоградское — мезотрофные, трофический статус Горьковского и Куйбышевского водохранилищ менялся от мезотрофного до умеренно эвтрофного.

Ключевые слова: хлорофилл *a*, водохранилища Волги, трофический статус

DOI: 10.31857/S0320965222040210

ВВЕДЕНИЕ

Экологическая значимость фитопланктона, продуцирующего большую часть автотонного органического вещества в крупных озерах и водохранилищах, определяет необходимость оперативной информации о развитии, состоянии и функционировании сообщества. Для получения этой информации в гидробиологической практике на протяжении последних десятилетий используют фотосинтетические пигменты, в том числе — при исследовании больших рек мира (Duan, Bianchi, 2006; Sabater et al., 2008; Bowes et al., 2012; Lee et al., 2019; Plyaka et al., 2020; Tian et al., 2020; Sarkar et al., 2021). Данные по пигментам волжского фитопланктона, полученные во второй половине XX в. (Пырина, 1966; Минеева, 2004), к настоящему времени дополнены новыми материалами (Минеева, Макарова, 2018; Минеева и др., 2020), представляющими интерес для сравнительного экосистемного анализа.

Цель работы — исследовать содержание и распределение Хл *a* для оценки современного трофического статуса водохранилищ р. Волги в годы с различным водным и температурным режимом.

Сокращения: Хл *a* — хлорофилл *a*; R^2 — коэффициент детерминации; C_v — коэффициент вариации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собран в августе 2019 и 2020 гг., соответственно на 95 и 99 русловых станциях водохранилищ Волги, 35 и 39 станциях притоков, их устьевых участков и изолированных от русла заливов. Содержание Хл *a* определяли в интегральных (0 м—дно) пробах воды стандартным спектрофотометрическим методом (SCOR-UNESCO..., 1966) на спектрофотометре Lambda25 PerkinElmer. Для оценки трофического статуса водохранилищ использовали среднюю концентрацию Хл *a*, принимая величины 3–10, 10–15 и 15–30 мкг/л пограничными соответственно для мезотрофных, умеренно эвтрофных и эвтрофных вод (Минеева, 2000). Распределение фитопланктона по акватории водохранилищ оценивали с помощью коэффициента вариации средней (C_v). При расчетах и статистической обработке данных использовали стандартные программы для персонального компьютера.

**РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ
И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ**

Волжский каскад, протяженность которого с севера на юг >2500 км, пересекает различные природно-климатические зоны. Входящие в его состав восемь крупных (площадь зеркала 249–

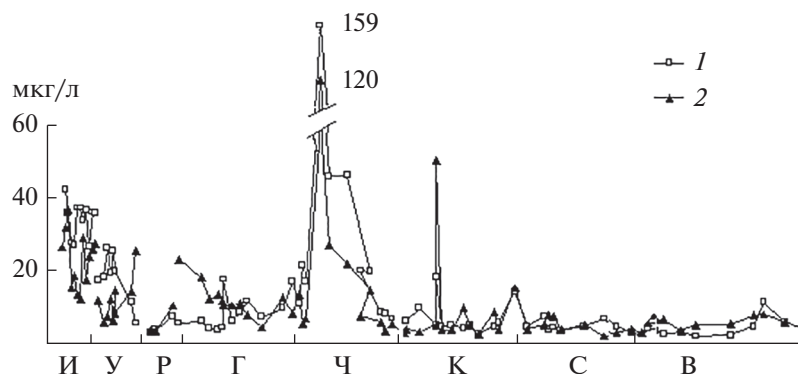


Рис. 1. Содержание Хл *a* (мкг/л) на русловых станциях водохранилищ Волги в 2019 (1) и 2020 (2) гг.: И – Ивановское, У – Угличское, Р – Рыбинское, Г – Горьковское, Ч – Чебоксарское, К – Куйбышевское, С – Саратовское, В – Волгоградское.

6150 км²) относительно мелководных (средняя глубина 3.4–10 м) равнинных водохранилищ различаются морфометрией, площадью водосбора, интенсивностью водообмена, объемом боковой приточности, а также гидрологическими и гидрохимическими характеристиками. От Верхней к Нижней Волге возрастает прозрачность воды и общая сумма ионов (электропроводность); цветность воды снижается; высокое содержание биогенных веществ не лимитирует развитие фитопланктона (Волга..., 1978; Rivers..., 2021).

В период глобального потепления, сопровождающегося увеличением температуры на Европейской территории РФ (Второй..., 2014), годы наблюдения различались погодными условиями (Доклад..., 2020, 2021), были прохладными и многоводными. Температура воздуха не достигала средних для августа показателей на Верхней и Средней Волге в 2019 г., но была близка к ним в 2020 г., а на Нижней Волге – в оба года. Средняя температура воды в 2019 и 2020 гг. была соответственно 16.7–18.6 и 20.7–21.4°C в водохранилищах Верхней Волги, 18.8–20.7 и 20.1–22.1°C на Нижней Волге и в меньшей степени (от 18.4 до 19.9°C) менялась в водохранилищах Средней Волги. Количество осадков, выпавших за вегетационный сезон на Верхней, Средней и Нижней Волге, достигало 95, 110 и 133% нормы в 2019 г. и 125, 84 и 120% нормы в 2020 г. соответственно.

Развитие летних планктонных альгоценозов показательно для оценки состояния водоема, поскольку в условиях наибольшего прогрева в водной экосистеме проявляются негативные тенденции, вызванные эвтрофированием или изменениями климата. В периоды наблюдения содержание Хл *a* было типичным для летнего максимума фитопланктона водохранилищ Волги (Минеева, 2004) и соизмеримо с показателями, полученным в 2015–2018 гг. (Минеева, Макарова, 2018; Минеева и др., 2020). Наименьшие для водохранилищ величины

изменялись от 1.2 до 12.3 мкг/л, наибольшие – от 6.9 до 159 мкг/л (рис. 1). Средние показатели в Ивановском, Угличском и Чебоксарском водохранилищах варьировали от 20.4 до 44.0 мкг/л (2019 г.) и от 17.4 до 25.3 мкг/л (2020 г.), в остальных от 3.6–8.5 до 10.3–12.1 мкг/л соответственно (табл. 1). Коэффициенты вариации средних (50–60% в 2019 г., 25–68% в 2020 г.) в большинстве случаев свидетельствовали об умеренной неоднородности распределения Хл *a* по акватории водохранилищ, которая увеличивалась в 2020 г. в Угличском водохранилище ($C_v = 83\%$). Минимальные и максимальные концентрации Хл *a* в 2019 г. в основном различались в 5–8 раз, в 2020 г. – в 9–14 раз, в Ивановском водохранилище – втрое, а в Чебоксарском водохранилище при высокой пространственной неоднородности (в оба года $C_v > 100\%$) – в 23 и 38 раз.

Концентрации Хл *a* в годы исследования в разной степени менялись в каждом водохранилище. В Ивановском водохранилище в 2019 г. величины были значительно выше, чем 2020 г. Здесь, в отличие от предыдущих лет, в изолированных от русла заливах они сходны с таковыми на русловых станциях, а высокопродуктивный Шошинский залив выделялся максимальным показателем (110 мкг/л) только в 2019 г. В Угличском, а также Горьковском водохранилищах в оба года получены близкие концентрации Хл *a*, которые увеличивались в водах притоков и в мелководном Костромском расширении (2019 г.). В нижней глубоководной части перед плотиной количество Хл *a* в Угличском водохранилище снижалось в 2019 г. и возрастало в 2020 г. В Горьковском водохранилище количество Хл *a* изменялось противоположным образом, и в 2020 г. максимум отмечен на самой верхней станции, принимающей воды Рыбинского водохранилища.

В Чебоксарском водохранилище, как и в Ивановском, содержание Хл *a* в 2019 г. значительно

Таблица 1. Содержание Хл *a* (мкг/л) в водохранилищах Волги в летний период разных лет (2015–2018 гг.)

Водохранилище	2015 г.	2016 г.	2017 г.	2018 г.	2019 г.	2020 г.
Иваньковское	24.0 ± 4.0	20.7 ± 3.7	22.5 ± 3.6	41.2 ± 7.3	38.3 ± 5.9	23.8 ± 2.0
Угличское	25.5 ± 2.8	17.7 ± 3.0	16.5 ± 1.9	26.1 ± 4.6	20.4 ± 2.8	17.4 ± 4.1
Рыбинское*	–	–	4.9 ± 1.7	16.4 ± 6.5	7.3 ± 2.4	4.7 ± 1.6
Горьковское	18.4 ± 1.1	7.5 ± 1.3	6.7 ± 0.8	13.1 ± 1.4	10.1 ± 1.5	12.1 ± 1.8
Чебоксарское	29.6 ± 8.1	16.9 ± 6.7	17.8 ± 6.1	25.0 ± 0.8	44.0 ± 15.8	25.3 ± 10.1
Куйбышевское	6.1 ± 0.8	14.8 ± 2.8	8.3 ± 2.0	9.8 ± 2.6	6.1 ± 0.9	11.9 ± 2.5
Саратовское	5.7 ± 1.0	–	4.9 ± 1.5	10.6 ± 2.8	3.6 ± 0.6	8.5 ± 2.4
Волгоградское	–	–	6.7 ± 1.0	9.6 ± 2.2	4.3 ± 0.7	10.1 ± 2.7

Примечание. Приведены средние величины со стандартной ошибкой (по: Минеева, Макарова, 2018; Минеева и др., 2020).

* Речные станции Волжского плеса.

превышало таковое в 2020 г. В верхней части водохранилища оно было таким же, как на нижнем участке Горьковского, увеличивалось до максимального для всего каскада показателя (160 мкг/л) в устьевой области р. Оки и снижалось перед плотиной. Окские воды распространяются на большое расстояние ниже устья реки и постоянно характеризуются повышенным количеством Хл *a*. В Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах концентрация Хл *a* значительно снижалась. За счет более высокого обилия фитопланктона в притоках (реки Свияга, Уса, Малый Иргиз, Курдюм) в каждом из трех водохранилищ средние величины, полученные в 2020 г., в 1.4–2.3 выше, чем в 2019 г., однако для русловых станций межгодовых различий не выявлено (рис. 1). Во всех водохранилищах содержание Хл *a* на русловых станциях в среднем в 1.3–3.8 раз ниже по сравнению с мелководными участками и притоками, которые в большинстве случаев характеризуются как эвтрофные.

Результаты корреляционного анализа показали, что количество Хл *a*, как и в предыдущие годы, не зависело от температуры воды ($R^2 < 0.02$). Фитопланктон, содержащий оптически активное вещество хлорофилл, достоверно и отрицательно связан с прозрачностью воды ($R^2 = 0.26$), иллюстрируя свою заметную роль в формировании подводного светового режима волжских водохранилищ. В наибольшей степени развитие фитопланктона ограничивают условия водности, о чем свидетельствует отрицательная связь средних для водохранилищ концентраций Хл *a*, полученных в 2015–2020 гг., с суммарным объемом притока за май–октябрь (рис. 2). Аналогичным образом в незарегулированных условиях (р. Темза) обилие водорослей снижается в годы с высоким расходом воды, и изменение физических параметров в большей степени влияет на развитие фитопланктона, чем химический режим (Bowes et al., 2012); высокие концентрации Хл *a* в нижнем те-

чении р. Миссисипи отмечены в периоды низкого стока (Duan, Bianchi, 2006).

В волжском каскаде на протяжении последних шести лет (2015–2020 гг.) прослеживается устойчивая, не изменившаяся за четверть века (Минеева, 2004), тенденция к снижению обилия фитопланктона от верхних водохранилищ к нижним. Связано это со спецификой речных акваторий Нижней Волги – их высокой проточностью при уменьшении объема боковых притоков. Суммарная биомасса фитопланктона в водохранилищах р. Волги также снижается с севера на юг (Корнева, 2015). Распределение Хл *a* по акватории водохранилищ в общих чертах повторяется на протяжении многолетнего периода. Неоднородность распределения обусловлена размерами водохранилищ, их сложной морфометрией, наличием водных масс разного генезиса, поступлением вод притоков, изменением режима течений, нагонными явлениями. Повышенные концентрации Хл *a*, как правило, отмечены в изолированных от

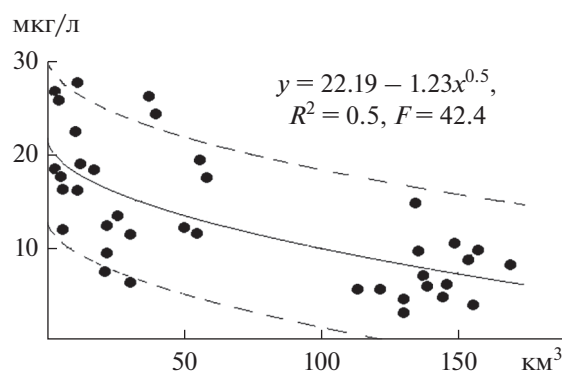


Рис. 2. Зависимость средних концентраций Хл *a* (мкг/л) в водохранилищах Волги от суммарного объема притока (км³) за май–октябрь в 2015–2020 гг. Пунктир – 95%-ный доверительный интервал. Объем притока рассчитан по данным сайта РусГидро <http://www.rushydro.ru/hydrology/informer/?date>

русла Волги участках (Шошинский плес Ивановского вдхр., Костромское расширение Горьковского); в устьевых участках притоков (Медведица, Нерль, Унжа, Ока, Свяга, Малый Иргиз); в прибрежных мелководьях и заливах; в водах самих притоков, фитопланктон которых формируется в специфических условиях (Охалкин и др., 2013). Однако особенности распределения фитопланктона могут быть выражены в разной степени в разные годы или даже не выявлены в силу специфики разовой маршрутной съемки.

При межгодовых изменениях, которые определяются погодными условиями лет наблюдения, водностью и носят циклический характер (Пырина, 2000), средние концентрации Хл *a* на протяжении последних шести лет характеризуют Ивановское, Угличское и Чебоксарское водохранилища как эвтрофные, Саратовское и Волгоградское – мезотрофные. Трофический статус Рыбинского, Горьковского и Куйбышевского водохранилищ меняется от мезотрофного до умеренно эвтрофного и эвтрофного (табл. 1). Речной участок Волжского плеса Рыбинского водохранилища, обследованный при маршрутной съемке каскада, из-за проточных условий характеризуется более низким содержанием Хл *a* (трофическим статусом) по сравнению с основной акваторией водоема. Изолированные от русла р. Волги участки акватории во всех водохранилищах отнесены к эвтрофным. Оценка трофического статуса водохранилищ в ряде случаев отличается от полученной в конце XX в. (Минеева, 2004), что соответствует ходу межгодовой и многолетней сукцессии фитопланктона, а также свидетельствует о высокой динамичности развития экосистем волжских водохранилищ.

Выводы. Концентрации Хл *a* в воде волжских водохранилищ изменялись от минимальных <10 до максимальных >100 мкг/л и в 2019–2020 гг. характеризовались диапазоном величин, типичных для летней фазы сезонного развития фитопланктона. В волжском каскаде устойчиво прослеживается снижение содержания Хл *a* от верхних водохранилищ к нижним при максимальном обилии фитопланктона в Шошинском плесе Ивановского водохранилища и устьевом участке р. Оки в Чебоксарском водохранилище. При выраженных межгодовых флуктуациях, которые определяются погодными условиями лет наблюдения, развитие фитопланктона в наибольшей степени ограничивается условиями водности. Средние концентрации Хл *a* в 2019–2020 гг., как и в 2015–2018 гг., характеризуют Ивановское, Угличское и Чебоксарское водохранилища как эвтрофные, Рыбинское, Саратовское и Волгоградское – мезотрофные. Трофический статус Горьковского и Куйбышевского водохранилищ меняется от мезотрофного до умеренно эвтрофного. Изолированные от русла р. Вол-

ги участки акватории во всех водохранилищах характеризуются как эвтрофные.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено в рамках госзадания № 121051100099-5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Волга и ее жизнь. 1978. Ленинград: Наука.
- Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Общее резюме. 2014. Москва: Росгидромет.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2019 год. 2020. Москва: Росгидромет.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2020 год. 2021 Москва: Росгидромет.
- Корнева Л.Г. 2015. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом.
- Минеева Н.М. 2000. Растительные пигменты как показатель состояния экосистемы водохранилищ. Пигменты планктона // Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыборазведения. Ярославль: Ярослав. гос. техн. ун-т. С. 66.
- Минеева Н.М. 2004. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. Москва: Наука.
- Минеева Н.М., Макарова О.С. 2018. Содержание хлорофилла как показатель современного (2015–2016 гг.) трофического состояния водохранилищ Волги // Биология внутр. вод. № 3. С. 107. <https://doi.org/10.1134/S0320965218030129>
- Минеева Н.М., Семадени И.В., Макарова О.С. 2020. Содержание хлорофилла и современное трофическое состояние водохранилищ р. Волги (2017–2018 гг.) // Биология внутр. вод. № 2. С. 205. <https://doi.org/10.31857/S0320965220020102>
- Охалкин А.Г., Шарагина Е.М., Бондарев О.О. 2013. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища на современном этапе его существования // Поволжский экологический журнал. № 2. С. 190.
- Пырина И.Л. 1966. Первичная продукция фитопланктона в Ивановском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах в зависимости от некоторых факторов // Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. Москва: Наука. С. 249.
- Пырина И.Л. 2000. Многолетняя динамика и цикличность межгодовых колебаний содержания хлорофилла в Рыбинском водохранилище // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Минск: Белорус. гос. ун-т. С. 375.
- Bowes M.J., Gozzard E., Johnson A.C. et al. 2012. Spatial and temporal changes in chlorophyll-a concentrations in the River Thames basin, UK: are phosphorus concen-

- trations beginning to limit phytoplankton biomass? // *Sci. Total Env.* V. 426. P. 45.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2012.02.056>
- Duan S., Bianchi T.S. 2006. Seasonal changes in the abundance and composition of plant pigments in particulate organic carbon in the Lower Mississippi and Pearl Rivers // *Estuaries Coasts.* V. 29. № 3. P. 427.
<https://doi.org/www.jstor.org/stable/3809762>
- Lee E., Kim S., Na E., Kim K. 2019. Prewhitened causality analysis for the chlorophyll-a concentration in the Yeongsan River system // *Water Quality Res. J. V.* 54. № 2. P. 161.
<https://doi.org/10.2166/wcc.2018.259>
- Plyaka P., Glushchenko G., Gerasyuk V. et al. 2020. Investigation on the chlorophyll-a content of phytoplankton in the Sea of Azov and the Don River by the fluorescence method // *Fluores. Methods Investigation Living Cells Microorg.*
<https://doi.org/10.5772/intechopen.92996>
- Rivers of Europe. 2021. Amsterdam: Elsevier.
- Sabater S., Artigas J., Durán C. et al. 2008. Longitudinal development of chlorophyll and phytoplankton assemblages in a regulated large river (the Ebro River) // *Sci. Total Env.* V. 404. № 1. P. 196.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2008.06.01318675441>
- Sarkar D.S., Sarkar U.K., Naskar M. et al. 2021. Effect of climato-environmental parameters on chlorophyll a concentration in the lower Ganga basin, India // *Revista de Biol. Tropical.* V. 69. № 1. P. 60.
- SCOR-UNESCO Working Group 17. 1966. Determination of photosynthetic pigments // *Determination of photosynthetic pigments in sea water. Monographs on oceanographic methodology.* Montreux: UNESCO. P. 9.
- Tian Y., Gao L., Deng J., Li M. 2020. Characterization of phytoplankton community in a river ecosystem using pigment composition: a feasibility study // *Env. Sci. Pollut. Res.* V. 27. P. 42210.
<https://doi.org/10.1007/s11356-019-07213-4>

Chlorophyll Content and the Modern Trophic State of the Volga River Reservoirs (2019 and 2020)

N. M. Mineeva¹, *, I. V. Semadeni¹, V. V. Solovyeva¹, and O. S. Makarova¹

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

*e-mail: mineeva@ibiw.ru

The new data on chlorophyll *a* (Chl *a*) content determined by the standard spectrophotometric method in the Volga River reservoirs in summer 2019, 2020 are presented. Chl *a* content was typical of the phytoplankton summer maximum and varied from <10 to >100 µg/L. As in previous years, a local increase in Chl *a* was noted in the near dam areas, in littoral waters, in tributaries and river mouth. The maximum increase was in the Shoshinsky reach of the Ivankovo Reservoir and the estuary section of the Oka River in the Cheboksary Reservoir. The average Chl *a* concentrations during observation period characterize Ivankovo, Uglich, and Cheboksary Reservoirs as eutrophic, Rybinsk, Saratov, and Volgograd Reservoirs as mesotrophic, the trophic status of the Gorky and Kuibyshev reservoirs varied from mesotrophic to moderate eutrophic.

Keywords: chlorophyll *a*, Volga River reservoirs, trophic state

**ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС,
ФИТОПЕРИФИТОН**

УДК 574.586+574.587

**ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ АЛЬГОЦЕНОЗОВ БЕНТАЛИ УСТЬЯ
КРУПНОЙ ЭВТРОФНО-ГИПЕРТРОФНОЙ РЕКИ (р. ОКА, РОССИЯ)**© 2022 г. Т. Хедайриа^а, *, А. Г. Охупкин^а, С. И. Генкал^б, А. М. Глушченко^с, М. С. Куликовский^с^аИнститут биологии и биомедицины, Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского,
Нижний Новгород, Россия^бИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия^сИнститут физиологии растений Российской академии наук, Москва, Россия

*e-mail: khedairia.ta@gmail.com

Поступила в редакцию 03.12.2020 г.

После доработки 03.02.2022 г.

Принята к публикации 03.03.2022 г.

Определены видовой состав, таксономическая структура и экологические показатели донных диатомовых водорослей в устье крупной эвтрофно-гипертрофной реки. Выявлены сходство и различие таксономической структуры, набора массовых и редких видов диатомовых водорослей в разных типах сообществ бентали (эпипилоне, эпилитоне и эпифитоне). Продемонстрировано удовлетворительное соответствие оценки условий обитания Bacillariophyta по их составу физико-химическим параметрам воды.

Ключевые слова: альгоценозы бентали, диатомовые водоросли, таксономическая и экологическая структуры состава, устье р. Ока

DOI: 10.31857/S032096522204012X**ВВЕДЕНИЕ**

Бентосные водоросли играют значительную роль в формировании биоразнообразия водоемов, их продуктивности и качества воды. Европейская Рамочная водная директива ЕС провозгласила фитобентос одним из элементов оценки биологического качества для определения экологического состояния рек и озер (Семенченко, 2004). Диатомовые, наиболее разнообразная и многочисленная составляющая фитобентоса (Round et al., 1990), хорошо изучены в экологическом отношении (Coste et al., 2009; Kelly et al., 2009), считаются чувствительными показателями изменения окружающей среды и активно применяются для биологического мониторинга лотических экосистем (Bere, Tundisi, 2010). Водоёмы и водотоки бассейна р. Волга в отношении альгоценозов бентали изучены фрагментарно (Волга..., 1978; Метелева, Девяткин, 2005; Метелева, 2013; Насибулина, Тлекова, 2015). Для крупных рек России обобщенные сведения известны для р. Днепр (Владимирова, 1978) и р. Енисей (Левандная, 1986). Подробно охарактеризованы закономерности формирования состава и структуры фитоперифитона для водных объектов Карелии (Комулайнен, 2004). Водоросли, населяющие

различные биотопы р. Ока, изучают ~100 лет, но как компоненты фитопланктона, специальные исследования фитобентоса реки ранее не проводили.

Цель работы – определить видовой состав, охарактеризовать таксономическую структуру и оценить экологическое состояние диатомовых водорослей альгоценозов бентали устья р. Ока.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Пробы фитобентоса отбирали на трех станциях, расположенных в рипали правобережья р. Ока в пределах г. Нижний Новгород, в первых декадах июля и ноября 2018 г. (рис. 1). Станция 1 находилась в 400 м выше нового Окского моста (56.294045° с.ш., 43.966690° в.д.), ст. 2 – 400 м ниже моста (56.301329° с.ш., 43.966726° в.д.) и ст. 3 – 900 м ниже моста (56.305490° с.ш., 43.967413° в.д.) на глубине 1.0–1.5 м. Температура воды, достигавшая в июле 24–27°C, в ноябре сильно снизилась (4.9°C) и была почти одинакова на всех станциях. Прозрачность и летом, и осенью была стабильно низкой (0.5–0.8 м), электропроводность в ноябре колебалась в пределах 634–663.1 µS/cm. Активная реакция среды достигала в июле 8.3–

Таблица 1. Основные гидрофизические и гидрохимические показатели вод устья р. Ока ($M \pm m$)

Показатель	Безледный период 2011 г.	Июнь—июль 2018 г.	Октябрь—ноябрь 2018 г.
Цветность, град	26.7 ± 8.2	—	—
pH	8.12 ± 0.14	8.23 ± 0.16	8.49 ± 0.04
Взвешенные вещества, мг/л	9.6 ± 2.2	23.3 ± 3.53	12.4 ± 2.03
Растворенный кислород, мг O ₂ /л	8.90 ± 0.74	8.60 ± 0.09	10.2 ± 0.42
Углекислый газ, CO ₂ мг/л	8.66 ± 0.64	—	—
Сумма ионов, мг/л	545 ± 29	349*	596*
Ионы Ca ²⁺ , мг/л	91.3 ± 0.4	60.2*	85.6*
Ионы Mg ²⁺ , мг/л	31.5 ± 7.2	26.7*	25.5*
Сумма ионов, Na ⁺ + K ⁺ , мг/л	41.6 ± 6.8	9.6*	46.0*
Гидрокарбонаты, HCO ₃ ⁻ , мг/л	156.9 ± 39.0	128.0*	229.0*
Сульфаты, SO ₄ ²⁻ , мг/л	163.8 ± 26.2	106.0*	182.0*
Хлориды, Cl ⁻ , мг/л	24.9 ± 3.3	27.1*	27.6*
БПК ₅ , мг O ₂ /л	2.73 ± 0.35	3.0 ± 0.56	2.19 ± 0.31
ХПК, мг O/л	28.3 ± 0.98	24.4 4.6	28.8 ± 1.7
Азот минеральный, мг N/л	2.76 ± 0.78	1.67 ± 0.21	1.12 ± 0.06
Фосфаты, PO ₄ ²⁻ , мг P/л	129 ± 44	30.0*	91 ± 46
Фосфор общий, P _{общ} , мг P/л	149 ± 26	99 ± 34	95 ± 26
Кремний, Si, мг/л	5.43 ± 1.28	0.50*	1.80*
Железо общее, Fe, мг/л	—	0.08 ± 0.01	0.02*

Примечание. Приведены данные Верхне-Волжского управления по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды и по работе (Охупкин и др., 2015). “—” — не определяли.

* Данные единичных измерений.

8.7, осенью немного снизилась (7.8–8.1). Для характеристики абиотических условий обитания бентосных альгоценозов анализировали данные по гидрохимическому составу вод р. Ока в пределах города, предоставленные Верхне-Волжским управлением по гидрометеорологии и контролю окружающей среды (табл. 1).

Река Ока, второй по величине русла и объему стока крупный приток р. Волга (длина 1500 км, площадь водосбора 24 500 км²), имеет на протяжении последних десятилетий стабильно низкое качество вод, оцениваемое четвертым классом. Воды ее устьевого участка, как и прежде (Охупкин и др., 2015; Джамалов и др., 2017), отличаются высокими мутностью, концентрациями минеральных форм азота, фосфора, органического вещества, тяжелых металлов и других компонентов загрязнения за счет поступления этих компонентов с организованным и рассеянным стоком.

Грунты сформированы илами и сильно заиленными песками с вкраплением каменистого субстрата (в основном известняка). Высшая вод-

ная и прибрежно-водная растительность развиты слабо, образованы несомкнутыми зарослями стрелолиста, кубышки и рдеста. Пробы отбирали с поверхности мягких грунтов (эпипелон), камней (эпилитон) и высших водных и прибрежно-водных растений (эпифитон) с использованием ряда методик (Водоросли..., 1989; Комулайнен, 2003; Неврова и др., 2015). Всего отобрано 25 количественных и качественных проб.

Диатомовые обрабатывали путем горячего окисления перекисью водорода, постоянные препараты готовили с применением среды Naphrax (показатель преломления = 1.74, Brunel Microscopes Ltd.), идентификацию проводили по определителям (Krammer, H. Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991a, 1991b; Diatomeen..., 2013; Куликовский и др., 2016).

Количественную представленность видов оценивали по модифицированной глазомерной балльной шкале Стармаха (Водоросли..., 1989): 1 — единично, 3 — немного, 5 — умеренно, 7 — много, 9 — массово. Анализировались частоты

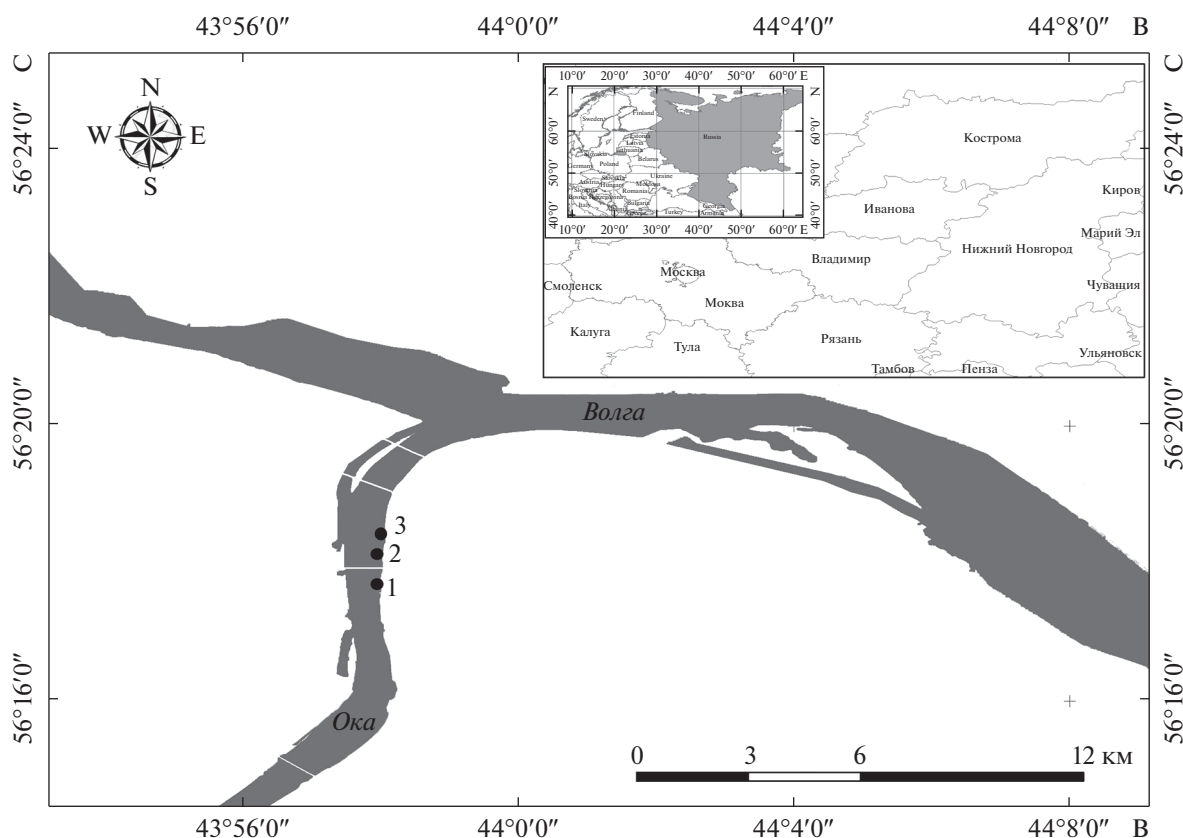


Рис. 1. Карта-схема правобережья устья р. Оки в пределах г. Нижний Новгород. 1–3 – станции отбора проб.

встречаемости видов (% проб, в которых вид обнаружен) и доминирования (% проб, в которых обилие вида было семь или девять баллов). Экологическую характеристику диатомовых приводили по (Барина и др., 2019). Для построения дендрограмм сходства структуры сообществ в зависимости от субстрата, сезона и станции отбора проб с использованием кластерного анализа, применяли метод средней связи, индекс Ренконена и открытую программу среды R (Якимов и др., 2016).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Выявлено 133 вида и внутривидовых таксона Bacillariophyta, относящихся к трем классам, 13 порядкам, 23 семействам и 47 родам. Список видов с указанием экологических группировок (1 – эпипелон, 2 – эпилитон, 3 – эпифитон) приведен ниже:

Класс *Coscinodiscophyceae*

Порядок *Coscinodiscales*: *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. (1, 2, 3).

Порядок *Aulacosirales*: *Aulacoseira ambigua* (Grun.) Sim. (1, 2, 3), *A. granulata* (Ehr.) Sim. (1, 2, 3), *A. subarctica* (O. Müll.) Haw. (1, 2, 3).

Порядок *Melosirales*: *Melosira varians* Ag. (1, 2, 3).

Порядок *Thalassiosirales*: *Cyclotella meneghiniana* Kütz. (1, 2, 3), *Handmannia radiosa* (Grun.) Kociolek et Khurs. (2), *Stephanodiscus hantzschii* Grun. (1, 2, 3), *S. invisitatus* Hohn et Hellerm. (1, 2, 3), *S. neoastreae* Håk. et Hick. (1, 2, 3).

Класс *Fragilariophyceae*

Порядок *Fragilariales*: *Asterionella formosa* Hass. (2), *Diatoma moniliformis* (Kütz.) Williams (2), *D. tenuis* Ag. (1, 2, 3), *D. vulgaris* Bory (1, 2, 3), *Fragilaria capucina* Desm. (2, 3), *F. vaucheriae* (Kütz.) Peters. (1, 2, 3), *Fragilariforma virescens* var. *subsalina* (Grun.) Bukht. (2), *Meridion circulare* (Grev.) Ag. (1, 2), *M. constrictum* (Ralfs) Kütz. (2), *Odontidium mesodon* (Kütz.) Kütz. (1), *Pseudostaurosira brevistriata* (Grun.) Williams et Round (1, 2, 3), *P. parasitica* (W. Sm.) Morales (2), *Punctastriata discoidea* Flower (2), *P. glubokoensis* Williams, Chudaev et Gololobova (2), *P. lancettula* (Schum.) Hamilt. et Siver (1, 2), *Staurosira construens* (Ehr.) Cl. et Möller (2), *S. grigorszkyi* Ács, Morales et Ector (2), *S. mutabilis* (W. Sm.) Pfitz. (1, 2, 3), *S. oldenburgiana* (Hust.) Lange-Bert. (3), *S. venter* (Ehr.) Cl. et Möller (1, 2), *Staurosirella martyi* (Hérib.) Morales et Manoylov (1, 2, 3), *S. pinnata* (Ehr.) Williams et Round (1, 2, 3), *Ulnaria acus* (Kütz.) Ab. (1, 2, 3), *U. ulna* (Nitzsch) Comp. (1, 2, 3).

Класс **Bacillariophyceae**

Порядок Achnanthales: *Achnantheidium affine* (Grun.) Czarn. (1, 2, 3), *A. anastasiae* (Kacz.) Chudaev et Gololobova (2, 3), *A. minutissimum* (Kütz.) Czarn. (1, 2), *Cocconeis lineata* Ehr. (1, 3), *C. pediculus* Ehr. (1, 2, 3), *C. placentula* Ehr. (1, 2, 3), *Planothidium dubium* (Grun.) Round et Bukht. (1), *P. frequentissimum* (Lange-Bert.) Lange-Bert. (1, 2, 3), *P. lanceolatum* (Bréb. ex Kütz.) Lange-Bert. (1, 2, 3), *P. reichardtii* Lange-Bert. et Werum (1, 2), *P. rostratum* (Østr.) Lange-Bert. (1, 2, 3).

Порядок Naviculales: *Amphipleura pellucida* (Kütz.) Kütz. (1, 2, 3), *Calonies amphisbaena* (Bory) Cl. (1), *Craticula cuspidata* (Kütz.) Mann (2), *Frustulia vulgaris* (Thw.) De Toni (1), *Gyrosigma acuminatum* (Kütz.) Rab. (1, 2, 3), *G. attenuatum* (Kütz.) Rab. (2), *G. exilis* (Grun.) Reimer (1, 2), *G. obtusatum* (Sull. et Wormley) Boyer, *Hippodonta capitata* (Ehr.) Lange-Bert., Metz. et Witkowski (1, 2, 3), *H. linearis* (Østr.) Lange-Bert., Metz. et Witkowski (2), *Luticola goepertiana* (Bleisch) Mann (1, 2), *L. permuticopsis* Kopalova et van de Vijver (2), *Navicula antonii* Lange-Bert. (1, 2, 3), *N. capitatoradiata* Germ. (1,2,3), *N. cryptocephala* Kütz. (1, 2, 3), *N. menisculus* Schum (2, 3), *N. radiosa* Kütz. (1, 2, 3), *N. rostellata* Grun. (1, 2), *N. tripunctata* (O. Müll.) Bory (1, 2, 3), *N. veneta* Kütz. (2, 3), *N. viridula* (Kütz.) Ehr. (2), *Neidium dubium* (Ehr.) Cl. (1), *Pinnularia neohalophila* Kulikovskiy, Genkal et Mikheeva (2, 3), *Sellaphora bacillum* (Ehr.) Mann (2), *S. pupula* (Kütz.) Mereschk. (1, 2, 3), *S. seminulum* (Grun.) Mann (2), *Stauroneis anceps* Ehr. (2).

Порядок Cymbellales: *Brebissonia lanceolata* (Ag.) Mahoney et Reimer (2), *Cymbella compacta* Østr. (1, 2, 3), *C. cymbiformis* Ag. (2), *C. neocistula* Krammer (2, 3), *C. tumida* (Bréb.) van Heurck (1, 2), *Encyonema caespitosum* Kütz. (1, 2, 3), *E. leibleinii* (Ag.) Silva, Jahn, Ludwig et Menez. (1, 2, 3), *E. minutum* (Hilse) Mann (2, 3), *E. reichardtii* (Kramm.) Mann (2), *E. silesiacum* (Bleisch) Mann (2, 3), *E. ventricosum* (Ag.) Grun. (1, 2, 3), *Gomphonella olivacea* (Hornemann) Rabenhorst (1, 2, 3), *Gomphonema acuminatum* Ehr. (2), *G. augur* Ehr. (2), *G. italicum* Kütz. (2, 3), *G. geisslerae* Reich. et Lange-Bert. (1, 2, 3), *G. parvulum* Kütz. (1, 2, 3), *G. pumilum* (Grun.) Reich. et Lange-Bert. (1, 2, 3), *G. truncatum* Ehr. (3), *G. supertergestinum* Reich. (3), *G. utae* Lange-Bert. et Reich. (1), *Navigeia decussis* (Østr.) Bukht. (1, 2, 3), *Placoneis clementis* (Grun.) Cox (2), *P. gastrum* (Ehr.) Mereschk. (2, 3), *P. pseudanglica* Cox, nom. Illeg. (3), *Rhoicosphenia abbreviata* (Ag.) Lange-Bert. (1, 2, 3).

Порядок Thalassiophysales: *Amphora copulata* (Kütz.) Schoem. et Archib. (1, 2, 3), *A. ovalis* (Kütz.) Kütz. (1, 2, 3), *A. pediculus* (Kütz.) Grun. ex Schmidt (1, 2, 3), *Halamphora obscura* (Krasske) Levkov (2), *H. veneta* (Kütz.) Levkov (2).

Порядок Rhopalodiales: *Epithemia sorex* Kütz. (3).

Порядок Eunotiales: *Eunotia bilunaris* (Ehr.) Schaar. (3), *E. incisa* W. Sm. ex W. Greg. (3), *E. pectinialis* (Kütz.) Rab. (3).

Порядок Bacillariales: *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun. (2), *Nitzschia acicularis* (Kütz.) W. Sm. (1, 2, 3), *N. angustata* (W. Sm.) Grun. (1, 2, 3), *N. clausii* Hantzsch (2), *N. constricta* (Kützing) Ralfs in Pritchard (1, 2), *N. dealpina* Lange-Bert. et Hofm. (2), *N. dissipata* (Kütz.) Rabenh. (1, 2, 3), *N. frustulum* (Kütz.) Grun. (1, 2, 3), *N. intermedia* Hantzsch (2), *N. linearis* W. Sm. (1, 2, 3), *N. palea* (Kütz.) W. Sm. (1, 2, 3), *N. recta* Hantzsch ex Rabenh. (2), *N. sigmoidea* (Nitzsch) W. Sm. (2), *N. sublinearis* Hust. (2, 3), *N. vermicularis* (Kütz.) Hantzsch (1, 2, 3), *T. calida* (Grun.) Mann (2), *T. hungarica* Grun. (1, 2, 3), *T. levidensis* W. Sm. (1, 2), *T. salinarum* (Grun.) Pellet. (2).

Порядок Surirellales: *Surirella angusta* Kütz. (1, 2, 3), *S. brebissonii* Krammer et Lange-Bert. (2), *S. librile* (Ehr.) Ehr. (1, 2, 3), *S. minuta* Bréb. ex Kütz., nom. Illeg. (1, 2, 3), *S. neglecta* Reich. (2), *S. ovalis* Bréb. (2, 3), *S. suecica* Grun. (1, 2, 3).

Класс **Coscinodiscophyceae** представлен лишь десятью видами (доля во флоре 7.5%), из четырех порядков. Несколько богаче других порядки Thalassiosirales (3.7%) и Aulacosirales (2.2%), участие во флоре остальных порядков незначительно.

Основу видового богатства диатомовых бентоса создавали классы **Fragilariophyceae** и **Bacillariophyceae** (123 видовых и внутривидовых таксона, 92.5%), относящиеся к девяти порядкам, 19 семействам и 41 роду. Первый сформирован порядком Fragilariales с одноименным семейством (11 родов, 24 вида), богаче других роды *Staurosira* (пять видов, 3.8%) и *Punctastriata* (три вида, 2.3%).

Класс **Bacillariophyceae** (99 таксонов, 74.4%) включал 18 семейств. Состав родов порядка Naviculales заметно разнообразнее других (12), скромнее – у Cymbellales (7) и Bacillariales (3). Большинство семейств этого класса содержало по 1–2, реже 3–4 вида, максимальным богатством отличались Bacillariaceae (19), Cymbellaceae (15) и Naviculaceae (11).

Таким образом, в пятерку доминирующих порядков в составе диатомовых входили Naviculales (27 видовых и внутривидовых таксонов), Cymbellales (26), Fragilariales (24), Bacillariales (19) и Achnanthales (11) (80.4% списка). Среди доминирующих семейств выделялись: Fragilariaceae (24), Bacillariaceae (19) Cymbellaceae (15), Naviculaceae (11), Gomphonemataceae (10) и Surirellaceae (7). Головная часть флоры диатомовых образована родами *Nitzschia* (13 видов), *Gomphonema* (10), *Navicula* (9), *Surirella* (7), *Encyonema* (6), *Tryblionella*, *Staurosira*, *Planothidium* (по 5), *Gyrosigma* и *Cymbella* (по 4).

Список диатомовых водорослей эпилитона оказался разнообразнее, чем эпифитона и эпипеллона, а вклад основных таксономических групп

Таблица 2. Основные характеристики видового богатства диатомовых водорослей

Показатель	Эпипелон	Эпифитон	Эпилитон	Все альгоценозы
Общее видовое богатство	95	94	116	135
Число массовых видов	26	24	27	27
Удельное видовое богатство*	13–37	30–39	18–53	13–53
	29.6 ± 2.9	34.6 ± 1.2	38.5 ± 3.0	33.0 ± 1.7
Частота встречаемости, %	53.7 ± 5.9	56.1 ± 6.7	64.1 ± 4.8	59.3 ± 5.2
Частота доминирования, %	2.6 ± 1.5	13.1 ± 3.5	15.7 ± 2.7	10.8 ± 1.9

Примечание. * Над чертой – размах колебаний, под чертой и ниже – $M \pm m$ (среднее и ошибка среднего).

на уровне классов был почти одинаковым. Сезонные изменения богатства бентосных диатомовые невелики, хотя число видов в пробе немного возросло от июля (32.6 ± 2.6) к ноябрю (37.5 ± 2.0).

Комплекс диатомовых с частотой встречаемости во всех альгоценозах бентали $\geq 50\%$ формировали 27 видов водорослей. В $\geq 70\%$ проб отмечены *Stephanodiscus hantzschii*, *S. neoastraea* (100%), *Cyclotella meneghiniana*, *Cocconeis placentula* (96%), *Navicula tripunctata*, *N. cryptocephala*, *Ulnaria ulna* (88%), *Gomphonema pumilum* (80%), *G. parvulum* (76%), *Tryblionella hungarica* (72%) и *Aulacosiera subracticata* (72%), встречаемость остальных заметно ниже.

Число видов, обнаруженных единично (например, *Craticula cuspidata*, *Luticola permuticopsis*, *L. goeppertiana*, *Gomphonema supertergestinum* и др.), достигало 40% общего числа определенных видов, причем в эпилитоне оно было почти в два (43%), а их доля (37%) в 1.6 раза больше, чем в эпипелоне и эпифитоне.

Несмотря на высокую частоту встречаемости массовых видов (обилие от пяти до девяти баллов), частота их доминирования, для всех сообществ диатомовых оказалась ≤ 24 –40%. Максимальные показатели отмечены для типичных планктеров – доминантов фитопланктона устья р. Ока *Stephanodiscus neoastraea*, *S. hantzschii* (Okhapkin et al., 2014). Большинство донных форм были массовыми в 4–12% проб и только четыре вида (*Nitzschia dissipata*, *Navicula tripunctata*, *Gomphonema pumilum*, *Diatoma vulgaris*) доминировали чаще (20–28%).

Встречаемость диатомовых незначительно, а частота доминирования достоверно возрастала от эпипелона к эпифитону (в 5 раз) и эпилитону (в 6 раз) (табл. 2). Таким образом, комплекс диатомовых водорослей эпилитона оказался флористически более насыщенным по максимальному общему (116) и удельному (38.5 ± 3.0) видовому богатству, частоте встречаемости и доминированию.

Ценообразующий комплекс всех группировок диатомовых бентали формировали центрические диатомовые из планктонных сообществ р. Ока в результате их седиментации из толщи во-

ды. Только *Fragillaria vaucheriae* в 14% проб эпипелона выступала в качестве доминанта. В эпифитоне преобладали *Nitzschia palea*, *Cocconeis placentula*, *Ulnaria ulna*, *Gomphonema pumilum* и *G. parvulum* (рис. 2), значительно реже – *Navicula tripunctata*, *Diatoma vulgaris*, *Cocconeis pediculus*, *Nitzschia dissipata* и *Nitzschia* sp. Кроме центрических диатомовых эпилитон формировали *Navicula tripunctata*, *Nitzschia dissipata*, *Nitzschia* sp. sp., *Diatoma vulgaris* и *Achnantheidium affine*, менее часто – *Gomphonema parvulum*, *G. pumilum*, *Navicula capitatoradiata* и *Fragillaria vaucheriae*.

Анализ пространственно-временного распределения видовой структуры сообществ диатомовых водорослей с учетом их обилия методом кластерного анализа показал, что наиболее значимые факторы, определяющие особенности видового состава диатомовых бентоса, – сезон (июль, ноябрь) и приуроченность к определенному типу субстрата (рис. 3).

Среди диатомовых водорослей бентали реки поровну представлены планктонно-бентосные (46%) и бентосные (45%) виды, обитатели умеренно теплых (81% видов с известными из литературы температурными предпочтениями) нейтрально-олигощелочных вод с замедленным течением и умеренно насыщенных кислородом. Среди определенных диатомовых водорослей – главным образом типичные представители пресных вод, индифференты, устойчивые к органическому загрязнению, индикаторы незначительной и повышенной сапробности. Насыщенность вод р. Ока биогенными элементами и органическими веществами отразилась на преимущественном развитии мезо-эурафентов и эурафентов – видов, требующих для своей жизнедеятельности повышенного и высокого содержания органических форм азота, в том числе и миксотрофов.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В период наблюдения характеристики компонентного состава и уровень загрязнения окских вод, по сравнению с данными 2011 г., почти не изменились (табл. 1). По-прежнему низовья реки

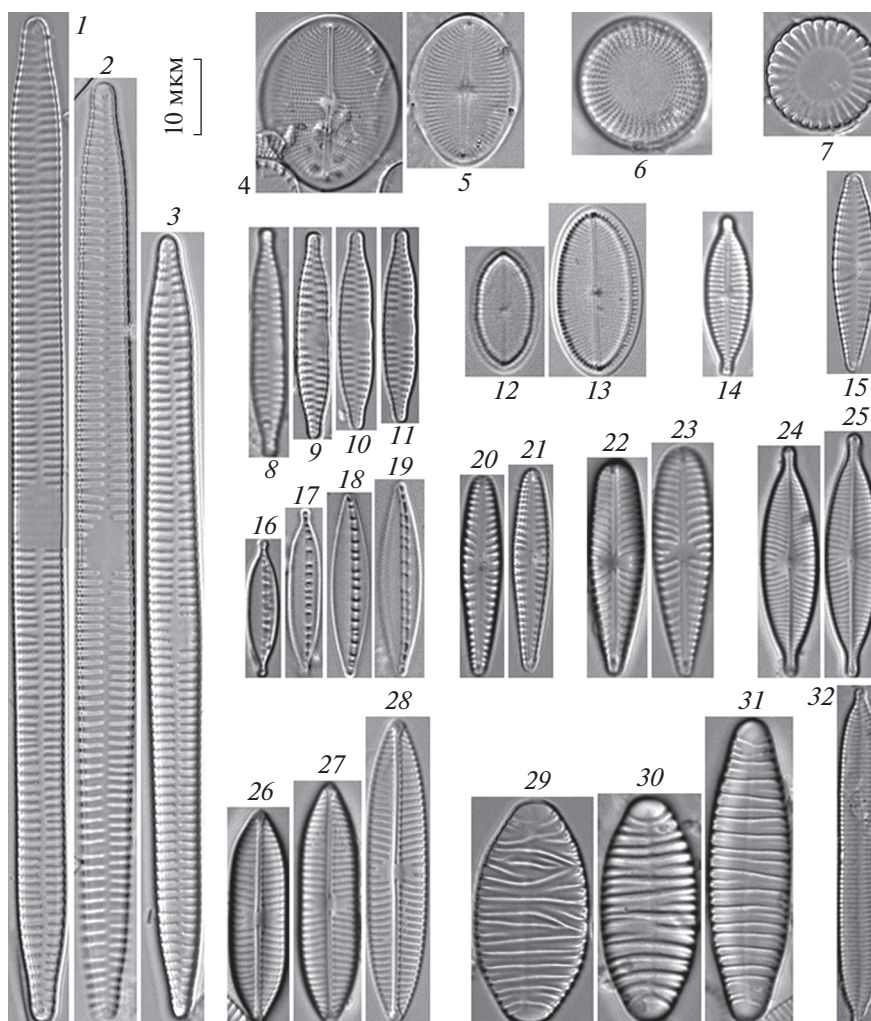


Рис. 2. Доминирующие виды диатомовых водорослей. 1–3 – *Ulnaria ulna*, 4, 5 – *Cocconeis pediculus*, 6 – *Stephanodiscus neoastraea*, 7 – *Cyclotella meneghiniana*, 8–11 – *Fragilaria vaucheriae*, 12, 13 – *Cocconeis placentula*, 14 – *Gomphonema parvulum*, 15 – *Nitzschia palea*, 16–19 – *Nitzschia dissipata*, 20, 21 – *Gomphonema pumilum*, 22, 23 – *Gomphonella olivacea*, 24, 25 – *Navicula capitatoradiata*, 26–28 – *Navicula tripunctata*, 29–31 – *Diatoma vulgaris* Bory, 32 – *Nitzschia constricta*.

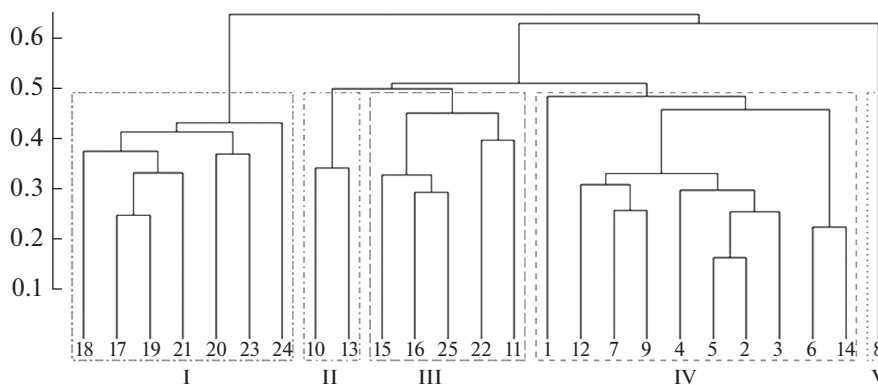


Рис. 3. Дендрограмма иерархической кластеризации видового состава альгоценозов бентоса. По оси ординат – расстояние объединения. По оси абсцисс цифрами даны экологические группировки на станциях в разные сезоны. Июль: 1-я станция – 1 – эл (эпилитон), 2 – эп (эпипелон), 3–5 – эф (эпифитон); 2-я станция – 6, 9 – эл, 7 – эф, 8 – эп; 3-я станция – 10, 13 – эл, 11 – эп, 12, 14 – эф. Ноябрь: 1-я станция – 15, 18 – эл, 16, 17 – эп, 19 – эф; 2-я станция – 20, 21 – эл, 22 – эп; 3-я станция – 23, 24 – эл, 25 – эп. Пунктирной линией выделены кластеры, показывающие сезонные различия и приуроченность к определенному типу субстрата: I – ноябрь, эл; II – июль, эл; III – ноябрь, эп; IV – июль, эф; V – июль, эп.

можно рассматривать как эвтрофно-гипертрофный водный объект с высоким уровнем антропогенного эвтрофирования и загрязнения (Охапкин и др., 2015; Джамалов и др., 2017) на фоне роста минерализации и содержания сульфатов и щелочных металлов, отмечаемого со второй половины XX в. к началу XXI в.

Несмотря на низкий класс качества вод, локальность изученного участка бентали и непродолжительность периода исследования, видовой состав диатомовых водорослей оказался весьма богатым (133 таксона рангом ниже рода) и сопоставимым с таковым донных и эпифитных представителей *Vacillariophyta* (137 таксонов), зарегистрированных ранее в фитопланктоне реки (Охапкин, Хедаириа, 2019). Этот показатель незначительно отичался от отмеченного в нижнем течении р. Днепр (Владимирова, 1978), но был в 1.7 раза ниже такового в устье р. Дунай (Koziychuk, 2019) и в 1.3 раза – выявленного в нижнем течении р. Енисей (Левадная, 1986) при несопоставимо большем объеме изученного материала.

Заметная роль семейств *Naviculaceae* и *Nitzschaceae* и представителей родов *Nitzschia*, *Navicula*, *Gomphonema*, *Achnantheidium* в альгоценозах бентоса р. Ока характерна была ранее и для водоемов и водотоков Верхней Волги, рек Днепр, Дунай и других крупных эвтрофированных водных объектов умеренной зоны (Владимирова, 1978; Волга..., 1978; Potapova, Chrles, 2002; Koziychuk, 2019). Часть отмеченных диатомей (*Achnanthes*, *Cocconeis*, *Gomphonema*, *Ulnaria* и др.) имеет широкий географический ареал, развиваясь в РФ от водоемов субарктической тундры до водотоков Дальнего Востока (Медведева, Семенченко, 2019; Копырина и др., 2021). Отсутствие в перечне ведущих родов *Pinnularia* и *Eunotia*, характерных для горных рек с водами незначительной минерализации, богатых железом, и рек с заболоченным и залесенным водосбором (Diatomeen..., 2013; Krizmanić et al., 2015), отражает нейтрально-олигощелочной характер окских вод с повышенным содержанием солей, богатыми доступными формами азота и фосфора.

Соотношение часто встречающихся и редких (обнаруженных в одной–двух пробах видов) донных диатомей (первых – 20%, вторых >70% общего состава) аналогично таковому для альгофлоры планктона рек Ока и Волга (Охапкин, 1994). Примерно такое же соотношение, как в р. Ока (21.6%), установлено и для р. Монийолинка в Бразилии (Vege, 2010).

Состав и обилие доминирующих диатомовых в бентосе связаны с развитием фитопланктона, водоросли из которого, постоянно оседая на илистом грунте, определяют специфику микрофитобентоса. Это явление для рипали р. Волга известно еще из работы Н.В. Кордэ, 1950 (цит. по: Волга..., 1978) и отмечалось неоднократно другими

авторами (Potapova, Charles, 2002; Комулайнен, 2004; Метелева, 2013). Седиментация фитопланктона активно происходила и на поверхности водных растений, но состав бентосно-перифитонных видов и их встречаемость в сообществах эпифитона заметнее, чем в ценозах эпипелона. Более чем в 2 раза разница между минимальными и максимальными значениями удельного видового богатства водорослей эпифитона по сравнению с аналогичным показателем неживых субстратов, возможно, свидетельствует о средообразующем влиянии растения-форофита, наличии конкурентных отношений и формировании более стабильной среды обитания для диатомовых водорослей. Богатый видовой состав эпифитона с достаточно высоким или заметным доминированием, по-видимому, определяется большей пространственной неоднородностью абиотических условий. Приуроченность ряда видов диатомовых к одному типу субстрата, возможно, является следствием значительно большей их стенобионтности, однако для выявления характера и механизмов этой приуроченности нужны специальные исследования.

Оценка условий среды обитания по показательным свойствам бентосных водорослей в основном соответствовала химизму окских вод, кроме индикации загрязнения органическими веществами. Преобладание обитателей чистых вод (60% числа индикаторов сапробности) и незначительная доля высокосапробных компонентов может быть связано с заниженными значениями индивидуальных характеристик многих видов, приведенных в работе (Барина и др., 2019). Это еще раз подтверждает необходимость исследований по региональной адаптации показательных значений отдельных видов. Возможно, такой результат является следствием химического состава органического вещества грунтов, что требует специальных исследований.

Выводы. Видовой состав диатомовых водорослей альгоценозов бентоса р. Ока довольно богат (133 вида и внутривидовых таксона) и достаточно типичен для крупных эвтрофированных и загрязненных рек умеренной зоны. Преобладание пеннатных шовных диатомовых, ранговое распределение ведущих семейств и родов свойственно составу диатомовых бентоса крупных речных экосистем с заметным антропогенным влиянием. Сообщества диатомовых эпифитона по всем изученным флористическим характеристикам оказались сложнее организованными, чем таковые эпифитона и эпипелона. На структуру видового богатства прибрежных бентосных альгоценозов большее влияние оказывает фитопланктон, доминирующие компоненты которого встречены на всех субстратах. Массовые виды, отмеченные в >50% проб, составляли лишь 20% видового состава, редкие, найденные единично – 40%. Состав доминирующих видов (встречаемость $\geq 50\%$, до-

минирование 20–40%) небогат (шесть видов). Низкая частота доминирования большинства обычных компонентов бентосных альгоценозов косвенно свидетельствует о пространственно-временном разнообразии условий обитания диатомовых в бентали р. Ока с преобладанием субстратной и сезонной приуроченности. Оценка экологического состояния рипали устьевого района р. Ока по составу диатомовых водорослей подтвердила их высокие индикаторные свойства. Отмечено ее соответствие химизму вод, кроме характеристики органического загрязнения по числу индикаторов сапробности.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность И.А. Кудрину (Институт биологии Нижегородского государственного университета) за помощь в статистической обработке материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа проведена в рамках выполнения НИР Института биологии и биомедицины Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского: “Исследование структуры и динамика растительного покрова Нижегородского Поволжья в условиях антропогенной трансформации территории и изменения климата (34.29.35, 2019–2023)”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барина С.С., Белоус Е.П., Царенко П.М.* 2019. Альгоиндикация водных объектов Украины: методы и перспективы. Хайфа. Киев: Изд-во ун-та Хайфы.
- Владимирова К.С.* 1978. Фитомикробентос Днепра, его водохранилищ и Днепровско-Бугского лимана. Киев: Наук. думка.
- Водоросли.* Справочник. 1989. Киев: Наук. думка.
- Волга и ее жизнь. 1978. Ленинград: Наука.
- Джамалов Р.Г., Никаноров А.М., Решетняк О.С., Сафронова Т.И.* 2017. Воды бассейна Оки: химический состав и источники загрязнения // Вода и экология. № 3. С. 114.
- Комулайнен С.Ф.* 2003. Методические рекомендации по изучению фитоперифитона в малых реках. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Комулайнен С.Ф.* 2004. Фитоперифитон рек Республики Карелия // Ботан. журн. Т. 89. № 3. С. 18.
- Копырина Л.И., Генкал С.И., Ремигайло П.А.* 2021. Диатомовые водоросли водоемов субарктической тундры // Биология внутр. вод. № 2. С. 107. <https://doi.org/10.31857/S0320965221020091>
- Куликовский М.С., Глущенко А.М., Генкал С.И., Кузнецова И.В.* 2016. Определитель диатомовых водорослей России. Ярославль: Филигрань.
- Левадная Г.Д.* 1986. Микрофитобентос реки Енисей. Новосибирск: Наука.
- Медведева Л.А., Семенченко А.А.* 2019. Структурные и количественные особенности сообществ фитоперифитона в водотоках бассейна реки Зей (Амурская область) // Биология внутренних вод. № 1. С. 23. <https://doi.org/10.1134/S0320965219010145>
- Метелева Н.Ю.* 2013. Структура и продуктивность фитоперифитона водоемов бассейна Верхней Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок.
- Метелева Н.Ю., Девяткин В.Г.* 2005. Формирование и продуктивность перифитона Рыбинского водохранилища: состав и обилие // Биология внутр. вод. № 2. С. 56.
- Насибулина Б.М., Тлекова Р.С.* 2015. Динамика речных биоресурсов в сезонном аспекте в водоемах дельты р. Волги // Естественные науки. № 2. С. 42.
- Неврова Е.Л., Снигирева А.А., Петров А.Н., Ковалева Г.В.* 2015. Руководство по изучению морского микрофитобентоса и его применению для контроля качества среды. Севастополь; Симферополь: Н. Орианда.
- Охаккин А.Г.* 1994. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища. Самара: СамВен.
- Охаккин А.Г., Андриянова Н.В., Максимова В.А. и др.* 2015. Динамика гидрохимического состава вод нижнего течения р. Оки // Вода: химия и экология. № 5. С. 15.
- Охаккин А.Г., Хедаяри Т.* 2019. Диатомовые водоросли как компонент донных альгоценозов устьевого участка реки Оки // Вопросы современной альгологии. № 2 (20). С. 60. URL: <http://algology.ru/1494>.
- Семенченко В.П.* 2004. Принципы и методы биоиндикации текучих вод. Минск: Изд-во “Орех”.
- Якимов В.Н., Шурганова Г.В., Черепенников В.В. и др.* 2016. Методы сравнительной оценки результатов кластерного анализа структуры гидробиоценозов (на примере зоопланктона реки Линда Нижегородской области) // Биология внутр. вод. № 2. С. 94. <https://doi.org/10.7868/S0320965216020169>
- Bere T.* 2010. Benthic diatom community structure and habitat preferences along an urban pollution gradient in the Monjolinho River, São Carlos, SP, Brazil // Acta Limnol. Brasiliensia. V. 22. № 1. P. 80.
- Bere T., Tundisi J.G.* 2010. Biological monitoring of lotic ecosystems: the role of diatoms // Brazilian J. Biology. V. 70. P. 493.
- Coste M., Boutry S., Tison-Rosebery J., Delamas F.* 2009. Improvements of the Biological Diatom Index (BDI): Description and efficiency of the new version (BDI-2006) // Ecological Indicators. V. 9. P. 621.
- Diatomeen im süßwasser-benthos von Mitteleuropa.* 2013. Kanigstein: Koeltz Scientific Books.
- Kelly M., Bennion H., Burgess A. et al.* 2009. Uncertainty in ecological status assessments of lakes and rivers using diatoms // Hydrobiologia. V. 633. P. 5.
- Koziychuk E.Sh.* 2019. Phytomicrobenthos Diversity in Watercourses of the Killya Delta of the Danube River // Hydrobiol. J. V. 55. № 5. P. 44.
- Krammer K., Lange-Bertalot H.* 1986. Bacillariophyceae. Teil 1: Naviculaceae // Susswasserflora von Mitteleuropa. Jena: Gustav Fisher Verlag. Bd 2/1.

- Krammer K., Lange-Bertalot H.* 1988. Bacillariophyceae. Teil 2: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae // Susswasserflora von Mitteleuropa. Jena: Gustav Fisher Verlag. Bd 2/2.
- Krammer K., Lange-Bertalot H.* 1991a. Bacillariophyceae. Teil 3: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // Susswasserflora von Mitteleuropa. Jena: Gustav Fisher Verlag. Bd 2/3.
- Krammer K., Lange-Bertalot H.* 1991b. Bacillariophyceae. Teil 1–4: Achnantheaceae, Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) und Gomphonema Gesamtliteraturverzeichnis // Susswasserflora von Mitteleuropa. Jena: Gustav Fisher Verlag. Bd 2/4.
- Krizmanić J., Ilić M., Vidaković D. et al.* 2015. Diatoms of the Dojkinci River (Stara Planina Nature Park, Serbia) // Acta bot. Croat. V. 74. № 2. P. 317.
- Okhapkin A.G., Genkal S.I., Sharagina E.M., Vodeneeva E.L.* 2014. Structure and dynamics of phytoplankton in the Oka river mouth at the beginning of the 21st century // Inland Water Biology. V. 7. № 4. P. 357. <https://doi.org/10.1134/S1995082914040142>
- Potapova M.G., Charles D.F.* 2002. Benthic diatoms in USA rivers: distributions along spatial and environmental gradients // J. Biogeography. V. 29. P. 167.
- Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G.* 1990. The Diatoms: biology and morphology of the genera. Cambridge: Cambridge University Press.

Composition and Ecological Characteristics of Diatoms of Algalocenoses in the Benthos of the Mouth of a Large Eutrophic-Hypertrophic River (Oka River, Russia)

T. Khedairia^{1, *}, A. G. Okhapkin¹, S. I. Genkal², A. M. Gluschenko³, and M. S. Kulikovskiy³

¹Lobachevsky University, Institute of Biology and Biomedicine, Department of Botany and Zoology, Nizhny Novgorod, Russia

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

³Timiryazev Institute of Plant Physiology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

*e-mail: khedairia.ta@gmail.com

The composition, taxonomic structure and ecological indicators of bottom diatoms in the mouth of a large eutrophic-hypertrophic river are characterized. The similarities and differences in the taxonomic structure, the set of common and rare species of diatoms in different types of benthic communities with a more complex organization of the epilithon are shown. Satisfactory agreement between the assessment of the composition of Bacillariophyta and the physicochemical conditions of habitat has been demonstrated.

Keywords: algalocenoses benthos, diatoms, taxonomic and ecological structure of composition, mouth of the Oka

УДК 574.52

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА
ТРАНСГРАНИЧНОГО ВОДОТОКА СЕВЕРНОЙ ФЕННОСКАНДИИ
(РОССИЙСКАЯ ЧАСТЬ р. ПАЗ)© 2022 г. Н. В. Зуева^а, *, О. Г. Гришуткин^б, Ю. А. Зуев^с, Д. Ю. Ефимов^б,
Е. В. Чемерис^б, А. А. Бобров^б, **^аРоссийский государственный гидрометеорологический университет, Санкт-Петербург, Россия^бИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия^сСанкт-Петербургский филиал ВНИРО, ГосНИОРХ им. Л.С. Берга, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: nady.zuyeva@ya.ru

**e-mail: bobrov@ibiw.ru

Поступила в редакцию 30.09.2021 г.

После доработки 19.01.2022 г.

Принята к публикации 29.01.2022 г.

По материалам 2019 г. дана оценка растительного покрова пограничной р. Паз. Обнаружено высокое разнообразие флоры, нехарактерное для других рек северной Фенноскандии. Основу растительного покрова в русле реки составляют *Sparganium angustifolium*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Ranunculus schmalhauseni*, *Potamogeton gramineus*, *P. perfoliatus*, на мелководьях — *Subularia aquatica*, *Isoetes echinospora*, *I. lacustris*, вдоль берега — *Equisetum fluviatile*, *Carex rostrata*, *Comarum palustre* — преимущественно виды олиго- и мезотрофных вод. Состав макрофитов почти не изменился за >25 лет с момента первого исследования. Зарастание реки по сравнению с водотоками региона повышенное. Наибольший вклад в продукцию органического вещества вносят доминирующие в русле реки *Potamogeton perfoliatus* и *P. gramineus*. Основная причина этого — благоприятный для развития растений гидрологический режим, формируемый на реке каскадом гидроэлектростанций. Состояние исследованного участка водотока по характеристикам растительного покрова признано стабильным и благополучным.

Ключевые слова: флора, макрофиты, зарастание, заповедник “Пасвик”, река Патсо-йоки, Мурманская обл., Субарктика

DOI: 10.31857/S0320965222040325

ВВЕДЕНИЕ

Водные экосистемы высоких широт затронуты глобальными антропогенными и климатическими изменениями (Prowse et al., 2006; Wrona et al., 2006; АМАР, 2017). Это определяет угрозы и для пресноводных объектов, распространенных в Арктике и Субарктике. Особое внимание привлечено к проблеме изменения биологического разнообразия (Wrona et al., 2006; Heino et al., 2009; Culp et al., 2012). Так, в северной Фенноскандии расположено значительное число рек, в разнообразии биоты которых могут произойти изменения (Heino et al., 2003, 2009; Tolonen et al., 2016; Mustonen et al., 2018; Brittain et al., 2020).

Река Паз (Пасвик, Патсойоки, Патсо-йоки) — трансграничная река северной Фенноскандии, протекающая по территории Финляндии, России и Норвегии. Ее бассейн находится севернее Полярного круга. Это субарктическая система, ха-

рактеризующаяся значительным разнообразием гидробионтов (Ylikörkkö et al., 2015).

В настоящее время экосистема реки значительно антропогенно трансформирована. (Moiseenko et al., 1994). Она находится под влиянием измененного гидрологического режима, промышленного загрязнения, биологических инвазий (Amundsen et al., 2019) и климатических флуктуаций (Демин, 2012; Ylikörkkö et al., 2015). Оценка состояния водной растительности в таких условиях весьма актуальна.

Флористические исследования в бассейне р. Паз были начаты в конце XIX—начале XX в. Их история подробно описана в работах (Кожин и др., 2020; Кравченко, 2020). Сведения о водной флоре и растительности р. Паз содержатся в ряде общеофлористических и специализированных работ (Летопись..., 1998; Костина, 2003; Канева, 2008; Канева, Ламзов, 2009; Кириллова, 2012, 2013;

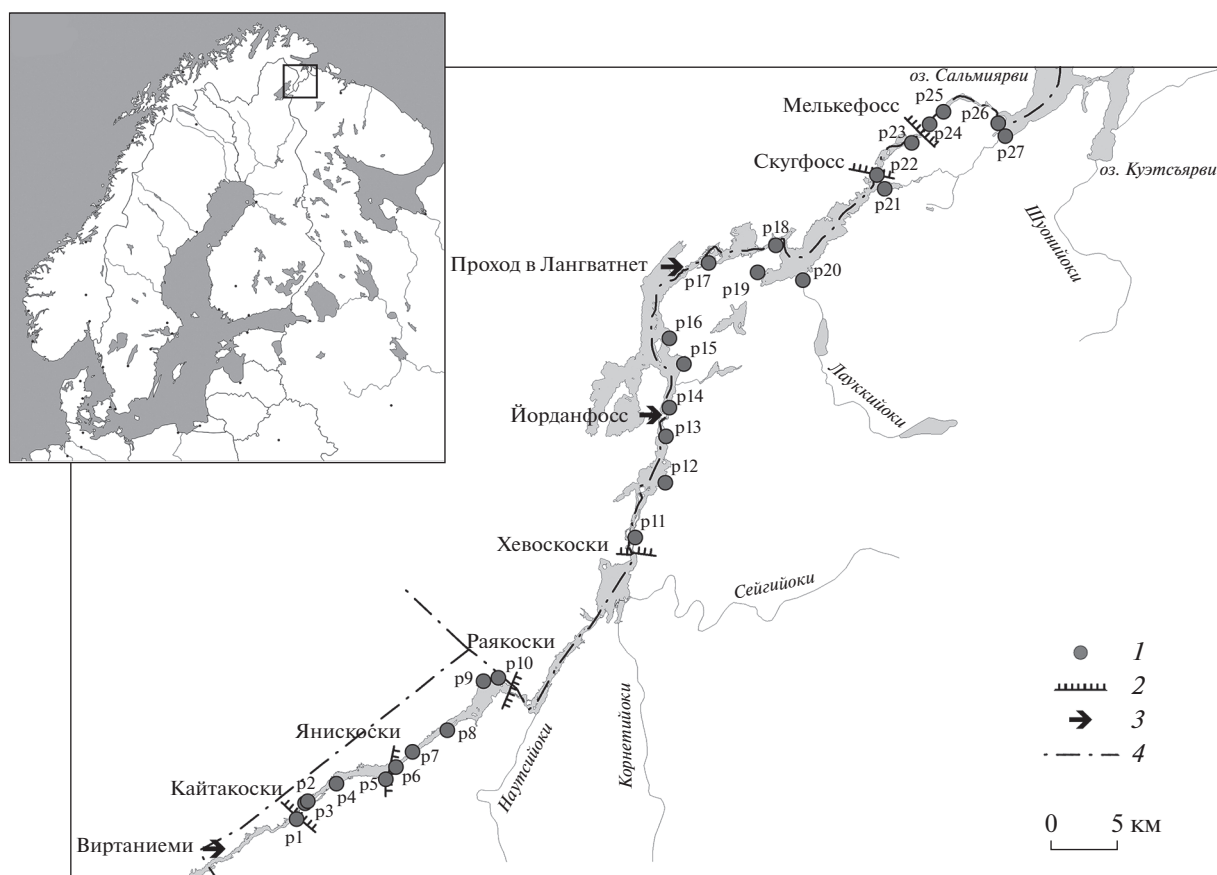


Рис. 1. Изученный участок р. Паз и расположение исследованных станций. 1 – станции исследования, границы участков реки: 2 – гидроэлектростанции, 3 – естественные сужения, 4 – государственная граница.

Кравченко и др., 2017; Боровичев, Бойчук, 2018; Кравченко, 2020). Определение экологического состояния озерно-речной системы р. Паз на основе анализа разнообразия водных макрофитов, индикаторных свойств видов, их обилия и частоты встречаемости проведено в двух исследованиях (Moiseenko et al., 1994; Riihimäki et al., 2013). В них отмечен хороший и высокий экологический статус водотока, несмотря на его антропогенное преобразование. Однако оценку проводили на основе материалов, полученных преимущественно на участках водотока, расположенных в Финляндии и Норвегии.

Попыток комплексного изучения водной флоры и растительности (видовой состав, разнообразие фитоценозов, степень и характер зарастания, продукция) для оценки состояния озерно-речной системы р. Паз до сих пор не предпринимали.

Цель работы – оценить состояние растительного покрова р. Паз.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Территория исследования. Длина р. Паз 147 км, водосборная площадь 18 325 км², средний

многолетний расход воды (Борисоглебская ГЭС) 186.8 м³/с (Водный..., 2019; Качество..., 2020). Исток – оз. Инари и первые 2 км реки находятся в Финляндии. Далее до пос. Райкоски р. Паз протекает по территории России, а ниже по руслу реки проходит государственная граница с Норвегией. В нижнем течении в районе пос. Борисоглебский небольшая часть водотока вновь находится в России, а устьевая зона, где река впадает в Варангер-фьорд Баренцева моря, – в Норвегии (рис. 1). Водоток представляет собой озерно-речную систему, зарегулированную семью гидроэлектростанциями.

Данный район подвергается заметному антропогенному воздействию. Во-первых, это влияние комбината Печенганикель – выбросы тяжелых металлов и диоксида серы. Кроме того, в нижнем течении река принимает промышленные и коммунальные стоки, а на части водосборной территории ведется лесное и сельское хозяйство (Moiseenko et al., 1994; Сандимиров, 2012).

Участок р. Паз, длиной 98 км, исследован в июне–сентябре 2019 г., он начинается от предплотинной зоны водохранилища ГЭС Кайтакос-

Таблица 1. Некоторые характеристики участков реки

Участок реки (станции)	S , км ²	$S_{рф}$, км ² (%)	W , м	L , км	TDS, мг/л
Виртаниеми–Кайтакоски (р1)	1.8	1.8 (100)	305	6.0	15–16
Кайтакоски–Янискоски (р2–р5)	4.4	4.4 (100)	528	8.4	14
Янискоски–Раякоски (р6–р10)	7.2	7.2 (100)	646	11.1	14–18
Раякоски–Хевоскоски (–)	14.5	7.0 (48)	883	16.4	16
Хевоскоски–Йорданфосс (р11–р13)	9.0	5.1 (56)	780	11.6	15–18
Йорданфосс–проход в Лангватнет (р14–р16)	34.8	8.0 (23)	1417	13.4	15
Проход в Лангватнет–Скугфосс (р17–р22)	23.9	12.8 (54)	1352	17.7	15
Скугфосс–Мелькефосс (р23)	2.0	0.8 (42)	332	5.1	16–17
Мелькефосс–Сальмиярви (р24–р27)	16.7	8.3 (50)	1131	14.8	17–35

Примечание. S – площадь акватории, $S_{рф}$ – площадь акватории в границах Российской Федерации, W – средняя ширина участка, L – длина участка, TDS – общая минерализация воды.

ки и простирается вниз по течению до оз. Сальмиярви (рис. 1). Здесь расположено шесть ГЭС (четыре российских и две норвежских): Кайтакоски, Янискоски, Раякоски, Хевоскоски, Скугфосс, Мелькефосс. Участок от ст. р11 до ст. р26 входит в государственный заповедник “Пасвик”, ст. р27 расположена на его границе.

Плотинами и естественными сужениями исследованная часть реки делится на девять участков, их характеристика дана в табл. 1. Описание растительного покрова восьми из них проведено на 27 станциях, на каждом участке располагалось от одной до шести станций (табл. 1).

В исследованиях использованы традиционные методические подходы (Катанская, 1981; Бобров, Чемерис, 2006). Описание растительного покрова на станциях проводили с лодки и берега, протяженность станций ~500 м, небольшие заливы осматривали полностью. Портативным анализатором (Hanna HI 98129) измеряли минерализацию воды. В доминирующих растительных сообществах проводили укусы с площади 0.25 м² для дальнейшего определения фитомассы и продуктивности. Видовое разнообразие оценивали с использованием индекса Шеннона (Shannon, 1948).

Степень зарастания всего русла оценивали с помощью анализа спутниковых снимков за 2017 г. в программе MapInfo 11.5. Исползованные снимки находятся в свободном доступе интернет-сервисов Яндекс (<https://yandex.ru/maps>) и Bing (<https://www.bing.com/maps>).

Валовая годовая продукция растительных сообществ рассчитана по формуле, предложенной И.М. Распоповым (1985). Оценка продукции макрофитов для всего исследованного участка р. Паз дана по следующему алгоритму: определены площади зарослей каждого вида по полевым описаниям сообществ на станциях; подсчитана площадь, занимаемая макрофитами на всем участке р. Паз, по космическим снимкам; составлены уравнения

соответствия площадей зарослей видов на станциях и всего исследованного участка р. Паз (экстраполяция данных); подсчитана продукция каждого вида.

Для сравнения флористических различий станций использовали “тепловую” карту. Для ее построения применяли пакет gplots в среде RStudio (Warnes et al., 2012; R Development..., 2013). Иерархическую кластеризацию проводили с помощью функции hclust в пакете RStudio (R Development..., 2013). Для группировки использовали Евклидово расстояние и метод Варда.

Значимость различий проверялась процедурой ANOSIM (Analysis of Similarities test) (Anderson, Walsh, 2013). Для выделения видов, внесших наибольший вклад в различие, использовали процедуру SIMPER (Similarity Percentage Analysis).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Флористическое разнообразие. Водные растения на изученных станциях р. Паз (рис. 1) представлены 42 таксонами (40 видов и два гибрида) из 26 родов, 22 семейств (табл. S1). Наибольшее число таксонов – 33 (31 вид и два гибрида) из 20 родов, 17 семейств – зарегистрировано у сосудистых растений, на их долю приходится 79% общего состава. Криптогамные растения включают три вида харовых водорослей из двух родов, двух семейств и шесть видов мохообразных из четырех родов, трех семейств, на их долю приходится 21%. Гибриды представлены *Potamogeton* × *nitens* и *P.* × *vepsicus*.

В экологическом спектре среди сосудистых растений наиболее многочисленны гидрофиты, или истинно-водные растения, – 22 таксона (67% их состава); гигрогидрофиты (гелофиты), или воздушно-водные растения, включают 2 таксона (6%); гидрогидрофиты (гигрогелофиты), или растения уреза воды, – 8 таксонов (24%); гигрофиты, или

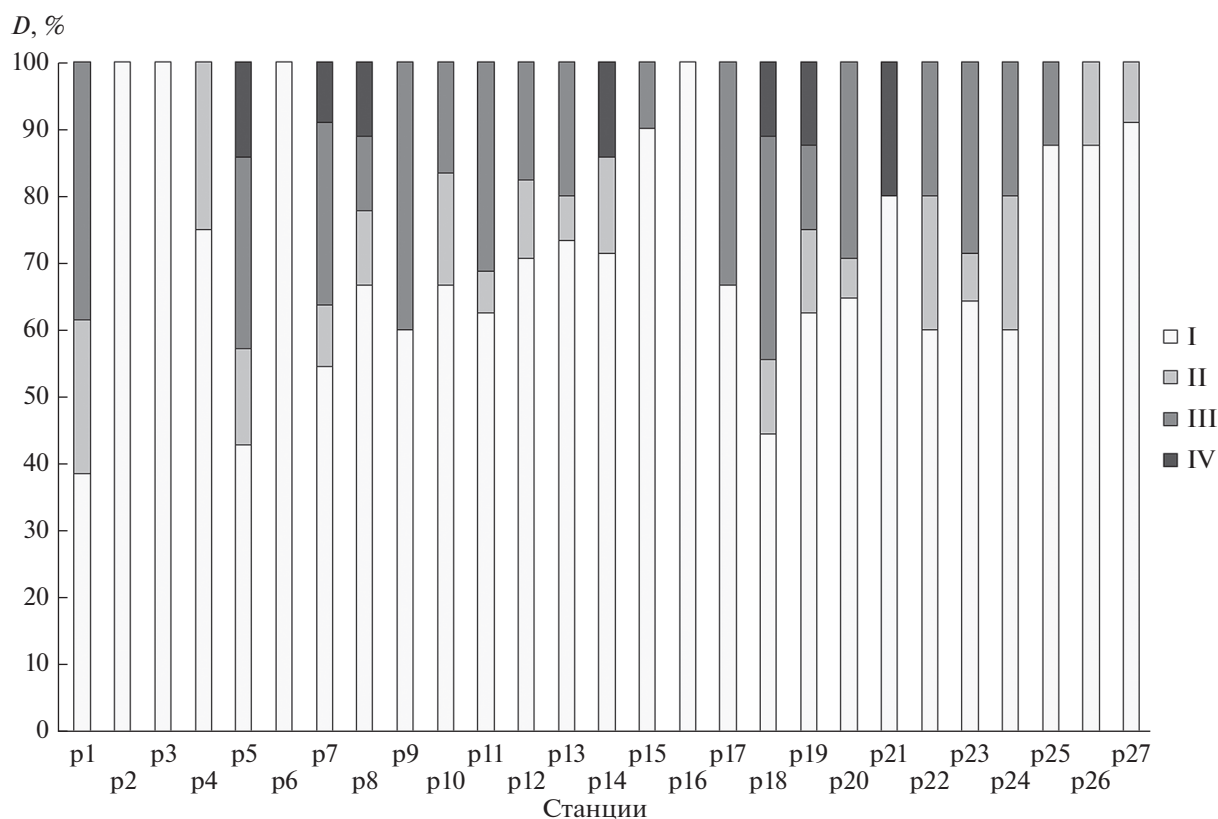


Рис. 2. Спектр экологических групп макрофитов на исследованных станциях. D – доля растений различных экологических групп: I – гидрофиты, II – гидрогидрофиты (гелофиты), III – гидрогидрофиты (гигрогелофиты), IV – гигрофиты.

растения сырых местообитаний, – 1 таксон (3%). Среди криптогамных растений харовые водоросли представлены исключительно гидрофитами, мохообразные – двумя гидрогидрофитами, двумя гидрогидрофитами и одним гидрофитом.

Гидрофиты присутствовали на всех обследованных станциях, в отличие от остальных экогрупп (рис. 2). Гидрогидрофиты (гелофиты) встречены на 67% из них, гидрогидрофиты (гигрогелофиты) – на 63%, а гигрофиты – на 26%. Гигрофиты представлены в составе растительного покрова на станциях с невысоким богатством истинно-водных растений.

Самые распространенные виды исследованной речной системы – *Sparganium angustifolium* и *Myriophyllum alterniflorum* (табл. S2). Они встречаются почти повсеместно. *Sparganium angustifolium*, кроме того, отличается значительными площадями зарослей, *Equisetum fluviatile* – второй по этому показателю.

Флористическое разнообразие станций реки изменяется в широком диапазоне (рис. 3). Число видов, встреченных на станциях, варьирует от 1 до 17, на более чем трети из них насчитывается ≥ 10 видов.

Видовое разнообразие оценено с помощью индекса Шеннона (рис. 3). Он колеблется от 0 (в единственном случае, когда на ст. p6 обнаружен лишь один вид) до 3.5 (ст. p12). Для семи станций он превышает 3.0, в среднем для изученной части реки равен 2.4.

Степень зарастания. Оценка степени зарастания всего русла р. Паз, включая зарубежную часть, по спутниковым данным, показала, что оно неравномерно (табл. S3). Участки с низкой степенью зарастания сменяются вниз по течению на более заросшие (рис. 4).

Менее всего зарастают участки реки от Виртаними до Хевоскоски (от <5 до 10%) и проход в Лангватнет–Скугфосс ($<10\%$). Здесь невелики заросли и в воде, и в прибрежье (рис. 5). Наибольшие значения доли акватории, занятой зарослями макрофитов ($>50\%$), характерны для участков с большой долей мелководий – Хевоскоски–Йорданфосс (74%) и Скугфосс–Мелькефосс (66%). В целом весь обследованный участок р. Паз зарастает почти на 30%. Несколько отличается на отдельных участках реки соотношение площадей, занятых водной и прибрежно-водной растительностью. Так, для зоны Хевоскоски–Йорданфосс

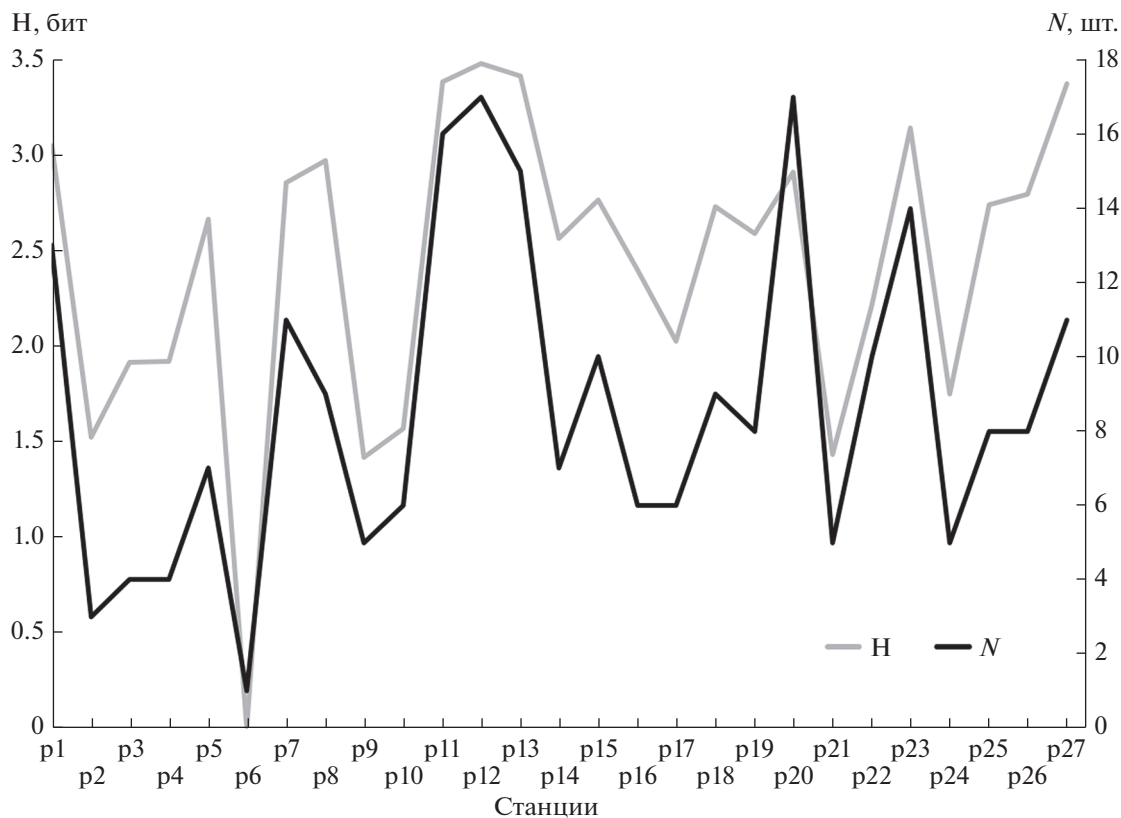


Рис. 3. Число таксонов (N) и индекс разнообразия Шеннона (H) макрофитов на станциях р. Паз.

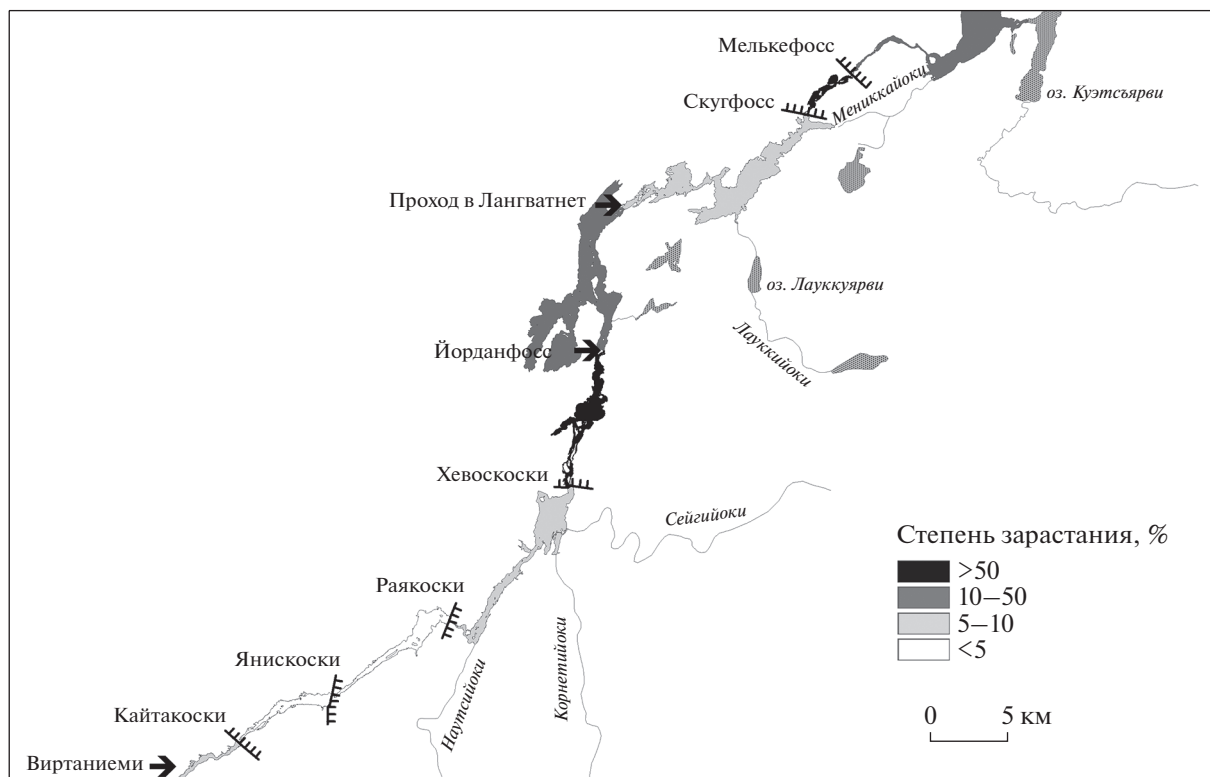


Рис. 4. Степень зарастания русла р. Паз (по спутниковым данным). Обозначения, как на рис. 1.

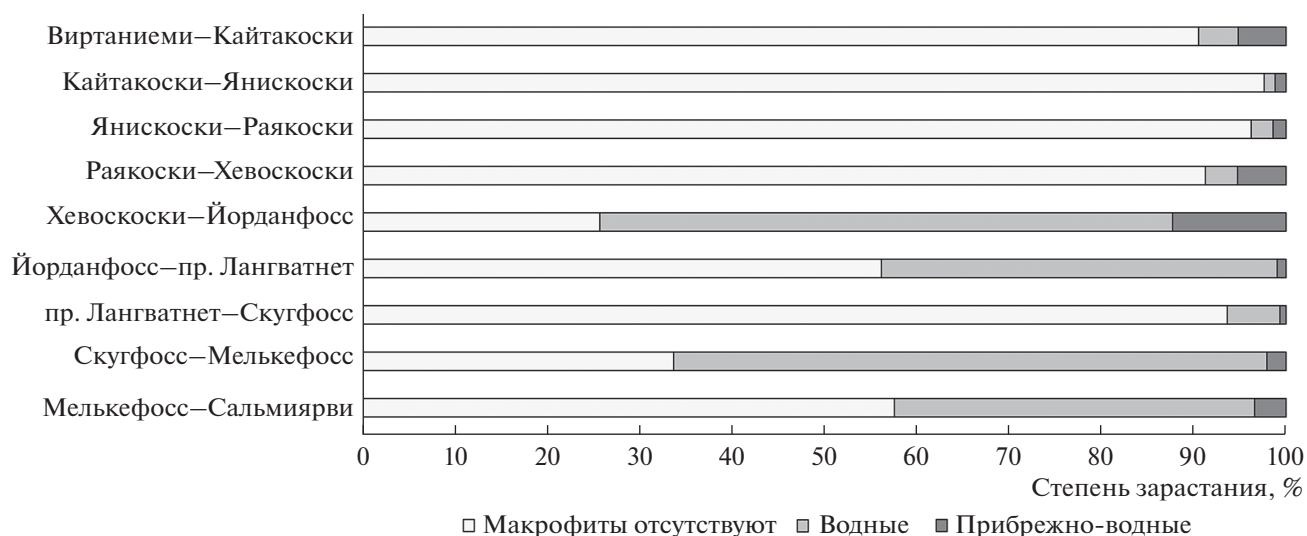


Рис. 5. Доля участия водных и прибрежно-водных растений в формировании зарастания участков реки по спутниковым данным.

отмечено наибольшее (>10%) участие в зарастании прибрежно-водных растений (рис. 5).

Характер зарастания. Три участка реки от Виртаниеми до Раякоски (станции p1–p10) характеризуются прибрежно-фрагментарным зарастанием, которое наиболее выражено в заливах и других зонах замедленного течения, например, в “тени” островов. Вдоль берегов здесь развиваются разреженные сообщества *Carex* spp., сменяемые с увеличением глубины на заросли *Equisetum fluviatile*. Сообщества гелофитов могут окаймлять пятна *Sparganium angustifolium* или *Potamogeton gramineus* и *P. perfoliatus*. Также представлены разреженные заросли *Isoetes* spp., обычно встречающиеся совместно со *Sparganium angustifolium*. На участках русла с быстрым течением, рядом с островами, изредка располагаются заросли *Ranunculus schmalhauseni* и *Sparganium angustifolium* с *Potamogeton gramineus*. Область ниже водосброса ГЭС Янискоски отличается очень быстрым течением (>1 м/с) и твердым грунтом из валунов и скальных обломков, в таких экстремальных условиях развиваются лишь очень разреженные сообщества *Myriophyllum alterniflorum*.

Участок Хевоскоски—Йорданфосс (p11–p13) имеет преимущественно прибрежное зарастание. Как и на предыдущих участках, полоса *Carex* spp. и *Equisetum fluviatile* тянется вдоль берега, однако заросли в русле здесь более обильны, чем выше по течению. Они могут быть представлены мозаичными пятнами *Potamogeton gramineus*, *P. × vepsicus*, *P. × nitens*, *P. perfoliatus*, *Sparganium angustifolium* и *Ranunculus schmalhauseni*, как на ст. p11, либо располагаться по градиенту глубины, когда полосы *Sparganium angustifolium* сменяются подводными лугами *Isoetes lacustris*.

На следующем участке Йорданфосс—проход в Лангватнет (p14–p16) характер растительного покрова в целом сходный с предыдущим — прибрежные полосы *Equisetum fluviatile* и *Sparganium angustifolium*. Однако обширные русловые заросли *Potamogeton* spp. и *Ranunculus schmalhauseni* встречаются реже, и на ст. p14 они представлены только сообществами *Potamogeton perfoliatus*.

Участок проход в Лангватнет—Скугфосс (p17–p22) можно охарактеризовать слабым развитием растительного покрова, по сравнению с вышележащими участками от Хевоскоски до прохода в Лангватнет. Прибрежно-фрагментарное зарастание развивается здесь лишь в заливах. Следует отметить единичную находку *Nuphar pumila* в составе зарослей, маленькое пятно которой обнаружено на ст. p19.

На участке Скугфосс—Мелькефосс (p23) заросли протянулись широкой полосой вдоль берега и представлены поясами *Carex* spp., *Equisetum fluviatile* и *Sparganium angustifolium* с *Potamogeton gramineus*.

Площадь зарастания русла увеличивается вниз по течению от плотины на участке Мелькефосс—Сальмиярви (p24–p27). Вначале идет прибрежное зарастание узкой полосой *Sparganium angustifolium*, *Ranunculus schmalhauseni* и *Myriophyllum alterniflorum*. Далее оно увеличивается, и к концу участка растительность занимает большую часть русла. Здесь вдоль берега тянутся пояса *Equisetum fluviatile* или *Carex* spp., появляются сообщества *Potamogeton gramineus*, а затем *P. perfoliatus*. В некоторых местах макрофиты формируют сплошное зарастание.

На всех участках развивается комплекс мелких придонных трав с преобладанием *Subularia aquatica*

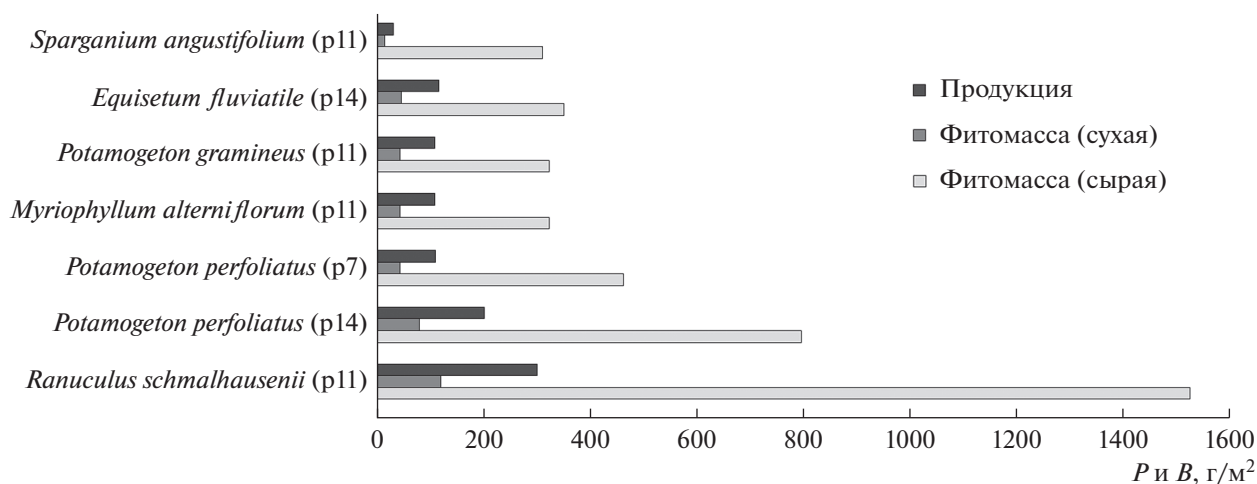


Рис. 6. Фитомасса (B) и продукция (P) доминирующих видов макрофитов на станциях 7, 11, 14 по усредненным данным повторных укосов на станции.

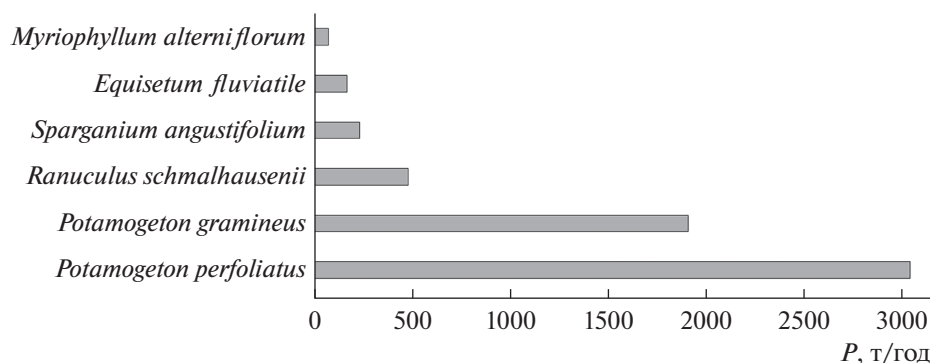


Рис. 7. Продукция (P) доминирующих видов макрофитов на исследованном участке р. Паз.

и участием *Isoëtes* spp., *Eleocharis acicularis* и *Ranunculus reptans*.

Продукция. Получены средние значения фитомассы и продукции доминирующих на реке растений (рис. 6, табл. S4). Лидирующее положение по этим показателям занимает *Ranunculus schmalhauseni* (ст. p11), сообщества которого можно охарактеризовать как среднепродуктивные (до 1 кг/м² в год). Однако при пересчете на весь исследованный участок реки (рис. 7) видно, что наибольший вклад в годовую продукцию органического вещества водотока вносят *Potamogeton perfoliatus* (3039 т/год) и *P. gramineus* (1908 т/год), сообщества которых формируют значительные по площади заросли. Остальные виды менее значимы, их вклад убывает в ряду: *Ranunculus schmalhauseni* (480 т/год) — *Sparganium angustifolium* (231 т/год) — *Equisetum fluviatile* (167 т/год) — *Myriophyllum alterniflorum* (74 т/год) (табл. S5).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Флористическое разнообразие. В сложении растительного покрова исследованного участка в среднем течении р. Паз участвовало 42 вида и гибрида водных макрофитов, из них 25 — гидрофиты, или истинно водные. В исследованиях зарубежной части водотока изначально в сумме было найдено 35 видов (Moiseenko et al., 1994), затем (Riihimäki et al., 2013) — 47 видов, причем 37 отмечены по финской полевой методике и 34 — по норвежской. По финской и российской методикам, в отличие от норвежской, фиксировались все экологические группы макрофитов водотока, и во флористический список включались мохообразные. Также следует отметить, что несколько отличались и изученные участки реки. Исследованный на территории Норвегии участок вдоль левого берега реки (Riihimäki et al., 2013) продолжается ниже впадения притока, загрязненного сточными водами комбината Печенга-

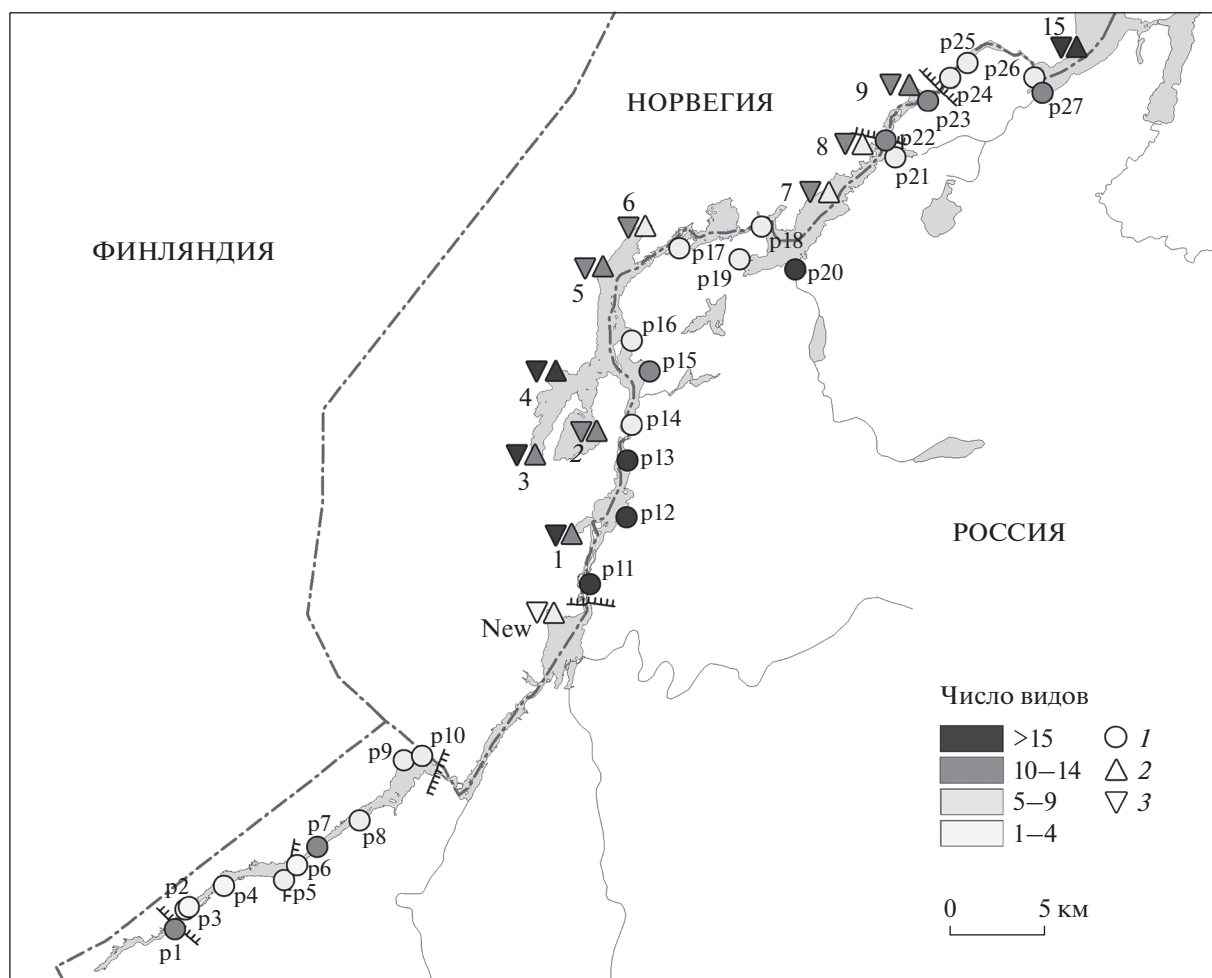


Рис. 8. Число видов, обнаруженных на исследованных станциях реки по материалам собственных исследований (1) (станции p1–p27), финских (2) и норвежских (3) данных (станции New, 1–9, 15), остальные обозначения, как на рис. 1.

никель, наше исследование охватывает значительный участок русла выше по течению – от Виртаниеми до Раякоски (рис. 8).

Флористическое разнообразие р. Паз можно сопоставить с другими реками Фенноскандии. В работе Комулайнен (1990) для девяти средних и малых рек Мурманской обл. и Карелии суммарно приводится 54 вида, из них 39 – гидрофиты. Также автором показано заметное обеднение флоры к северу. Особо отмечена бедность макрофитами рек севера Мурманской обл. Комплексное исследование трех притоков оз. Онежское (Синькевич и др., 2021) продемонстрировало крайне слабое развитие водной растительности. В этих реках зарегистрировано лишь 11 видов водных сосудистых растений, встречающихся спорадически или единично. В работах Moiseenko et al. (1994) и Riihimäki et al. (2013) указано, что по сравнению с водотоками Норвегии, р. Паз несколько уступает по разнообразию лишь самой длинной (>600 км) в стране р. Гломма, причем этот водоток также за-

регулирован ГЭС. Таким образом, разнообразие водных макрофитов р. Паз можно признать весьма высоким.

Число макрофитов на исследованных станциях водотока сопоставимо с таковым на станциях зарубежной части реки (рис. 8), лишь на ряде последних станций отмечено чуть большее разнообразие макрофитов (Riihimäki et al., 2013).

В целом флора самого верхнего участка Виртаниеми–Хевоскоски, по данным настоящего исследования, относительно бедна. В более ранних работах (Moiseenko et al., 1994; Riihimäki et al., 2013) этот район не рассматривали, за исключением единственной станции (“New”), на которой тоже отмечено минимальное число таксонов водных растений по сравнению с другими участками реки (рис. 8). Русло ниже ГЭС Хевоскоски, напротив, выделяется как участок реки, характеризующейся весьма высоким разнообразием макрофитов. Здесь зарегистрированы одни из наибольших значений числа видов растений. На

следующем участке русла число видов макрофитов (в среднем) несколько ниже. По нашим материалам, выделяется станция p20 в устьевой зоне р. Лауккуйоки, на которой зафиксирован второй максимум. Ниже ГЭС Скугфосс богатство остается на среднем уровне, несколько повышаясь к концу рассматриваемого отрезка русла. Результаты исследований ниже всего изученного нами участка реки (Riihimäki et al., 2013) подтверждают увеличение разнообразия от оз. Сальмиярви и ниже по течению.

На исследованной акватории выделен комплекс видов с высокой встречаемостью — это *Sparganium angustifolium*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Ranunculus schmalhauseni*, *Equisetum fluviatile* и *Subularia aquatica*. Данные водные растения обнаружены на более чем половине обследованных станций. Несколько менее распространены *Potamogeton gramineus*, *P. perfoliatus*, *Carex rostrata* и *Isoetes lacustris*. Однако и они зафиксированы на более трети станций. *Sparganium angustifolium*, *Potamogeton perfoliatus*, *Myriophyllum alterniflorum* и *Subularia aquatica* относятся к наиболее обычным растениям и в зарубежной части р. Паз (Moiseenko et al., 1994). По обилию также можно выделить набор доминирующих видов. Наиболее обильным на изученном отрезке русла был *Sparganium angustifolium*. Несколько ниже показатели у *Equisetum fluviatile*, *Myriophyllum alterniflorum* и *Potamogeton gramineus*. Все наиболее обычные и обильные виды р. Паз характерны и для водных объектов Норвегии (Rørslett et al., 1989).

Необходимо прокомментировать ряд указанных таксонов. Из представителей рода *Nuphar* нами найдена только *Nuphar pumila*, в зарубежной части водотока обнаружены и *N. lutea* (L.) Smith, и *N. pumila* (Riihimäki et al., 2013). Среди гибридных рдестов идентифицирован (в том числе и по молекулярным данным) *Potamogeton* × *vepsicus* (*P. natans* L. × *P. praelongus*), ранее указанный для системы р. Паз как другой морфологически сходный *P.* × *sparganiifolius* Laest. ex Fries (*P. gramineus* × *P. natans*). *Ranunculus schmalhauseni* в работах коллег присутствует под устаревшим названием *R. peltatus* Schrank (Riihimäki et al., 2013). Нами обнаружен только *Sagittaria natans*, однако в других исследованиях (Кравченко, 2020) отмечали и его гибрид — *S.* × *lunata* C. D. Preston et Uotila (*S. natans* × *S. sagittifolia* L.).

На исследованных участках зарегистрированы четыре вида, включенные в Красную книгу Мурманской обл. (2014): *Isoetes echinospora*, *I. lacustris*, *Elatine hydropiper*, *Sagittaria natans*. Два из них (*Isoetes echinospora* и *I. lacustris*) имеют федеральный уровень охраны (Красная книга..., 2008).

Наиболее обычные и обильные виды на всех отрезках реки — индикаторы олиго- и олигомезотрофных условий: *Sparganium angustifolium*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Subularia aquatica*, *Ranunculus schmalhauseni*, *Isoetes lacustris*, что связано с низким уровнем содержания органических и биогенных соединений и высокой прозрачностью вод реки (Сандимиров, 2012; Новиков, Харламова, 2016).

Интересен набор видов, встреченных лишь на ст. p27 — при впадении р. Мениккайоки: *Callitriche hermaphroditica*, *Elatine hydropiper*, *Lemna trisulca* и *Myriophyllum sibiricum*. Все они указаны и для зарубежной части водотока (Moiseenko et al., 1994; Riihimäki et al., 2013). С большой вероятностью отличие в химическом составе воды на ст. p27 определяет наличие данных видов. Именно здесь зафиксирована самая высокая минерализация воды, в ~2 раза превышающая характерную для р. Паз (табл. 1). Причина повышенной минерализации в геологическом строении истоковой области р. Мениккайоки — района Глухой плотины, что показано и для наземных растений-кальцефилов, сконцентрированных в этом месте (Кравченко, 2020).

На основе флористического состава проведена кластеризация станций (рис. 9). По встречаемости макрофитов на “тепловой” карте выделяются два кластера. Первый из них сложен наиболее часто встречающимися видами (*Ranunculus schmalhauseni*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Potamogeton gramineus*, *Sparganium angustifolium*, *P. perfoliatus*, *Subularia aquatica*, *Isoetes lacustris* и *Equisetum fluviatile*), которые на этих станциях и наиболее обильны. Все остальные формируют вторую группу.

На основе флористического состава проведена кластеризация станций (рис. 9). По встречаемости макрофитов на “тепловой” карте выделяются два кластера. Первый из них сложен наиболее часто встречающимися видами (*Ranunculus schmalhauseni*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Potamogeton gramineus*, *Sparganium angustifolium*, *P. perfoliatus*, *Subularia aquatica*, *Isoetes lacustris* и *Equisetum fluviatile*), которые на этих станциях и наиболее обильны. Все остальные формируют вторую группу.

Станции также поделены на две группы по составу таксонов. В первую группу вошли станции p11–p13, p15, p16, p23, p26, p27, где с наибольшим обилием представлен комплекс обычных для реки видов, во вторую — станции p1–p10, p14, p17–p22, p24 и p25, на которых обычные для реки виды в основном имеют низкое обилие. На станциях первой группы значительна доля истинно-водных растений (гидрофитов) — ≥6 видов. Кроме того, эти участки отличаются высоким зарастанием, причем непосредственно в русле реки (до глубин >2 м): Хевоскоски–Йорданфосс, Мелькефосс–Сальмиярви. На последнем участке встречаются зоны сплошного зарастания.

Станции второй группы отличаются неблагоприятными условиями для развития макрофитов — затопленные участки вырубленного леса и болот, с пнями, корягами, торфяными отложениями (p4, p17–p20), с обломочно-скальным грунтом и экстремальной скоростью течения (>1 м/с) ниже водослива ГЭС (p6).

Различия между выделенными группами достоверны (ANOSIM: $R = 0.72$, $p = 0.0001$). Процедура SIMPER показывает, что наибольший вклад (31%) в различия между кластерами станций вно-

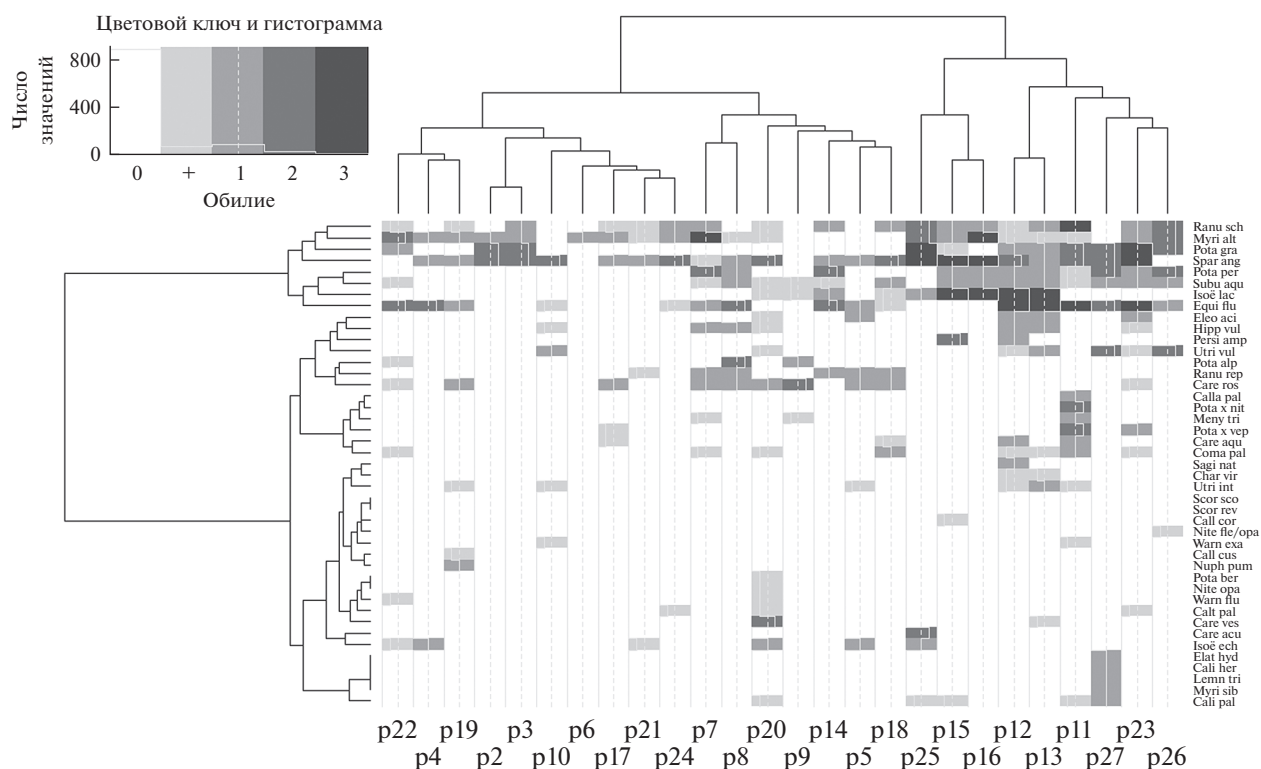


Рис. 9. Тепловая карта, построенная по обилию макрофитов в баллах на станциях р. Паз. Цветом обозначено относительное обилие вида на станции от отсутствия таксона (белый цвет) до максимального обилия (темно-серый). Виды: Call cor – *Calliergon cordifolium*, Call cus – *Calliergonella cuspidata*, Calli her – *Callitriche hermaphroditica*, Calli pal – *Callitriche palustris*, Calt pal – *Caltha palustris*, Care acu – *Carex acuta*, Care aqu – *Carex aquatilis*, Care ros – *Carex rostrata*, Care ves – *Carex vesicaria*, Char vir – *Chara virgata*, Coma pal – *Comarum palustre*, Elat hyd – *Elatine hydropiper*, Eleo aci – *Eleocharis acicularis*, Equi flu – *Equisetum fluviatile*, Hipp vul – *Hippuris vulgaris*, Isoe ech – *Isoetes echinospora*, Isoe lac – *Isoetes lacustris*, Lemn tri – *Lemna trisulca*, Meny tri – *Menyanthes trifoliata*, Myri alt – *Myriophyllum alterniflorum*, Myri sib – *Myriophyllum sibiricum*, Nite fle/opa – *Nitella flexilis vel opaca*, Nite opa – *Nitella opaca*, Nuph pum – *Nuphar pumila*, Persi amp – *Persicaria amphibia*, Pota x nit – *Potamogeton × nitens (P. gramineus × P. perfoliatus)*, Pota x vep – *Potamogeton × vepiscus (P. natans × P. praelongus)*, Pota alp – *Potamogeton alpinus*, Pota ber – *Potamogeton bertholdii*, Pota gra – *Potamogeton gramineus*, Pota per – *Potamogeton perfoliatus*, Ranu rep – *Ranunculus reptans*, Ranu sch – *Ranunculus schmalhauseni*, Sagi nat – *Sagittaria natans*, Scor rev – *Scorpidium revolvens*, Scor sco – *Scorpidium scorpioides*, Spar ang – *Sparganium angustifolium*, Subu aqu – *Subularia aquatica*, Utri vul – *Utricularia vulgaris*, Utri int – *Utricularia intermedia*, Warn exa – *Warnstorfia exannulata*, Warn flu – *Warnstorfia fluitans*.

сит наличие и обилие *Isoetes lacustris*, *Equisetum fluviatile* и *Potamogeton gramineus* (табл. S6).

Заращение и продукция. Прослеживается повышение степени заращения вниз по течению реки. Максимально заращаются области средней и нижней частей исследованного участка. Это небольшой по длине и площади отрезок Скугфосс–Мелькефосс и участок Хевоскоски–Йорданфосс со средними морфометрическими характеристиками (табл. 1) и относительно большой долей мелководий (Поликарпова, Хлебосолов, 2009), что благоприятно для формирования зарослей.

Степень заращения всего исследованного участка реки достигает ~30%, максимальная – 74%. Таким образом, заращение водотока можно считать умеренным (Бобров, Чемерис, 2006). Столь высокое по степени заращение вместе с его прибрежно-фрагментарным типом с участками

сплошного заращения нехарактерно для водотоков данной природной зоны. Для северных рек, особенно районов с молодыми формами рельефа как в Мурманской обл., обычно слабое (до 15–20%), фрагментарное заращение и отсутствие сплошного заращения (Бобров, Чемерис, 2008).

Заращением речных участков р. Паз напоминает расположенные заметно южнее реки возвышенностей Русской равнины со сложенным рельефом (Бобров, Чемерис, 2008). Причина такой несколько повышенной степени заращения, по-видимому, кроется в формировании плотинами гидроэлектростанций благоприятного гидрологического режима “озерного” типа большей части р. Паз. Происходит снижение скорости течения реки в зоне водохранилищ, формирование в таких местах подходящих для растений донных отложений (песка и ила). Стабильный уровень воды, как предполагается в работе (Moiseenko et al., 1994),

вместе с ее высокой прозрачностью, по-видимому, обеспечивают высокое разнообразие макрофитов и обилие их зарослей. Отметим, что уровенный режим, обусловленный работой ГЭС, – один из основных факторов в зарастании антропогенно трансформированных водных объектов (Поддубный и др., 2018, 2022). Кроме того, подобная картина увеличения степени зарастания зарегулированного водотока описана для других норвежских рек (Ylikörkkö et al., 2015). Другой причиной такого развития растительного покрова выступает отепляющий эффект достаточно крупной реки, текущей с юга (Фашевский, 2007).

Наши данные по биомассе водных растений, полученные летом 2019 г., были сопоставлены с таковыми 2003–2006 гг. в работе Кирилловой (2012). Средняя сырая биомасса доминирующих водных растений реки в материалах предшествующей работы изменялась в пределах 18.5–131 г/м², по нашим данным, она больше на порядок – 196–1528 г/м².

Так, наибольшие значения сырой фитомассы в 2003–2006 гг. (Кириллова, 2012) зарегистрированы у *Equisetum fluviatile* (131 г/м²) и группы видов рода *Carex* (117 г/м²). Меньшие значения отмечены у *Ranunculus schmalhauseni* (“*Batrachium peltatum*”) (104 г/м²), группы видов рода *Sparganium* (51) и видов рода *Potamogeton* (85), самое низкое – у *Comarum palustre* (18.5 г/м²). Нами в 2019 г. наиболее высокие значения сырой фитомассы получены у *Ranunculus schmalhauseni* (1528 г/м²) и *Potamogeton perfoliatus* (464–936), наименьшее – у *Equisetum fluviatile* (196–228). Воздушно-сухая фитомасса была наибольшая также у *Ranunculus schmalhauseni* (120 г/м²) и *Potamogeton perfoliatus* (44–96), наименьшая – у *Equisetum fluviatile* (26–30 г/м²). Эти показатели соответствуют таковым для северных популяций *Ranunculus schmalhauseni* – 16–80 г/м² воздушно-сухой фитомассы при проективном покрытии 50–80% (Bobrov et al., 2015) и *Potamogeton perfoliatus* – 600–6000 г/м² сырой фитомассы и 92–672 г/м² воздушно-сухой фитомассы (Чемерис, Бобров, 2020).

Значительные различия в полученных данных могут быть следствием разных методических задач. Мы для оценки продуктивности доминирующих растений проводили укусы в наиболее развитых и обширных зарослях растений, чтобы зафиксировать максимальные значения биомассы. Исследования Н. Р. Кирилловой (2012) были направлены на определение значимых для водоплавающих птиц кормовых водных растений заповедника “Пасвик”, и укусы проводили в сообществах с различной степенью проективного покрытия – от слабого до высокого.

Выводы. Озерно-речная система р. Паз отличается более богатым и хорошо развитым расти-

тельным покровом по сравнению с другими реками северной Фенноскандии. Этому способствует ряд факторов. Во-первых, это благоприятный гидрологический режим, создаваемый плотинами гидроэлектростанций. Снижаются скорости течения реки в зоне водохранилищ, происходит аккумуляция мелкодисперсного субстрата. При этом поддерживается постоянный уровень воды, а водная толща прогревается. Во-вторых, оптимальный для водных растений световой режим: малый процент затененных участков русла и высокая прозрачность воды. В-третьих, умеренное содержание биогенных соединений, поступающих с водосбора, и локальный приток минерализованных вод достаточны для развития растений в течение всего вегетационного периода. В-четвертых, отепляющий эффект долины достаточно крупной реки. Состояние водотока по характеристикам растительного покрова на исследованном участке можно признать стабильным и благополучным.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны Н.В. Поликарповой и Г.А. Дмитренко (Государственный заповедник “Пасвик”) за помощь на всех этапах работ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках НИР № 15-06: “Оценка состояния водной растительности в долине реки Паз”, темы госзадания Института биологии внутренних вод РАН (121051100099-5) и частично проекта Российского фонда фундаментальных исследований (19-04-01090-а).

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

Дополнительный материал (табл. S1–S6) публикуется только в электронном формате на сайтах <https://link.springer.com> и <https://www.elibrary.ru>.

Табл. S1. Список водных макрофитов р. Паз, их обилие на станциях и встречаемость на обследованном участке реки.

Табл. S2. Список водных макрофитов р. Паз, ранжированный по их встречаемости на обследованном участке реки.

Табл. S3. Площадь растительных группировок разных участков р. Паз по спутниковым данным.

Табл. S4. Средние значения фитомассы (*B*) и годовой продукции (*P*) доминирующих растений на р. Паз.

Табл. S5. Продукция доминирующих видов макрофитов на всем исследованном участке р. Паз.

Табл. S6. Анализ сходства (SIMPER) двух кластеров станций и вклад в него отдельных таксонов макрофитов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобров А.А., Чемерис Е.В.* 2006. Изучение растительного покрова ручьев и рек: методика, приемы, сложности // Гидробиология-2005: Матер. VI Всерос. шк.-конф. (пос. Борок, 11–16 окт. 2005 г.). Рыбинск: Рыбинский Дом печати. С. 181.
- Бобров А.А., Чемерис Е.В.* 2008. Речная растительность на севере европейской России: предварительные результаты // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана: Лекции и матер. докл. Всерос. школы-конф. (Борок, 18–21 ноября 2008 г.). Борок: Принтхаус. С. 76.
- Боровичев Е.А., Бойчук М.А.* 2018. Мохообразные заповедника “Пасвик”. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Водный кадастр Российской Федерации. Реки и озера Российской Федерации (ресурсы, режим и качество воды). Ежегодный справочник 2018 г. 2019. Санкт-Петербург: ФГБУ “ГГИ”. 96 с. URL: http://www.hydrology.ru/sites/default/files/Books/spravochnik_200220.pdf
- Демин В.И.* 2012. Основные климатические тенденции на Кольском полуострове за период инструментальных метеорологических измерений // Труды Кольского научного центра РАН. № 3(10). С. 98.
- Канева Н.Р.* 2008. Флористические находки в заповеднике “Пасвик” (Мурманская область) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биол. Т. 113. Вып. 3. С. 63.
- Канева Н.Р., Ламзов Д.С.* 2009. Новые виды и новые места обитания видов // Летопись природы заповедника “Пасвик”. Книга 11 (2004). Апатиты. С. 83.
- Катанская В.М.* 1981. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Методы изучения. Ленинград: Наука.
- Качество поверхностных вод Российской Федерации. Ежегодник 2019. 2020. Ростов-на-Дону. URL: http://gidrohim.com/sites/default/files/Ежегодник%-202019_0.pdf
- Кириллова Н.Р.* 2012. Ресурсная оценка кормовых угодий растительных водоплавающих птиц заповедника “Пасвик” (Мурманская область) по биомассе водных растений // Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. № 1. С. 92.
- Кириллова Н.Р.* 2013. Исследования водной растительности в Мурманской области // Вестник Кольского научного центра РАН. № 1(12). С. 66.
- Кожин М.Н., Королева Н.Е., Кравченко А.В. и др.* 2020. История и основные итоги изучения флоры сосудистых растений и растительности Зеленого Пояса Фенноскандии в пределах Мурманской области // Труды Карельского научного центра РАН. № 8. С. 26. <https://doi.org/10.17076/bg1084>
- Комулайнен С.Ф.* 1990. Макрофиты в малых реках Карелии и Кольского полуострова // Деп. в ВНИИ-ТИ 05.01.1990, № 75-890. Киев.
- Костина В.А.* 2003. Сосудистые растения заповедника “Пасвик” (аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников. Москва: Комиссия РАН по сохранению биоразнообразия (секция заповедного дела); Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. Вып. 103. 44 с.
- Кравченко А.В.* 2020. Сосудистые растения заповедника “Пасвик” и смежной территории Мурманской области. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН.
- Кравченко А.В., Боровичев Е.А., Химич Ю.Р. и др.* 2017. Значимые находки растений, лишайников и грибов на территории Мурманской области // Труды Карельского научного центра РАН. № 7. С. 34.
- Красная книга Мурманской области. 2014. Кемерово: Изд-во “Азия-принт”.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.
- Летопись природы заповедника “Пасвик”. Книга 2: 1995 г. 1998. Мурманск: Изд-во НИЦ “Пазори”.
- Новиков М.А., Харламова М.Н.* 2016. Исследование спектральных характеристик флуоресценции природных вод Кольского полуострова // Труды ВНИРО. Вып. 161. С. 181.
- Поддубный С.А., Чемерис Е.В., Бобров А.А.* 2018. Влияние режима уровня воды на зарастание мелководий Рыбинского водохранилища (обзор) // Биология внутр. вод. № 4. С. 38. <https://doi.org/10.1134/S0320965218030142>
- Поддубный С.А., Чемерис Е.В., Кутузов А.В. и др.* 2022. Динамика высшей водной растительности защищенного мелководья в связи с уровнем воды в Волжском плесе Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. № 2. С. 136. <https://doi.org/10.31857/S0320965222020085>
- Поликарпова Н.В., Хлебосолов Е.И.* 2009. Ключевые участки для мониторинга редких видов // Летопись природы заповедника “Пасвик”. Книга 11 (2004). Апатиты: Изд-во Кольского науч. центра РАН. С. 14.
- Распопов И.М.* 1985. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Ленинград: Наука.
- Сандимиров С.С.* 2012. Современное гидрохимическое состояние озерно-речной системы реки Пасвик (Кольский полуостров) // Труды Кольского научного центра РАН. № 3(10). С. 88.
- Синькевич С.М., Ефремов Д.А., Тимофеева В.В. и др.* 2021. Экологическая оценка состояния малых рек среднетаежной подзоны Карелии // Труды Карельск. науч. центра РАН. № 7. С. 46. <https://doi.org/10.17076/them1417>
- Фащевский Б.В.* 2007. Экологическое значение поймы в речных экосистемах // Ученые записки РГГМУ. № 5. С. 118.

- Чемперс Е.В., Бобров А.А. 2020. Продуктивность рдестов (*Potamogeton*, *Stuckenia*, Potamogetonaceae) в реках севера европейской России // Водные ресурсы. Т. 47. № 1. С. 1.
<https://doi.org/10.31857/S0321059620010198>
- АМАР. 2017. Adaptation Actions for a Changing Arctic: Perspectives from the Barents Area. Arctic Monitoring and Assessment Programme (AMAP), Oslo, Norway. xiv + 267 pp. <https://www.amap.no/documents/doc/adaptation-actions-for-a-changing-arctic-perspectives-from-the-barents-area/1604>
- Amundsen P.-A., Primicerio R., Smalås A. et al. 2019. Long-term ecological studies in northern lakes—challenges, experiences, and accomplishments // *Limnol., Oceanogr.* V. 64. P. S11.
<https://doi.org/10.1002/lno.10951>
- Anderson M.J., Walsh D.C. 2013. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? // *Ecological Monographs*. V. 83. P. 557.
<https://doi.org/10.1890/12-2010.1>
- Bobrov A.A., Zalewska-Gałosz J., Jopek M., Movergoz E.A. 2015. *Ranunculus schmalhauseni* (section *Batrachium*, Ranunculaceae), a neglected water crowfoot endemic to Fennoscandia — a case of rapid hybrid speciation in postglacial environment of North Europe // *Phytotaxa*. V. 233. № 2. P. 101.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.233.2.1>
- Brittain J.E., Heino J., Friberg N. et al. 2020. Ecological correlates of riverine diatom and macroinvertebrate alpha and beta diversity across Arctic Fennoscandia // *Freshwater Biol. Spec. Issue*. P. 1.
<https://doi.org/10.1111/fwb.13616>
- Culp J.M., Lento J., Goedkoop W. et al. 2012. Developing a circumpolar monitoring framework for Arctic freshwater biodiversity // *Biodiversity*. V. 13. P. 215.
- Heino J., Muotka T., Mykrä H. et al. 2003. Defining macroinvertebrate assemblage types of headwater streams: Implications for bioassessment and conservations // *Ecological Applications*. V. 13. P. 842.
[https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2003\)013\[0842:D-MATOH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)013[0842:D-MATOH]2.0.CO;2)
- Heino J., Virkkala R., Toivonen H. 2009. Climate change and freshwater biodiversity: Detected patterns, future trends and adaptations in northern regions // *Biological Reviews*. V. 84. P. 39.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00060.x>
- Moiseenko T., Mjelde M., Brandrud T. et al. 1994. Pasvik River watercourse, Barents Region: Pollution impacts and ecological responses. Investigations in 1993. Oslo: NIVA-report OR-3118.
- Mustonen K.-R., Mykrä H., Marttila H. et al. 2018. Thermal and hydrologic responses to climate change predict marked alterations in boreal stream invertebrate assemblages // *Global Change Biology*. V. 24. P. 2434.
<https://doi.org/10.1111/gcb.14053>
- Preston C.D., Uotila P. 2009. *Sagittaria × lunata*, a binomial for the widespread North European hybrid between *S. natans* and *S. sagittifolia* (Alismataceae) // *Ann. Bot. Fenn.* V. 46. № 3. P. 215.
<https://doi.org/10.5735/085.046.0304>
- Prowse T.D., Wrona F.J., Reist J.D. et al. 2006. Climate change effects on hydroecology of Arctic freshwater ecosystems // *Ambio*. V. 35. № 7. P. 347.
[https://doi.org/10.1579/0044-7447\(2006\)35\[347:CC-EOHO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1579/0044-7447(2006)35[347:CC-EOHO]2.0.CO;2)
- R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. 2013. <http://www.r-project.org>.
- Riihimäki J., Mjelde M., Hellsten S. 2013. Ecological status assessment of Lake Inari and River Pasvik and recommendations for biological monitoring using aquatic macrophytes // EU ENPI – project Trilateral cooperation on environmental challenges in the joint border area: Kolarctic ENPI cross-border cooperation report. https://www.pasvikmonitoring.org/pdf/raportteja/Enpi%20macrophyte%20report_Final.pdf
- Rørslett B., Mjelde M., Johansen S.W. 1989. Effects of hydropower development on aquatic macrophytes in Norwegian rivers: Present state of knowledge and some case studies // *Regulated Rivers Research & Management*. V. 3. P. 19.
<https://doi.org/10.1002/rrr.3450030104>
- Shannon C.E. 1948. A mathematical theory of communication // *The Bell System Technical Journal*. V. 27. P. 379.
- Tolonen K.E., Tokola L., Grönroos M. et al. 2016. Hierarchical decomposition of trait patterns of macroinvertebrate communities in subarctic streams // *Freshwater Science*. V. 35. P. 1032.
<https://doi.org/10.1086/687966>
- Warnes G.R., Bolker B., Bonebakker L. et al. 2012. GPLOTS: Various R programming tools for plotting data (comprehensive R archive network). R package version 2.8.0. <http://cran.r-project.org/web/packages/gplots/index.html>
- Wrona F.J., Prowse T.D., Reist J.D. et al. 2006. Climate change effects on aquatic biota, ecosystem structure and function // *Ambio*. V. 35. № 7. P. 359.
[https://doi.org/10.1579/0044-7447\(2006\)35\[359:CC-EOAB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1579/0044-7447(2006)35[359:CC-EOAB]2.0.CO;2)
- Ylikörkkö J., Christensen G., Kashilin N. et al. 2015. Environmental challenges in the joint border area of Norway, Finland and Russia. Reports 41/edit by Jelkänen E. Centre for Economic Development, Transport and the Environment for Lapland. Kokkola: Juvenes Print. <https://www.doria.fi/handle/10024/104779>

Assessment of Vegetation Cover State in Northern Fennoscandia Transboundary Watercourse (Russian Part of the Paz River)

N. V. Zueva^{1,*}, O. G. Grishutkin², Yu. A. Zuev³, D. Yu. Efimov², E. V. Chemeris², and A. A. Bobrov^{2,**}

¹Russian State Hydrometeorological University, St. Petersburg, Russia

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

³St. Petersburg Branch of VNIRO, GosNIORKH named after L.S. Berg, St. Petersburg, Russia

*e-mail: nady.zuyeva@ya.ru

**e-mail: bobrov@ibiw.ru

Assessment of the vegetation cover of the transboundary Paz River on the materials from 2019 demonstrated a high diversity of flora, uncharacteristic for other rivers in northern Fennoscandia. The core of vegetation cover consists of *Sparganium angustifolium*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Ranunculus schmalhauseni*, *Potamogeton gramineus*, *P. perfoliatus* in the river channel, *Subularia aquatica*, *Isoetes echinospora*, *I. lacustris* in the shallow waters, *Equisetum fluviatile*, *Carex rostrata*, *Comarum palustre* along the bank, which are mainly the species of oligo- and oligomesotrophic waters. The macrophyte composition almost no changed in more than 25 years since the first study. The overgrowing of the river is increased compared with watercourses of the region. The main input in the production of organic matter makes *Potamogeton perfoliatus* and *P. gramineus*, dominant species in the river channel. The main reason for this is the hydrological regime which favorable for the development of plants, formed by a cascade of hydroelectric power plants on the river. According to the characteristics of the vegetation cover, the state of the investigated part of the watercourse can be considered as stable and safe.

Keywords: flora, macrophytes, Murmansk Region, overgrowing, Pasvik Nature Reserve, Patso-joki, Subarctic

**ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС,
ЗООПЕРИФИТОН**

УДК 574.583

**ВЕРТИКАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ВОД И ПЛАНКТОН
ВОДОХРАНИЛИЩА В ВЕСЕННИЙ ПЕРИОД****© 2022 г. А. В. Гончаров^{а, *}, С. Э. Болотов^{б, с}, В. В. Пуклаков^а,
Д. В. Малашенков^а, О. Н. Ерина^а, В. А. Ломов^а**^аМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия^бИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия^сТюменский государственный университет, Тюмень, Россия

*e-mail: tata15333@mail.ru

Поступила в редакцию 24.05.2021 г.

После доработки 30.01.2022 г.

Принята к публикации 11.02.2022 г.

Рассмотрены изменения вертикальной структуры вод и связанная с ней сукцессия планктона Можайского водохранилища в переходный от зимы к лету период 2019 г. Показано, что характерные черты этих изменений остались такими же, как и несколько десятилетий назад. Однако, появились и различия. Происходящее в настоящее время потепление климата приводит в Можайском водохранилище к активизации фотосинтеза подо льдом весной, раннему наступлению весенней гомотермии и более быстрому установлению стратификации. Значительно раньше совершается ежегодный весенний цикл развития циклопов (выходящих из диапаузы); раньше наблюдается следующий за этим максимум дафний. Вместе с тем степень развития зоопланктона весной 2019 г. была меньше, чем 30–40 лет назад. Возможно, причина этого – усиление гипоксии в гипolimнионе. Возрастание гипоксии связано с ранним наступлением и с увеличением продолжительности стратификации водной массы, наблюдаемыми в последние десятилетия, а также – с эвтрофированием водоема.

Ключевые слова: сукцессия планктона, стратификация, гипоксия, Copepoda, Cladocera, зоопланктон, фитопланктон, фосфор, потепление климата, Можайское водохранилище

DOI: 10.31857/S0320965222040106**ВВЕДЕНИЕ**

Переходный от зимы к лету период в жизни водоемов насыщен событиями, многие из которых достаточно хорошо изучены. Весной, с прогревом поверхности воды, происходит конвективное перемешивание водной массы и биогенные элементы поднимаются из придонных слоев к поверхности. Возникают благоприятные условия для развития фитопланктона, который в это время представлен мелкими формами, способными к быстрому размножению (Hutchinson, 1967; Sommer et al., 1986; Сахарова, Корнева, 2018).

Затем водную толщу заселяют циклопы: большую часть года они провели на дне в состоянии диапаузы и теперь размножаются, имея достаточное питание для себя и своего потомства (Сахарова, 1970). Позже из покоящихся яиц выводятся дафнии. Они способны к быстрому партеногенетическому размножению и, соответственно, быстрому увеличению численности популяции (Lampert et al., 1986; Elser, Goldman, 1991; Sommer et al., 2007). Дафнии – эффективные фильтраторы, с которы-

ми молодь циклопов не может конкурировать. Поэтому, достигнув IV копепоидитной стадии, представители рода *Cyclops* опускаются на дно водоема, где в малоподвижном состоянии находятся до следующей весны (Naess, Nilssen, 1991).

Изменяется вертикальная структура вод, т.е. характер распределения по глубине водоема основных изучаемых характеристик – устанавливается прямая температурная стратификация водной толщи и формируются эпи-, мета- и гипolimнион.

Дафнии достаточно быстро потребляют фитопланктон, прозрачность воды увеличивается, наступает фаза “чистой воды” (Lampert, Sommer, 2007). Численность дафний, подорвавших свою кормовую базу, через некоторое время также резко сокращается.

Сходный характер развития планктона отмечен и в Можайском водохранилище, служащем объектом нашего рассмотрения. Проводившиеся здесь в 1981–1991 гг. исследования выявили характерную последовательность изменений фито-

и зоопланктона (Сахарова, Левшина, 1992; Сахарова и др., 1993). Однако связь этих изменений с перестройками вертикальной структуры водоема не была изучена. С тех пор прошло >30 лет, в течение которых в Можайском водохранилище произошли изменения, связанные с потеплением климата (Пуклаков и др., 2019).

Цель работы – изучить особенности планктона в период весенней трансформации водной массы, а также оценить возможные изменения в водной экосистеме при потеплении климата.

Актуальность таких исследований подтверждается многими современными работами, в которых показано, что потепление климата приводит к изменению вертикальной структуры водоемов (Richardson, 2008; Jane et al., 2021), что, в свою очередь оказывает воздействие на планктон (Carter et al., 2017; Razlutskiy et al., 2018; Сухаревич, Поляк, 2020).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в средней части Можайского водохранилища у дер. Красновидово в районе затопленного русла р. Москвы (55°34.958' с.ш., 35°51.536' в.д.). Можайское водохранилище – типичный для средней полосы России водоем долинного типа, созданный в 1960 г. в верхнем течении р. Москвы и осуществляющий многолетнее регулирование ее стока. Объем водохранилища при НПУ 0.23 км³, площадь водной поверхности 30.7 км², длина 28 км, ширина ≤2.6 км, максимальная глубина до 22 м у плотины гидроузла. Водоем слабопроточный (коэффициент водообмена ~1.8 год⁻¹), стратифицирован летом и зимой, относится к эвтрофному типу (Пуклаков и др., 2015).

Наблюдения проводили с 10 марта 2019 г., когда водоем еще был покрыт льдом, до 17 июня 2019 г., когда в нем установилась вертикальная стратификация вод. Глубина в точке исследования была ~12 м.

Исследование зоопланктона, фитопланктона и фосфора проводили с 21 апреля 1 раз в 7–10 сут. Фосфаты определяли методом Морфи–Райли в соответствии с РД 52.10.738-2010 (Массовая концентрация фосфатов в морских водах. Методика измерений фотометрическим методом); пробы отбирали с горизонтов 0.5 и 11 м.

Пробы зоопланктона отбирали с помощью замыкающей сети Джеди (размер ячеи 82 мкм), диаметр входного отверстия 20 см. В период с 21 апреля по 26 мая зоопланктон облавливали в слоях воды 0–4 и 4–11 м; позже, с усилением вертикальной стратификации вод, пробы отбирали в слоях 0–4, 4–7, 7–11 м, которые примерно соответствовали эпи-, мета- и гипolimниону соответственно. Пробы фиксировали 4%-ным формалином, подсчет и

определение организмов проводили под микроскопом в камере Богорова, биомассу рассчитывали по средним размерам организмов каждого вида (Методика..., 1975; Балущкина, Винберг, 1979). Для идентификации зоопланктона использовали определители (Кутикова, 1970; Определитель..., 2010).

Фитопланктон отбирали батометром Рутнера из поверхностного и придонного горизонтов (0.5 и 11 м), с усилением стратификации (после 26 мая) добавляли промежуточный горизонт (6 м). Пробы фиксировали формалином, концентрировали фильтрованием через мембранные фильтры (фирма “Владипор”) с диаметром пор 0.8 мкм. Водоросли подсчитывали в камере Нажотта, биомассу определяли по средним размерам клеток каждого вида в пробе (Методика..., 1975; Кузьмин, 1984).

С помощью зонда YSI 6600-2V определяли распределение температуры воды и содержания растворенного кислорода по глубине водоема. С 10 марта по 25 апреля водную толщу зондировали вручную (через 1 м), с 4 мая – с помощью автоматической лебедки, установленной на плоту в точке исследования. Опускание прибора до дна и подъем к поверхности проводили круглосуточно каждые 3 ч. Параметры регистрировали 1 раз в минуту, что примерно соответствовало прохождению зондом одного метра. Имелось несколько перерывов в работе лебедки, связанные с техническими проблемами. Настройку (калибровку) зонда проводили в соответствии с инструкцией (<https://www.ysi.com>).

Сведения о температуре воздуха и скорости ветра получены с метеостанции г. Можайска, расположенной в 12 км от пункта наблюдения (<https://gp5.ru>), данные по уровню воды – из АО “Мосводоканал”. Многолетние данные о температуре воды в Можайском водохранилище у дер. Красновидово (на глубине 0.5 м) получены на гидрологическом посту Красновидовской учебно-научной базы Географического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова. Используются также данные о зоопланктоне за 1981–1991 гг., предоставленные М.И. Сахаровой.

Расчеты и построение диаграмм проводили с использованием статистических программ. Связи между изучаемыми параметрами выявляли с помощью коэффициента корреляции Пирсона, достоверность корреляции оценивали с помощью *t*-критерия Стьюдента (Христофоров, Юмина, 2017).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Вертикальная структура вод. В конце зимнего периода (10 марта) при толщине льда 47 см (лед без снега, малопрозрачный) в водохранилище еще сохранялась обратная температурная стратификация (рис. 1): на глубине 0.5 м температура

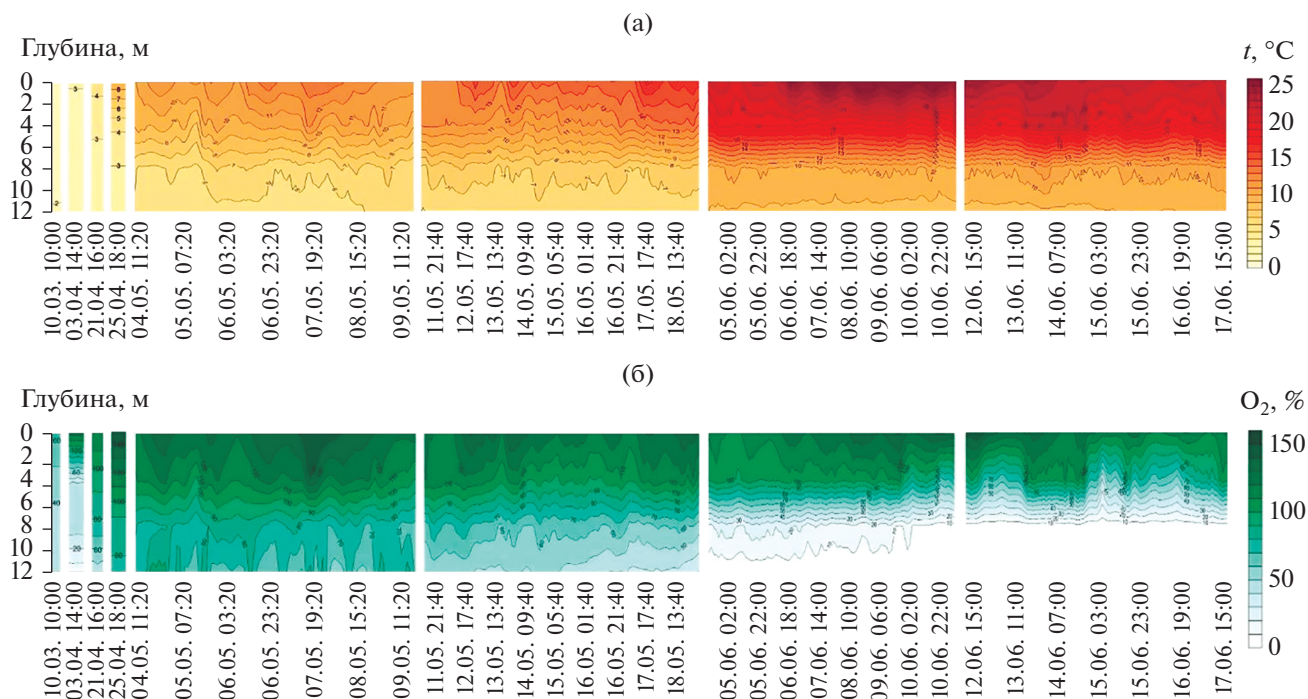


Рис. 1. Вертикальное распределение температуры воды (а) и растворенного кислорода (% насыщения) (б) в Можайском водохранилище в марте–июне 2019 г.

была 1.2°C, на 6 м – 2.4°C, на 10.5 м – 1.9°C (понижение температуры у дна связано с проникновением по русловой ложбине более холодных вод р. Москвы) (Пуклаков и др., 2015). Содержание кислорода у поверхности достигало 73% насыщения, у дна – ~40%.

С повышением температуры воздуха лед становился тоньше (3 апреля – 38 см), его верхний малопрозрачный водно-снеговой слой разрушался. Проникающие в воду солнечные лучи нагревали ее и активизировали фотосинтез фитопланктона. К 3 апреля температура воды на глубине 1 м увеличилась до 3.3°C, содержание растворенного кислорода – до 122% насыщения (рис. 1). Столь высокое значение обусловлено тем, что лед препятствует выходу в атмосферу кислорода, выделяющегося при фотосинтезе (Ерина и др., 2019).

К 21 апреля водоем полностью освободился ото льда. Происходило конвективное перемешивание водной массы, при котором содержание кислорода в придонных слоях увеличилось до 60%. Температура воды у поверхности достигла 5.3°C, к 25 апреля – 9–10°C. Начала устанавливаться прямая температурная стратификация, которая сохранялась в течение всего последующего периода наблюдений (рис. 1).

На глубинах 4–8 м формировался металимнион, градиент температуры в нем постепенно увеличивался с 1°C/м в середине мая до 2°C/м в середине

июня. Это привело к усилению стратификации и ослаблению вертикального перемешивания.

Для рассматриваемого периода характерно пересыщение поверхностного слоя воды кислородом и постепенное истощение его в придонных слоях – к 10 июня глубже 8 м сформировалась устойчивая зона с содержанием кислорода <1 мг/л (<10% насыщения) (рис. 1). Ее стабильное существование определялось вертикальной стратификацией, препятствующей поступлению кислорода из поверхностных слоев воды на глубину.

Установление стратификации тесно связано с гидрометеорологическими условиями (Эдельштейн, 2014). Это подтверждают коэффициенты корреляции (табл. 1): вертикальные градиенты температуры и кислорода (разность между их значениями у поверхности и у дна) закономерно возрастают с увеличением температуры воды, температуры воздуха, интенсивности солнечной радиации и снижаются при усилении ветра.

Вертикальная структура вод отражается и на распределении фосфора. Во время перемешивания водной массы концентрации фосфатов у поверхности и у дна различаются не сильно – 6–13 мкг P-PO₄³⁻/л. После установления вертикальной стратификации количество фосфатов, потребляемых фитопланктоном, в поверхностном горизонте снижается до 2.5 мкг P-PO₄³⁻/л, а у дна возрастает до 17–23 мкг P-PO₄³⁻/л (рис. 2). Это

Таблица 1. Коэффициенты корреляции (Пирсона) между параметрами, характеризующими вертикальную стратификацию водной толщи Можайского водохранилища, и метеорологическими данными в период 4 мая–10 июня 2019 г.

Показатель	$T_{\text{воды}}$	Градиент O_2	Градиент T
$T_{\text{воздуха}}$	0.84	0.85	0.85
$T_{\text{воды}}$	1.00	0.98	0.99
Градиент O_2	0.98	1.00	0.98
Градиент T	0.99	0.98	1.00
P	0.70	0.74	0.66
V	-0.63	-0.60	-0.60
ФАР	0.69	0.63	0.70

Примечание. $T_{\text{воды}}$ – температура воды у поверхности водоема; ФАР – фотосинтетически активная радиация; P – атмосферное давление; V – скорость ветра. Все значения достоверны при $p \leq 0.05$.

связано с тем, что у дна, в условиях наступившей гипоксии, происходит активное выделение фосфатов из иловых отложений (Мартынова, 1984), однако в условиях стратификации подъема их к поверхности не происходит.

Зоопланктон, фитопланктон. До 9 мая, когда температура воды достигала 5–13°C, степень развития зоопланктона была невелика – 0.3–0.6 г/м³ (рис. 3а). От поверхности до дна зоопланктон распределялся почти равномерно и представлен, главным образом, веслоногим рачком *Cyclops strenuus* Fischer, 1851 (80% биомассы зоопланктона) (рис. 3б).

С 21 апреля по 18 мая наблюдали слабое развитие фитопланктона (0.2–0.9 мг/л) с преобладанием по биомассе (>90%) диатомовых водорослей (в основном, *Synedra* sp.). От поверхности до дна водоросли были распределены почти равномерно (рис. 3в). К 18 мая вода у поверхности прогрелась до 16°C, количество *Cyclops strenuus* суще-

ственно возросло (рис. 3а, 3б) – >90% общей биомассы *Cyclops strenuus* (биомассу *Cyclops strenuus* рассчитывали без учета науплиальных и младших копепоидитных стадий). Увеличилась численность коловратки *Conochilus unicornis* Rousselet, 1892 (до 200 тыс. экз./м³), служащей пищей для взрослых циклопов и их молоди (Монаков, 1998). В это время начинают появляться дафнии (*Daphnia galeata* Sars, 1864).

В конце мая–начале июня вода прогрелась до 20–25°C. При такой температуре дафнии стали половозрелыми, у них быстро созрели яйца и появилась молодежь. В это же время возросла кормовая база фильтраторов – биомасса фитопланктона, представленного, в основном, диатомовыми *Cyclostephanos dubius* (Fricke) Round (>90% общей биомассы фитопланктона), увеличившись до 3.6 и 2.7 мг/л у поверхности 26 мая и 3 июня соответственно (рис. 3в). Это способствовало увеличению плодовитости дафний (Сахарова, Левшина, 1992). При таких благоприятных условиях численность фильтраторов у поверхности водоема резко возросла и достигла 3 июня 100 тыс. экз./м³ (при биомассе ~2.3 г/м³). Преобладали *Daphnia cucullata* Sars, 1862 (49% биомассы ветвистоусых), *Daphnia cristata* Sars, 1862 (30%) и *Daphnia galeata* (13%). В то же время количество *Cyclops strenuus* резко снизилось (рис. 3б).

К 10 июня биомасса фитопланктона, выедаемого дафниями, в поверхностном горизонте уменьшилась до 0.64 мг/л, а к 17 июня уменьшилась и биомасса зоопланктона – до 0.8 г/м³ у поверхности (рис. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

По данным проведенного исследования можно выделить три периода в развитии планктона Можайского водохранилища. В первый период, с 21 апреля до 18 мая, при температуре воды 5–16°C, наблюдали слабое развитие организмов с преобладанием по биомассе диатомовых водорослей *Synedra* sp. и веслоногих раков *Cyclops strenuus*. По данным (Сахарова, 1973; Naess, Nilsen, 1991), последние переживают зиму на дне в состоянии диапаузы и ранней весной поднимаются к поверхности для размножения. Максимальная биомасса циклопов отмечена в конце первого периода – 1.8 г/м³ у поверхности.

Во второй период (26 мая–10 июня) произошли существенные изменения в планктоне: *Synedra* sp. заместились на *Cyclostephanos dubius* с резким увеличением биомассы фитопланктона, а веслоногие ракообразные – уступили место ветвистоусым (дафниям).

Дафнии выводятся из покоящихся яиц – эфипиумов, проводящих зиму на дне водоема. Нарождающейся молодежью питаются циклопы (Мо-

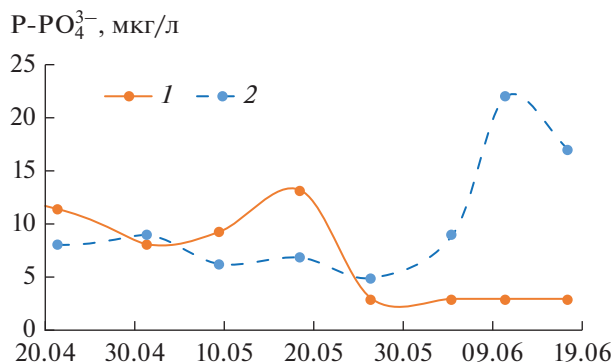


Рис. 2. Изменение концентрации фосфатов у поверхности (1) и в придонных слоях (2) воды Красновидовского плеса Можайского водохранилища в 2019 г.

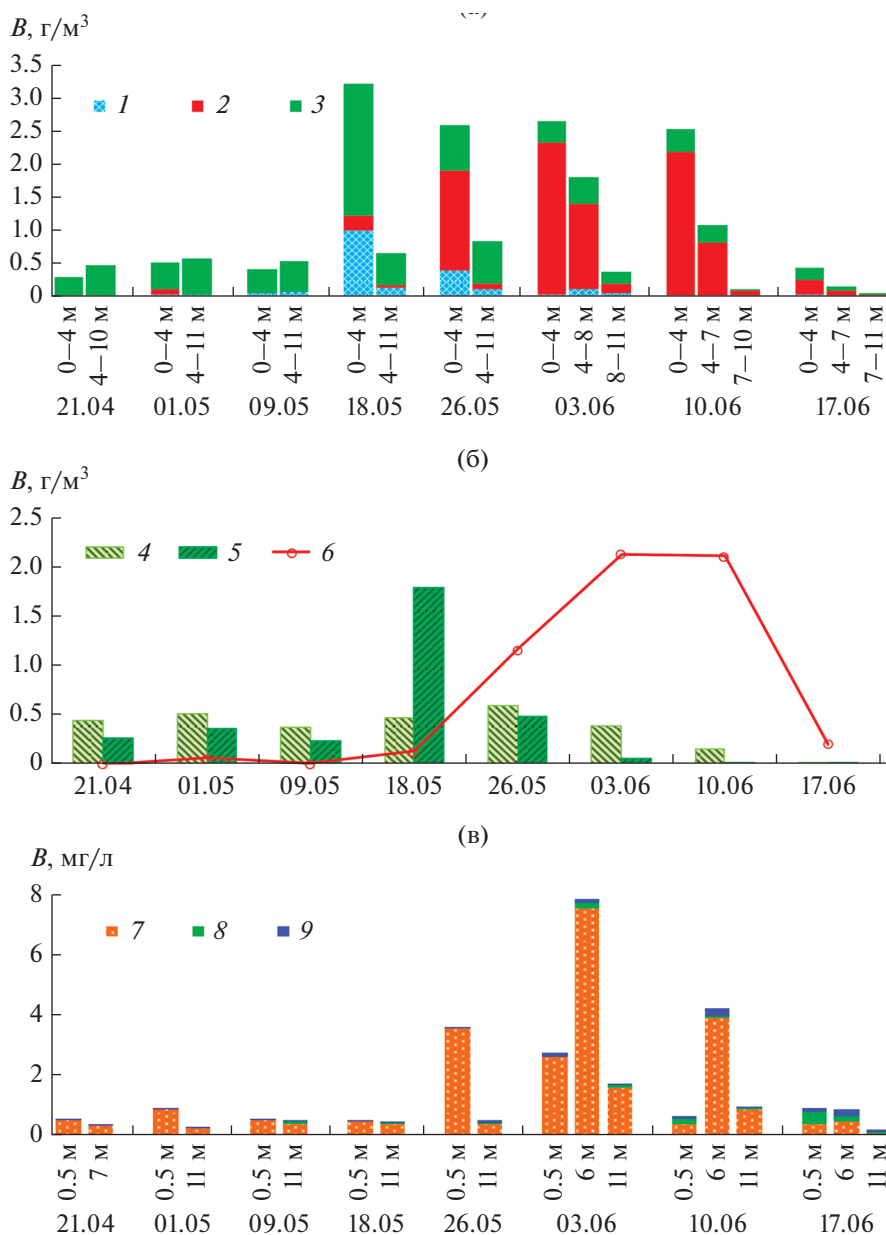


Рис. 3. Изменение биомассы зоопланктона (а), его основных представителей (*Cyclops strenuus* и *Daphnia*) (б) и фитопланктона (в) в Можайском водохранилище в 2019 г. 1 – Rotifera, 2 – Cladocera, 3 – Copepoda, 4 – *Cyclops strenuus* в слое 4–11 м, 5 – *Cyclops strenuus* в слое 0–4 м, 6 – *Daphnia*, 7 – диатомовые водоросли, 8 – зеленые, 9 – прочие.

наков, 1998). Возможно, поэтому высокой биомассы дафнии достигают после 18 мая, когда количество *Cyclops strenuus* существенно уменьшается (рис. 3а, 3б). По данным (Lampert, 1987), в Боденском озере дафнии достигают максимальной численности весной только после того, как циклопы перейдут в диапаузу. Аналогичная ситуация наблюдалась в Можайском водохранилище: с 18 мая по 10 июня концентрация циклопов у поверхности снижалась быстрее по сравнению с нижележащими слоями, отражая процесс опускания циклопов на дно (рис. 3б).

Cyclops strenuus в процессе эволюции выработал способность к диапаузе, из которой выходит ранней весной, когда хищников мало и имеется достаточное количество пищи. В это время он быстро производит потомство, которое, подрастая, снова впадает в диапаузу на дне и таким образом избегает выедания. *Cyclops strenuus* можно назвать видом-эксплерентом, который в условиях резких колебаний ресурса, максимально использует его в период высоких значений и уходит в диапаузу до следующего подъема ресурса (Романовский, 1989; Сахарова, Левшина, 1992).

Сходное с изученным в 2019 г. поведение циклопов описано по наблюдениям, проведенным на Можайском водохранилище в 1981–1984 гг. (Сахарова, Левшина, 1992). Различие состоит в видовом составе: преобладающим видом в те годы был *Cyclops vicinus* Uljanin, 1875, достигавший ~60% биомассы зоопланктона в апреле–мае, в настоящее время – это *Cyclops strenuus* (~90%). Проведенные ранее исследования показали также, что опустившиеся на дно циклопы в огромном количестве скапливаются в русловой ложбине водохранилища, где их численность зимой была несколько миллионов экз./м², биомасса – до 100 г/м² (Сахарова, 1978).

Видовой состав дафний в 2019 г. сходен с наблюдавшимся в начале летних периодов 1981–1991 гг. (Сахарова, Левшина, 1992). Различие заключается в том, что прежде доминантом была *Daphnia galeata* (~90% биомассы зоопланктона в июне 1981–1991 гг.), а в 2019 г. преобладала *Daphnia cucullata* (~60%).

Исследование 2019 г. показало, что начиная с 18 мая биомасса дафний с глубиной снижается, несмотря на наличие в средних слоях водоема в начале июня наибольшего количества пищи – диатомовых водорослей (рис. 3а, 3в). Причиной уменьшения биомассы дафний может быть снижение с глубиной содержания кислорода, концентрация которого в придонных слоях в начале июня падает до 1 мг/л, в металимнионе – до 4–5 мг/л (рис. 1). К сходному выводу пришли исследователи трех стратифицированных озер в Польше (Razlutskiy et al., 2018): уменьшение содержания растворенного кислорода ниже эпилимниона препятствовало вертикальной миграции зоопланктона, и он скапливался в эпилимнионе.

Обращает на себя внимание необычное распределение фитопланктона по глубине в первой половине июня: больше всего водорослей (*Cyclostephanos dubius*) сосредоточено не у поверхности, а в средних слоях водоема (до 8 мг/л на глубине 6 м 3 июня). Причиной этого может быть выедание водорослей дафниями (Sommer, 1989), которых больше всего в верхнем горизонте. Кроме того, клетки *Cyclostephanos dubius* погружаются вниз, поскольку имеют массивные кремнеземные створки (Reynolds, 1990). Их опусканию способствует установление в начале июня вертикальной стратификации водной массы (рис. 1), при которой перемешивание воды почти отсутствует.

Третий период (после 10 июня) характеризуется уменьшением биомассы и фитопланктона, и зоопланктона: дафнии подрывают свою кормовую базу; кроме того, сами они становятся жертвой хищных беспозвоночных и мальков рыб, которые обычно появляются в водоеме в это время. Развитие фитопланктона сдерживается также тем, что в условиях стратификации водной тол-

щи, биогенные элементы не поступают из придонных слоев к поверхности в зону фотосинтеза.

Многолетние изменения. Данные метеостанции г. Можайск показывают, что средняя годовая температура воздуха в рассматриваемом районе устойчиво повышалась с 1987 г. по 2018 г., достигая 0.17°C/10 лет. Причина – глобальное потепление климата, которое в данном регионе проявилось особенно ярко (Курганова и др., 2017).

Многолетние исследования Можайского водохранилища (Пуклаков и др., 2019) показали, что в настоящее время наступление летней вертикальной стратификации водной толщи происходит на 9 сут раньше, чем в 80-е годы, а весенней гомотермии – на 5 сут. При этом средняя длительность летней стратификации увеличилась на 18 сут, длительность весенней гомотермии сократилась на 4 сут. Поэтому можно ожидать, что в настоящее время раньше наступают не только гидрометеорологические процессы, но и биологические, и гидрохимические, которые с ними связаны.

Максимумы развития циклопов и дафний в 2019 г. наблюдали значительно раньше, чем в прежние годы (в среднем за 1981–1984, 1987, 1990–1991 гг.), разница была около полумесяца (рис. 4). В то же время, по абсолютным значениям биомассы 2019 г. существенно уступает средним значениям 30–40-летней давности, несмотря на больший прогрев воды в настоящее время.

Смещение сроков развития зоопланктона демонстрирует также связь между временем наступления максимумов численности рачков и средней температурой воды у поверхности (0.5 м) за предшествующий месяц (коэффициенты корреляции ~ -0.9) (рис. 5). Для Cladocera предшествующим месяцем считали весь май, для Cyclopoida – период с 15 апреля по 14 мая, т.е., чем теплее весна, тем раньше достигается максимум развития зоопланктона.

Что касается влияния температуры на количественное развитие зоопланктона весной, то для прошлых лет (1981–1984, 1987, 1990–1991 гг.) оно не обнаруживается: коэффициенты корреляции между максимумами Cyclopoida и Cladocera и соответствующими весенними температурами воды близки к нулю.

Низкие показатели количественного развития зоопланктона в 2019 г., по сравнению с прежними годами, предположительно можно объяснить ухудшением кислородного режима в водоеме в течение последнего 30–40-летнего периода. Как показано выше, потепление климата приводит к раннему установлению вертикальной стратификации вод, что влечет за собой формирование более продолжительного периода гипоксии в нижних слоях водоема летом (Даценко, Пуклаков, 2021). Кроме того, происходит эвтрофирование

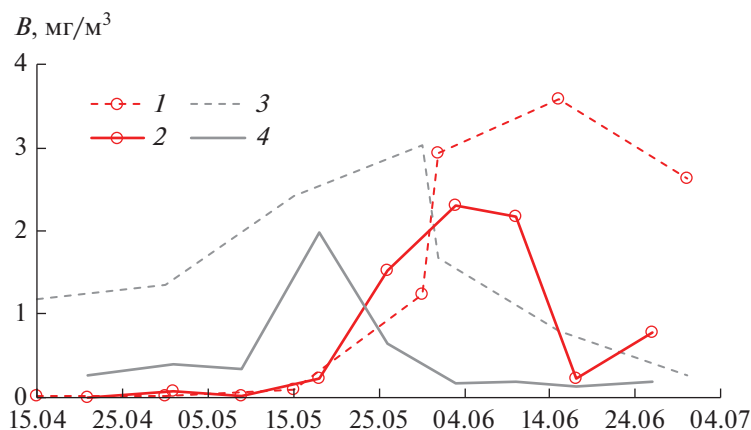


Рис. 4. Сравнение биомассы зоопланктона в 2019 г. с таковой в тот же период 30–40-летней давности. 1 – Cladocera среднее многолетнее, 2 – Cladocera, 2019 г., 3 – Cyclopoida, среднее многолетнее, 4 – Cyclopoida, 2019 г.

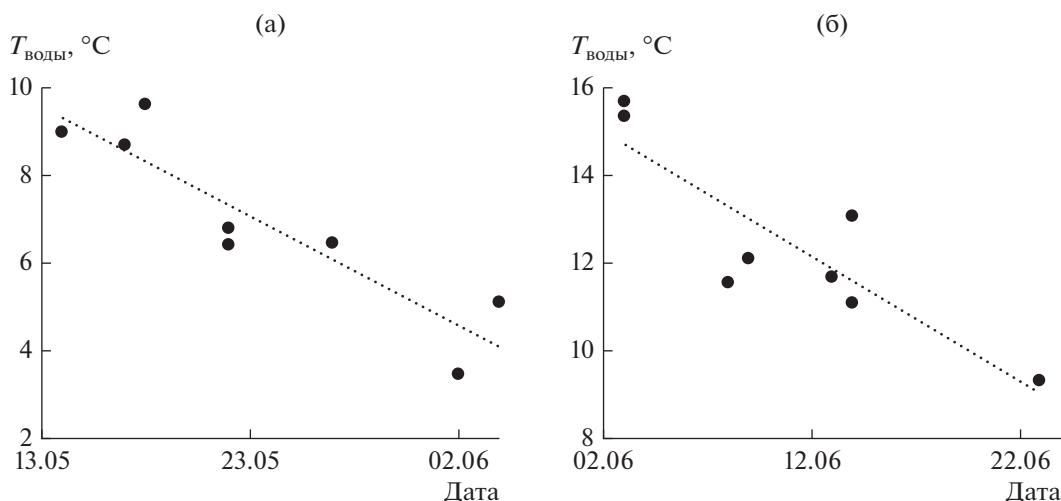


Рис. 5. Связь между временем наступления максимума численности рачков и средней температурой воды у поверхности (0.5 м) за предшествующий месяц: а – для Cyclopoida, б – для Cladocera.

водохранилища вследствие постоянного поступления в него органических веществ и биогенных элементов с речным стоком (Даценко, Пуклаков, 2019). Содержание кислорода в гипolimнионе особенно важно для циклопов, проводящих значительную часть жизни на дне в состоянии диапаузы. Снижение концентрации растворенного кислорода при потеплении климата подтверждается результатами исследования многих озер умеренной зоны. Так, Джейн с соавторами (Jane et al., 2021), обобщив данные о 393 озерах за 1941–2017 гг., показала, что уменьшение кислорода происходит не просто в результате снижения растворимости газа при повышенной температуре, но и в результате усиления вертикальной стратификации, препятствующей аэрации нижележащих слоев водоема.

Выводы. Общий ход сукцессии планктона весной 2019 г. был сходен с наблюдаемым несколько десятилетий назад. Вместе с тем, отмечены различия. Изменился состав преобладающих видов зоопланктона. Если раньше доминировала *Daphnia galeata*, то в 2019 г. ей на смену пришла *Daphnia cucullata*, вместо *Cyclops vicinus* появился *Cyclops strenuus*. Максимум развития этих видов в 2019 г. наблюдался намного раньше, чем в прежние годы из-за более раннего весеннего прогрева воды. Однако уровень количественного развития зоопланктона снизился. Возможно, причина этого – ухудшение кислородных условий в водоеме, вызванное ранним наступлением стратификации в результате потепления климата, а также эвтрофированием водохранилища.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность М.И. Сахаровой за ценные советы при подготовке статьи, а также за предоставленные материалы по зоопланктону Можайского водохранилища, собранные и обработанные ею в 1981–1991 гг.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование проведено в рамках госзадания (№ ЦИТИС: 121051400038-1) НИР кафедры гидрологии суши географического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова.

Анализ климатических изменений выполнен при поддержке Междисциплинарной научно-образовательной школы МГУ им. М.В. Ломоносова “Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды”.

Анализ зоопланктона выполнен при финансовой поддержке Правительства Тюменской обл. по проекту Западно-Сибирского межрегионального научно-образовательного центра № 89-ДОН (2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балушкина Е.Б., Винберг Г.Г.* 1979. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных. Общие основы изучения водных экосистем. Ленинград: Наука. С. 169.
- Даценко Ю.С., Пуклаков В.В.* 2019. Анализ многолетних изменений экологического состояния Можайского водохранилища по расчетам его кислородного режима. Водохранилища Российской Федерации: Сб. матер. Всерос. науч.-практ. конф. Новочеркасск: Лик. С. 457.
- Даценко Ю.С., Пуклаков В.В.* 2021. Анализ многолетних изменений зон аноксии в Можайском водохранилище по результатам модельных расчетов // Водные ресурсы. Т. 48. № 1. С. 34. <https://doi.org/10.31857/S0321059621010132>
- Ерина О.Н., Пуклаков В.В., Соколов Д.И., Гончаров А.В.* 2019. Подледное цветение фитопланктона в Можайском водохранилище // Вестн. биотех. и физ.-хим. биологии им. Ю.А. Овчинникова. Т. 15. № 2. С. 49.
- Кузьмин Г.В.* 1984. Таблицы для вычисления биомассы водорослей. Магадан: Дальневосточный науч. центр АН СССР.
- Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Аблеева В.А., Быховец С.С.* 2017. Климат южного Подмосковья: Современные тренды и оценка аномальности. Фундаментальная и прикладная метеорология. Т. 4. С. 66.
- Кутикова Л.А.* 1970. Коловоротки фауны СССР. Ленинград: Наука.
- Мартынова М.В.* 1984. Азот и фосфор в донных отложениях озер и водохранилищ. Москва: Наука.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. Москва: Наука.
- Мошков А.В.* 1998. Питание пресноводных беспозвоночных. Москва: Ин-т проблем эвол. и экол. РАН им. А.Н. Северцова.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2010. Т. 1. Зоопланктон. Москва: Тов-во науч. изд. КМК.
- Пуклаков В.В., Даценко Ю.С., Гончаров А.В. и др.* 2015. Гидроэкологический режим водохранилищ Подмосковья. Москва: Перо.
- Пуклаков В.В., Ерина О.Н., Соколов Д.И., Эдельштейн К.К.* 2019. Влияние современных климатических изменений на гидроэкологический режим Можайского водохранилища. Глобальные климатические изменения: региональные эффекты, модели, прогнозы. Междунар. науч.-практ. конф. Воронеж. С. 484.
- Романовский Ю.Э.* 1989. Конкуренция за флуктуирующий ресурс: эволюционные и экологические последствия // Журн. общ. биол. Т. 50. № 3. С. 304.
- Сахарова Е.Г., Корнева Л.Г.* 2018. Фитопланктон литорали и пелагиали Рыбинского водохранилища в годы с разными температурным и уровнем режимом // Биология внутр. вод. № 1. С. 11. <https://doi.org/10.7868/S0320965218010023>
- Сахарова М.И.* 1970. Сезонная динамика микробентоса Учинского водохранилища // Зоол. журн. Т. 49. № 12. С. 1767.
- Сахарова М.И.* 1973. Донная фаза в жизненном цикле массовых видов пелагических циклопов Учинского водохранилища // Комплексные исследования водохранилищ. № 2. Москва: Изд-во МГУ. С. 122.
- Сахарова М.И.* 1978. Микробентос Можайского водохранилища. Комплексные исследования водохранилищ. № 4. Москва: Изд-во МГУ. С. 192.
- Сахарова М.И., Левшина Н.А.* 1992. Многолетние исследования сезонной динамики планктонного сообщества в пелагиали Можайского водохранилища // Экологические исследования в г. Москве и Московской области. Состояние водных систем. Москва: ИНИОН РАН. С. 145.
- Сахарова М.И., Соколова Н.Ю., Эдельштейн К.К.* 1993. Многолетние изменения структуры сообществ и некоторые мероприятия по снижению темпов евтрофирования // Биол. науки. № 1. С. 66.
- Сухаревич В.И., Поляк Ю.М.* 2020. Глобальное распространение цианобактерий: причины и последствия (обзор) // Биология внутр. вод. № 6. С. 562. <https://doi.org/10.31857/S0320965220060170>
- Христофоров А.В., Юмина Н.М.* 2017. Теория вероятностей и математическая статистика. Учебное пособие. Московский гос. ун-т им. М.В. Ломоносова, Геогр. ф-т. Москва: АПР.
- Эдельштейн К.К.* 2014. Гидрология озер и водохранилищ. Учебник для вузов. Москва: “Перо”.
- Carter J., Schindler D., Francis T.* 2017. Effects of climate change on zooplankton community interactions in an Alaskan lake // Clim Chang Responses. V. 4. № 3. <https://doi.org/10.1186/s40665-017-0031-x>
- Elser J.J., Goldman C.R.* 1991. Zooplankton effects on phytoplankton in lakes of contrasting trophic status // Limnol., Oceanogr. V. 36. № 1. P. 64. <https://doi.org/10.4319/lo.1991.36.1.0064>
- Hutchinson G.E.* 1967. Introduction to Lake Biology and Limnoplankton. A Treatise on Limnology // BioScience. V. 2. New York: John & Sons.

- Jane S.F., Hansen Gretchen J.A., Kraemer B.M. et al.* 2021. Widespread deoxygenation of temperate lakes // *Nature*. V. 594. P. 66.
<https://doi.org/10.1038/s41586-021-03550-y>
- Lampert W.* 1987. Predictability in lake ecosystems: the role of biotic interactions // *Ecological studies*. V. 61. P. 333.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-71630-0_16
- Lampert W., Sommer U.* 2007. *Limnoecology*. New York: Oxford University Press Inc.
- Lampert W., Fleckner W., Rai H., Taylor B.E.* 1986. Phytoplankton control by grazing zooplankton: A study on the spring clear-water phase // *Limnol., Oceanogr.* V. 31. № 3. P. 478.
<https://doi.org/10.4319/lo.1986.31.3.0478>
- Naess T., Nilssen J.P.* 1991. Diapausing fertilized adults // *Oecologia*. V. 86. P. 368.
<https://doi.org/10.1007/BF00317602>
- Razlutskiy V., Feniova I., Ejsmont-Karabin J. et al.* 2018. Impact of enhanced summer temperatures on the distribution and structure of zooplankton communities in the heated stratified lakes: Implications for climate change // *Limnologia*. V. 73. P. 1.
<https://doi.org/10.1016/j.limno.2018.08.004>
- Reynolds C.S.* 1990. Temporal scales of variability in pelagic environments and response of phytoplankton // *Freshwater Biol.* V. 23. P. 25.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1990.tb00252.x>
- Richardson A.* 2008. In hot water: zooplankton and climate change // *ICES Journal of Marine Science*. V. 65. P. 279.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn028>
- Sommer U.* 1989. *Plankton ecology. Succession in plankton communities*. Berlin; New York: Springer.
- Sommer U., Gliwicz Z.M., Lampert W., Duncan A.* 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters // *Arch. Hydrobiol.* V. 106. P. 433.
- Sommer U., Aberle N., Engel A. et al.* 2007. An indoor mesocosm system to study the effect of climate change on the late winter and spring succession of Baltic Sea phytoplankton and zooplankton // *Oecologia*. V. 150. P. 655.
<https://doi.org/10.1007/s00442-006-0539-4>

Vertical Water Structure and Reservoir Plankton in Spring

A. V. Goncharov^{1, *}, S. E. Bolotov^{2, 3}, V. V. Puklakov¹, D. V. Malashenkov¹,
 O. N. Erina¹, and V. A. Lomov¹

¹*Moscow State University, Moscow, Russia*

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

³*Tyumen State University, Tyumen, Russia*

*e-mail: mama15333@mail.ru

Changes in the vertical water structure and the associated plankton succession of the Mozhaysk reservoir in the transition period from winter to summer in 2019 are considered. It is shown that the characteristic features of these changes remain the same as they were several decades ago. However, there were also differences. The current warming of the climate in the Mozhaysk reservoir leads to the activation of photosynthesis under the ice in the spring, to the early onset of spring mixing and a faster establishment of stratification. The annual spring cycle of cyclops (emerging from diapause) occurs much earlier; the next maximum of daphnia is observed earlier. At the same time, the level of development of zooplankton in 2019 was less than 30–40 years ago. It is possible that the reason for this is an increase of anoxia in the hypolimnion, caused by the early onset and increase in the duration of stratification of the water mass observed in recent decades, as well as by the eutrophication of the reservoir.

Keywords: plankton succession, stratification, anoxia, Copepoda, Cladocera, zooplankton, phytoplankton, phosphorus, eutrophication, climate warming, Mozhaysk Reservoir

**ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС,
ЗООПЕРИФИТОН**

УДК 595.36(87)

**ФАКТОРЫ, СПОСОБСТВУЮЩИЕ ВСЕЛЕНИЮ РАКОВ *Procambarus clarkia*
И СНИЖЕНИЮ БИОРАЗНООБРАЗИЯ В ВЕТЛАНДЕ ЦАОХАЙ¹**
© 2022 г. Цин Ли^{a, b}, Бинь Се^{a, *}, Юнсян Чень^a, Хайтао Чжао^a, Сяосюй Сюэ^a, Ту Фэн^a^a Колледж экологической инженерии Гуйчжоуского университета инженерных наук,
Бицзе, провинция Гуйчжоу, Китай^b Карлтонский университет, факультет биологии, Оттава, Канада

*e-mail: hebin123kewen@163.com

Поступила в редакцию 08.06.2021 г.

После доработки 21.12.2021 г.

Принята к публикации 18.01.2022 г.

На основе сравнения трех отчетов об исследованиях в Цаохэе, проводимых с 1986 г. раз в десятилетие в течение последних 30 лет, можно утверждать, что некоторые физические и химические факторы (например, снижение солёности воды, изменчивость рН) создали предпосылки для вселения *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) в Цаохай (заболоченное место, расположенное в Гуйчжоу, Юго-Западный Китай) в 2010 г. Кроме того, такие факторы как, увеличение потребления органического кислорода и общего азота отражают обилие растительной пищи (остатки сосудистых растений) для этого чужеродного рака. Предполагается, что успешное вселение чужеродных раков связано с деятельностью человека и присутствием водоплавающих птиц Anatidae в водотоках. Прямое и косвенное влияние инвазии раков в Цаохай оценено путем сравнения данных за период перед 2010 г. и по истечении 2010 г. Хотя это всеядный вид, употребление в пищу животной пищи более способствует его росту и размножению. Вселение красных болотных раков оказывало негативное влияние на погруженные растения, кольчатых червей, водных насекомых и земноводных. Напротив, увеличение количества этих чужеродных раков способствовало обогащению источников питания для птиц Ciconiiformis. Необходимы дальнейшие исследования, чтобы более детально изучить проблему вселения раков.

Ключевые слова: инвазия раков, всеядность, фауна, макрофиты

DOI: 10.31857/S0320965222040222

**Factors Inducing the Crayfish *Procambarus clarkii* Invasion
and Loss of Diversity in Caohai Wetland**
Qing Li^{a, b}, Bin He^{a, *}, Yongxiang Chen^a, Haitao Zhao^a, Xiaohui Xue^a, and Tu Feng^a^a College of Ecological Engineering, Guizhou University of Engineering Science,
Bijie, Guizhou Province, China^b Department of Biology, Carleton University, Ottawa, Canada

*e-mail: hebin123kewen@163.com

Abstract—Through comparing three survey reports of Caohai since 1986 once a decade in the past thirty years, we confirm that some physical and chemical factors directly (e.g. a decrease of water salinity, pH variability) have provided opportunities for the invasion of *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) in Caohai (a wetland situated in Guizhou, South-West China) in 2010. In addition, some physical and chemical factors (e.g. an increase of organic oxygen consumption and total nitrogen) reflect the richness of herbivorous food (vascular plants residues) for this exotic crayfish. Furthermore, we suggest that the successful invasion of exotic crayfish is related to human activity and the presence of Anatidae waterflows. Direct and indirect effects of crayfish invasion on Caohai have been evaluated by comparing data between before 2010 and after 2010. Although it is an omnivorous species, eating animal food is more conducive to its growth and reproduction. Invasion of red swamp crayfish had a negative effect on submerged plants, Annelida, aquatic insects and amphibians. By contrast, increases in this exotic crayfish provides a richer food source for Ciconiiformis birds. Further research is needed to solve crayfish invasion thoroughly.

Keywords: crayfish invasion, omnivores, fauna, macrophyte

¹ Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2022, Vol. 15, No. 4 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>.

ДОПОЛНЕНИЕ К ФАУНЕ ПАРАЗИТОВ ПИЛЕНГАСА
Planiliza haematocheila (Mugilidae)© 2022 г. В. М. Юрахно^а, *, Е. А. Кожурин^б^аИнститут биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Российской академии наук, Севастополь, Россия^бАзово-Черноморский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Ростов-на-Дону, Россия

*e-mail: viola_taurica@mail.ru

Поступила в редакцию 08.10.2021 г.

После доработки 03.12.2021 г.

Принята к публикации 20.01.2022 г.

На основе собственных и литературных данных рассмотрена полная картина зараженности кефалевой рыбы пиленгаса *Planiliza haematocheila* (Temminck & Schlegel, 1845) паразитами разных систематических групп, существующая на настоящий момент. Впервые дан критический анализ некоторых работ, позволивший, с одной стороны, откорректировать список валидных видов паразитических организмов пиленгаса, с другой стороны, определить сомнительные виды, нуждающиеся в дополнительном исследовании.

Ключевые слова: паразиты, *Planiliza haematocheila*, Тихий океан, Черное море, Азовское море

DOI: 10.31857/S0320965222040313

ВВЕДЕНИЕ

Пиленгас, как и все представители сем. Mugilidae (Кефалевые), — промысловый вид рыб, имеющий важное значение в жизни человека. В связи с этим большой теоретический и практический интерес представляет изучение его паразитов. Важно знать их видовой состав, жизненные циклы, возможную патогенность и связанные с ней болезни хозяина. С вселением пиленгаса в Понто-Азовский бассейн возникла необходимость выявить его возможное влияние на паразитофауну аборигенных кефалей и других видов рыб. Проведенный нами анализ паразитов пиленгаса в нативном ареале — западной части Тихого океана (преимущественно во впадающих в него реках, где, как правило, из-за массовых скоплений исследуется данный вид рыб) и в местах интродукции — Азовском и Черном морях (Юрахно, 2020) не мог дать полноценной картины о паразитах *Planiliza haematocheila* из-за отсутствия на тот момент информации о некоторых работах, проведенных в этой области.

Цель работы — откорректировать список валидных видов паразитических организмов пиленгаса с учетом новых данных и по возможности выявить виды, нуждающиеся в дополнительном исследовании.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В основу работы положены собственные материалы по микроспоридиям пиленгаса из Понто-Азовского региона, собранных в 1996–2010 гг. (от 56 экз. рыб), препараты микроспоридий, найденных в Азовском и Черном морях в 2004–2006 гг. сотрудниками Запорожского университета и Южного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ЮгНИРО) (от несколько сотен *P. haematocheila*), а также препараты микро- и микроспоридий (от >100 экз. рыб) из Японского моря в 2004–2005 гг., изготовленные сотрудниками Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО).

Материал собран методом неполных паразитологических вскрытий обнаружения микропаразитов (микроспоридий и миксоспоридий) (Быховская-Павловская, 1985) и обработан по общепринятой методике (Донец, Шульман, 1973). Также проанализированы дополнительные литературные данные, касающиеся паразитофауны пиленгаса.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Обзорные работы по гельминтам отдельных систематических групп рыб или по гельминтам отдельных систематических групп паразитов определенного географического региона хорошо

известны (Корнийчук и др., 2016; Жохов и др., 2021 и т.д.). В данной работе рассмотрена мировая фауна паразитов самых разнообразных систематических групп, встречающихся в пиленгасе. К настоящему времени у этого вида рыб в нативном ареале и в местах вселения известно 85 видов паразитов (один вид микроспоридий, шесть видов микоспоридий, 12 видов моногеней, 47 видов трематод, один вид цестод, восемь видов нематод, пять видов скребней, четыре вида копепоидов, один вид изопод) (Мальцев, Ждамиров, 1996; Мальцев, 1997; Овчаренко и др., 2000; Kostadinova, 2008; Liu et al., 2010; Sarabeev et al., 2013; Tkach et al., 2014; Юрахно, 2009; 2018; 2019; 2020 и др.; Yurakhno, Ovcharenko, 2014; Besprozvannykh et al., 2014, 2017; Sarabeev, 2015a, 2015b) (табл. 1, табл. S1).

Из списка паразитических организмов, встречающихся у пиленгаса и указанных ранее (Юрахно, 2020), для Тихого океана исключены виды моногеней *Ligophorus chabaudi* Euzet & Suriano, 1977 и *L. vanbenedeni* (Pavona & Perugia, 1890), поскольку по результатам последней ревизии паразитов данного рода все находки их у *Planiliza chaematocheila* считаются ошибочными (Sarabeev et al., 2013). Однако список паразитов пиленгаса в данном регионе пополнился не учтенными ранее тремя видами трематод — *Parasaccocoelium haematocheilum* Besprozvannykh, Atopkin, Ermolenko & Nikitenko, 2014 и *Parasaccocoelium polyovum* Besprozvannykh, Atopkin, Ermolenko & Nikitenko, 2014 (бассейн р. Раздольная, Приморский край России), причем второй вид паразитов найден и у лобана *Mugil cephalus* L., 1758 (Besprozvannykh et al., 2014), а также *Skrjabinolecithum pyriforme* Besprozvannykh, Atopkin, Ermolenko & Beloded, 2017, обнаруженный этими авторами тоже у лобана в дельтах рек Киевка и Раздольная (Приморский край России) (Besprozvannykh et al., 2017).

Следует учесть, что указанный в работе (Юрахно, 2020) тихоокеанский вид трематоды *Pseudohapladena mugili* (Zhukov, 1971) Overstreet & Curran, 2005 сведен в синоним *Parasaccocoelium mugili* Zhukov, 1971 (Besprozvannykh et al., 2014), имеющего в качестве хозяев и пиленгаса, и лобана.

При рассмотрении встречаемости двух видов моногеней *Ligophorus llewellyni* Dmitrieva, Gerasev & Pron'kina, 2007 и *L. pilengas* Sarabeev & Balbuena, 2004 у пиленгаса из Тихого океана (Юрахно, 2020) следует указать их находки и в Южно-Китайском море, поскольку они обнаружены не только в водах России, но также Китая и Вьетнама (Zhang et al., 2003; Дмитриева и др., 2013). Таким образом, с учетом этих данных, у пиленгаса Южно-Китайского моря присутствуют 14 видов паразитов, два из которых найдены в водах северного Вьетнама.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

При анализе паразитофауны пиленгаса у авторов вызвали сомнения данные о паразитах пиленгаса, приведенные Ю.В. Пряхиным (2011). Паразитические организмы не были учтены по ряду причин: маловероятность наличия у пиленгаса пресноводных видов, многочисленные ошибки в написании латинских названий или упоминание вовсе не существующих видов, отсутствие понимания в разграничении групп микро- и микоспоридий, определение ряда паразитов только до уровня рода, а также указание при анализе литературных источников в паразитологическом разделе всего лишь одной, притом ихтиологической и очень старой работы (Казанский и др., 1968), а также рассмотрение паразитологических данных других ученых со ссылками на неких анонимных украинских исследователей.

Так, в работе Ю.В. Пряхина (2011) указано, что у пиленгаса встречается 38 видов паразитов из разных систематических групп, в том числе восемь видов микроспоридий, семь — инфузорий, пять — моногеней, один — цестод, 11 — трематод, три — нематод, два — скребней и один вид копепоидов. Можно только догадываться, что это либо общее число видов, характерных для данного вида рыб, либо число видов *P. haematocheila* в Тихоокеанском регионе, поскольку далее автор пишет, что паразитофауна пиленгаса в новых условиях (в Черном и Азовском морях) насчитывает 18–20 преимущественно эктопаразитов и включает в себя (помимо специфичных для Дальнего Востока видов) представителей местной фауны. Есть основания полагать, что эти данные не соответствуют действительности даже на момент написания статьи. Неясен их источник и не уточняется водный объект, для которого приводятся указанные данные. В настоящее время у пиленгаса найден лишь один вид микроспоридий (не восемь) и шесть видов микоспоридий. Легко спутать похожие названия, и далее автор в этой работе приводит вместо микроспоридии микоспоридию *Muxobolus parvus* (ошибочное написание *Mixobolus*). Сомнительной является информация об интродукции *Ligophorus chabaudi* Euzet & Suriano, 1977 вместе с хозяином и о его широком распространении в Азово-Черноморском регионе. Как было отмечено выше, этот вид у пиленгаса, согласно современным источникам, не встречается. Указанный Ю.В. Пряхиным, по неопубликованным данным О. Лисицыной (Институт зоологии Национальной академии наук Украины), *Neoechinorhynchus tytosuri* предположительно является *Acanthogyrus (Acanthosentis) tylosuri* (Yamaguti, 1939). В этой же работе имеется указание на присутствие у азовского вселенца клинических признаков ихтиофоза — грибкового заболевания, которое в нативном ареале не отмечали. Автор рассматривает

Таблица 1. Виды паразитов *Planiliza haematocheila* в местах вселения

Черное море	Азовское море
	Microsporidia
—	<i>Loma mugili</i> Ovcharenko, Sarabeev, Wita & Czaplińska, 2000
	Myxosporea
<i>Myxobolus parvus</i> Schulman, 1962	<i>Myxobolus parvus</i>
	Monogenea
<i>Ligophorus cephalis</i> Rubtsova, Balbuena, Sarabeev, Blasco-Costa & Euzet, 2006	<i>Ligophorus cephalis</i>
<i>L. kaohsianghsieni</i> (Gusev, 1962)	<i>L. kaohsianghsieni</i>
<i>L. llewellyni</i> Dmitrieva, Gerasev & Pron'kina, 2007	<i>L. llewellyni</i>
<i>L. pilengas</i> Sarabeev & Balbuena, 2004	<i>L. pilengas</i>
<i>L. szidati</i> Euzet et Suriano, 1977	<i>L. szidati</i>
<i>Gyrodactylus mugili</i> Zhukov, 1970	<i>Gyrodactylus mugili</i>
<i>G. zhukovi</i> Ling, 1962	<i>G. zhukovi</i>
<i>Solostamenides mugilis</i> (Vogt, 1879) Unnithan, 1971	<i>Solostamenides mugilis</i>
	Trematoda (adults)
<i>Dicrogaster contracta</i> Looss, 1902	<i>Dicrogaster contracta</i>
<i>Haploporus lateralis</i> Looss, 1902	<i>Haploporus lateralis</i>
<i>Saccocoelium obesum</i> Looss, 1902	<i>Saccocoelium obesum</i>
<i>S. tensum</i> Looss, 1902	<i>S. tensum</i>
<i>Haplospalchnus pachysomus</i> (Eysenhardt, 1829)	<i>Haplospalchnus pachysomus</i>
<i>Bunocotyle cingulata</i> Odhner, 1928	<i>Bunocotyle cingulata</i>
<i>Saturnius papernai</i> Overstreet, 1977	<i>Saturnius papernai</i>
<i>Lecithaster galeatus</i> Looss, 1907	<i>Lecithaster galeatus</i>
	Trematoda (larvae)
—	<i>Timoniella imbutiformis</i> (Molin, 1859) Brooks, 1980
—	<i>Diplostomum paracaudum</i> (Iles, 1959)
<i>Diplostomum pseudospathaceum</i> Niewiadomska, 1984	<i>D. pseudospathaceum</i>
<i>D. rutili</i> Razmashkin, 1969	<i>D. rutili</i>
<i>D. spathaceum</i> (Rudolphi, 1819)	<i>D. spathaceum</i>
<i>Posthodiplostomum brevicaudatum</i> (Nordmann, 1832)	<i>Posthodiplostomum brevicaudatum</i>
<i>Tylodelphys clavata</i> (Nordmann, 1832)	<i>Tylodelphys clavata</i>
—	<i>Ascocotyle coleostoma</i> (Looss, 1896)
<i>Ascocotyle sinoecum</i> Ciurea, 1933	<i>A. sinoecum</i>
<i>A. longa</i> Ransom, 1920	<i>A. longa</i>
<i>Cryptocotyle concavum</i> (Creplin, 1825)	<i>Cryptocotyle concavum</i>
<i>Pygidiopsis genata</i> Looss, 1907	<i>Pygidiopsis genata</i>
	Nematoda
<i>Cosmocephalus obvelatus</i> (Creplin, 1825)	<i>Cosmocephalus obvelatus</i>
<i>Contracaecum microcephalum</i> (Rudolphi, 1819)	<i>Contracaecum microcephalum</i>
<i>Hysterothylacium aduncum</i> (Rudolphi, 1802)	—
<i>Pseudocapillaria tomentosa</i> (Dujardin, 1843)	—
<i>Dichelyne minutus</i> (Rudolphi, 1819)	—
	Acanthocephala
<i>Neoechinorhynchus agilis</i> (Rudolphi, 1819)	<i>Neoechinorhynchus agilis</i>
<i>N. (Hebesoma) personatus</i> Tkach, Sarabeev, Shvetsova, 2014	<i>N. (Hebesoma) personatus</i>
<i>Acanthogyrus (Acanthosentis) tylosuri</i> (Yamaguti, 1939)	<i>Acanthogyrus (Acanthosentis) tylosuri</i>
	Copepoda
<i>Ergasilus nanus</i> van Beneden, 1871	—
	Isopoda
—	<i>Lironeca taurica</i> Czerniavsky, 1868

Примечание. Районы сбора материала в Черном море — преимущественно побережье Крыма (Россия) с центрами исследования в городах Севастополь и Керчь, в Азовском море — юг Украины с центрами исследования в г. Геническ и Молочном лимане. “—” — отсутствие вида.

факт гибели 47.7 млн экз. молоди и 14 тыс. экз. взрослых особей пиленгаса, а 60% рыб имели клинические признаки болезни осенью 1996 г. в Молочном лимане Азовского моря со ссылкой на безымянных украинских исследователей и органы рыбоохраны. Описание покрытых красными псевдоцистодами микроспоридий жабр позволяет понять, что речь идет об исследованиях В.Н. Мальцева (1999) и Овчаренко с соавт. (Овчаренко и др., 2000) *Loma mugili* Ovcharenko, Sarabeev, Wita & Czaplińska, 2000. Ошибочно указывается, что этот вид микроспоридий свойственен глоссе *Platichthys flesus* (L., 1758), в которой на самом деле паразитирует микроспоридия *Glugea stephani* (Hagenmuller, 1899) Woodcock, 1904, причем локализацией последней служат только кишечник, брыжейка и печень (Найденова и др., 1975). Интересна информация, что на теле и жабрах ослабленных рыб вторично давали вспышку численности инфузории *Scyphidia* sp., *Trichodina* sp. и загадочная моногенея *G. zhurjvi*, о которой в иных источниках не упоминается.

Результат собственных исследований Ю.В. Пряхина (2011) — это констатация зараженности сеголетков пиленгаса гельминтами *L. chabaudi* и *Diplostomum* sp. в Таганрогском заливе в периоды зимовки, а также отдельные находки *Ligula intestinalis* (L., 1758), окончательным хозяином которой служат рыбацкие птицы. Однако современные исследования доказали, что все находки *Ligophorus chabaudi* у пиленгаса ошибочны (Sarabeev et al., 2013).

Продолжая описывать собственные сборы, автор пишет, что при исследовании рыб в конце зимовки в 1996–1997 гг. в северо-западной части Азовского моря отмечена зараженность особей только двумя видами паразитов (Пряхин, 2011). На жабрах, по его мнению, найдена моногенея *Ancyrocephalus vanbenedeni* (правильное название — *Ligophorus vanbenedeni* (Pagona & Perugia, 1890) — вид, по данным других авторов, не встречающийся у пиленгаса (Sarabeev et al., 2013), а в хрусталике глаза — метацеркарии *Diplostomum* sp. В ноябре 2004 г. у пиленгаса разного возраста зарегистрировано четыре вида паразитов — два вида моногеней рода *Lygophorus* и трематода *Saccocoelium tensum* (правильное название — *Saccocoelium tensum* Looss, 1902) (четвертый вид не указан). Другие два широко распространенных пресноводных вида паразитов, встреченных Ю.В. Пряхиным (Пряхин, 2011) в пиленгасе из Азовского моря — это *Diplostomum* sp. и *Tylodelphis clayata* (правильное название *Tylodelphis clavata* (von Nordmann, 1832) Diesing, 1850). Последнее определение вызывает сомнение, поскольку этот паразит встречается исключительно в пресноводных рыбах, среди которых число хозяев ~60. В этой же статье Ю.В. Пряхин указывает, что на основе его многочисленных исследований рыб из промысловых уловов и при

выполнении учетных траловых съемок в период зимовки пиленгаса в центральной части Азовского моря отмечено крайне небольшое заражение рыб нерестовой популяции. По его данным, экстенсивность инвазии варьировала от 1.4 до 2.3%, что соответствовало данным анонимных украинских ученых, у которых экстенсивность инвазии половозрелых особей, выловленных в центральной части Азовского моря, была 2.1%.

Вызывает сомнение утверждение Ю.В. Пряхина (2011), что в отдельных случаях зараженных взрослых рыб можно отличить без специального паразитологического обследования — путем внешнего осмотра. По его мнению, такие особи выделяются худобой и дряхлостью мускулатуры, а жировые запасы их крайне низки. По визуальной оценке, ожирение внутренностей больных рыб в среднем на 2 балла ниже, чем у основной массы здоровых рыб. Это утверждение не встречалось более ни в одном литературном источнике и не нашло подтверждения в наших практических исследованиях.

Надо отметить, что вывод автора обсуждаемой работы о спорадическом характере инвазии пиленгаса, в связи с ее низким уровнем, достаточно верен и убедителен. Для большинства районов обитания пиленгаса зараженность паразитами в той или иной степени характерна, но эпизоотии не имеют существенного распространения даже в местах повышенной концентрации рыб в теплый период года.

Безусловно, нуждаются в проверке данные, представленные в тезисном варианте изложения, о нахождении у пиленгаса из Азовского моря ресничных инфузорий *Trichodina acuta* Lom, 1961 (Сыроватка, Низова, 2000) и *T. ovonucleata* Raabe, 1958 (Сабодаш и др., 1993; Сыроватка, Низова, 2000).

К настоящему времени в Тихоокеанском регионе у пиленгаса подтверждено 54 вида паразитов (табл. S1, рис. 1). Однако, по мнению Ю.В. Пряхина (2011), на момент вселения дальневосточного пиленгаса в Азово-Черноморский бассейн заключение об удовлетворительном паразитологическом состоянии сделано в результате недостаточной осведомленности ученых о паразитофауне вселенца.

После интродукции тихоокеанского пиленгаса в Азово-Черноморский бассейн фауна его паразитов претерпела значительные изменения. В результате интродукции пиленгас потерял 45 видов и приобрел 31 вид паразитов. В Черном море у него зарегистрировано 35 видов паразитов, в Азовском море — 34 вида (табл. 1, рис. 1), из них общие для Тихоокеанского и Понто-Азовского регионов — лишь девять видов паразитов, большая часть которых имеет прямой жизненный цикл. Из 40 видов паразитов, зарегистрированных у пиленгаса в фауне Понто-Азовского бас-

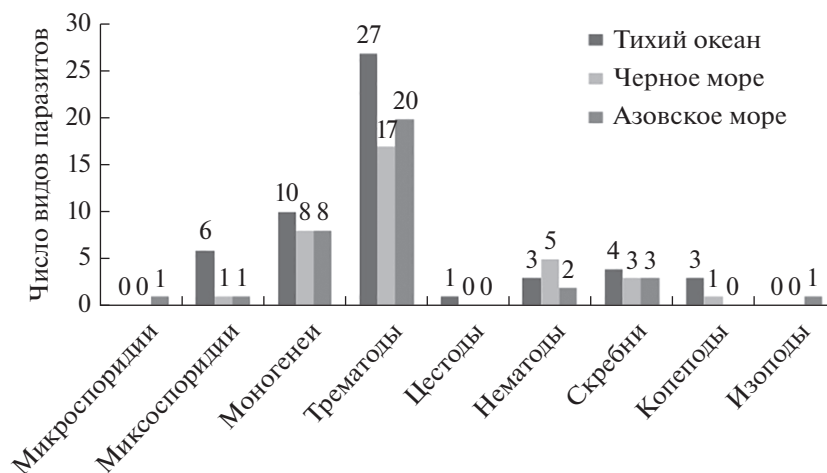


Рис. 1. Паразиты пиленгаса в нативном регионе (Тихий океан) и местах вселения (Черное и Азовское моря). Над столбцами указано число видов паразитов пиленгаса.

сейна, 31 вид встречается и в Черном, и в Азовском море (Юрахно, 2020). Во всех трех сравниваемых регионах среди групп паразитов пиленгаса преобладают трематоды, второе место по количеству видов занимают моногенеи, которых, как правило, в 2–2.5 раза меньше, чем трематод. Миксоспоридии занимают третье место по числу видов в нативном ареале, в местах вселения они представлены лишь одним видом. Остальные группы включают в себя пять и менее видов в каждом регионе. Следует отметить отсутствие информации о находках видов изопод и микроспоридий в тихоокеанских водах, представителей этих же групп паразитов, а также цестод в Черном море, копепод и цестод в Азовском море (рис. 1).

Выводы. Паразитофауна пиленгаса богата и разнообразна, она включает в себя 85 представителей различных систематических групп, среди которых по количеству видов доминируют трематоды и моногенеи. В процессе интродукции пиленгас потерял ~83% видов паразитов, встречающихся в нативном (тихоокеанском) ареале, или 53% общего числа видов, известных для данного вида рыб, при этом приобрел значительное количество – 77.5% видов Понто-Азовского бассейна (36% общего числа видов паразитов пиленгаса). Остальные виды паразитов встречаются на протяжении всего ареала пиленгаса (11% общего числа видов). Для установления точной видовой идентификации отдельных представителей паразитофауны пиленгаса необходимо проведение дополнительных исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотруднику Керченского государственного морского технологического университета профессору Е.П. Губанову за предло-

жение написать статью по данным комплексного исследования паразитофауны пиленгаса в связи с его интродукцией.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 121030100028-0 “Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана”.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

Дополнительный материал (табл. S1) публикуется только в электронном формате на сайтах <https://link.springer.com> и <https://www.elibrary.ru>.

Таблица S1. Виды паразитов *Planiliza haematocheila* в нативном ареале – западной части Тихого океана.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб: руководство по изучению. Методы зоологических исследований – практике. Ленинград: Наука.
- Дмитриева Е.В., Герасев П.И., Колпаков Н.В. и др. 2013. К фауне моногеней (Plathelminthes: Monogenea) морских рыб Вьетнама. III. *Ligophorus* spp. с трех видов кефалей (Pisces: Mugilidae) // Известия ТИНРО. Т. 172. С. 224.
- Донец З.С., Шульман С.С. 1973. О методах исследования Muxosporidia (Protozoa, Cnidosporidia) // Паразитология. Т. 7. Вып. 2. С. 191.
- Жохов А.Е., Пугачева М.Н., Поддубная Л.Г. 2021. Пресноводные трематоды рода *Sanguinicola* (Digenea: Arogocotylidae) в Европе: распространение, распределение по хозяевам, характеристики зараженности рыб и моллюсков (обзор) // Биология внутр.

- вод. № 3. С. 271.
<https://doi.org/10.31857/S0320965221020170>
- Казанский Б.Н., Королева В.П., Жиленко Т.П. 1968. Некоторые черты биологии угая (дальневосточной красноперки) — *Leuciscus brandti* Дубовку и пиленгаса *Lisa (Mugil) so-iuyu* (Basilewsky) // Ученые записки Дальневосточного университета. Т. 15. Вып. 11. С. 3.
- Корнийчук Ю.М., Пронькина Н.В., Полякова Т.А. 2016. Фауна гельминтов рыб семейства Syngnathidae у черноморского побережья Крыма // Современные проблемы теоретической и морской паразитологии: сборник научных статей. Севастополь: Бондаренко Н.Ю. С. 84.
- Мальцев В.Н. 1997. Некоторые паразитологические аспекты интродукции дальневосточного пиленгаса (*Mugil so-iuyu* Basilewsky) в Азово-черноморском бассейне // Тез. докл. конф. мол. ученых “Биомониторинг и рациональное использование гидробионтов”. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр. С. 49.
- Мальцев В.Н. 1999. Паразитарные и инфекционные болезни дальневосточного пиленгаса в Азовском море // Матер. нац.-практ. конф. паразитологов (3–5 листопада 1999 р., Київ). Киев: Вид-во нац. аграр. ун-ту. С. 104.
- Мальцев В.Н., Ждамиров В.И. 1996. О паразитофауне пиленгаса (*Mugil so-iuyu* Basilewsky) Керченского пролива // Керчь: Труды ЮгНИРО. Т. 42. С. 229.
- Найденова Н.Н., Шульман С.С., Донец З.С. 1975. Тип Protozoa, класс Plasmosporidia // Определитель паразитов позвоночных Черного и Азовского морей. Паразитические беспозвоночные рыб, рыбоядных птиц и морских млекопитающих. Киев: Наукова думка. С. 50.
- Овчаренко Н.А., Сарabeeв В.Л., Вита И., Чаплинска У. 2000. *Loma tugini* sp. n. — новая микроспоридия из жабр пиленгаса (*Mugil soiyu*) // Вестник зоологии. Т. 34. № 4–5. С. 9.
- Пряхин Ю.В. 2011. Азово-черноморская популяция пиленгаса // Наука Кубани. № 1. С. 4.
- Сабодаш В.М., Семененко Л.И., Яновский Э.Г. 1993. О паразитарных заболеваниях пиленгаса в районах акклиматизации // 11 конф. Украинского общества паразитологов. Киев. С. 135.
- Сыроватка Н.И., Низова Г.А. 2000. Формирование паразитофауны пиленгаса в водоемах Азовского бассейна // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна: Сборник науч. трудов (1998–1999 гг.). АЗНИИРХ. Ростов-на-Дону: БКИ. С. 172.
- Юрахно В.М. 2009. Болезни черноморских и азовских рыб, вызываемые микроспоридиями (Мухозоа: Мухоспореа) // Экология моря. Т. 77. С. 33.
- Юрахно В.М. 2018. Условно-патогенные микропаразиты морских рыб Понто-Азовского бассейна // Современная паразитология — основные тренды и вызовы. Матер. VI съезда паразитологического общества: Междунар. конф. (15–19 октября 2018 г., Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург). Санкт-Петербург: Изд-во “Лема”. С. 268.
- Юрахно В.М. 2019. Паразиты пиленгаса *Planiliza haematocheila* // Школа по теоретической и морской паразитологии: Тез. докл. VII Всерос. конф. с междунар. участием, 9–14 сентября 2019 г., г. Севастополь. Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ. С. 102.
- Юрахно В.М. 2020. Паразиты пиленгаса *Planiliza haematocheila* (Temminck & Schlegel, 1845) (Actinopterygii: Mugilidae) в нативном ареале и местах вселения // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 13. № 2. С. 120.
<https://doi.org/10.1134/S2075111720030133>
- Besprozvannykh V.V., Atopkin D.M., Ermolenko A.V., Nikitenko A. Yu. 2014. Restoration of the genus *Parasaccoelium* Zhukov, 1971 (Digenea: Haploporidae) and a description of two new species from mugilid fish in the Far East of Russia // J. Helminthol. V. 89. № 05. P. 1.
<https://doi.org/10.1017/S0022149X14000443>
- Besprozvannykh V.V., Atopkin D.M., Ermolenko A.V., Beloded A. Yu. 2017. Morphometric and molecular analyses of *Skrijabinolecithum pyriforme* n. sp. (Digenea: Haploporidae) in mullet fish from the Primorsky Region, Russia // J. Helminthol. V. 91. № 5. P. 625.
<https://doi.org/10.1017/S0022149X16000626>
- Kostadinova A. 2008. A checklist of macroparasites of *Liza haematocheila* (Temminck & Schlegel) (Teleostei: Mugilidae) // Parasites & Vectors. V. 1. P. 1.
- Liu S., Peng W., Gao P. et al. 2010. Digenean parasites of Chinese marine fishes: a list of species, hosts and geographical distribution // Syst. Parasitol. V. 75. № 1. P. 1.
- Sarabeev V. 2015a. Mortality of juvenile so-iuyu mullet, *Liza haematocheilus* (Teleostei, Mugilidae), in the Sea of Azov associated with metacercaria (Digenea) // Vestnik zoologii. V. 49. № 6. P. 537.
- Sarabeev V. 2015b. Helminth species richness of introduced and native grey mullets (Teleostei: Mugilidae) // Parasitol. Internation. V. 64. P. 6.
- Sarabeev V., Rubtsova N., Yang T., Balbuena J.A. 2013. Taxonomic revision of the Atlantic and Pacific species of *Ligophorus* (Monogenea, Dactylogyridae) from mullets (Teleostei, Mugilidae) with the proposal of a new genus and description of four new species // Вестник зоологии. № 28.
- Tkach Ie.V., Sarabeev V.L., Shvetsova L.S. 2014. Taxonomic status of *Neoechinorhynchus agilis* (Acanthocephala, Neoechinorhynchidae), with a description of two new species of the genus from the Atlantic and Pacific mullets (Teleostei, Mugilidae) // Vestnik zoologii. V. 48. № 4. P. 291.
- Yurakhno V.M., Ovcharenko M.O. 2014. Study of Мухоспореа (Мухозоа), infecting worldwide mullets with description of a new species // Parasitol. Res. V. 113. P. 3661.
- Zhang J.Y., Yang T.B., Liu L., Xuejuan D. 2003. A list of monogeneans from Chinese marine fishes // Syst. Parasitol. V. 54. P. 111.

Supplement to the Mullet *Planiliza haematocheila* (Mugilidae) Parasite Fauna

V. M. Yurakhno^{1, *} and E. A. Kozhurin²

¹*Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia*

²*Azov-Black Sea Branch of the All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography ("AZNIIRKH"), Rostov-on-Don, Russia*

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

Based on the our own and literature data, a complete picture of the infection of the So-iuy mullet *Planiliza haematocheila* (Temminck & Schlegel, 1845) with parasites of different taxonomic groups, which exists at the moment, is given. For the first time, a critical analysis of some works was carried out, which made it possible, on the one hand, to correct the list of valid species of parasitic organisms of the pilengas, on the other hand, to identify dubious species in need of additional research.

Keywords: parasites, *Planiliza haematocheila*, the Pacific Ocean, the Black Sea, the Sea of Azov

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПАРАЗИТОФАУНЫ ОСТРОМОРДОЙ
ЛЯГУШКИ *Rana arvalis* В СРЕДОВЫХ ГРАДИЕНТАХ УРАЛА© 2022 г. А. В. Буракова^{а, *}, В. Л. Вершинин^{а, б, **}, С. Д. Вершинина^а^аИнститут экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук, Екатеринбург, Россия^бУральский федеральный университет, кафедра биоразнообразия и биоэкологии, Екатеринбург, Россия

*e-mail: annabios@list.ru

**e-mail: vol_de_mar@list.ru

Поступила в редакцию 22.06.2021 г.

После доработки 07.12.2021 г.

Принята к публикации 08.12.2021 г.

Проанализированы паразитоценозы *Rana arvalis* Nilss., 1842 в градиентах природных и урбанистических ландшафтов Урала. Обнаружено 12 видов гельминтов (типы Platyhelminthes и Nematoda). Показано, что изменение соотношения паразитов разных таксонов обусловлено различиями в биологии групп паразитов и микробиотопическими особенностями местообитаний хозяев. Трансформация паразитоценозов в популяциях *R. arvalis* урбаноценоза Среднего Урала сопровождается обеднением видового состава паразитов и увеличением доли трематод. В период завершения метаморфоза *R. arvalis* расширяется видовой спектр макропаразитов различной локализации и появляются редкие виды гельминтов, что связано с расширением пищевого спектра амфибий. Таким образом, особенности видового богатства и структуры паразитарных сообществ остромордой лягушки во многом связаны с термо- и влагообеспеченностью и их соотношением в определенных биоценозах.

Ключевые слова: остромордая лягушка, паразиты, урбанизация, природный градиент, онтогенез

DOI: 10.31857/S0320965222040076

ВВЕДЕНИЕ

Остромордая лягушка *Rana arvalis* Nilsson, 1842 – широкоареальный и экологически пластичный вид бесхвостых амфибий (Кузьмин, 1999). В пределах России паразитофауна этого вида описана в Калининградской (Голикова, 1960) и Вологодской (Радченко, Шабунов, 2008) областях. Наиболее полно гельминтофауна *R. arvalis* изучена на территории Среднего Поволжья (Чихляев и др., 2015; Chikhlyayev, Ruchin, 2021), Башкирии (Юмагулова, 2000; Зарипова и др., 2008; Зарипова и др., 2018), Западной Сибири (Куранова, 1988; Буракова, 2012; Жигилева, Кирина, 2015) и Новосибирской обл. (Золотаренко, Соусь, 1976), на территории Ханты-Мансийский автономный округ-Югра (Ибрагимова, Стариков, 2013; Ибрагимова, Наконечный, 2017) и Республики Бурятия (Щепина и др., 2009; Балданова и др., 2010).

Для Уральского региона имеются сведения по паразитоценозам городских агломераций г. Екатеринбург (Вершинин и др., 2017), Полярного Урала (Вершинин и др., 2018) и Южного Урала и Зауралья (Даниловский, 1997; Буракова, Верши-

нин, 2016). Поскольку Уральская горная страна имеет значительную протяженность с севера на юг (~2300 км), пересекает несколько ландшафтно-климатических зон и является естественной границей между Европой и Азией (Чикишев, 1966), изучение паразитоценозов *R. arvalis* на Урале представляется весьма важным.

Цель работы – оценить изменения паразитокомплекса *R. arvalis* в средовых градиентах Урала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собирали в 2010–2019 гг. на территориях горной части и поймы р. Обь Полярного Урала, западного и восточного (городские и природные территории) склонов Среднего Урала, Восточно-Южноуральской провинции Южного Урала и Зауралья (рис. 1).

Поскольку Урал в долготном направлении пересекает восемь физико-географических областей (Чикишев, 1966), климатические различия между его северными и южными территориями очень велики (табл. 1). Геохимическая особенность нерестовых водоемов лесостепной и степной зон Зауралья – высокая естественная минерализация (табл. 2).

Сокращения: ИО – индекс обилия, экз./особь хозяина; ЭИ – экстенсивность инвазии, %.

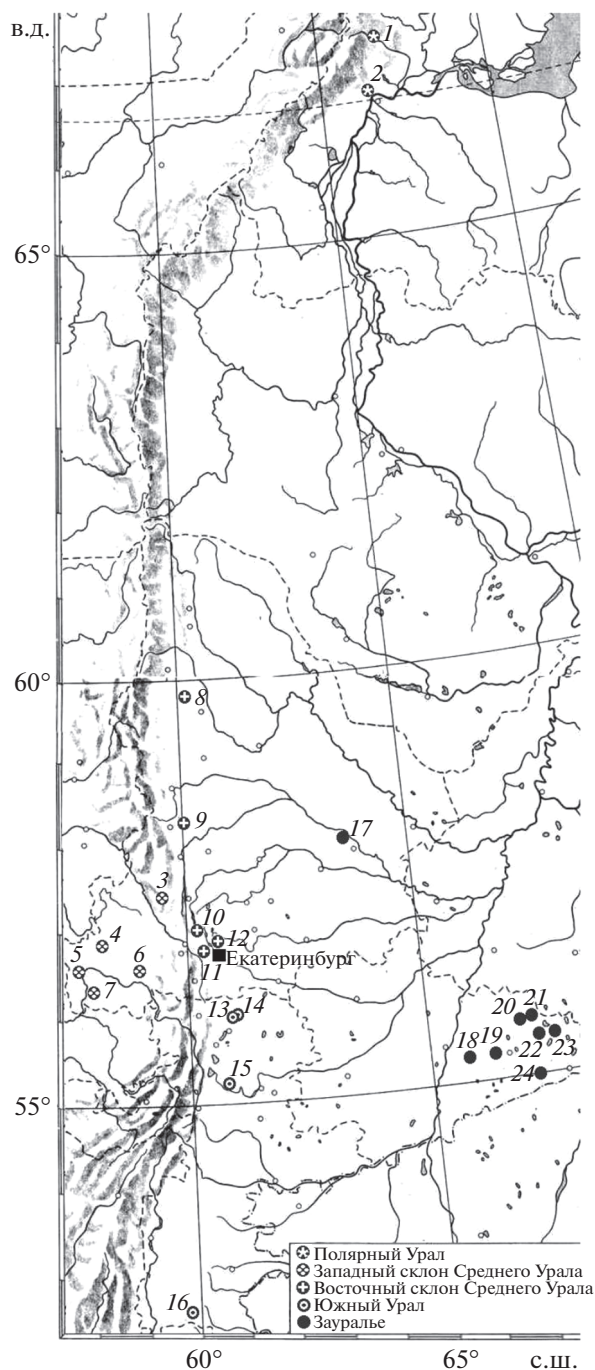


Рис. 1. Карта-схема мест сбора материала. 1 – урочище “Красный камень”, 2 – г. Лабитнанги, 3 – Висимский заповедник, 4 – пос. Вогулка, 5 – г. Красноурфимск, 6 – парк “Оленьи ручьи”, 7 – пос. Бугальш, 8 – г. Красноурфимск, 9 – пос. Октябрьский, 10 – пос. Сагра, 11 – оз. Песчаное, 12 – г. Екатеринбург (обозначен черным квадратом), 13 – оз. Берданиш, 14 – пос. Метлино, 15 – пос. Байдашево, 16 – пос. Аркаим, 17 – г. Туринск, 18 – пос. Варгаши, 19 – оз. Камышное, 20 – пос. Сунгурово, 21 – оз. Куртан, 22 – пос. Кошелево, 23 – пос. Журавлевка, 24 – оз. Степное.

Изучение паразитоценозов в градиенте урбанизации проводили на примере г. Екатеринбург, расположенного на восточном склоне Среднего Урала (рис. 1). В пределах городской агломерации выделяли селитебную и лесопарковую зоны (Vershinin et al., 2015). В качестве контроля использовали загородные популяции *R. arvalis*. Наличие среднего градиента подтверждено данными гидрохимических анализов нерестовых водоемов, полученными в лаборатории физико-химических анализов Уральского государственного горного университета. Проанализированы различия паразитоценозов животных на 52–53-й стадиях развития и завершивших метаморфоз (54-я стадия) (Дабаган, Слепцова, 1975).

Изучено 2468 экз. остромордой лягушки: с территории Полярного Урала – 30, Среднего Урала – 1833 (из них в пределах городской агломерации – 1378, природных – 455, Южного Урала – 55, Зауралья – 550 экз.

Идентификацию паразитов проводили по стандартной методике (Ивашкин и др., 1971; Рыжиков и др., 1980; Судариков и др., 2002). Зараженность лягушек оценивали по ЭИ (%) и ИО (экз./особь хозяина) (Бреев, 1976). Для оценки значимости различий по ЭИ использован критерий χ^2 с поправкой Йетса, по ИО – дисперсионный анализ. Оценка структуры доминирования проводилась с использованием подхода А.А. Кириллова (Кириллов, 2011). Значения экстенсивности инвазии и индекс обилия, значимость различий вычисляли с помощью программного пакета Statistica for Windows 6.0).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

У *R. arvalis* на исследуемых территориях зарегистрировано 12 видов паразитов, относящихся к типам Platyhelminthes (6 видов) и Nematoda (6). Видовой состав, локализация и зараженность паразитами *R. arvalis* приведены в табл. 3, 4.

В зависимости от способа поступления и особенностей цикла развития, гельминтов разделяют на три экологические группы (Чихляев, Файзулин, 2016): 1) автогенные биогельминты – взрослые стадии (мариты) трематод, циркулирующие по трофическим связям (*Dolichosaccus rastellus*, *Opisthio-glyphe ranae*, *Diplodiscus subclavatus*, *Haplometra cylindracea*); 2) аллогенные биогельминты – гельминты, активно (перкутанно) проникающие в организм амфибий из воды (*Echinoparyphium recurvatum*, *Holostephanus volgensis*); 3) автогенные геогельминты – половозрелые стадии нематод с прямым циклом развития, пассивно (перорально) заражающие хозяина при случайном контакте с инвазионными личинками на суше (*Oswaldocruzia filiiformis*, *Aplectana acuminata*, *Neorailletnema praepu-tiale*, *Cosmocercoides pulcher*, *Rhabdias bufonis*) или в

Таблица 1. Климатические особенности физико-географических областей Урала

Регион	Климат	Годовая сумма осадков, мм	Средняя температура воздуха в июле, °С	Относительная влажность воздуха летом, %	Литературный источник
Полярный Урал	Арктический, холодный	650–800 в долинах рек	+10...+12	70–80	Кривцов, Водорезов, 2016
Средний Урал	Умеренно-континентальный	400–700	+16...+19	60–65	Чижишев, 1966; Дьяченко, 1997; Кривцов, Водорезов, 2016
Западный склон	Умеренно-континентальный	600–700			
Восточный склон	Значительно континентальнее и суше климата западного склона	400–500			
Южный Урал	Континентальнее климата Среднего Урала	300–500	+18...+20, +22...+40 на крайнем юге	70–76	Чижишев, 1966; Мильков, Гвоздецкий, 1976; Дьяченко, 1997
Зауралье	Континентальный	300–400	+19...+21	30–59	Кувшинова, 1968; Дьяченко, 1997; Кривцов, Водорезов, 2016

Таблица 2. Средняя минерализация поверхностных вод и среднемесячная температура за период апрель–май

Регион	Показатель	
	минерализация, мг/дм ³	температура, °С
Средний Урал		
западный склон	198.7 ± 102.6 (n = 4)	–
восточный склон	142.1 ± 24.9 (n = 68)	11.6 ± 0.31 (n = 223)
г. Екатеринбург		
лесопарковая зона	190.4 ± 18.9 (n = 117)	11.5 ± 0.21 (n = 504)
селитебные территории	419.6 ± 18.2 (n = 128)	13.7 ± 0.17 (n = 725)
Южный Урал	216.0 ± 118.6 (n = 3)	–
Зауралье	842.3 ± 118.6 (n = 3)	–

Примечание. Даны средние значения и их ошибки, *n* – количество проб, “–” – данные отсутствуют. Минерализация – значимо при $F(5, 317) = 27.091$, $p = 0.00001$; температура – значимо при $F(2, 1449) = 39.601$, $p = 0.0000$.

воде (*Cosmocerca ornata*) (Кириллов, Кириллова, 2016; Кириллова, Кириллов, 2021), т.е. не циркулирующих по трофическим связям (рис. 2а).

Для *R. arvalis* изученных территорий Полярного Урала отмечена только нематода *Oswaldocruzia filiformis*. Для Среднего Урала выявлены нематоды *Aplectana acuminata* и *Neoraillietnema praeputiale*, не

обнаруженные в других регионах. Только для Зауралья отмечена нематода *Cosmocercoides pulcher*. За исключением Полярного Урала, повсеместно выявлены метацеркарии трематоды *Holostephanus volgensis*. Сравнительно небольшой объем сборов с территорий Полярного и Южного Урала не позволил провести исчерпывающий анализ структуры паразитоценозов данных регионов (рис. 2б).

Таблица 3. Видовой состав и показатели инвазированности паразитами *Rana arvalis* в природных экосистемах Урала

Таксон	Полярный Урал (n = 30)	Средний Урал (n = 455)	Южный Урал (n = 55)	Зауралье (n = 550)	Локализация паразита
Тип Platyhelminthes Claus, 1887					
Класс Trematoda Rudolphi, 1808	—	$\frac{28.35}{5.84^d}$	$\frac{29.09}{1.23}$	$\frac{51.09^{b,c}}{3.75}$	
<i>Dolichosaccus rastellus</i> (Olsson, 1876)	—	$\frac{6.15}{0.22}$	$\frac{23.63^b}{1.05}$	$\frac{40.91^{b,c}}{2.19^b}$	Кишечник
<i>Opisthioglyphe ranae</i> (Frölich., 1791)	—	—	$\frac{3.63}{0.05}$	$\frac{1.27}{0.04}$	То же
<i>Haplometra cylindracea</i> (Zeder., 1800)	—	$\frac{5.27}{0.14}$	$\frac{5.45}{0.05}$	$\frac{18.00^{b,c}}{0.60^{b,c}}$	Легкие
<i>Echinoparyphium recurvatum</i> (Linstow, 1873), mtc.	—	—	—	$\frac{2.55}{0.33}$	Почки
<i>Holostephanus volgensis</i> (Sudarikov, 1962), mtc.	—	$\frac{17.36^{c,d}}{5.48^d}$	$\frac{1.81}{0.07}$	$\frac{0.73}{0.57}$	Полость тела
Тип Nematoda Cobb, 1932					
Класс Chromadorea Inglis, 1983	$\frac{10}{0.43}$	$\frac{31.21^a}{1.35}$	$\frac{34.54^a}{2.03}$	$\frac{70.55^{a,b,c}}{7.54^{a,b,c}}$	—
<i>Oswaldocruzia filiformis</i> (Goeze, 1782)	$\frac{10}{0.43}$	$\frac{20.88}{0.84}$	$\frac{27.27}{1.18}$	$\frac{63.64^{a,b,c}}{4.26^{a,b,c}}$	Кишечник
<i>Cosmocerca ornata</i> (Dujardin., 1845)	—	$\frac{14.06^{c,d}}{0.35^d}$	$\frac{1.81}{0.01}$	$\frac{0.91}{0.05}$	То же
<i>Neoraillietnema praeputiale</i> (Skrjabin., 1916)	—	$\frac{2.42}{0.05}$	—	—	»
<i>Aplectana acuminata</i> (Schrank., 1788)	—	$\frac{0.43}{0.01}$	—	—	»
<i>Cosmocercoides pulcher</i> Wilkie., 1930	—	—	—	$\frac{0.55}{0.009}$	»
<i>Rhabdias bufonis</i> (Schrank., 1788)	—	$\frac{4.40}{0.09}$	$\frac{10.90^b}{0.83}$	$\frac{35.45^{b,c}}{3.22^{b,c}}$	Легкие
Число видов	1	8	7	9	

Примечание. Здесь и в табл. 4: над чертой — экстенсивность инвазии (ЭИ), %, под чертой — индекс обилия (ИО), экз./особь хозяина, mtc. — метацеркарии; n — количество исследованных лягушек, “—” — отсутствие таксона. Значимые различия: ^a с Зауральем; ^b со Средним Уралом; ^c с Южным Уралом; ^d с Зауральем.

ЭИ трематодами выше на территории Зауралья и в популяциях амфибий урбоэкосистем Среднего Урала (табл. 4), по сравнению с природными, однако ИО больше у животных с территории Среднего Урала, чем Зауралья. Зараженность метацеркариями трематоды *Holostephanus volgensis* значимо выше у амфибий Среднего Урала (табл. 3), преимущественно его восточного склона.

Самая высокая зараженность нематодами отмечена для Зауралья. У животных природных экосистем Среднего Урала, где значительный вклад вносит зараженность амфибий *Cosmocerca ornata*, ЭИ нематодами значимо выше, чем в урбоценозах (табл. 4).

Наряду с наличием общих видов (табл. 2, рис. 3), только на западном склоне отмечена нематода

Таблица 4. Видовой состав и показатели инвазированности паразитами *Rana arvalis* в природных и урбанизированных ландшафтах Среднего Урала

Виды	Средний Урал (n = 1833)		
	Западный склон (n = 173)	Восточный склон (n = 1660)	
		урбоценоз (n = 1378)	природные территории (n = 282)
Тип Platyhelminthes Claus, 1887			
Класс Trematoda Rudolphi, 1808	$\frac{24.27}{0.73}$	$\frac{40.56^a}{9.81}$	$\frac{30.85^d}{8.98^d}$
<i>Dolichosaccus rastellus</i> (Olsson, 1876)	$\frac{13.87^c}{0.52^c}$	$\frac{11.17^a}{0.70^a}$	$\frac{1.42}{0.03}$
<i>Opisthioglyphe ranae</i> (Frölich, 1791)	—	$\frac{1.59}{0.04}$	—
<i>Haplometra cylindracea</i> (Zeder, 1800)	$\frac{10.40^c}{0.21}$	$\frac{3.84}{0.22}$	$\frac{2.13}{0.10}$
<i>Echinoparyphium recurvatum</i> (Linstow, 1873), mtc.	—	$\frac{2.24}{0.17}$	—
<i>Holostephanus volgensis</i> (Sudarikov, 1962), mtc.	—	$\frac{26.41}{8.66}$	$\frac{28.01}{8.84}$
<i>Diplodiscus subclavatus</i> (Goeze, 1782)	—	$\frac{0.07}{0.0007}$	—
Тип Nematoda Cobb, 1932			
Класс Chromadorea Inglis, 1983	$\frac{53.17^c}{2.48^c}$	$\frac{11.53}{0.58}$	$\frac{17.73^b}{0.65}$
<i>Oswaldocruzia filiformis</i> (Goeze, 1782)	$\frac{40.46^c}{1.76^c}$	$\frac{9.57}{0.41}$	$\frac{8.87}{0.27}$
<i>Cosmocerca ornata</i> (Dujardin, 1845)	$\frac{19.65^c}{0.42}$	$\frac{3.62}{0.08}$	$\frac{10.64^b}{0.30^b}$
<i>Neoraillietnema praeputiale</i> (Skrjabin, 1916)	$\frac{5.20^c}{0.13^c}$	$\frac{0.29}{0.002}$	$\frac{0.35}{0.007}$
<i>Aplectana acuminata</i> (Schränk, 1788)	$\frac{1.15}{0.02}$	—	—
<i>Rhabdias bufonis</i> (Schränk, 1788)	$\frac{6.93}{0.13}$	$\frac{2.53}{0.08}$	$\frac{2.84}{0.07}$
Всего видов	7	10	7

Примечание. Значимые различия: ^a с природными экосистемами; ^b с урбоценозами; ^c с Восточным склоном; ^d с Западным склоном.

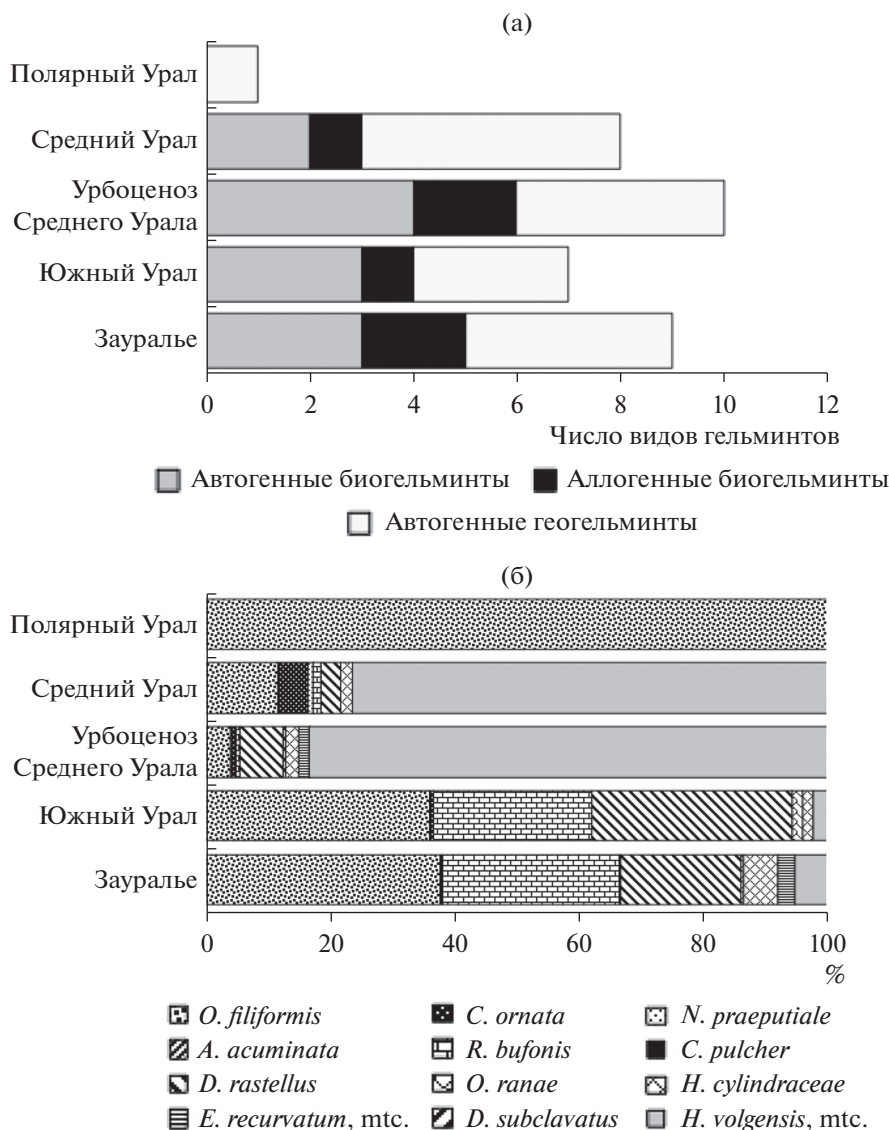


Рис. 2. Экологические группы (а) и соотношение видов паразитов (б) у *R. arvalis* на изучаемых территориях.

Aplectana acuminata, а на восточном – метацеркарии трематоды *Holostephanus volgensis*, инвазированность которой максимальна у *R. arvalis* в урбоценозе Среднего Урала. В среднеуральских популяциях *R. arvalis* западного склона доминирующий вид – *Oswaldocruzia filiformis*, субдоминанты – *Cosmocerca ornata* и *Dolichosaccus rastellus*. В природных популяциях восточного склона отмечено супердоминирование *Holostephanus volgensis*. На долю нематод *Oswaldocruzia filiformis*, *Cosmocerca ornata*, *Rhabdias bufonis* и трематоды *Haplometra cylindracea* приходится 2.8, 3.13, 0.74 и 1.07% соответственно (рис. 3).

Для амфибий городской агломерации (селитебная и лесопарковая зоны) и природных территорий отмечено девять общих видов паразитов. Только на городских территориях выявлены трематоды *Diplodiscus subclavatus* (селитебная зона) и

Echinoparyphium recurvatum (табл. 3, рис. 4), в природных популяциях – *Aplectana acuminata*. Высокая степень доминирования *Holostephanus volgensis, mtc.* отмечена у амфибий природных территорий (рис. 4, табл. 4). В урбоценозах увеличивается доля и инвазированность животных селитебной зоны трематодой *Dolichosaccus rastellus*.

Наибольшее разнообразие нематод отмечено в популяциях *R. arvalis* природных территорий и лесопарковой зоны. В градиенте урбанизации снижается доля *Oswaldocruzia filiformis* и *Rhabdias bufonis* (рис. 4). На западном склоне Среднего Урала доминирует *Oswaldocruzia filiformis*, однако на восточном склоне доля этого вида низка (рис. 3). Вероятно, по этой причине наблюдается снижение ее в урбоценозах по сравнению с Европейской частью ареала.

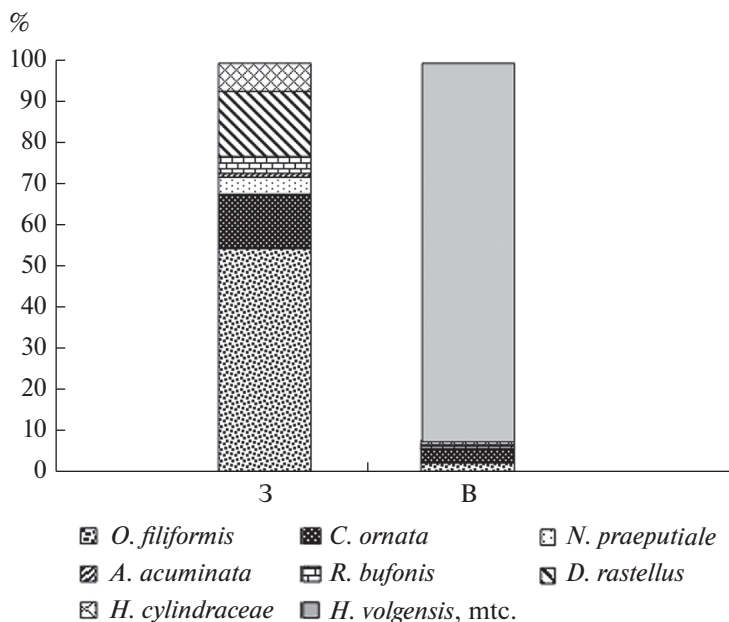


Рис. 3. Соотношение видов паразитов у *Rana arvalis* на западном (3) и восточном (B) склонах Среднего Урала.

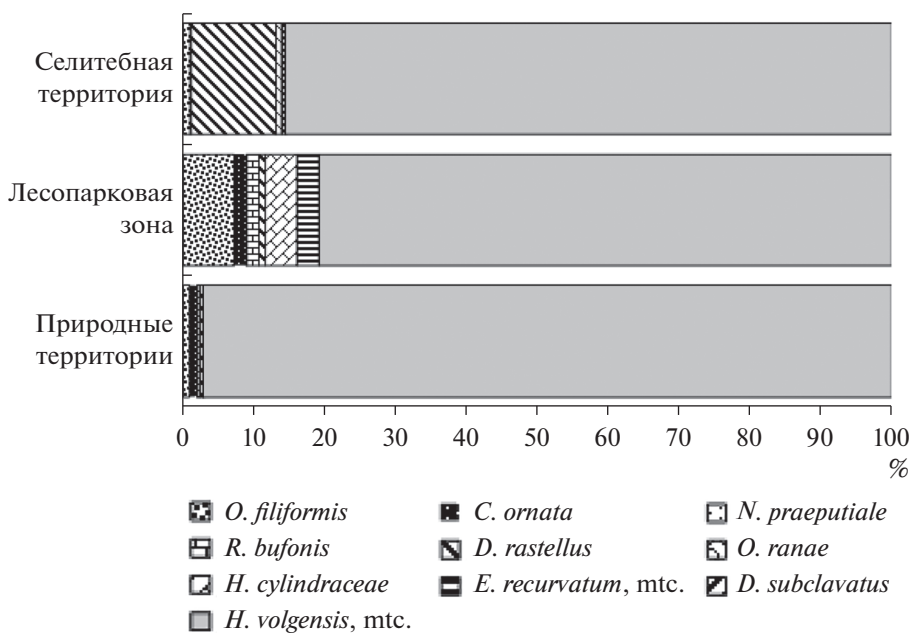


Рис. 4. Соотношение видов паразитов для *Rana arvalis* урбанизированных и природных территорий восточного склона Среднего Урала.

Особый интерес представляет изучение паразитоценозов амфибий в период завершения метаморфоза (рис. 5). На природных территориях восточного склона Среднего Урала у особей *Rana arvalis* на 52–53-ей стадиях развития отмечены два вида трематод – *Holostephanus volgensis* и *Dolichosaccus rastellus*. Зараженность метацеркариями

Holostephanus volgensis существенно выше, чем в урбоценозе. К завершению метаморфоза амфибии заселяются трематодой *Diplodiscus subclavatus* и нематодами *Oswaldocruzia filiformis*, *Cosmocerca ornata*, *Neorailletnema praeputiale* и *Rhabdias bufonis*, инвазированность которыми низка (табл. 5). По завершению метаморфоза, гельминтоценозы *R. ar-*

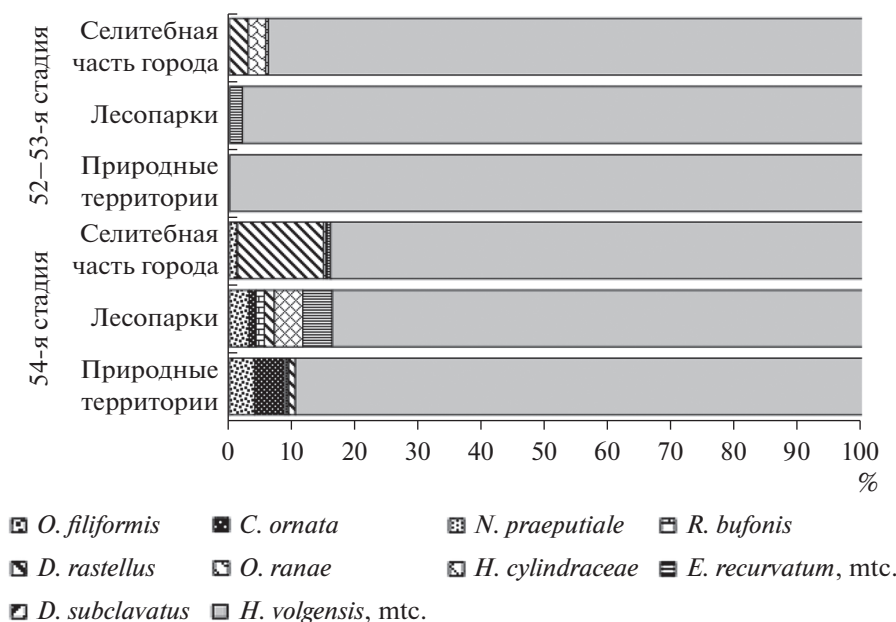


Рис. 5. Соотношение видов паразитов у *Rana arvalis* на разных стадиях развития из природных популяций Среднего Урала и урбоценоза.

valis природных экосистем характеризуются большим разнообразием нематод, чем на предыдущих стадиях.

На 52-й, 53-й стадиях развития наиболее богат паразитоценоз *R. arvalis* селитебной территории, где присутствуют четыре вида трематод и нематода *Oswaldocruzia filiformis*. К 54-й стадии развития видовое богатство увеличивается до восьми видов гельминтов. На урбанизированной территории у амфибий, завершающих метаморфоз, не найдены кишечные нематоды *Cosmocerca ornata* и *Neorailletnema praeputiale*, сокращается доля *Opisthio-glyphe ranae*. Только на селитебной территории после завершения метаморфоза зарегистрирована трематода *Diplo-discus subclavatus*. И в урбоценозах, и на природных территориях у амфибий, завершивших метаморфоз, отмечена нематода *Rhabdias bufonis* (табл. 5, рис. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Паразитоценозы остромордых лягушек исследуемых территорий характеризуется как общими, так и специфическими чертами. Трематод, отмеченных у *R. arvalis* Среднего, Южного Урала и Зауралья, у животных Полярного Урала не обнаружено, что может быть связано с ограниченным размером выборки, но, вероятнее, — с экстремальными условиями среды. Известно, что в природных экосистемах передача паразитов регулируется температурными условиями окружающей среды (Marcogliese, 2001; Morley, Lewis, 2013), в ряде регионов с арктическим климатом парази-

ценозы отсутствуют или обеднены трематодами (Galaktionov, 2017).

Видовое богатство трематод и ЭИ выше в Зауралье. Возможно, это обусловлено спецификой местообитаний — открытые лесостепные пространства с обилием хорошо прогреваемых озер, широким распространением и высокой численностью промежуточных и дефинитивных хозяев (моллюсков, водных и околоводных птиц с богатыми трофическими связями). Нерестовые водоемы Зауралья высокоминерализованы (табл. 2), по сравнению со Средним и Южным Уралом. Высокая инсоляция (Titi et al., 2014) и минерализация (Vershinin et al., 2015) способствуют нарастанию биомассы водорослей, увеличению численности промежуточных хозяев и обилию продуцируемых ими церкарий.

Отсутствие нематоды *Aplectana acuminata* (табл. 4) в популяциях *R. arvalis* Южного Урала, присутствующей на Среднем Урале, вероятно, связано с небольшим объемом выборки, поскольку она известна для данного вида в Башкирии (Юмагулова, 2000).

Более высокая инвазированность нематодами на западном склоне Среднего Урала, по сравнению с восточным, определяется различиями в температурном режиме и количестве осадков, влияющих на реализацию жизненного цикла нематод и трематод. Выявленные нематоды западного и восточного макросклонов Среднего Урала, относятся к геогельминтам, яйца и личинки ко-

Таблица 5. Видовой состав и показатели инвазированности паразитами *R. arvalis* на разных стадиях онтогенеза в градиенте урбанизации

Виды	Селитебная часть города (n = 642)		Лесопарковая зона (n = 643)		Природные экосистемы (n = 242)	
	52–53-я стадия (n = 159)	54-я стадия (n = 483)	52–53-я стадия (n = 171)	54-я стадия (n = 472)	52–53-я стадия (n = 65)	54-я стадия (n = 177)
Тип Platyhelminthes Claus, 1887						
Класс Trematoda Rudolphi, 1808	$\frac{42.76}{7.35}$	$\frac{44.09^{d,e}}{13.13^{d,e}}$	$\frac{50.29^b}{15.63^b}$	$\frac{33.68}{6.73}$	$\frac{82.08^{b,c,d}}{31.17^{b,c,d}}$	$\frac{14.44}{2.29}$
<i>Dolichosaccus rastellus</i> (Olsson, 1876)	$\frac{8.17^d}{0.22}$	$\frac{24.22^{a,d}}{1.81^{a,d,e}}$	$\frac{1.16}{0.02}$	$\frac{3.81}{0.11}$	$\frac{1.49}{0.04}$	$\frac{1.66}{0.02}$
<i>Opisthioglyphe ranae</i> (Frölich, 1791)	$\frac{7.54^b}{0.20^b}$	$\frac{2.7}{0.05}$	–	–	–	–
<i>Haplometra cylindracea</i> (Zeder, 1800)	$\frac{2.51}{0.03}$	$\frac{0.62}{0.006}$	–	$\frac{2.54}{0.31^c}$	–	–
<i>Echinoparyphium recurvatum</i> (Linstow, 1873), mtc.	–	$\frac{1.24}{0.06}$	$\frac{4.09}{0.30}$	$\frac{3.81^c}{0.32^c}$	–	–
<i>Diplodiscus subclavatus</i> (Goeze, 1782)	–	$\frac{0.20}{0.002}$	–	–	–	–
<i>Holostephanus volgensis</i> (Sudarikov, 1962), mtc.	$\frac{30.18}{6.89}$	$\frac{23.18}{11.18^{d,e}}$	$\frac{47.95^c}{15.30^b}$	$\frac{26.05}{5.97}$	$\frac{82.08^{b,c,d}}{31.13^{b,c,d}}$	$\frac{13.33}{2.26}$
Тип Nematoda Cobb, 1932						
Класс Chromadorea Inglis, 1983	$\frac{0.62}{0.006}$	$\frac{7.24^a}{0.18}$	–	$\frac{9.74^c}{0.40^{c,e}}$	–	$\frac{12.77^c}{0.23}$
<i>Oswaldocruzia filiformis</i> (Goeze, 1782)	$\frac{0.62}{0.006}$	$\frac{6.83^a}{0.17}$	–	$\frac{6.56}{0.22^{c,e}}$	–	$\frac{6.66}{0.10}$
<i>Cosmocerca ornata</i> (Dujardin, 1845)	–	–	–	$\frac{4.02}{0.07}$	–	$\frac{5.55^d}{0.11}$
<i>Neorailletnema praeputiale</i> (Skrjabin, 1916)	–	–	–	–	–	$\frac{0.55}{0.01}$
<i>Rhabdias bufonis</i> (Schrank, 1788)	–	$\frac{0.62}{0.01}$	–	$\frac{2.54^c}{0.10}$	–	$\frac{0.55}{0.005}$
Всего видов	5	8	3	7	2	6

Примечание. Над чертой – ЭИ, в %; под чертой – ИО, экз./особь хозяина. Остальные обозначения, как в табл. 4. Значимые различия внутри каждой зоны: ^a – с 53-й стадией; ^b – с 54-й стадией; значимые различия внутри каждой стадии развития: ^c – с селитебной территорией; ^d – с лесопарковой зоной; ^e – с природными экосистемами.

торых созревают в почве при достаточном увлажнении (Barton, 1998) и соответствующей температуре (Griffin, 1988). Высокий уровень осадков на западном склоне Среднего Урала, вероятно, обуславливает большую зараженность животных нематодами, по сравнению с восточным склоном. С запада на восток значительно уменьшаются ИО и ЭИ *Rhabdias bufonis* и *Oswaldocruzia filiformis* и снижается зараженность амфибий кишечной нематодой *Cosmocerca ornata*.

Особенность восточного склона Среднего Урала – высокая инвазированность остромордой лягушки *Holostephanus volgensis*, что и определяет значительную зараженность трематодами в популяциях *R. arvalis* на этой территории. В других регионах *Holostephanus volgensis* известен у *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Индирякова, 2011; Чихляев и др., 2012). Предполагаемым дефинитивным хозяином *Holostephanus volgensis* вероятно является серая ворона *Corvus cornix* (L., 1758), в больших количествах присутствующая в антропоценозах Среднего Урала (Ляхов, 2012), в том числе и вблизи нерестовых водоемов *R. arvalis*. Миграционные пути серой вороны (Рыжановский, 2019) делают занос трематоды *Holostephanus volgensis* на территорию Среднего Урала весьма вероятным. Максимальная инвазированность *R. arvalis* метацеркариями *Holostephanus volgensis* в урбценозе может быть связана с высокой численностью ее промежуточного хозяина – моллюска *Bithinia tentaculata* (L., 1758), доминирующего вида в городских водоемах (Филиппенко, 2011; Ромашкова, 2015; Суворова, Шмакова, 2016).

Наличие трематод *Opisthioglyphe ranae*, *Echinoparyphium recurvatum*, mtc., *Diplodiscus subclavatus* и увеличение инвазированности и доли *Dolichosaccus rastellus* у амфибий селитебной зоны связано с аккумулярующим характером урбанизированных экосистем, увеличением минерализации и повышением температуры нерестовых водоемов, увеличением численности промежуточных хозяев (гастропод, насекомых) и обилием продуцируемых ими церкарий (Vershinin et al., 2015; Вершинин и др., 2017). Промежуточными хозяевами *Diplodiscus subclavatus* служат моллюски родов *Planorbis* Müller, 1774 (Рыжиков и др., 1980), а также *Anisus* Studer, 1820 и *Viviparus* Montfort, 1810, преобладающие в городских водоемах (Мингазова и др., 2008).

Таким образом, на территории города у *R. arvalis* растет доля трематод и снижается доля нематод, появляются редко встречающиеся виды паразитов, не отмеченные в природных популяциях, т.е. отмечается тенденция к “поужнению” по данным показателям. Данный тренд заметен и во

временном градиенте при завершении метаморфоза.

Rana arvalis городских и природных территорий на 52–53-й стадии развития заселена метацеркарными формами трематод. Ранняя зараженность трематодами и их высокое видовое богатство у амфибий на селитебных территориях связаны с экологическими особенностями нерестовых водоемов. Зараженность метацеркариями *Holostephanus volgensis* к 54-й стадии развития снижается повсеместно вследствие смертности наиболее инвазированных особей (Вершинин и др., 2017). Высокая доля сеголетков (30.4%), приступающих к питанию до завершения метаморфоза (Вершинин, 1995), в селитебной части города приводит к раннему заселению их почвенными формами нематод. К 54-й стадии *R. arvalis* природных территорий характеризуется максимальной зараженностью и видовым богатством, сокращающихся с ростом степени урбанизации вследствие глубокой трансформации почв городских территорий.

Выводы. У *R. arvalis* на исследуемых территориях выявлено 12 видов паразитов, относящихся к типам Platyhelminthes (6) и Nematoda (6). Наблюдаемое в средовых градиентах изменение структуры паразитоценозов популяций *R. arvalis* обусловлено различиями в биологии групп паразитов и микробиотопическими особенностями местообитаний хозяев. Особенность паразитарных комплексов *R. arvalis* – высокая инвазированность животных восточного склона Среднего Урала метацеркариями трематоды *Holostephanus volgensis*. В урбценозах Среднего Урала у *R. arvalis* происходит обеднение видового состава паразитов, увеличивается доля трематод, появляются редко встречающиеся виды паразитов. Это обусловлено спецификой городских местообитаний: повышением температуры и изменением химизма нерестовых водоемов. В начальный период наземной жизни *R. arvalis* у животных, завершающих метаморфическую перестройку, заселение паразитами гостальных биотопов определяется расширением спектра пищевых объектов, связанным с увеличением радиуса пищевой активности и продолжающимся ростом сеголетков. При продвижении с севера на юг показатели зараженности увеличиваются, что обусловлено увеличением теплообеспеченности, ростом биоразнообразия промежуточных и дефинитивных хозяев. В направлении с запада на восток повышаются показатели зараженности трематодами. В отношении нематод наблюдается обратная тенденция, что связано со снижением влагообеспеченности восточного склона – различия в гидротермическом коэффициенте между запад-

ным (1.5–1.6) и восточным (1.26) склонами Урала, означающем рост континентальности климата.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность анонимным рецензентам за конструктивные замечания, которые позволили существенно улучшить качество рукописи, а также И.В. Братцевой за помощь в подготовке списка литературы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН № госрегистрации темы 122021000082-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балданова Д.Р., Щепина Н.А., Дугаров Ж.Н. 2010. Паразитофауна бесхвостых амфибий Забайкалья и ее зависимость от экологических условий // Экологические последствия биосферных процессов в экотонной зоне Южной Сибири и Центральной Азии: Труды Международной конференции. Т. 2. Улан-Батор: Бэмби сан. С. 160.
- Бреев К.А. 1976. Применение математических методов в паразитологии // Проблемы изучения паразитов и болезней рыб. Ленинград: Наука. С. 109.
- Буракова А.В. 2012. Экологический анализ гельминтофауны популяций остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) в градиенте урбанизации: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь.
- Буракова А.В., Вершинин В.Л. 2016. Анализ паразитофауны синтопически обитающих представителей бесхвостых амфибий // Вестн. Санкт-Петербург. ун-та. Сер. 3. Биология. Вып. 3. С. 31. <https://doi.org/10.21638/11701/spbu03.2016.306>
- Вершинин В.Л. 1995. Динамика питания сеголеток бурых лягушек в период завершения метаморфоза // Экология. № 1. С. 68.
- Вершинин В.Л., Буракова А.В., Вершинина С.Д. 2017. Сравнительный анализ паразитоценозов амфибий сем. Ranidae (Anura) в градиенте урбанизации // Экология. № 5. С. 385. <https://doi.org/10.7868/S0367059717050080>
- Вершинин В.Л., Вершинина С.Д., Трофимов А.Г., Буракова А.В. 2018. Морфологические аномалии *Rana arvalis* Nilsson, 1842 урбанизированной территории Заполярья // Экология. № 3. С. 239. <https://doi.org/10.7868/S0367059718030101>
- Голикова М.Н. 1960. Эколого-паразитологическое изучение биоценоза некоторых озер Калининградской области // Паразитология. Т. 39. Вып. 7. С. 984.
- Дабаган Н.В., Слепцова Л.А. 1975. Травяная лягушка *Rana temporaria* L. // Объекты биологии развития. Москва: Наука. С. 442.
- Даниловский Г.А. 1997. Характеристика класса земноводных и их паразитофауна на территории Челябинской области // Челябинский государственный педагогический университет. Челябинск. Деп. в ВИНТИ 19.06.1997, № 2039-В97.
- Дьяченко А.П. 1997. Флора листостебельных мхов Урала. Екатеринбург: Урал. Ч. 1.
- Жигилева О.Н., Кирина И.Ю. 2015. Зараженность гельминтами остромордой (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) и сибирской (*Rana amurensis* Boulenger, 1886) лягушек в Западной Сибири // Сиб. экол. журн. Т. 22. № 2. С. 287.
- Зарипова Ф.Ф., Байрамгулова Г.Р., Юмагулова Г.Р. и др. 2008. Гельминтофауна амфибий в условиях Башкирского Зауралья // Вестник Оренбургского государственного университета. № 12. С. 86.
- Зарипова Ф.Ф., Файзулин А.И., Михайлов Р.А. 2018. К фауне гельминтов бесхвостых земноводных Южного Урала // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 20. № 5–4. С. 559.
- Золотаренко Г.С., Соусь С.М. 1976. Кормовые связи и эндопаразиты остромордой лягушки (*Rana terrestris* Andr.) в Северной Кулунде // Охрана и преобразование природы лесостепи Западной Сибири. Новосибирск: Наука. С. 242.
- Ибрагимова Д.В., Стариков В.П. 2013. Амфибии в экосистемах города Сургута: проблема оптимизации городской среды. Сургут: Библиография.
- Ибрагимова Д.В., Наконечный Н.В. 2017. Сравнительный анализ зараженности гельминтами *Rana arvalis* Nilss, 1842 Среднего Приобья // Вестник Нижневартского государственного университета. № 1. С. 49.
- Ивашкин В.М., Контримвичус В.М., Назарова Н.С. 1971. Методы сбора и изучения гельминтов наземных позвоночных млекопитающих. Москва: Наука.
- Индирыкова Т.А. 2011. Сравнительная характеристика гельминтофауны водных экосистем на территории Ульяновской области // Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии. № 1. С. 70.
- Кириллов А.А. 2011. Сообщества гельминтов обыкновенного ужа *Natrix natrix* L. (Reptilia: Colubridae) юга Северного Поволжья // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 13. № 1. С. 127.
- Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю. 2016. Анализ репродуктивной гемипопуляции *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845) (Nematoda: Cosmocercidae) в озерных лягушках разного возраста // Биология внутр. вод. № 3. С. 93. <https://doi.org/10.7868/S0320965216030074>
- Кириллова Н.Ю., Кириллов А.А. 2021. Жизненный цикл паразита амфибий нематоды *Cosmocerca ornata* (Nematoda: Cosmocercidae) // Биология внутр. вод. № 3. С. 286. <https://doi.org/10.31857/S0320965221020078>

- Кривцов В.А., Водорезов А.В. 2016. Физическая география и ландшафты России. Рязань: Гос. ун-т.
- Кувшинова К.В. 1968. Климат // Урал и Приуралье: природные условия и естественные ресурсы СССР. Москва: Наука.
- Кузьмин С.Л. 1999. Земноводные бывшего СССР. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.
- Куранова В.Н. 1988. Гельминтофауна бесхвостых амфибий Поймы Оби, ее половозрастная и сезонная динамика // Вопр. экол. беспозвоночных. Томск: Изд-во Томск. ун-та.
- Ляхов А.Г. 2012. Врановые птицы Екатеринбурга // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири // Региональный авифаун. журн. Вып. 17. С. 98.
- Мильков Ф.Н., Гвоздецкий Н.А. 1976. Физическая география СССР. Москва: Мысль.
- Мингазова Н.М., Деревенская О.Ю., Палагушкина О.В. и др. 2008. Биоразнообразие водных объектов г. Казани // Ученые записки Казанского гос. ун-та. Естественные науки. Т. 150. Кн. 4. С. 252.
- Радченко Н.М., Шабунов А.А. 2008. Эколого-гельминтологические исследования амфибий в Вологодской области // Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения: Матер. IV съезда Паразитол. о-ва при РАН. Санкт-Петербург: Лема. Т. 3. С. 72.
- Ромашкова Ю.А. 2015. Малые озера урбанизированных территорий г. Тольятти: таксономический состав, структура донных сообществ // Самарская Лука: проб. регион. и глоб. экол. Т. 24. № 4.
- Рыжановский В.Н. 2019. Фенология сезонных явлений и территориальное распределение серой вороны (*Corvus cornix*) из Нижнего Приобья // Экология. № 1. С. 72.
<https://doi.org/10.1134/S0367059718060100>
- Рыжиков К.М., Шарпило В.П., Шевченко Н.Н. 1980. Гельминты амфибий фауны СССР. Москва: Наука.
- Суворова А.А., Шмакова Е.В. 2016. О фауне пресноводных брюхоногих моллюсков города Ульяновска // В мире научных открытий: Матер. V Всерос. студ. науч. конф. Ульяновск: УГСХА. Т. 6. Ч. 2. С. 297.
- Судариков В.Е., Шигин А.А., Курочкин Ю.В. и др. 2002. Метациркуляции трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России. Т. 1. Москва: Наука.
- Филиппенко Д.П. 2011. Видовой состав биотопические группы брюхоногих моллюсков прудовых водоемов Калининграда // Вестник Росс. гос. ун-та им. И. Канта. Вып. 1. С. 55.
- Чикишев А.Г. 1966. Физико-географическое районирование Урала // Проблемы физической географии Урала. М.: Изд-во Мос. ун-та. С. 7.
- Чихляев И.В., Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю. 2012. Трематоды (Trematoda) земноводных (Amphibia) Среднего Поволжья. 1. Отряды Fasciolida, Hemiurida, Paramphistomida и Strigeida // Паразитология. Т. 46. № 3. С. 171.
- Чихляев И.В., Ручин А.Б., Файзуллин А.И. 2015. Гельминты бесхвостых земноводных (Amphibia, Anura) Мордовского заповедника // Тр. Мордовского гос. природ. заповедника. Вып. 14. С. 376.
- Чихляев И.В., Файзуллин А.И. 2016. Материалы к гельминтофауне съедобной лягушки *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758) в Волжском бассейне // Вестн. Санкт-Петербург. ун-та. Сер. 3. Биология. Вып. 3. С. 175.
<https://doi.org/10.21638/11701/spbu03.2016.329>
- Юмагулова Г.Р. 2000. Гельминты амфибий Южного Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа.
- Щепина Н.А., Борисова Н.Г., Балданова Д.Р. и др. 2009. Земноводные Бурятии. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. науч. центра СО РАН.
- Barton D.P. 1998. Dynamics of natural infections of *Rhabdias* cf. *hylae* (Nematoda) in *Bufo marinus* (Amphibia) in Australia // Parasitology. V. 117. P. 505.
<https://doi.org/10.1017/s0031182098003199>
- Chikhlyayev I.V., Ruchin A.B. 2021. An overview of the helminths of moor frog *Rana arvalis* Nilsson, 1842 (Amphibia: Anura) in the Volga basin // Diversity. V. 13. № 2. Atr. 61. P. 1.
<https://doi.org/10.3390/d13020061>
- Galaktionov K.V. 2017. Patterns and processes influencing helminth parasites of Arctic coastal communities during climate change // J. Helminthol. V. 91. № 04. P. 387.
<https://doi.org/10.1017/s0022149x17000232>
- Griffin C.T. 1988. The effect of constant and changing temperatures on the development of the eggs and larvae *Oswaldocruzia filiformis* (Nematoda: Trichostrongyloidea) // J. Helminthology. V. 62. № 4. P. 281.
- Marcogliese D.J. 2001. Implications of climate change for parasitism of animals in the aquatic environment // Can. J. Zoology. V. 79. №. 8. P. 1331.
<https://doi.org/10.1139/cjz-79-8-1331>
- Morley N.J., Lewis J.W. 2013. Thermodynamics of cercarial development and emergence in trematodes // Parasitology. V. 140. P. 1211.
- Titi A., Rondelaud D., Mekroud A. et al. 2014. Natural light influences cercarial emergence of *Calicophoron daubneyi* but not that of *Haplometra cylindracea* from temperature-challenged *Galba truncatula* // Parasitol Res. V. 113. № 10. P. 3557.
<https://doi.org/10.1007/s00436-014-4021-7>
- Vershinin V.L., Vershinina S.D., Berzin D.L. et al. 2015. Longterm observation of amphibian populations inhabiting urban and forested areas in Yekaterinburg, Russia // Scientific Data [Electronic resource]. P. 1.
<https://doi.org/10.1038/sdata.2015.18>

Comparative Analysis of the Parasitofauna of *Rana arvalis* in Environmental Gradients of the Urals

A. V. Burakova^{1, *}, V. L. Vershinin^{1, 2, **}, and **S. D. Vershinina**¹

¹*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia*

²*Ural Federal University, Department of Biodiversity and Bioecology, Ekaterinburg, Russia*

*e-mail: annabios@list.ru

**e-mail: vol_de_mar@list.ru

Parasitocenoses of *R. arvalis* Nilss., 1842 in natural and urban landscapes of the Urals were analyzed. We found 12 species of helminths (phylum Platyhelminthes and Nematoda). It was shown that changes of the parasites ratio from different taxa is due to differences in the parasite group's biology and microbiotopic features of the host's habitats. The transformation of parasitocenoses in *R. arvalis* populations of Middle Urals urbocenosis is accompanied by a depletion of parasites species composition and an increase in the share of trematodes. At the end of metamorphosis, the spectra of macroparasites species with various localization expands and rare helminths species appear, which is associated with the expansion of amphibian food spectra. Thus, changes in the species richness and structure of parasitic communities of the moor frog are largely associated with thermal and moisture supply and their ratio in certain biocenoses.

Keywords: moor frog, parasites, urbanization, natural gradient, ontogenesis

**ДЕСТАБИЛИЗАЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В ОРГАНАХ ГЕМОПОЭЗА
СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ КАК СЛЕДСТВИЕ СТРАТЕГИИ ВЫЖИВАНИЯ
ЦЕСТОДЫ *Ligula (Digramma) interrupta* (Cestoda: Pseudophyllidea)**© 2022 г. О. Е. Мазур^а, *, И. А. Кутырев^а, Ж. Н. Дугаров^а^аИнститут общей и экспериментальной биологии Сибирского отделения Российской академии наук,
Улан-Удэ, Россия

*e-mail: olmaz33@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.09.2018 г.

После доработки 26.01.2022 г.

Принята к публикации 04.02.2022 г.

Впервые изучены цитоморфологические параметры органов гемопоэза (пронефрос, селезенка) серебряного карася *Carassius auratus* L., 1758, зараженного *Ligula (Digramma) interrupta* (Logan, 2004). Биологический материал получен от рыб из озер Долгое и Черемуховое (бассейн оз. Байкал, Республика Бурятия), неблагополучных по диграммузу. Заражение плероцеркоидами вызвало гемопоэтические трансформации – компенсаторную активацию эритропоэза в пронефросе на фоне низкого числа зрелых эритроцитов, снижение пролиферативной активности эритроидных элементов в селезенке.

Ключевые слова: рыбы, эритропоэз, пронефрос, селезенка, *Ligula (Digramma) interrupta*

DOI: 10.31857/S0320965222040209**ВВЕДЕНИЕ**

Изучение отношений в системе “паразит–хозяин” – актуальное направление в экологических исследованиях, поскольку позволяет выявлять процессы коадаптации всех сочленов, формирующих эту биологическую систему. Гельминты отряда лентецов (Pseudophyllidea), имеющие обширный ареал распространения, встречаются у представителей всех классов позвоночных животных, включая костистых рыб, многие из которых – промысловые объекты. Ремнецы (семейство Ligulidae) имеют важнейшее эпизоотологическое значение. На стадии плероцеркоида, локализуясь в брюшной полости тела, в основном, карповых рыб, они инициируют летальные заболевания, тем самым регулируя численность хозяина в популяции. Имеются данные о широком распространении лигулид на всех континентах и о массовых эпизоотиях в водоемах Европы, Азии и Северной Америки, вызванных этими паразитами (Пронин, Пронина, 2005; Жохов, Пугачева, 2012; Матишов и др., 2013; Shakarboev et al., 2015; Sohn et al., 2016; Scholz, Kuchta, 2016; Gabagambi, Skorpung, 2017; Lagrue et al., 2018; Иванков и др., 2020), что негативно сказывается на рыбодобывающей промышленности.

Вся организация ремнецов приспособлена к максимальному использованию в своих жизнен-

ных процессах организма хозяина (Дубинина, 1966). Известно, что представители сем. Ligulidae оказывают патогенное воздействие на организм, инициируя функциональные изменения и атрофию внутренних органов, нарушение поведенческих механизмов у рыб (Brown et al., 2002; Извекова, Тютин, 2011; Силкина и др., 2012; Bozorgnia et al., 2016; Aydogan et al., 2018; Мазур и др., 2020; Biswas, Ash, 2021). В результате их жизнедеятельности организм переходит в фазу “истощения”, рыба теряет возможность активно перемещаться, всплывает на поверхность воды и поедается рыбацкими птицами – окончательными хозяевами для паразитов (Дубинина, 1966).

Одна из систем, обеспечивающих оптимальный уровень функционирования организма, – эритроциты. Это сложнейшая структурно-функциональная система, включающая циркулирующие в сосудистом русле эритроциты, органы эритропоэза и эритролизиса, а также факторы, регулирующие процессы кроветворения (цитокины, гормоны). Изучение этой гомеостатической системы позволяет оценивать реактивные изменения эритроидного роста кроветворения в аспекте механизмов адаптации в условиях воздействия абиотических и биотических факторов среды. Структурно-функциональные трансформации в эритроците достоверно отражают патологические состояния в организме рыб при многих парази-

тарных инвазиях (Головина, Тромбицкий, 1989; Tavares-Dias et al., 2008; Corrêa et al., 2013; Khurshid, Ahmad, 2013; Мазур, Толочко, 2015; Sousa et al., 2020).

Серебряный карась *Carassius auratus* — доминантный дополнительный хозяин для одного из видов сем. Ligulidae — *Ligula (Digramma) interrupta* (Logan, 2004). Рыба заражается, поедая инвазированных олигохет — первых промежуточных хозяев цестоды. Имеются немногочисленные сведения по региональной эпизоотологии и органической морфопатологии зараженных диграммой рыб (Пронин, Пронина, 2005; Однокурцев, Апсолихова, 2009; Чугунова, Шадрин, 2018), выявлены отдельные аспекты иммунопатологии (Кутырев и др., 2011; Мазур и др., 2020). Также ранее нами обнаружены у *Carassius auratus* и *Rutilus rutilus lacustris* L., 1758, зараженных ремнецами, анемия, цитоморфологические нарушения и дегенеративные внутриклеточные аномалии эритроцитов периферической крови (Мазур, Пронин, 2006; Мазур и др., 2016). Данные о функционировании эритроидного ростка в органах гемопоэза хозяина при инвазии *Ligula interrupta* отсутствуют.

Цель работы — исследовать состояние эритропоэза у серебряного карася при заражении *L. interrupta* в условиях локальных биоценозов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Биологический материал получен в июле 2011 г. и 2013 г. из неводных уловов серебряного карася в озерах Долгое и Черемуховое (бассейн оз. Байкал, Республика Бурятия), неблагополучных по диграмму. По данным Пронина и Прониной (2005) и наших исследований, ремнец *L. interrupta* — абсолютный доминантный паразит серебряного карася, обитающего в этих озерах. Поэтому сложившаяся система “паразит—хозяин” уникальна и максимально приближена к экспериментальным условиям (с минимальной зараженностью другими видами паразитов).

Выборка рыб состояла из особей одного размерно-возрастного состава — 3+...5+, длина 145–182 мм, масса 100–184 г (незараженные особи) и 2+...5+, длина 150–180 мм, масса 120–174 г (зараженные). Незараженные особи были половозрелыми самками и самцами (1 : 1), у зараженных рыб пол не был определен из-за ингибирования развития гонад. Число извлеченных из полости рыб плероцеркоидов варьировало от 1 до 19 экз. в одной особи. Морфобиологические исследования проводили по общепринятым методикам (Правдин, 1966).

Для определения клеточного состава органов гемопоэза брали отпечатки пронефроса и селезенки (по три стекла от каждой рыбы), которые после высушивания на воздухе и последующей

фиксации спирт-эфиром (1 : 1) окрашивали азур-эозином по Романовскому—Гимза (Сборник..., 1999). Эритроидные клетки подсчитывали с помощью светового микроскопа МС300 (Micros, Австрия) при увеличении в 1350 раз. В каждой группе рыб (незараженных и зараженных) считали по 3000 клеток. Популяционную идентификацию эритроцитов проводили по атласу клеток крови (Иванова, 1983).

Результаты исследований обрабатывали с помощью статистических программ. Для сравнения различий между показателями применяли критерий Манна—Уитни (U-тест).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Клеточные элементы эритроидного ряда в органах гемопоэза (пронефросе и селезенке) у *C. auratus* представлены пролиферирующими (эритробласты), созревающими (дифференцировочные стадии — базофильные, полихроматофильные, оксифильные нормобласты) и зрелыми формами (табл. 1). Обнаружено, что в пронефросе незараженных рыб зрелые эритроциты — самая многочисленная группа клеток. В селезенке этих же особей, напротив, наблюдали более высокий темп эритроидной пролиферации и дифференцировки.

Анализ результатов исследования пронефроса и селезенки показал различия в клеточном составе их эритроидного ростка между незараженными и зараженными рыбами (табл. 1). В пронефросе карася, зараженного *L. interrupta*, отмечено более низкое число зрелых эритроцитов (в 2.8 раза, $p < 0.01$) и увеличение числа незрелых форм: эритробластов (в 1.9 раза, $p < 0.05$), полихроматофильных (в 1.8 раза, $p < 0.05$) и оксифильных (в 2.7 раза, $p < 0.01$) нормобластов.

Исследование популяционного состава эритроцитов в селезенке зараженных карасей выявило обратную тенденцию: значимое увеличение числа зрелых эритроцитов и снижение числа незрелых их форм (в 1.3 раза, $p < 0.05$) по сравнению с незараженными особями, в основном за счет эритробластов и оксифильных нормобластов.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

У костистых рыб отсутствует единый орган кроветворения. Гемопоэтическая, в том числе эритропоэтическая, активность зафиксирована в про- и мезонефросе (Иванова, 1983; Головина и др., 2003; Флерова и др., 2020). Эритропоэз — сложный и строго регулируемый процесс, необходимый для гомеостаза крови посредством непрерывного образования эритроцитов (Ganz, 2019). Эритроцитарный состав органов кроветворения у всех исследуемых особей карася был представлен зрелыми эритроцитами и незрелыми их формами — проли-

Таблица 1. Изменение эритроидного состава почки и селезенки серебряного карася, незараженных (1) и зараженных (2) *Ligula interrupta*

Показатель	Пронефрос		Селезенка	
	1	2	1	2
Число исследованных рыб, экз.	6	6	13	13
Зрелые эритроциты, %	60.2 ± 3.24	21.5 ± 2.88**	45.0 ± 1.03	58.3 ± 1.92*
Незрелые эритроциты, %:	39.8 ± 3.24	78.5 ± 2.88**	54.8 ± 1.03	41.7 ± 1.92*
эритробласты	11.8 ± 1.24	22.0 ± 2.65*	4.6 ± 0.36	1.7 ± 0.27*
базофильные нормобласты	9.1 ± 1.86	10.9 ± 1.86	0.3 ± 0.13	0.3 ± 0.22
полихроматофильные	5.8 ± 0.44	10.4 ± 1.43*	4.6 ± 0.36	3.9 ± 0.66
оксифильные	13.1 ± 0.71	35.1 ± 3.3**	45.3 ± 1.25	35.9 ± 0.58*

Примечание. Дано среднее значение и его ошибка. Значимые различия с группой незараженных особей: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$.

ферлирующими и созревающими. Первыми морфологически распознаваемыми пролиферирующими клетками в эритроиде карася были эритробласты. Эти клетки в процессе дифференцировки давали базофильные, а затем полихроматофильные нормобласты. Полихроматофильные нормобласты дозревали в последующем до оксифильных нормобластов и зрелых эритроцитов, основная функция которых производить кислород–транспортный белок – гемоглобин.

В почке зараженных ремнецом карасей на фоне низкого числа зрелых клеток нами обнаружена компенсаторная интенсификация эритропоэза. При патологии компенсаторные процессы считаются важной частью адаптационных механизмов в организме. Вместе с тем, согласно работе (Мазур и др., 2016), клеточная миграция из органов кроветворения не приводила к повышению в крови оксифильных нормобластов и зрелых эритроцитов, что в итоге свидетельствовало о неэффективном эритропоэзе.

Селезенка костистых рыб также является органом гемопоэза и функционально напоминает красный костный мозг высших позвоночных (Головина и др., 2003; Noga, 2006). В наших исследованиях в селезенке зараженных *L. interrupta* рыб наблюдали эритропению, обусловленную преимущественно снижением числа эритробластов и оксифильных нормобластов, что указывало на слабый репаративный ответ в органе.

У зараженных *L. interrupta* карасей обнаружены эритропоэтические изменения свидетельствовали о нарушении гомеостаза и снижении эффективности функционирования органов эритропоэза. По данным (Bozorgnia et al., 2016), выявлено, что ремнецы, в частности *L. intestinalis* L., вызывали у окуня дегенеративные клеточные изменения почечной ткани, вплоть до некроза органа. В ра-

боте (Taylor, Hoole, 1989) показано значительное снижение массы селезенки лигулезной плотвы, что связано с уменьшением эритроцитарной массы в органе. Патогенное воздействие *L. interrupta* на состав красной крови карася было подтверждено наличием значимых отрицательных корреляционных связей между концентрацией гемоглобина, числом эритроцитов, цитолизом и интенсивностью инвазии (Мазур и др., 2016).

Обнаруженные дестабилизационные процессы в органах гемопоэза развиваются из-за комплексного патологического воздействия ремнецов. Токсические продукты жизнедеятельности плероцеркоидов, выступающие, очевидно, как гемолитические факторы, а также механическое повреждение и сдавливание органов и тканей желудочно-кишечного тракта, почек, селезенки вплоть до их атрофии приводят к кровотечениям, ухудшению адсорбции питательных веществ, кислородному дефициту, обуславливая метаболические нарушения и, соответственно развитие механической и алиментарной анемии (Пронина, Пронин, 2005; Clauss et al., 2008; Извекова, Тютин, 2011; Shoemaker et al., 2012; Bozorgnia et al., 2016). Возможно конкурентное поглощение цестодами питательных веществ, в том числе микро- и макроэлементов, витаминов группы В (Дубинина, 1966; Давыдов, Стражник, 1971; Бекиш и др., 2007; Куклина, Куклин, 2016; Heins, 2017), необходимых для полноценного кроветворения (Новицкий и др., 2009; Павлов и др., 2011; Остроумова, 2012). Следует отметить и возможное нарушение синтеза гуморальных стимуляторов эритропоэза – эритропоэтинов в почке (Kulkeaw, Sugiyama, 2012) из-за редукции почечной ткани.

Выводы. В системе *Ligula interrupta* – *Carassius auratus* в организме хозяина происходит ряд структурно-функциональных эритропоэтических пере-

строек. Данные трансформации, инициируемые паразитом, свидетельствуют о включении компенсаторных механизмов с признаками декомпенсации, и постепенным истощением адаптационных возможностей эритроидного ростка, сопровождающимся нарастанием деструктивных и необратимых патологических процессов. Такая стратегия цестоды способствует скорейшему развитию гельминтов в ослабленном организме промежуточных хозяев и попаданию в организм окончательных хозяев, где заканчивается цикл развития паразита.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа проведена при финансовой поддержке проекта Российского научного фонда № 22-24-00341 и в рамках темы госзадания № 121030900141-8.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бекиш О.-Я.Л., Семенов В.М., Бекиш Л.Э. и др. 2007. Влияние гельминтов на метаболизм витаминов у их хозяев // Вестник Витебского государственного медицинского университета. Т. 6. № 3. С. 1.
- Головина Н.А., Стрелков Ю.А., Воронин В.И. и др. 2003. Ихтиопатология. Москва: Мир.
- Головина Н.А., Тромбицкий И.Д. 1989. Гематология прудовых рыб. Кишинев: Штиинца.
- Давыдов О.М., Стражник Л.В. 1971. О роли тиамин в жизнедеятельности плероцеркоида *Ligula intestinalis* // Доповіді АН УРСР. № 8. С. 751.
- Дубинина М.Н. 1966. Ремнецы Cestoda: Ligulidae фауны СССР. Москва: Наука.
- Жохов А.Е., Пугачева М.Н. 2012. Распределение и встречаемость плероцеркоидов *Ligula intestinalis* (L.) (Cestoda, Ligulidae) в оз. Тана, Эфиопия // Биология внутр. вод. № 3. С. 71. <https://doi.org/10.1134/S1995082912020162>
- Иванков В.Н., Каплуненко В.А., Большаков С.Г., Железнова Л.В. 2020. Первые случаи обнаружения ремнеца *Ligula intestinalis* (Linnaeus, 1758) (Cestoda: Ligulidae) у анадромной дальневосточной красноперки *Tribolodon hakonensis* (Gunther, 1880) (Teleostei: Cyprinidae) в Приморье // Биол. моря. Т. 46. № 3. С. 211. <https://doi.org/10.31857/S0134347520030079>
- Иванова Н.Т. 1983. Атлас клеток крови рыб (сравнительная морфология и классификация форменных элементов крови рыб). Москва: Легк. и пищ. пром-сть.
- Извекова Г.И., Тютин А.В. 2011. Зараженность и особенности отношений паразит-хозяин в системе *Ligula intestinalis* — чехонь (*Pelecus cultratus*) в Рыбинском водохранилище // Поволжский экол. журн. № 2. С. 137.
- Куклина М.М., Куклин В.В. 2016. Гематология и биохимия крови серебристой чайки *Larus argentatus* при инвазии цестодами *Diphyllobothrium dendriticum* (Cestoda: Pseudophyllidea) // Паразитология. Т. 50. № 5. С. 365.
- Кутырев И.А., Пронин Н.М., Дугаров Ж.Н. 2011. Лейкоцитарный состав головного отдела почки карася серебряного *Carassius auratus gibelio* (Cypriniformes: Cyprinidae) и влияние на него инвазии цестоды *Digamma interrupta* (Cestoda: Pseudophyllidea) // Изв. РАН. Сер. биол. № 6. С. 759.
- Мазур О.Е., Пронин Н.М. 2006. Показатели крови и иммунной системы *Rutilus rutilus lacustris* (Cypriniformes: Cyprinidae) при инвазии плероцеркоидами *Ligula intestinalis* (Pseudophyllidea: Ligulidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 3. С. 393.
- Мазур О.Е., Толочко Л.В. 2015. Цитоморфологические и биохимические показатели байкальского омуля *Coregonus migratorius* при инвазии плероцеркоидами *Diphyllobothrium dendriticum* (Cestoda: Pseudophyllidea) // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 155. <https://doi.org/10.7868/S000233291502006X>
- Мазур О.Е., Кутырев И.А., Дугаров Ж.Н. 2016. Морфофункциональные особенности эритроидного ростка крови карася серебряного, зараженного *Ligula (Digamma) interrupta* (Cestoda: Pseudophyllidea) // Научная жизнь. № 11. С. 104.
- Мазур О.Е., Кутырев И.А., Дугаров Ж.Н. 2020. Цитоморфологические изменения крови и мезонефроса серебряного карася, зараженного *Ligula (Digamma) interrupta* (Cestoda: Pseudophyllidea) // Изв. РАН. Сер. биол. № 1. С. 51. <https://doi.org/10.31857/S0002332920010075>
- Матишов Г.Г., Казарникова А.В., Куцын Д.Н. 2013. Вспышка численности плероцеркоидов *Digamma interrupta* у азовской тарани (*Rutilus rutilus heckeli*) // Наука юга России. № 1. С. 53.
- Новицкий В.В., Гольдберг Е.Д., Уразова О.И. 2009. Патологическая физиология. Т. 1. Москва: ГЭОТАР-Медиа.
- Однокурцев В.А., Ансолихова О.Д. 2009. Паразитарные болезни рыб и их влияние на рыбную продукцию, и здоровье человека // Альманах современной науки и образования. № 11. Ч. 2. С. 150.
- Остроумова И.Н. 2012. Биологические основы кормления рыб. Санкт-Петербург: ГосНИОРХ.
- Павлов А.Д., Морщакова Е.Ф., Румянцев А.Г. 2011. Эритропоэз, эритропоэтин, железо. Молекулярные и клинические аспекты. Москва: ГЭОТАР-Медиа.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. Москва: Пищ. пром-сть.
- Пронин Н.М., Пронина С.В. 2005. Гостально-пространственное распределение плероцероидов ремнецов (Pseudophyllidea, Ligulidae) и экология *Ligula intestinalis* в водоемах бассейна оз. Байкал // Проблемы цестодологии: Сб. науч. тр. Санкт-Петербург: Зоол. ин-т РАН. Вып. 3. С. 207.
- Сборник инструкций по борьбе с болезнями рыб. Ч. 2. 1999. Москва: Агро-Вестник.
- Силкина Н.И., Микряков В.Р., Микряков Д.В. 2012. Характер изменения некоторых иммунофизиологических показателей зараженных плероцеркоидами *Ligula intestinalis* лещей *Abramis brama* на разных

- стадиях развития паразита // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 567.
- Флерова Е.А., Сендек Д.С., Юрченко В.В. 2020. Особенности ультраструктуры мезонефроса покатной молди балтийского лосося *Salmo salar* и кумжи *Salmo trutta* // Биология внутр. вод. № 4. С. 393. <https://doi.org/10.31857/S0320965220040075>
- Чугунова Ю.К., Шадрин Е.Н. 2018. Основные закономерности долгосрочных изменений фауны рыбьих паразитов в Красноярском водохранилище // Паразитология. Т. 52. № 5. С. 366–381. <https://doi.org/10.7868/S0031184718050025>
- Aydogan A., Innal D., Dolu H. 2018. Pathological investigations in tench (*Tinca tinca* (L., 1758)) naturally infected with *Ligula intestinalis* plerocercoids // Israel J. Vet. Medicine. V. 73. № 1. P. 31.
- Biswas R., Ash A. 2021. Impact of endocrine disruption on host-parasite interaction: a digest from a cosmopolitan cestode model *Ligula intestinalis* // Proc. Zool. Soc. № 74. P. 523. <https://doi.org/10.1007/s12595-021-00409-y>
- Bozorgnia A., Omidzahir S.H., Hoseini S.M. et al. 2016. Occurrence and histopathological effect of *Ligula intestinalis* on Sea bream (*Abramis brama orientalis*) // Iranian J. Aquatic Animal Health. V. 2. № 2. P. 34. <https://doi.org/10.18869/acadpub.ijaah.2.2.34>
- Brown S.P., Loot G., Teriokhin A. et al. 2002. Host manipulation by *Ligula intestinalis*: a cause or consequence of parasite aggregation? // Int. J. Parasitol. V. 32. № 7. P. 817.
- Clauss T.M., Dove A.D.M., Arnold J.E. 2008. Hematologic disorders of fish // Vet. Clin. Exot. Anim. № 11. P. 445.
- Corrêa L.L., Karling L.C., Takemoto R.M. et al. 2013. Hematological alterations caused by high intensity of L3 larvae of *Contracaecum* sp. Railliet and Henry, 1912 (Nematoda, Anisakidae) in the stomach of *Hoplias malabaricus* in lakes in Pirassununga, Sro Paulo // Parasitol. Res. № 112. P. 2783. <https://doi.org/10.1007/s00436-013-3446-8>
- Gabagambi N.P., Skorping A. 2017. Spatial and temporal distribution of *Ligula intestinalis* (Cestoda: Diphyllobothriidea) in usipa (*Engraulicypris sardella*) (Pisces: Cyprinidae) in Lake Nyasa // J. Helminthology. V. 92. № 4. P. 1. <https://doi.org/10.1017/S0022149X17000724>
- Ganz T. 2019. Erythropoietic regulators of iron metabolism // Free Radical Biology and Medicine. V. 133. P. 69–74. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2018.07.003>
- Heins D.C. 2017. The cestode parasite *Schistocephalus pungitii*: castrator or nutrient thief of ninespine stickleback fish? // Parasitology. № 144. P. 834. <https://doi.org/10.1017/S0031182016002596>
- Khurshid I., Ahmad F. 2013. Helminthology and haematological parameters of *S. labiatus*, in Shallabugh Wetland and river Sindh // Int. J. Scient. Engineering Res. V. 4. № 5. P. 1993.
- Kulkeaw K., Sugiyama D. 2012. Zebrafish erythropoiesis and the utility of fish as models of anemia // Stem Cell. Res. Ther. 3. P. 55. <https://doi.org/10.1186/scrt146>
- Lagrué C., Presswell B., Dunckley N., Poulin R. 2018. The invasive cestode parasite *Ligula* from salmonids and bullies on the South Island, New Zealand // Parasitol. Res. V. 117. № 1. P. 1. <https://doi.org/10.1007/s00436-017-5684-7>
- Logan F.J., Horak A., Stefka J. et al. 2004. The phylogeny of diphyllobothriid tapeworms (Cestoda: Pseudophyllidae) based on ITS-2 rDNA sequences // Parasitol. Res. № 94. P. 10.
- Noga E.J. 2006. Spleen, thymus, reticulo-endothelial system, blood // Systemic pathology of fish. Scotian Press, London. A text and atlas of normal tissues in teleosts and their responses in disease. P. 121.
- Scholz T., Kuchta R. 2016. Fish-borne, zoonotic cestodes (Diphyllobothrium and relatives) in cold climates: A never-ending story of neglected and (re)-emergent parasites // Food Waterborne Parasitol. № 4. P. 23. <https://doi.org/10.1016/j.fawpar.2016.07.002>
- Shakarboev E., Safarova F.E., Azimov D., Urimbetov A. 2015. Fauna, ecology and taxonomy of cypriniform fish helminths in Uzbekistan // J. Microbiol. Biotechnol. Food Sci. № 5. P. 88. <https://doi.org/10.15414/jmbfs.2015.5.1.88-91>
- Shoemaker C.A., Martins M.L., Xu D-H. et al. 2012. Effect of *Ichthyophthirius multifiliis* parasitism on the survival, hematology and bacterial load in channel catfish previously exposed to *Edwardsiella ictaluri* // Parasitol. Res. № 11. P. 223.
- Sohn W.-M., Na B.-K., Jung S.G., Kim K.K. 2016. Mass death of Predatory Carp, *Chanodichthys erythropterus*, induced by plerocercoid larvae of *Ligula intestinalis* (Cestoda: Diphyllobothriidae) // Korean J. Parasitology. V. 54. № 3. P. 363. <https://doi.org/10.3347/kjp.2016.54.3.363>
- Sousa L.F., Sousa D.C., Coêlho T.A. et al. 2020. Morphometric Characterization of Trypanosoma spp. and blood parameters in *Pterygoplichthys pardalis* (Pisces: Loricariidae) from the Brazilian Amazon // Anais da Academia Brasileira de Ciências. V. 92. Suppl. 2. P. 1. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202020190577>
- Tavares-Dias M., Moraes F.R., Martins M.L. 2008. Hematological assessment in four Brazilian teleost fish with parasitic infections, collected in feefishing from Franca, Sao Paulo, Brazil // B. Inst. Pesca, Sao Paulo. V. 34. № 2. P. 189.
- Taylor M., Hoole D. 1989. *Ligula intestinalis* (L.) (Cestoda: Pseudophyllidae): plerocercoid-induced changes in the spleen and pronephros of roach, *Rutilus rutilus* (L.), and gudgeon *Gobio gobio* (L.) // Fish Biol. V. 34. № 4. P. 583.

Destabilization Processes in the Hemopoietic Organs of the *Carassius auratus* as a Consequence of the Survival Strategy of the Cestode *Ligula (Digramma) interrupta* (Cestoda: Pseudophyllidea)

O. E. Mazur¹, *, I. A. Kutyrev¹, and Zh. N. Dugarov¹

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

**e-mail: olmaz33@yandex.ru*

The cytomorphological parameters of hemopoietic organs (pronephros, spleen) of the crucian carp *Carassius auratus* L., 1758 infected with *Ligula (Digramma) interrupta* (Logan, 2004) were first studied. Biological material was obtained from fish of Dolgoe and Cheryomukhovoye Lake Buryatia (Baikal Lake basin), unfavorable for digrammosis. Infection with plerocercoids caused hematopoietic transformation – compensatory activation of erythropoiesis in the pronephros the background of a low number of mature erythrocytes, a decrease in the proliferative activity of erythroid elements in the spleen.

Keywords: fish, erythropoiesis, pronephros, spleen, *Ligula (Digramma) interrupta*

ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ
ИНВАЗИВНОГО ВИДА ЗЕМНОВОДНЫХ *Pelophylax ridibundus*
(Amphibia, Anura), ИНТРОДУЦИРОВАННОГО
В ВОДНЫЕ ОБЪЕКТЫ СРЕДНЕГО УРАЛА© 2022 г. Л. А. Ковальчук^а, *, Л. В. Черная^а, В. А. Мищенко^а, Н. В. Микшевич^б^аИнститут экологии растений и животных, Уральское отделение Российской академии наук, Екатеринбург, Россия^бУральский государственный педагогический университет, Екатеринбург, Россия

*e-mail: kovalchuk@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 05.03.2021 г.

После доработки 24.12.2021 г.

Принята к публикации 26.12.2021 г.

Впервые представлены результаты исследований гематологических и биохимических параметров гомеостаза озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), сформировавшей устойчивые популяции в водоемах Среднего Урала. Лимфоцитарно-гранулоцитарный состав лейкограмм периферической крови характеризуется преобладанием агранулоцитов (73.3–77.1%), доля гранулоцитов – 23.0–26.7%. Значение интегрального лейкоцитарного индекса (0.29–0.36) соответствует условной норме физиологического состояния организма и его адаптивному потенциалу. У самцов интегральный лейкоцитарный индекс весной выше (0.36), чем у самок (0.29). Качественный состав аминокислотного спектра плазмы крови амфибий представлен 25 аминокислотами и их дериватами. Озерные лягушки характеризуются высоким содержанием в периферической крови метаболитических групп: незаменимых и гликогенных аминокислот, участвующих в процессах детоксикации, иммуномодуляции и формирования адаптивных реакций амфибий.

Ключевые слова: озерная лягушка, периферическая кровь, лейкоцитарная формула, аминокислоты

DOI: 10.31857/S0320965222040155

ВВЕДЕНИЕ

Пресноводные экосистемы за последние десятилетия подвергаются все возрастающей эксплуатации, воздействию усиливающихся климатических изменений и техногенного пресса (Dudgeon et al., 2006; Strayer, Dudgeon, 2010; Poff et al., 2012). Среди всех классов позвоночных до трети видов земноводных находятся под угрозой исчезновения (Stuart et al., 2004; Global..., 2008). Исследователи отмечают перманентное сокращение природных популяций амфибий при массовом и неконтролируемом, в том числе браконьерском вылове их с целью контрабанды (Ляпустин, 2008). Вместе с тем, за последние десятилетия возросло расселение инвазивных водных организмов, обусловленное созданием водохранилищ, интенсификацией транспортных перевозок, глобальным потеплением и др. Виды-вселенцы оказывают значительное влияние на фауну регионов-реципиентов и вносят существенный вклад в микроэ-

волюционные процессы не только водных, но и наземных экосистем (Алимов, Богущая, 2004), что требует пристального внимания к этой исключительно важной общебиологической проблеме (Дгебуадзе, 2014). К таким инвазивным видам относится озерная лягушка *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Ranidae, Amphibia) (Дгебуадзе и др., 2018).

Проблема биологических инвазий чужеродных видов за пределы их нативных ареалов актуальна и для фауны Урала. В герпетофауне Среднего Урала *P. ridibundus* появилась в 1969–1970 гг. в результате случайной интродукции головастиков озерной лягушки при зарыблении водохранилищ-охладителей тепловых станций мальками белого амура *Stenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844) и толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844) из водоемов Украины и Краснодарского края (Иванова, 1995). Активное расселение озерной лягушки на Среднем Урале происходит благодаря сезонным изменениям гидрологического режима водоемов, а также при наземной миграции в экосистемах сообщающихся рек Тагил, Вогулка, Нейва, Исеть,

Сокращения: АК – аминокислоты, ИСЛ – интегральный лейкоцитарный индекс, НАК – незаменимые аминокислоты.

Пышма, Сысерть и водоемов-охладителей – Белоярское, Верхнетагильское и Рефтинское водохранилища (Большаков, Вершинин, 2005; Берзин и др., 2020). Большинство видов амфибий не может адаптироваться к обитанию в теплых водоемах. Однако озерная лягушка хорошо переносит высокие температуры и способна заселять даже горячие источники с температурой воды $\geq 30.0^{\circ}\text{C}$ (Ляпков, 2014). В регионах с недостаточно теплым для нормального существования климатом интродуцированные экземпляры *P. ridibundus* обычно приживаются в водоемах антропогенного происхождения (Фоминых, Ляпков, 2011). Установлено, что озерные лягушки не заселяют прибрежные мелководные участки водоемов, предпочитаемые лягушками рода *Rana* в период нереста, и не представляют прямой угрозы для местных амфибий (Большаков, Вершинин, 2005), а в спектре их питания присутствуют корма, которые, как правило, избегают аборигенные виды земноводных (Иванова, Берзин, 2019).

С продолжающимся сокращением видов земноводных возникла проблема сохранения их численности в природных условиях и при искусственном разведении (Ван Хай Динь и др., 2013). Последнее требует надежных технологий непрерывной диагностики физиологического состояния животных и среды их обитания с использованием физиологических и биохимических биомаркеров, дающих достоверную информацию. Настоящее исследование ориентировано на разработку и применение эколого-физиологической оценки статуса инвазивного вида озерной лягушки *P. ridibundus*, позволяющего не только выявить степень адаптивного потенциала животных, но и составить в перспективе возможный сценарий преобразования структуры сообществ и популяций в условиях дестабилизированной среды.

Цель работы – оценить гематологические и биохимические параметры гомеостаза озерной лягушки, обитающей в водных объектах Среднего Урала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В исследованиях использованы взрослые особи озерной лягушки *P. ridibundus*, обитающие в термальных водах р. Тагил на участке сброса воды из Верхнетагильского водохранилища, расположенного на восточном склоне Уральских гор (Свердловская обл., $57^{\circ}22'$ с.ш., $59^{\circ}57'$ в.д.). Тепловой баланс Верхнетагильского водохранилища поддерживает температуру воды не ниже 8.0 – 12.0°C , не позволяя водоему замерзнуть зимой, обитающие в нем озерные лягушки активны и не впадают в зимнюю спячку (Иванова, 2017). В весенний период отлова животных температура воды в р. Тагил была в среднем $21 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$, летом – $27.5 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$, достигая периодически 32°C (Про-

хорова и др., 2004). Для водохранилища характерно не только тепловое, но и техногенное загрязнение, обусловленное близостью (~ 13 км) к водоему Кировградского медеплавильного комбината. По материалам Госдоклада (Государственный..., 2014), общий уровень загрязненности на протяжении ряда лет сохраняется, и воды р. Тагил характеризуются как “грязные”. Среднегодовые концентрации металлов в верховье реки превышают нормативы для водоемов рыбохозяйственного значения по соединениям Cu (4 ПДК), Fe (5 ПДК), Al (7 ПДК), Ni (3 ПДК), Zn (2 ПДК) (Рыбникова, Наволокина, 2020). Действие токсикантов влияет, в первую очередь, на показатели физиологических параметров организма (Ковальчук, 2008; Голованова и др., 2021). Ранее нами на участке сброса воды из водохранилища в р. Тагил определены концентрации тяжелых металлов (Cu, Zn, Cd, Pb, Ni) в донных отложениях и тканях хищной пиявки *Haemopsis sanguisuga* (Linnaeus, 1758) – биоиндикатора техногенного загрязнения (Черная, Ковальчук, 2018). В качестве контроля были донные отложения и взрослые особи *H. sanguisuga* р. Сулем из Висимского биосферного заповедника. Показано, что содержания тяжелых металлов в донных отложениях и в пробах тканей пиявок из р. Тагил достоверно превышали таковые из р. Сулем ($p < 0.001$).

Отлов и содержание доставленных в лабораторию озерных лягушек осуществляли в соответствии с правилами, принятыми Европейской Конвенцией по защите животных, используемых для экспериментальных и научных целей (Europ. ..., 1986; Yargi, 2005). Экспериментальную группу представляли самцы и самки *P. ridibundus*, отловленные в сезон размножения (конец апреля, первая декада мая) и летом (последняя декада августа) в теплых водах р. Тагил ($n = 54$).

Образцы крови животных брали из миокарда. Плазму получали центрифугированием крови в рефрижераторной ультрацентрифуге K-23D (Germany) в вакутайнерах “Bekton Dickinson ВР” (UK) с ЭДТА в течение 15 мин при 3000 об./мин. Показатели периферической крови животных определяли с помощью гематологического анализатора “BC-5800” (Mindray, China). Лейкоцитарную формулу подсчитывали (на 100 лейкоцитов) в мазках крови, окрашенных по Романовскому–Гимзе. На основании лейкоцитарной формулы рассчитывали ИСЛ – соотношение гранулоцитов и агранулоцитов в отн. ед., позволяющий оценить физиологическое состояние исследуемых особей и их адаптивный потенциал (Coico et al., 2003). Условно нормальное значение индекса сдвига лейкоцитов ИСЛ = 0.19 – 0.38 рассчитывали по лейкограмме животных из условно чистого водоема (Романова, 2005; Минеев, Минеева, 2014).

Содержание свободных АК в плазме крови определяли методом ионообменной хроматогра-

Таблица 1. Показатели периферической крови озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* из р. Тагил

Показатели	Пол	Весна (♂ <i>n</i> = 8, ♀ <i>n</i> = 10)	Лето (♂ <i>n</i> = 5, ♀ <i>n</i> = 7)	<i>p</i> -value Tukey's test
Гемоглобин, г/л	♂	56.60 ± 6.31 (43.44–67.88)	51.98 ± 1.77 (48.50–55.50)	0.93
	♀	32.46 ± 3.07 (26.5–38.18)	48.76 ± 3.68 (40.14–54.14)	0.04
Нейтрофилы, %:	♂	24.07 ± 1.44 (21.13–26.75)	17.01 ± 1.06* (15.00–19.00)	0.002
	♀	20.22 ± 0.36 (19.48–20.90)	15.44 ± 0.85* (13.86–17.14)	0.01
юные (незрелые)	♂	3.29 ± 0.34 (2.63–3.99)	5.74 ± 0.65* (4.50–7.00)	0.04
	♀	2.51 ± 0.41 (1.73–3.34)	6.14 ± 0.65* (5.00–7.43)	<0.001
палочкоядерные	♂	9.93 ± 0.68 (7.88–10.54)	7.00 ± 1.27* (4.75–9.75)	0.03
	♀	8.71 ± 0.70 (7.37–10.08)	5.00 ± 0.61* (3.71–6.14)	0.01
сегментоядерные	♂	11.54 ± 1.01 (9.70–13.63)	4.25 ± 0.42* (3.50–5.00)	<0.001
	♀	9.03 ± 0.88 (7.35–10.75)	4.27 ± 0.52* (3.29–5.43)	0.004
Эозинофилы, %	♂	2.65 ± 0.29 (2.05–3.19)	7.01 ± 1.28* (4.50–9.50)	0.04
	♀	2.75 ± 0.49 (1.95–3.82)	7.72 ± 1.53* (4.86–10.86)	0.004
Моноциты, %	♂	4.19 ± 0.59 (3.00–5.31)	6.25 ± 0.88 (4.50–8.25)	0.67
	♀	8.65 ± 1.17 (6.47–11.02)	6.42 ± 1.04 (4.29–8.43)	0.45
Лимфоциты, %	♂	69.11 ± 0.95 (67.45–71.18)	69.74 ± 1.09 (67.75–72.00)	0.99
	♀	68.42 ± 1.36 (65.63–70.95)	70.43 ± 1.36 (67.86–73.14)	0.70
Гранулоциты, %	♂	26.72 ± 1.72 (23.16–29.91)	24.02 ± 2.24 (19.5–28.5)	0.85
	♀	22.97 ± 0.87 (21.23–24.76)	23.18 ± 2.32 (18.69–28.02)	0.91
Агранулоциты, %	♂	73.30 ± 1.58 (70.21–76.53)	75.99 ± 1.96 (72.19–80.33)	0.70
	♀	77.07 ± 2.47 (72.15–81.94)	76.89 ± 2.39 (71.96–81.52)	0.93

Примечание. Даны средние значения и их ошибки, в скобках – пределы варьирования показателя, *n* – число особей; *p*-value Tukey's test.

* – статистически значимые различия между группами (*p* < 0.05).

фии на анализаторе “AAA-339M” (Microtechna, Czech). Для каждого исследуемого образца на хроматограмме прописывался весь спектр АК с определением концентрации каждой из них в мкмоль/л и в % суммарного содержания. Проведен анализ 600 аминокислотных проб.

Результаты обработаны с использованием пакета лицензионных прикладных программ “Statistica v. 10.0”. При оценке различий между группами определяли в выборке $\bar{X}_{boot} \pm SE_{boot}$ – среднее арифметическое и ошибка среднего бутстреп-распределения; [95% CI_{boot}] – доверительный интервал бутстреп-распределения. Независимые группы сравнивали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа с перестановочным тестом (Permutation ANOVA; $p = \Pr(|F_{ran}| \geq F_{obs})$), последующие (post-hoc) межгрупповые сравнения проводили с помощью критерия Тьюки с перестановочным тестом (Permutation Tukey's). Различия считали статистически значимыми при *p* < 0.05. Метод главных компонент (PCA) реализован посредством статистической среды R (R 3.1.2, пакеты “Vegan” и “Ade4”) (Chessel et al., 2004).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Результаты исследования сезонной изменчивости периферической крови самцов и самок озерной лягушки приведены в табл. 1. Лейкоцитарная формула самцов и самок *P. ridibundus* имеет лимфоидный характер и в весенний, и в летний период – от 68.4 до 70.4%. По содержанию агранулоцитов, ни для самцов, ни для самок не характерна сезонная динамика параметров периферической крови: лимфоцитов (*p* = 0.99 и *p* = 0.70 соответственно) и моноцитов (*p* = 0.67 и *p* = 0.45 соответственно) (табл. 1). Так, в летний период выраженная активация иммунных процессов у самок и самцов сопровождалась на фоне значимого падения содержания общих нейтрофилов возрастом количеством более юных форм нейтрофилов у самцов (в 1.7 раза), и самок (в 2.4 раза). У самцов наблюдалось снижение содержания функциональных форм: сегментоядерных нейтрофилов в 2.7 раза, палочкоядерных в 1.4 раза. У летних самок сократилось количество сегментоядерных (в 2.1 раза) и палочкоядерных нейтрофилов (в 1.7 раза). В то же время, отмечалось возрастание

доли эозинофилов (при норме 1–5%) у самцов в 2.6 раза ($p = 0.04$), у самок в 2.8 раза ($p = 0.004$) (табл. 1).

Наряду с изучением клеточного состава крови озерной лягушки, были исследованы биохимические параметры плазмы: аминокислотный спектр. Качественный состав спектра плазмы крови амфибий представлен 25 АК и их дериватами. В весенний период в плазме крови самцов общее содержание АК (2417.2 ± 83.5 мкмоль/л) было достоверно выше, чем у самок (1756.9 ± 61.0 мкмоль/л) ($p = 0.0001$). Летом фонд АК у самцов снижался на 36% (1547.3 ± 48.6 мкмоль/л), у самок на 20% (1455.2 ± 48.4 мкмоль/л) (табл. 2). Доминировали гликогенные АК – аланин, глицин, глутамат. Их суммарный пул в общем фонде АК достигает 26% весной и до 31% летом. У исследованных озерных лягушек, как и у теплокровных животных, присутствовал полный спектр десяти незаменимых АК (табл. 2). Анализ показал, что у самок и самцов в летний период значительно повышалось процентное содержание незаменимых АК (52.0–52.9%) по сравнению с весенним периодом (42.2–48.7%) ($p = 0.001$). Летом гендерные различия по незаменимым АК были выражены слабее, чем весной (табл. 2). Повышенное содержание лизина (8.57%), лейцина (7.44%), аргинина (6.0%) и гистидина (5.58%) было отмечено у самцов весенней популяции. На фоне пониженных концентраций подавляющего большинства незаменимых АК в плазме крови летних особей следует отметить повышение лейцина у самцов в 1.2 раза и у самок в 1.6 раза ($p = 0.0001$) (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Система крови земноводных достаточно высоко организована, а состав и морфология лимфоидной системы не отличаются от данных в работах по позвоночным (Christin et al., 2004; Fournier et al., 2005; Davis et al., 2008; Arıkan, Çiçek, 2014; Романова, Николаев, 2014). Исследование периферической крови озерной лягушки показало, что в период полового созревания и размножения содержание гемоглобина у самцов в 1.7 раза выше, чем у самок. Лейкоцитарный состав крови этих амфибий, как и у всех позвоночных, представлен двумя группами клеток: гранулоцитами (гетерофилами и эозинофилами), ответственными за проявление реакции врожденного иммунитета, и агранулоцитами (моноцитами и лимфоцитами), ответственными за проявление реакции адаптивного иммунного ответа (табл. 1). Для озерных лягушек характерно высокое содержание лимфоцитов, обеспечивающих значительную эффективность клеточного иммунитета в весенний и летний сезоны и у самцов (69.1–69.7%), и у самок (68.4–70.4%) (табл. 1). Репрезентативным показателем усиления пресса антропогенной нагрузки на организм служит высокий уро-

вень агранулоцитов (73.3–77.1%) в крови, обеспечивающих иммунный “надзор” и специфическую реактивность организма (адаптивный иммунитет). Гендерные значимые различия наблюдали только в отношении моноцитов, их доля увеличена в крови самок в 2.1 раза в краткосрочно-весенний период биологического цикла по сравнению с самцами (табл. 1). Повышенная активация моноцитов продуцирует эндогенные регуляторы иммунного ответа – провоспалительные цитокины (Coico et al., 2003).

Лимфоцитарно-гранулоцитарный состав периферической крови амфибий характеризуется невысокой долей гранулоцитов (23.0–26.7%) (табл. 1). У самок и у самцов отмечены статистически значимые различия по содержанию в крови всех форм гранулоцитов (гетерофилов, эозинофилов) в весенний и летний периоды (табл. 1). Зарегистрирована разнонаправленность сезонной динамики нейтрофилов. Совокупность клеток, большая доля которых представлена нейтрофильными гранулоцитами, обеспечивает реакции неспецифической защитной системы организма весной в период репродуктивной активности у самцов ($p = 0.002$) и самок ($p = 0.01$) (табл. 1). Лейкоцитарный состав крови лягушек весной характеризуется значимо повышенным содержанием гетерофилов за счет увеличения числа зрелых сегментоядерных форм у самцов ($p < 0.001$) и самок ($p = 0.004$), что обеспечивает активную неспецифическую защиту организма от инфекций и токсических воздействий (табл. 1). Отмеченное значимое снижение функционально зрелых клеток (палочкоядерных и сегментоядерных нейтрофильных гранулоцитов) в последней декаде летнего месяца у самцов и самок исследуемой популяции указывает на угрозу возникновения инфекций у особей. В летний период умеренное смещение лейкоцитарной формулы “влево” отражается в крови амфибий повышением относительного содержания незрелых (юных) нейтрофильных клеток у самок ($p < 0.001$) и самцов ($p = 0.04$). Известна чувствительность незрелых нейтрофилов к комплексу антропогенных и биотических факторов среды обитания. Летом стимуляция эозинофильного гранулоцитопоза у самцов *P. ridibundus* возросла в 2.6 раза, у самок в 2.8 раза (табл. 1). Функционально активные клетки крови эозинофилы, обладая фагоцитарной и бактерицидной активностью, реализуют противогельминтную иммунную защиту (Johnson, La Fonte, 2013). Наблюдаемая гиперэозинофилия может свидетельствовать об антитоксической и антимикробной реакциях в организме амфибий, обитающих в условиях пресса таких гемотоксикантов, как тяжелые металлы, нефтепродукты, пестициды (Чернышова, Старостин, 1994; Романова и др., 2018).

Отклонение ИСЛ от условной нормы свидетельствует о развитии патологических процессов

Таблица 2. Незаменимые аминокислоты (НАК) в плазме крови самцов и самок *P. ridibundus*

НАК, мкмоль/л	Весна (<i>n</i> = 12)		Лето (<i>n</i> = 12)		<i>p</i> “сезон” “пол” “сезон” × “пол”
	♂ (<i>n</i> = 6)	♀ (<i>n</i> = 6)	♂ (<i>n</i> = 6)	♀ (<i>n</i> = 6)	
Треонин	154.8 ± 10.5	107.1 ± 7.9^a	$70.3 \pm 5.4^*$	89.9 ± 5.0	0.0001
	134.7–175.6	92.3–123.1	60.7–81.6	80.4–99.5	0.11
Валин	94.6 ± 11.2	69.7 ± 3.6	81.8 ± 3.6	76.8 ± 6.0	0.001
	75.3–118.8	63.8–77.8	75.0–89.0	67.0–90.2	0.75
Лейцин	179.7 ± 7.2	125.7 ± 5.8^a	$221.3 \pm 11.3^*$	$195.5 \pm 6.6^*$	0.05
	165.3–193.5	114.8–137.7	198.8–243.0	182.7–208.1	0.20
Изолейцин	66.9 ± 4.9	50.5 ± 2.4	61.5 ± 2.4	56.9 ± 2.6	0.0001
	57.5–75.7	46.0–55.2	57.6–66.6	52.0–62.0	0.0001
Метионин	23.5 ± 2.1	15.5 ± 1.8	18.4 ± 2.5	15.0 ± 1.6	0.12
	19.7–28.1	12.2–19.0	14.1–23.8	11.9–18.1	0.90
Фенилаланин	119.8 ± 8.7	100.6 ± 10.2	$49.1 \pm 2.7^*$	$42.7 \pm 1.9^*$	0.01
	102.0–135.8	78.5–120.4	43.0–53.1	38.9–46.2	0.11
Триптофан	53.1 ± 11.9	16.5 ± 2.2^a	Следы	Следы	0.23
	34.4–79.5	12.1–20.7			0.02
Лизин	207.7 ± 13.7	134.4 ± 14.2^a	195.3 ± 6.6	$215.5 \pm 11.8^*$	0.31
	179.1–231.4	106.5–161.0	183.0–209.1	192.6–237.9	0.0001
Гистидин	135.2 ± 7.7	80.0 ± 5.9^a	$80.2 \pm 5.3^*$	$46.1 \pm 3.2^{*a}$	0.06
	120.4–150.4	69.0–91.6	70.3–90.8	40.0–52.3	0.001
Аргинин	145.8 ± 13.2	42.0 ± 5.0^a	$38.5 \pm 1.4^*$	$18.4 \pm 1.7^{*a}$	0.0001
	125.1–174.5	31.5–51.0	35.8–41.3	15.0–21.9	0.0001
НАК	1180.9 ± 54.2	742.7 ± 28.3^a	$816.4 \pm 17.9^*$	757.3 ± 27.7	0.0001
	1098.2–1300.4	687.5–799.7	781.1–850.5	702.5–811.3	0.0001
Фонд АК	2417.2 ± 83.5	1756.9 ± 61.0	$1547.3 \pm 48.6^*$	$1455.2 \pm 48.4^*$	0.0001
	2271.3–2592.1	1634.1–1869.3	1457.7–1647.4	1359.5–1549.3	0.0001

Примечание. Над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования, *n* – число особей; $p = \Pr(|F_{\text{ran}}| \geq F_{\text{obs}})$: “сезон” – влияние главного фактора, характеризующего сезонную изменчивость; “пол” – влияние главного фактора, характеризующего гендерную изменчивость; “сезон” × “пол” – совместное влияние главных факторов; ^a – статистически значимые половые различия.

* Статистически значимые сезонные различия ($p < 0.05$).

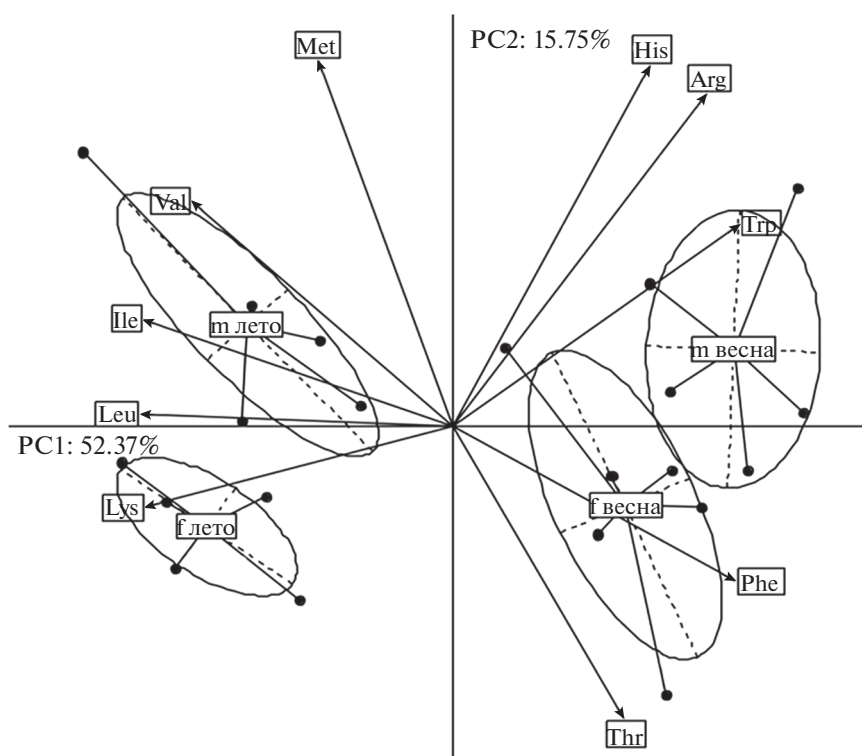


Рис. 1. Незаменимые аминокислоты (% фонда АК) плазмы крови самцов (m) и самок (f) озерной лягушки различных сезонных групп в пространстве главных компонент. PC1, PC2 – оси главных компонент – доля дисперсии данных, объясняемых главной компонентой, %; стрелки отражают корреляцию главных компонент с исходными показателями НАК; эллипсы – 95%-ные доверительные области. Arg – аргинин, His – гистидин, Ile – изолейцин, Leu – лейцин, Lys – лизин, Met – метионин, Phe – фенилаланин, Thr – треонин, Trp – триптофан, Val – валин.

у амфибий и негативном влиянии окружающей среды (Романова, 2005; Минеева, Минеев, 2014). В летний период не отмечено значимых различий по ИСЛ у самцов (0.31) и самок (0.30). Весной ИСЛ у самок был 0.29, у самцов этот показатель завышен, но не достигал уровня патологии (0.36). У исследованных особей озерных лягушек весной и летом ИСЛ варьировал в диапазоне 0.29–0.36, что соответствует условной норме физиологического состояния организма и их адаптивному потенциалу – 0.19–0.38. ИСЛ отражает формирование устойчивого функционирования адаптивных реакций, способствующих поддержанию высокой численности инвазивного вида при освоении новых мест обитания даже при перманентном воздействии различных поллютантов в условиях теплового загрязнения.

Один из наиболее информативных и адекватных биохимических показателей физиологического состояния эндотермных и эктотермных животных и их адаптивных возможностей – уровень аминокислотного обмена в тканях (Гараева и др., 2009; Каранова, 2011; Chernaya et al., 2016; Ковальчук и др., 2018; Kovalchuk et al., 2018). У озерных лягушек, как и у теплокровных животных, присутствует полный спектр функционально

значимых эссенциальных АК (табл. 2). Лизин, доминирующий в общем пуле АК в весенне-летний период (18–29%) и выступающий в качестве антиоксиданта, участвует в регуляции иммунологических функций и в процессах детоксикации ксенобиотиков. Гистидин и аргинин участвуют в процессах детоксикации и элиминации токсичных микроэлементов в тканях животных. Триптофан, модулируя иммунологические функции в краткосрочный период, участвует в синтезе альбуминов и глобулинов и в метаболизме гормона роста; влияет на углеводный обмен в организме. Повышенное содержание аргинина сопровождается стимуляцией фагоцитарной активности нейтрофилов и реализуется в дифференцировке В- и Т-лимфоцитов у самцов весной (Wu, 2009). Повидимому, снижение концентрации гистидина (на 41–42%) и аргинина (на 56–74%) в последнюю декаду августа в плазме крови самцов и самок связано с активным участием незаменимых АК в синтезе гемоглобина. Заслуживает внимания повышенное суммарное содержание глицина в плазме крови вместе с глутаминовой кислотой и цистеином весной у самцов и летом у самок, обеспечивающее амфибиям биосинтез трипептида (глутатиона), участвующего в детоксикации про-

дуктов метаболизма амфибий и в процессах размножения животных (Fogman et al., 2009).

Многомерный анализ главных компонент (РСА) позволил визуализировать сезонные и гендерные особенности спектра незаменимых АК в плазме крови озерной лягушки в весенне-летний период максимального напряжения метаболизма, подтверждая результаты выше представленного статистического анализа (рис. 1). Из рисунка видно, что все представленные данные образуют четыре самостоятельные группы, причем их наибольшая пространственная удаленность обусловлена сезонной спецификой аминокислотного обмена самцов и самок *P. ridibundus*. Первая главная компонента (PC1), на которую приходится 52.37% общей дисперсии исходных данных, отражает значимо повышенное содержание фенилаланина и триптофана в плазме крови весенних особей лягушек ($p < 0.001$). Определен высокий коэффициент корреляции с PC1 содержания незаменимых аминокислот: лейцина (−0.88), изолейцина (−0.86), лизина (−0.86) и валина (−0.73) у лягушек летней популяции ($p < 0.001$). Высокая корреляция и наибольший вклад во вторую главную компоненту (PC2), на которую приходится 15.75% дисперсии, вносят три незаменимых АК: метионин (0.60), для которого отсутствуют сезонные и половые различия; гистидин (0.59) и аргинин (0.54), повышенный уровень которых отмечен в плазме крови весенних самцов ($p < 0.01$). Таким образом, озерные лягушки характеризуются высоким содержанием в периферической крови метаболических групп: незаменимых и гликогенных аминокислот, участвующих в процессах детоксикации, иммуномодуляции и формирования адаптивных реакций амфибий.

Выводы. Впервые оценены гематологические и биохимические параметры гомеостаза озерной лягушки *P. ridibundus*, иллюстрируя специфику эффекторных механизмов иммунной системы, обусловленной физиологическими особенностями этого инвазивного вида, сформировавшегося устойчивые популяции в водоемах Среднего Урала. Показано, что в лимфоцитарно-гранулоцитарном составе периферической крови амфибий преобладают агранулоциты (73.3–77.1%). Доля гранулоцитов, обеспечивающих неспецифическую срочную защиту организма от инфекций и токсических воздействий, достигает у самцов и самок диапазона 23.0–26.7%. Инвазивный вид характеризуется высоким содержанием лимфоцитов в весенний и летний сезон как у самцов (69.1–69.7%), так и у самок (68.4–70.4%). ИСЛ (0.29–0.36) позволяет дать оценку физиологическому состоянию амфибий и уровню нагрузки на них антропогенного средового стресса. Весной величина ИСЛ у самок 0.29, у самцов этот показатель выше — 0.36, но не достигает уровня патологии. Впервые для *P. ridibundus* дана оценка АК-

спектра с позиции его участия в процессах детоксикации ксенобиотиков, иммуномодуляции и формирования адаптивных реакций амфибий, обеспечивающих выживание и эврибионтность вида за пределами нативного ареала. Исследованные параметры гомеостаза могут быть рекомендованы при оценке физиологического состояния гидробионтов и качества экологической среды в системе мониторинга природных и искусственных водных экосистем.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (№122021000091-2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г. 2004. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.
- Берзин Д.Л., Чеботина М.Я., Гусева В.П. 2020. Накопление радионуклидов в озерной лягушке *Pelophylax ridibundus* в зоне атомного предприятия // Биология внутр. вод. № 6. С. 613. <https://doi.org/10.31857/S0320965220060042>
- Большаков В.Н., Вершинин В.Л. 2005. Амфибии и рептилии Среднего Урала. Екатеринбург: УрО РАН.
- Ван Хай Динь, Мукатова М.Д., Сколков С.А. 2013. О возможности использования озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в качестве пищевого сырья // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. № 1. С. 190.
- Гараева С.Н., Редкозубова Г.В., Постолати Г.В. 2009. Аминокислоты в живом организме. Киев: Кишинев.
- Голованова И.Л., Филиппов А.А., Чеботарева Ю.В., Крылов В.В. 2021. Отдаленные последствия действия меди и электромагнитного поля на размерно-массовые показатели и активность пищеварительных гликозидаз у сеголетков плотвы *Rutilus rutilus* // Биология внутр. вод. № 3. С. 302. <https://doi.org/10.31857/S0320965221020054>
- Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды и влиянии факторов среды обитания на здоровье населения Свердловской области. 2014. Екатеринбург: УМЦ УПИ.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 2014. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 7. № 1. С. 2.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Хляп Л.А. 2018. Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100). Москва: Тов-во науч. изданий КМК.
- Иванова Н.Л. 1995. Особенности экологии озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.), интродуцированной в водоемы-охладители // Экология. № 6. С. 473.
- Иванова Н.Л. 2017. Характер и темпы роста озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* Pall., интродуцированной в водоемы Среднего Урала // Изв. РАН. Серия биол. № 4. С. 413.

- Иванова Н.Л., Берзин Д.Л. 2019. Формирование популяционной специфики озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus*) в водоемах Среднего Урала // Экология. № 6. С. 471.
<https://doi.org/10.1134/S0367059719060064>
- Каранова М.В. 2011. Влияние острого холодового шока на пулы свободных аминокислот прудовой рыбы ротана *Percottus glehni* (Eleotridae, Perciformes) // Изв. РАН. Серия биол. № 2. С. 153.
<https://doi.org/10.1134/S106235901102004X>
- Ковальчук Л.А. 2008. Эколого-физиологические аспекты адаптации к условиям техногенных экосистем. Екатеринбург: УрО РАН.
- Ковальчук Л.А., Мищенко В.А., Черная Л.В., Снитыко В.П. 2018. Видовые особенности аминокислотного спектра плазмы крови рукокрылых (Mammalia: Chiroptera) Урала // Экология. № 4. С. 291.
<https://doi.org/10.7868/S0367059718040066>
- Ляпков С.М. 2014. Озерная лягушка (*Pelophylax ridibundus*) в термальных водоемах Камчатки // Зоол. журн. Т. 93. № 12. С. 1427.
- Ляпустин С.Н. 2008. Контрабанда объектов фауны и флоры и борьба с ней на Дальнем Востоке России (конец XX—начало XXI в.) Владивосток: ВФ РТА.
- Минеев А.К., Минеева О.В. 2014. Особенности гематологических параметров озерной лягушки *Rana ridibunda* Pallas, 1771 Саратовского водохранилища // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 23. № 2. С. 178.
- Прохорова Н.Б., Черняев А.М., Баженова Г.А. и др. 2004. Гидротехническое регулирование водных ресурсов. Водные ресурсы Свердловской области. Екатеринбург: АМБ. С. 123.
- Романова Е.Б. 2005. Гематологические аспекты механизмов адаптации природных популяций зеленых лягушек в условиях антропогенного средового стресса // Актуал. пробл. герпетол. и токсинол. № 8. С. 169.
- Романова Е.Б., Николаев В.Ю. 2014. Иммунофизиологические характеристики популяций зеленых лягушек урбанизированной территории // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 16. № 5. С. 616.
- Романова Е.Б., Шаповалова К.В., Рябинина Е.С. 2018. Лейкоцитарный состав крови и микроядра в эритроцитах амфибий загрязненных водных объектов Нижегородской области // Принципы экологии. № 2. С. 125.
<https://doi.org/10.15393/j1.art.2018.7682>
- Рыбникова Л.С., Наволокина В.Ю. 2020. Оценка состояния гидросферы в верховьях бассейна реки Тагил (Свердловская область) // Проблемы недропользования. № 2. С. 81.
<https://doi.org/10.25635/2313-1586.2020.02.081>
- Фоминых А.С., Ляпков С.М. 2011. Формирование новых особенностей жизненного цикла озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в условиях подогреваемого водоема // Журн. общ. биол. Т. 72. № 6. С. 403.
- Черная Л.В., Ковальчук Л.А. 2018. Аспекты адаптации большой ложноножной пиявки *Haemopsis sanguisuga* L. к антропогенному загрязнению водной среды // Адаптация биологических систем к естественным и экстремальным факторам среды: Матер. VII Междунар. науч.-практ. конф. Челябинск. С. 60.
- Чернышова Э.В., Старостин В.И. 1994. Периферическая кровь лягушек рода *Rana* как тест-система для оценки загрязнения окружающей среды // Изв. РАН. Сер. биол. № 4. С. 656.
- Arikan H., Cicek K. 2014. Hematology of amphibians and reptiles: a review // North-West. J. Zool. V. 10. № 1. P. 190.
- Chessel D., Dufour A.B., Thioulouse J. 2004. The ade4 package-I: One-table methods // R. News. № 4. P. 5.
- Chernaya L.V., Kovalchuk L.A., Nokhrina E.S. 2016. Role of the tissue Free Amino Acids in adaptation of Medicinal Leeches *Hirudo medicinalis* L., 1758 to extreme climatic conditions // Doklady Biological Sciences. V. 466. № 1. P. 42.
<https://doi.org/10.1134/S0012496616010129>
- Christin M.S., Mensed L., Gendron A.D., Ruby S. 2004. Effect of agricultural pesticides on the immune system of *Xenopus laevis* and *Rana pipiens* // Aquatic Toxicology. V. 67. P. 33.
- Coico R., Sunshine G., Benjamini E. 2003. Immunology. A Short Course. Hoboken: Wiley-Liss Publications.
- Davis F.R., Maney D.L., Maers J.C. 2008. The use of leukocyte profiles to measure stress in vertebrates: a review for ecologists // Functional Ecology. V. 22. P. 760.
- Dudgeon D., Arthington A.H., Gessner M.O. et al. 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges // Biological Reviews. V. 81. P. 163.
<https://doi.org/10.1017/S1464793105006950>
- European Convention for the Protection of Vertebrate Animals used for Experimental and other Scientific Purposes (ETS No. 123). Strasbourg, 1986. (<http://conventions.coe.int/Treaty/Commun/QueVoulezVous>).
- Global amphibian assessment. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. 2008. Cambridge, UK. (available from: <http://www.globalamphibians.org>).
- Forman H.J., Zhang H., Rinna A. 2009. Glutathione: Overview of its protective roles, measurement, and biosynthesis // Molecular Aspects of Medicine. V. 30. № 1–2. P. 1.
<https://doi.org/10.1016/j.mam.2008.08.006>
- Fournier M., Robert J., Salo H.M. et al. 2005. Immunotoxicology of Amphibians // Applied Herpetology. V. 2. P. 297.
- Johnson P.T., La Fonte B.E. 2013. Experimental infection dynamics: using immunosuppression and in vivo parasite tracking to understand host resistance in an amphibian-trematode system // J. Experimental Biology. V. 216. P. 3700.
- Kovalchuk L.A., Mishchenko V.A., Mikshevich N.V. et al. 2018. Free amino acids profile in blood plasma of bats (*Myotis dasycneme* Boie, 1825) exposed to low positive and near-zero temperatures // J. Evol. Biochem. Physiol. V. 54. № 4. P. 281.
<https://doi.org/10.1134/S002209301804004X>
- Poff N.L., Olden J.D., Strayer D.L. 2012. Climate Change and Freshwater Fauna Extinction Risk. In: Hannah L. (eds) Saving a Million Species. Island Press/Center for Resource Economics.
https://doi.org/10.5822/978-1-61091-182-5_17

- Strayer D., Dudgeon D. 2010. Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges // Science. V. 29. № 1. P. 344.
- Stuart S.N., Chanson J.S., Cox N.A. et al. 2004. Status and trend of amphibian decline and extinction worldwide // Science. V. 306. P. 1783.
- Wu G. 2009. Amino acids: metabolism, functions, and nutrition // Amino Acids. V. 37. № 1. P. 1. <https://doi.org/10.1007/s00726-009-0269-0>
- Yarri D. 2005. The Ethics of Animal Experimentation. Oxford: Oxford University Press U.S. <https://doi.org/10.1093/919518174.001.0001>

Hematological and Biochemical Parameters of an Invasive Amphibian Species *Pelophylax ridibundus* (Amphibia, Anura) Introduced into the Reservoirs of the Middle Urals

L. A. Kovalchuk^{1, *}, L. V. Chernaya¹, V. A. Mishchenko¹, and N. V. Mikshevich²

¹*Institute of Plant and Animal Ecology Ural Branch of the Russian Academy of Sciences Russia, Yekaterinburg, Russia*

²*Ural State Pedagogical University, Yekaterinburg, Russia*

*e-mail: kovalchuk@ipae.uran.ru

For the first time, the results of studies of the hematological and biochemical parameters of the homeostasis of the lake frog *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), which formed stable populations in the reservoir of the Middle Urals, are presented. The lymphocyte-granulocyte composition of peripheral blood leukograms is characterized by a predominance of agranulocytes (73.3–77.1%), the proportion of granulocytes is 23.0–26.7%. The integral leukocyte index (ISL = 0.29–0.36) corresponds to the conditional norm of the physiological state of the organism and its adaptive potential. In spring, males have index ISL are higher (0.36) than females (0.29). The qualitative composition of the amino acid spectrum of the blood plasma of the lake frog is represented by 25 AA and their derivatives. Lake frogs are characterized by a high level of metabolic groups: essential and glycogenic amino acids. This AA are involved in both in the processes of detoxification of xenobiotics and in the processes of immunomodulation and the formation of adaptive reactions of amphibians.

Keywords: lake frog, peripheral blood, leukocyte formula, amino acids

**ВЛИЯНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ УСЛОВИЙ НА СОСТАВ БАКТЕРИАЛЬНОГО
СООБЩЕСТВА РУДНИЧНЫХ ВОД¹**© 2022 г. Т. Н. Абашина^а, О. Н. Розова^а, М. Б. Вайнштейн^{а, *}

^аФедеральный исследовательский центр “Пушчинский научный центр биологических исследований Российской академии наук”, Институт биохимии и физиологии микроорганизмов им. Г.К. Скрыбина Российской академии наук, Пушchino, Московская обл., Россия

*e-mail: vain@ibpm.pushchino.ru

Поступила в редакцию 09.12.2021 г.

После доработки 18.02.2022 г.

Принята к публикации 28.02.2022 г.

Добыча металлов из руд сульфидных месторождений сопряжена с образованием кислых рудничных вод, которые, в свою очередь, провоцируют закисление территорий добычи. Рудничный дренаж (РД) – особый тип вод с естественным отбором микроорганизмов, формируемым рН среды и токсичностью выщелачиваемых металлов. Микробные сообщества РД служат хорошей моделью для мониторинга состава сообществ бактерий в изменяющихся условиях. Исследовано разнообразие состава микробиоты проб РД, отобранных из сульфидного медно-никелевого месторождения Шануч (Камчатка, Россия). Изменения в бактериальном составе сообщества провоцировали искусственно, перенося исходную микробиоту (инокулят) в шесть сред разного состава, различный химический состав которых определял сценарии возможных смен доминант в сообществе. Методами молекулярного анализа установлено, что исходное сообщество РД включало представителей 13 родов, из них на строгих ацидофильных бактерий приходилось <20% клонов. Органические добавки в средах только в одном случае спровоцировали преобладание гетеротрофных бактерий. В целом модельные эксперименты позволили обнаружить существенные изменения в составе выщелачивающих металл автотрофных бактерий на уровне и видов, и штаммов.

Ключевые слова: закисление, рудничный дренаж, бактериальное сообщество, доминирующие штаммы, молекулярный анализ

DOI: 10.31857/S0320965222040027

**Effect of Changing Conditions on the Composition
of the Bacterial Community of Mine Waters**T. N. Abashina^а, O. N. Rozova^а, and M. B. Vainshtein^{а, *}

^аFederal Research Center “Pushchino Scientific Center for Biological Research of the Russian Academy of Sciences”, Skryabin Institute of Biochemistry and Physiology of Microorganisms Russian Academy of Sciences, Pushchino, Russia

*e-mail: vain@ibpm.pushchino.ru

Hydrometallurgical metals leaching from ores of sulfide deposits is associated with the formation of acid mine drainage (AMD) which, in its turn, provoke acidification of the mining areas. Mine drainage (MD) is a special ecological niche with natural selection, formed by low pH of the environment and toxicity of the leached metals. Microbial communities of the MD are a good model for changes in bacterial composition under changing conditions. We investigated the changes in the microbiota composition of MD samples taken from the Shanuch sulfide copper-nickel deposit (Kamchatka, Russia). Changes in bacterial composition of the community were artificially provoked by transferring the initial microbiota (inoculum) to 6 media of different chemical composition. The selected media provided various scenarios for possible changes in the microbiota under simulated changes in the chemical composition. Molecular analysis showed that the original MD community included representatives of 13 genera in which strict acidophilic bacteria represented <20% of clones. Organic additives in media only in one case provoked a dominance of heterotrophic bacteria. In general, model experiments revealed significant changes in the composition of autotrophic bacteria leaching metal, both at the species level and at the level of strains: the diversity of bacteria decreased, and the analysis revealed fewer strains.

Keywords: acidification, mine drainage, bacterial community, shifts, dominating strains, molecular analysis

¹ Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2022, Vol. 15, No. 4 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>.

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 556.555.6:581.132

МНОГОЛЕТНИЕ ТРЕНДЫ СОДЕРЖАНИЯ ОСАДОЧНЫХ ПИГМЕНТОВ
В ГОРЬКОВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ© 2022 г. Н. А. Тимофеева^а *, Л. Е. Сигарева^а, В. В. Законнов^а^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

*e-mail: timof@ibiw.ru

Поступила в редакцию 29.10.2021 г.

После доработки 06.12.2021 г.

Принята к публикации 08.12.2021 г.

Представлены первые данные по вертикальному распределению растительных пигментов в илах, накопленных за время существования Горьковского водохранилища (1955–2010 гг.). Исследованы керны в местах накопления серого глинистого ила в верхнем (г. Юрьевец) и нижнем (г. Чкаловск) участках озеровидной акватории водохранилища. Содержание органического вещества варьировало в пределах 7–30%, концентрации хлорофилла *a* в сумме с феопигментами – 23–213 мкг/г сухого грунта или 0.3–1.3 мг/г органического вещества. Концентрации пигментов увеличивались от основания к поверхности кернов от мезотрофных до эвтрофных значений в верхнем участке и до гипертрофных в нижнем. Тенденции изменений концентраций растительных пигментов по вертикали илистых отложений согласуются с возрастанием продуктивности фитопланктона.

Ключевые слова: хлорофилл, феопигменты, керны илов, Горьковское водохранилище

DOI: 10.31857/S0320965222040283

Растительные пигменты используются как индикаторы при изучении первичного продуцирования и трансформации органических веществ (ОВ) в пелагиали и донных отложений (ДО) – нижнем ярусе экосистемы водоемов. Осадочные пигменты относятся к показателям исторических изменений структуры и продуктивности альгоценозов (Jiménez et al., 2015; Tse et al., 2015; Vurge et al., 2018; Elchyshyn et al., 2018). В водохранилищах исследования стратиграфии пигментов немногочисленны, а непрерывные многолетние наблюдения за развитием первичных продуцентов в большинстве случаев отсутствуют.

Особый интерес представляет Горьковское водохранилище как техногенный водоем многоцелевого назначения на территории густонаселенных, промышленно-развитых областей РФ: Ярославской, Костромской, Ивановской и Нижегородской.

Горьковское водохранилище (создано в 1955–1957 гг.), крупный водоем долинного типа (объем 8.7 км³, площадь 1591 км², средняя глубина 5.5 м), характеризуется сложной гидрологической структурой, обусловленной сезонными изменениями соотношения водных масс р. Волги и крупных притоков (Елпать, Немда и Унжа), которые формируют

собственно водные массы озеровидного расширения (Эдельштейн, 1968; Экологические..., 2001). По продольной оси от речного участка (г. Рыбинск–г. Решма) и далее к предплотинному меняются ширина и глубина водоема, снижается скорость течения, что сопровождается увеличением темпов накопления илов и ареалов их распределения (Экологические..., 2001; Законнов и др., 2017). Продуктивность первичного звена зависит от градиента абиотических факторов. Несмотря на интенсивное изучение фитопланктона (Охапкин и др., 1997; Минеева, 2004; Корнева, 2015) как основного продуцента ОВ, сведения о многолетней динамике планктонных водорослей Горьковского водохранилища недостаточно полные.

Керны взяты в августе 2010 г. на бывшем русле р. Волга в озерном участке Горьковского водохранилища, где формируются илы значительной мощности и благоприятны условия для сохранения осадочных пигментов. Керн 1 отобран против г. Юрьевца (глубина 17 м) в зоне слияния крупных притоков (Елпать, Немда и Унжа) с р. Волга, керн 2 – ниже г. Чкаловск (глубина 15 м) в предплотинной части водохранилища, которая в течение безледного периода преимущественно занята озерной водной массой. Тип ДО на станциях – серый глинистый ил. Керны с ненарушенной структурой извлекали из гравитационной

Сокращения: Хл – хлорофилл *a*, Ф – феопигменты, ОВ – органическое вещество, ДО – донные отложения.

трубки ГОИН-1 длиной 1 м. Сегменты грунта толщиной 0.5–0.6 см отбирали от маркирующего первичного горизонта илистого песка. Длина керна 1 – 33, керн 2 – 30 см. Возраст отложений соответствует 55 годам (1955–2010 гг.). Средняя скорость осадконакопления для керна 1 достигала 6.0 (пределы во времени от 10 до 5), керн 2 – 5.5 (пределы от 8 до 5) мм/год (Законнов и др., 2017). Содержание ОВ, гранулометрический состав ДО, концентрации Хл и Ф определяли по методике в работе (Сигарева и др., 2019). Категорию трофии по концентрации Хл + Ф оценивали согласно (Möller, Scharf, 1986). Статистический анализ проводили с помощью пакетов программ MS Excel и Statistica 6.0. Для выявления количественной связи между содержанием Хл + Ф и характеристиками ДО использовали коэффициенты множественной корреляции. Достоверность различий средних значений оценивали по *t*-критерию Стьюдента ($p < 0.01$) (Лакин, 1980).

Результаты показали, что в пробах илов преобладала фракция мелкого алеврита и пелита (<0.05 мм), доля которых в верхнем горизонте (0–5 см) была 79–91%. В подстилающем слое илистого песка доминировали (81–84%) песчаные частицы (>0.1 мм). В слоях керна 1 влажность варьировала в пределах 46–82%, воздушно-сухая объемная масса – 0.20–0.81 г/см³, в слоях керна 2 – 54–90% и 0.10–0.64 г/см³ соответственно. Содержание ОВ в толще илов верхнего озерного участка (7.0–19.4, среднее $13.6 \pm 0.4\%$) было достоверно меньше, чем нижнего (7.9–30.0, среднее $15.7 \pm 0.4\%$) (рис. 1а).

В пигментном фонде ДО преобладали продукты деградации – Ф (79–100% суммы с Хл). Дериваты Хл более устойчивы и сохраняются длительное время, поэтому они используются как показатели развития растительных сообществ. Вертикальное распределение пигментов характеризовалось временным трендом увеличения концентраций от нижних горизонтов кернов к верхним (рис. 1б, 1в). Содержание Хл + Ф в керне 1 (пределы 22.9–120, среднее 73.5 ± 3.5 мкг/г сухого грунта) меньше, чем в керне 2 (29.3–213, среднее 89.3 ± 4.3 мкг/г). Минимальные концентрации выявлены в основании кернов, максимальные – ближе к поверхности. Линейные аппроксимации трендов Хл + Ф (мкг/г сухого грунта) подтверждались высокими коэффициентами детерминации R^2 (0.75–0.84). Немного слабее выражен вертикальный тренд удельной концентрации Хл + Ф в ОВ (R^2 0.39–0.45) (рис. 1в). Низкие величины (0.28–0.4 мг/г ОВ) отмечены в отложениях глубже 25 см, высокие значения в керне 1 (0.75–0.9 мг/г ОВ) – в средних слоях, в керне 2 (1.0–1.3 мг/г ОВ) – в поверхностном горизонте. Концентрации пигментов изменялись соответственно характеристикам ДО, что свойственно разнотипным водоемам.

Так, коэффициенты множественной корреляции содержания Хл + Ф (мкг/г сухого грунта) с концентрацией ОВ, влажностью и воздушно-сухой объемной массой илов были 0.93–0.94, а содержания Хл + Ф (мг/г ОВ) с этими показателями – 0.87–0.93.

В зоне слияния рек Елпать, Немда и Унжа с р. Волга в толще серых глинистых илов концентрации ОВ и Хл + Ф меньше по сравнению с нижней частью водохранилища. Концентрации Хл + Ф в слоях керна 1 варьировали в пределах мезотрофной (29%) и эвтрофной (71%) категорий, в керне 2 – мезотрофной (16%), эвтрофной (63%) и гипертрофной (21%). Выявленные различия согласуются с данными о повышенных значениях биомассы и Хл фитопланктона в приплотинном районе (Минеева, 2004; Корнева, 2015).

Тренды увеличения концентраций Хл + Ф и ОВ от нижних слоев кернов к верхним (рис. 1) можно объяснить повышением трофии на фоне глобального потепления и сменой седиментационного материала от илистых песков к песчаным и глинистым илам. Результаты позволяют полагать, что эвтрофирование в нижнем озерном участке более интенсивное, чем в верхнем. Вертикальное распределение пигментов в кернах в целом согласуется с многолетними тенденциями развития фитопланктона в Горьковском водохранилище. Так, в сукцессии фитопланктона выделяют периоды низкого разнообразия и обилия (1956–1957 гг.), повышенной продуктивности (начало 1970-х годов), медленного эвтрофирования (1980-е–начало 1990-х гг.) (Охупкин и др., 1997). Средняя за вегетационный период биомасса фитопланктона в первый год существования водохранилища (1956 г.) относилась к олиготрофной категории (0.72 г/м³), в последующие годы изменялась в пределах мезотрофных и эвтрофных значений (в 1972 г. – 11.7 г/м³, в 1980–1992 гг. от 1.4 до 7.05 г/м³) (Охупкин и др., 1997). Концентрации Хл в планктоне в мае–октябре 1989–1991 гг. были типичными для водоемов эвтрофного типа (3–88 мкг/л при наиболее часто встречаемых 10–20 мкг/л) (Минеева, 2004). В 2001–2015 гг. водохранилище оценивали как мезотрофный водоем по биомассе фитопланктона (2.06 ± 0.18 г/м³) (Корнева и др., 2016).

Полученные результаты по вертикальному распределению осадочных пигментов в Горьковском водохранилище согласуются с представлениями об эвтрофировании волжских водохранилищ по показателям развития фитопланктона, зоопланктона, бактериопланктона (Экологические проблемы..., 2001; Лазарева, Соколова, 2015; Сигарева и др., 2016; Копылов и др., 2020).

Выводы. Многолетние тренды концентрации Хл + Ф в кернах дают основание полагать, что продуктивность планктонных альгоценозов в на-

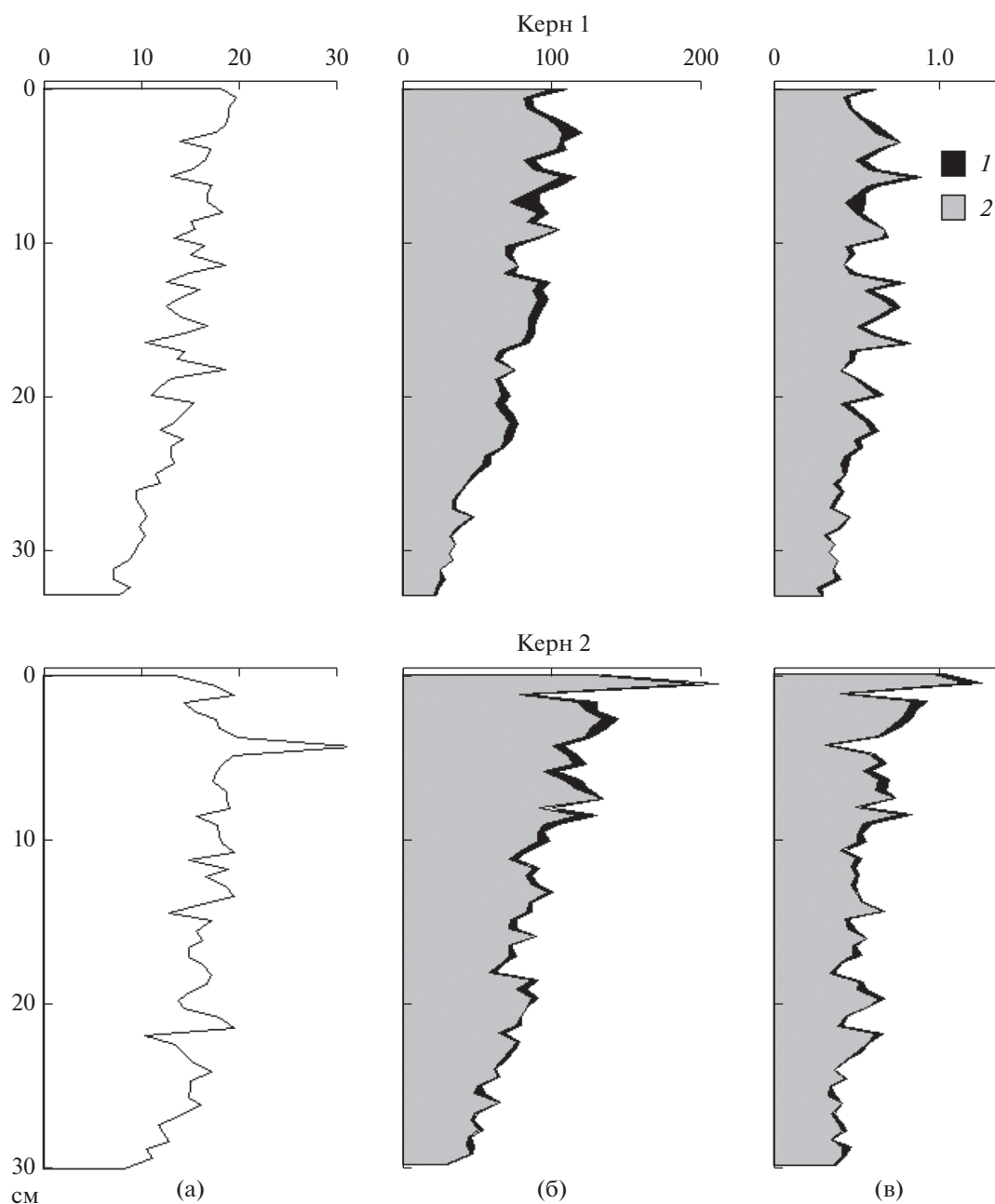


Рис. 1. Вертикальное распределение ОВ и растительных пигментов в кернах илов Горьковского водохранилища. По шкале абсцисс: а – концентрация ОВ, % сухой массы; б – концентрация Хл + Ф, мкг/г сухого грунта; в – концентрация Хл + Ф, мг/г ОВ. По шкале ординат – толщина кернов, см. 1 – Хл, 2 – Ф.

чальный период существования Горьковского водохранилища относилась к мезотрофной категории и в дальнейшем возрастала до эвтрофных, а в предплотинном районе до гипертрофных значений. Использование осадочных пигментов в качестве интегральных продукционных характеристик дополняет информацию о продуктивности фитопланктона по Хл и биомассе, получаемую в эпизодических наблюдениях.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 121051100099-5 и 121051100104-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Законнов В.В., Костров А.В., Законнова А.В. 2017. Пространственно-временная трансформация грунтового комплекса водохранилищ Волги. Сообщение 4.

- Роль берегозащиты в формировании донных отложений Горьковского водохранилища // Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. № 4. С. 60.
- Корнева Л.Г. 2015. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом.
- Корнева Л.Г., Соловьева В.В., Макарова О.С. 2016. Разнообразии и динамика планктонных альгоценозов водохранилищ Верхней и Средней Волги (Рыбинское, Горьковское, Чебоксарское) в условиях эвтрофирования и изменения климата // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. № 76(79). С. 35.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Микрякова И.С. 2020. Многолетняя динамика гетеротрофного бактериопланктона в крупном эвтрофном водохранилище // Биология внутр. вод. № 5. С. 469.
<https://doi.org/10.31857/S0320965220050046>
- Лазарева В.И., Соколова Е.А. 2015. Метазоопланктон равнинного водохранилища в период потепления климата: биомасса и продукция // Биология внутр. вод. № 3. С. 30.
- Лакин Г.Ф. 1980. Биометрия. Москва: Высшая школа.
- Минеева Н.М. 2004. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. Москва: Наука.
- Оханкин А.Г., Микучик И.А., Корнева Л.Г., Минеева Н.М. 1997. Фитопланктон Горьковского водохранилища. Самара: СамВен.
- Сigareва Л.Е., Пырина И.Л., Тимофеева Н.А. 2016. Межгодовая динамика хлорофилла в планктоне и донных отложениях Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. Вып. 76(79). С. 119.
- Сigareва Л.Е., Тимофеева Н.А., Законнов В.В. и др. 2019. Признаки естественного эвтрофирования мелководного озера Неро по осадочным пигментам // Биология внутр. вод. № 4. Вып. 2. С. 27.
<https://doi.org/10.1134/S0320965219060147>
- Эдельштейн К.К. 1968. Формирование, перемещение и трансформация водных масс Горьковского водохранилища // Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. № 18(21). С. 3.
- Экологические проблемы Верхней Волги. 2001. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та.
- Burge D.R.L., Edlund M.B., Frisch D. 2018. Paleolimnology and resurrection ecology: The future of reconstructing the past // *Evol. Appl.* V. 11. № 1. P. 42.
<https://doi.org/10.1111/eva.12556>
- Elchyshyn L., Goyette J.-O., Saulnier-Talbot É. et al. 2018. Quantifying the effects of hydrological changes on long-term water quality trends in temperate reservoirs: insights from a multi-scale, paleolimnological study // *J. Paleolimnol.* V. 60. № 3. P. 361.
<https://doi.org/10.1007/s10933-018-0027-y>
- Jiménez L., Romero-Viana L., Conde-Porcuna J.M., Pérez-Martínez C. 2015. Sedimentary photosynthetic pigments as indicators of climate and watershed perturbations in an alpine lake in southern Spain // *Limnetica.* V. 34. № 2. P. 439.
<https://doi.org/10.23818/limn.34.33>
- Möller W.A.A., Scharf B.W. 1986. The content of chlorophyll in the sediment of the volcanic maar lakes in the Eifel region (Germany) as an indicator for eutrophication // *Hydrobiologia.* V. 143. № 1. P. 327.
<https://doi.org/10.1007/BF00026678>
- Tse T.J., Doig L.E., Leavitt P.R. et al. 2015. Long-term spatial trends in sedimentary algal pigments in a narrow river-valley reservoir, Lake Diefenbaker, Canada // *J. Great Lakes Res.* V. 41. Suppl. 2. P. 56.
<https://doi.org/10.1016/j.jglr.2015.08.002>

Long-Term Trends in Content of Sedimentary Pigments in the Gorky Reservoir

N. A. Timofeeva¹*, L. E. Sigareva¹, and V. V. Zakonnov¹

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

*e-mail: timof@ibiw.ru

The paper presents the first data on the vertical distribution of plant pigments in silts accumulated in the Gorky Reservoir since its filling in 1955 up to 2010. The cores of gray clayey silts in the upper (Yuryevets) and lower (Chkalovsk) zones of the lake-like part of the reservoir are analyzed. The content of organic matter varied within 7–30% and the total content of chlorophyll *a* and pheopigments within 23–213 µg/g dry sediment or 0.3–1.3 mg/g organic matter. The content of pigments increased from the base to the surface in cores from mesotrophic to eutrophic values in the upper zone and up to hypertrophic values in the lower zone. The trends in the vertical distribution of plant pigments in silts are consistent with an increase in phytoplankton productivity.

Keywords: chlorophyll, pheopigments, silt cores, Gorky Reservoir

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 582.261/296

НОВЫЕ ДЛЯ НАУКИ ПРЕДСТАВИТЕЛИ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ
(Bacillariophyta) ИЗ ЗОНЫ ОТЧУЖДЕНИЯ
ЧЕРНОБЫЛЬСКОЙ АЭС (УКРАИНА)¹© 2022 г. С. И. Генкал^a, *, В. И. Щербак^b, Н. Е. Семенюк^b, **^aИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия^bИнститут гидробиологии Национальной академии наук Украины, Киев, Украина

*e-mail: genkal@ibiw.ru

**e-mail: natasemenyuk@gmail.com

Поступила в редакцию 30.04.2021 г.

После доработки 02.02.2022 г.

Принята к публикации 15.02.2022 г.

Изучение фитообрастаний в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС (ЧАЭС) и оз. Глубокое из зоны отчуждения ЧАЭС (Украина) с помощью сканирующей электронной микроскопии выявило новые для науки виды диатомовых водорослей *Cocconeis chernobylensis* sp. nov. и *Ulnaria gusliakovii* sp. nov. *Cocconeis chernobylensis* sp. nov. по форме створки имеет сходство с *C. pediculus* и *C. kujanitzkensis*, но отличается от них по ряду количественных признаков (числом штрихов и ареол в 10 мкм, числом рядов ареол в штрихах). *Ulnaria gusliakovii* sp. nov. по форме створки и количественным признакам сходна с *U. danica*, *U. ulna* и *U. ulnabiseriata*, отличается от первых двух видов отсутствием центрального поля и наличием двухрядных штрихов, от *U. ulnabiseriata* – отсутствием центрального поля.

Ключевые слова: Bacillariophyta, *Cocconeis chernobylensis* sp. nov., *Ulnaria gusliakovii* sp. nov., морфология, электронная микроскопия, водоем-охладитель ЧАЭС, Глубокое, зона отчуждения

DOI: 10.31857/S0320965222040088

New for Science Representatives of Diatoms (Bacillariophyta) from the Exclusion Zone
of the Chernobyl Nuclear Power Plant (Ukraine)S. I. Genkal^a, *, V. I. Shcherbak^b, and N. Ye. Semenyuk^b, **^aPapanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia^bInstitute of Hydrobiology of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev, Ukraine

*e-mail: genkal@ibiw.ru

**e-mail: natasemenyuk@gmail.com

The study of biofouling from the cooling pond of the Chernobyl nuclear power plant and Lake Glubokoe from the exclusion zone of the Chernobyl nuclear power plant (Ukraine) using scanning electron microscopy revealed diatom species *Cocconeis chernobylensis* and *Ulnaria gusliakovii* that are new for science. *Cocconeis chernobylensis* in the shape of the valve is similar to *C. pediculus* and *C. kujanitzkensis*, but differs from them in some quantitative characteristics (the number of striae and areolae in 10 μm, the number of rows of areolae in striae). *Ulnaria gusliakovii* is similar in the valve shape and quantitative features to *U. danica*, *U. ulna*, and *U. ulnabiseriata*, but differs from the first two in the absence of the central area and the presence of biseriata striae, and from *U. ulnabiseriata* in the absence of the central area.

Keywords: Bacillariophyta, *Cocconeis chernobylensis* sp. nov., *Ulnaria gusliakovii* sp. nov., morphology, electron microscopy, cooling pond of the Chernobyl nuclear power plant, Lake Glubokoe, exclusion zone

¹ Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2022, Vol. 15, No. 4 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВА РЕСНИЧНЫХ ЧЕРВЕЙ (*Turbellaria*) МАЛОГО ВОДОЕМА¹

© 2022 г. Е. М. Коргина*

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

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

Поступила в редакцию 20.12.2021 г.

После доработки 14.02.2022 г.

Принята к публикации 28.02.2022 г.

В фауне малого водоема выявлено 25 видов турбеллярий из пяти отрядов: Catenulida, Macrostomida, Lecithoepitheliata, Tricladida, Neorhabdocoela. Исследованы структура сообщества турбеллярий и его функционирование. Прослежена динамика численности и биомассы червей в течение весенне-осеннего периода. Зарегистрированы изменения в структуре и динамике развития сообщества турбеллярий по сравнению с таковыми более чем 40-летней давности.

Ключевые слова: малый водоем, турбеллярии, структура сообщества, сезонные изменения

DOI: 10.31857/S0320965222040131

Structural and Functional Organization of the Turbellaria Community in a Small Water Body

E. M. Korgina*

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

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

A total of 25 species of Turbellaria from four orders (Catenulida, Macrostomida, Lecithoepitheliata, Tricladida, Neorhabdocoela) have been identified in the fauna of a small water body. The structure and functioning of the Turbellaria community are studied. The dynamics of the abundance and biomass of flatworms during the spring-autumn period is traced. Changes in the structure and dynamics of development of the Turbellaria community were recorded compared to those that were observed 40 years ago.

Keywords: small water body, Turbellaria, structure of Turbellaria community, seasonal changes

¹ Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2022, Vol. 15, No. 4 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>.

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 595.142.2(262.5)

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ Polychaeta БАЛАКЛАВСКОЙ БУХТЫ
(ЧЕРНОЕ МОРЕ, КРЫМ)© 2022 г. Н. А. Болтачева^а*, Е. В. Лисицкая^а^аИнститут биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Российской академии наук, Севастополь, Россия

*e-mail: nboltacheva@mail.ru

Поступила в редакцию 12.03.2021 г.

После доработки 05.10.2021 г.

Принята к публикации 11.02.2022 г.

В результате исследований макрозообентоса и меропланктона в Балаклавской бухте в 2005–2008 гг. получены данные по видовому составу многощетинковых червей, обитающих в донных отложениях и личинок полихет на пелагических стадиях развития в планктоне. Идентифицировано 54 вида многощетинковых червей из 25 семейств. В бентосе зарегистрировано 48 видов полихет, в планктоне – личинки 23 видов. По числу видов наиболее широко представлены семейства Spionidae (8 видов), Phyllodocidae (6) и Nereididae (5). В период исследований на рыхлых грунтах Балаклавской бухты наиболее распространенными (встречаемость >50%) были *Heteromastus filiformis* (Claparède, 1864), *Capitella capitata* (Fabricius, 1780), *Micronephthys longicornis* (Perejaslavl'tseva, 1891). В планктоне преобладали личинки полихет семейств Spionidae и Nereididae. Из обнаруженных видов два – *Sigambra tentaculata* (Treadwell, 1941) и *Polydora cornuta* Bosc, 1802 – всееленцы в Черное море. Средняя численность полихет в бентосе Балаклавской бухты колебалась в широких пределах и достигала максимума (2520 ± 1683 экз./м²) в 2005 г. и минимума (452 ± 162 экз./м²) в 2008 г. Во все периоды исследований по численности в бентосе преобладали полихеты сем. Capitellidae, абсолютным доминантом по численности был *Heteromastus filiformis*. Количество видов полихет в бентосе Балаклавской бухты (48) сопоставимо с данными по другим бухтам юго-западного Крыма – Севастопольской (45) и Круглой (53). Выявлено, что таксоны полихет в бухтах Балаклавской и Севастопольской близки по составу, доминирующим видам и численности в макрозообентосе.

Ключевые слова: Annelida, *Sigambra tentaculata*, *Polydora cornuta*, пелагические личинки Polychaeta, Черное море

DOI: 10.31857/S0320965222040064

Балаклавская бухта расположена в юго-западной части Крымского п-ва между мысом Айя и мысом Фиолент. Протяженность бухты, вытянутой с севера на юг, ~1.2 км, ширина на входе 200 м. Изгиб в южной части, защищая более половины акватории бухты от ветро-волнового воздействия, затрудняет водообмен с открытым морем (рис. S1). Глубина на входе в бухту достигает 30 м, постепенно уменьшается до 4–5 м в северной части. Донные осадки бухты представлены в основном черным алевро-пелитовым илом, на глубине 17 м – светлым песком с илом; отмечены примеси щебня и камней, присутствует запах сероводорода (Миронов и др., 2003). Температура воды изменяется от 6.8°C зимой (февраль) до 26.8°C летом (август). Средняя соленость на поверхности воды колеблется от 17.30‰ в кутовой части бухты до 17.74‰ на взморье, на глубине 10 м – от 17.69 до 17.81‰ соответственно, минимальная соленость (13.4‰) зарегистрирована в кутовой части бухты, максимальная (18.01‰) – на взморье (Ломакин,

Попов, 2013). Экосистема бухты испытывает многолетнее антропогенное воздействие. Наиболее загрязнена мелководная кутовая часть, где отмечены максимальные концентрации биогенных веществ и минимальные значения кислорода, pH и солености (Куфтаркова и др., 1999; Кубряков, Попов, 2005; Попов и др., 2005). Уровень трофности в этой части бухты классифицирован как высокий, в глубоководной части бухты как низкий (Ковригина и др., 2010).

Одним из базовых элементов экосистемы и объектом питания рыб в Балаклавской бухте считаются многощетинковые черви. Однако данных по таксономическому составу и количественной представленности полихет в бентосе и планктоне бухты крайне мало. Так, имеющиеся данные о составе донной фауны бухты базируются всего на двух источниках (Ревков, 2006). В сборах бентоса 1930-х годов отмечено наличие одного вида многощетинковых червей – *Nephtys hombergii* (Арнольди, 1941). Впоследствии Балаклавская бухта

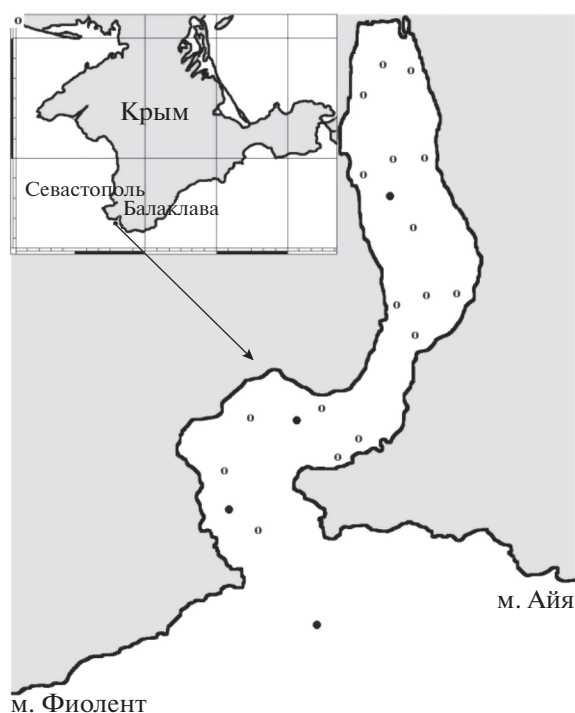


Рис. 1. Карта-схема станций отбора проб бентоса (○) и меропланктона (●) в Балаклавской бухте.

до 90-х годов XX века была закрыта для исследований. В 1992 г. проведено первое комплексное гидробиологическое исследование, по результатам которого был сделан вывод об исключительно низком видовом разнообразии донных сообществ Балаклавской бухты (Миронов и др., 1999). В составе макрозообентоса рыхлых грунтов кроме *N. hombergii* присутствовали еще *Hediste diversicolor* и *Polydora ciliata*. Таким образом, к началу XXI века список видов полихет Балаклавской бухты включал лишь три вида. В 2005–2008 гг. проведены исследования бентоса и планктона бухты, однако их результаты остались неопубликованными.

Современное развитие Балаклавы как рекреационно-туристического комплекса может привести к усилению антропогенной нагрузки на морскую среду и повлиять на обитателей бентопелагиали. Следовательно, данные по таксоцену Polychaeta, полученные в 2000-е годы, могут быть использованы в дальнейшем мониторинге экологического состояния Балаклавской бухты.

Бентосные съемки рыхлых грунтов Балаклавской бухты проводили в летний период 2005–2008 гг. Пробы отбирали ежегодно на 17 станциях с помощью водолаза ручным дночерпателем (площадь захвата 0.1 м²), либо дночерпателем Петерсена (0.04 м²) в двух повторностях (рис. 1) на глубинах до 23 м. При промывке проб использовали систему сит с минимальным диаметром ячеей фильтрации 0.5 мм. В этот же период ежегодно,

по возможности каждый месяц, исследовали видовой состав и численность пелагических личинок многощетинковых червей в планктоне. Материал собирали на четырех станциях в кутовой и средней частях бухты и на выходе из бухты (рис. 1). Личинок отлавливали сетью Джели с диаметром входного отверстия 36 см (размер ячеей 135 мкм), облавливали весь слой — от дна до поверхности.

В период исследований в Балаклавской бухте обнаружено 54 вида многощетинковых червей, относящихся к 25 семействам. По числу видов наиболее широко представлены семейства Spionidae (8 видов), Phyllodocidae (6) и Nereididae (5). В бентосе зарегистрировано 48 видов полихет, в планктоне — личинки 23 видов. Шесть видов отмечены только в планктоне, из них до вида определены *Malacoceros fuliginosus*, *Scoelepis squamata*, *Megadrilus purpureus* и *Sabellaria taurica* (табл. 1).

На рыхлых грунтах Балаклавской бухты наиболее распространенными были *Heteromastus filiformis*, *Capitella capitata*, *Micronephthys longicornis* (встречаемость >50%) (рис. 2). Встречаемость *Nephtys hombergii*, руководящего вида в 1992 г. (Миронов и др., 1999), уменьшилась, в 2005–2007 гг. он перешел в разряд характерных видов, его встречаемость превышала 50% только в 2008 г. Другой вид из числа руководящих в 1992 г., *Hediste diversicolor*, стал редким (6–23%). В отдельные годы высокая встречаемость (>50%) отмечена для *Mysta picta* и *Fabricia stellaris*. Средняя численность полихет в бентосе Балаклавской бухты колебалась в широких пределах и достигала в 2005 г. 2520 ± 1683 экз./м², в 2006 г. — 895 ± 677 экз./м², в 2007 г. — 1002 ± 459 экз./м², в 2008 г. — 452 ± 162 экз./м². Преобладали полихеты сем. Capitellidae, абсолютным доминантом по численности во все периоды исследований был *Heteromastus filiformis*.

Из обнаруженных видов *Sigambra tentaculata* и *Polydora cornuta* являются вселенцами в Черное море (рис. 2). Они отмечены в бентосе во все годы исследований. *Sigambra tentaculata* — вид, зарегистрированный у берегов Крыма и Кавказа, обычно встречается единичными экземплярами (Boltachova et al., 2021). В Балаклавской бухте *Sigambra tentaculata* довольно редкая, однако в средней части бухты на глубине 17 м ее плотность в 2005 г. достигала 200 экз./м², в 2007 г. — 250 экз./м². *Polydora cornuta* широко распространилась в донном сообществе бухты и вошла в число характерных видов, однако ее плотность не превышала 100 экз./м².

В планктоне с весны до осени преобладали личинки семейств Spionidae и Nereididae. В наиболее загрязненной кутовой части зарегистрирована максимальная численность личинок вселенца *P. cornuta* — 890 экз./м³. Ранние трехсегментные личинки *P. cornuta* появлялись в марте–апреле при температуре воды 9–10°C и встречались до

Таблица 1. Таксономический состав Polychaeta Балаклавской бухты и их встречаемость в бентосе в 2005–2008 гг.

Таксон	Встречаемость, % в бентосе				Наличие в планктоне
	2005 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	
Ampharetidae					
<i>Melinna palmata</i> Grube, 1870	6	11	–	12	–
Capitellidae					
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	94	58	69	76	+
<i>C. minima</i> Langerhans, 1880	6	–	–	–	–
<i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède, 1864)	100	84	85	100	–
Cirratulidae					
<i>Cirriformia tentaculata</i> (Montagu, 1808)	–	–	8	–	–
Dorvilleidae					
<i>Dorvillea rubrovittata</i> (Grube, 1855)	–	–	8	–	–
<i>Protodorvillea kefersteini</i> (McIntosh, 1869)	18	16	23	–	–
<i>Schistomeringos rudolphi</i> (Delle Chiaje, 1828)	–	11	15	–	–
Eunicidae					
<i>Lysidice ninetta</i> Aud. et H. M. Edw., 1833	–	–	8	–	+
Fabriciidae					
<i>Fabricia stellaris</i> (Müller, 1774)	53	21	8	24	–
Glyceridae					
<i>Glycera convoluta</i> Keferstein, 1862	–	–	8	–	–
Hesionidae					
<i>Microphthalmus</i> sp.	–	5	–	–	–
Magelonidae					
<i>Magelona rosea</i> Moore, 1907	–	–	8	12	+
Nephtyidae					
<i>Micronephthys longicornis</i> (Perejaslavl'tseva, 1891)	76	79	100	59	–
<i>Nephtys hombergii</i> Savigny, 1818	47	16	31	59	+
Nereididae					
<i>Alitta succinea</i> (Leuckart, 1847)	35	37	8	12	+
<i>Eunereis longissima</i> (Johnston, 1840)	–	5	–	–	–
<i>Hediste diversicolor</i> (O.F. Müller, 1776)	18	11	23	6	+
<i>Nereis zonata</i> Malmgren, 1867	18	–	–	–	+
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin et Milne–Edwards, 1834)	29	16	15	–	–
Nereididae gen. sp.	–	11	–	12	+
Opheliidae					
<i>Polyophthalmus pictus</i> (Dujardin, 1839)	–	–	15	–	–
Paraonidae					
<i>Aricidea claudiae</i> Laubier, 1967	6	5	–	12	–
<i>Paradoneis harpagonea</i> (Storch, 1967)	–	–	8	–	–
Pectinariidae					
<i>Lagis neapolitana</i> (Claparède, 1868)	–	–	8	–	+
Pholoidae					
<i>Pholoe inornata</i> Johnston, 1839	35	11	31	–	+
Phyllodocidae					
<i>Mysta picta</i> (Quatrefages, 1866)	59	26	15	–	–
<i>Eunice vittata</i> (Delle Chiaje, 1828)	6	–	8	–	–

Таблица 1. Окончание

Таксон	Встречаемость, % в бентосе				Наличие в планктоне
	2005 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	
<i>Genetyllis tuberculata</i> (Bobretzky, 1868)	—	—	8	—	+
<i>Phyllodoce maculata</i> (L., 1767)	—	5	—	—	—
<i>Ph. mucosa</i> Oersted, 1843	18	—	23	—	—
<i>Ph.</i> sp.	—	—	—	—	+
Pilargiidae					
<i>Sigambra tentaculata</i> (Treadwell, 1941)	6	11	15	—	—
Polynoidae					
<i>Harmothoe imbricata</i> (L., 1767)	12	5	8	6	+
<i>H. reticulata</i> (Claparède, 1870)	35	11	—	6	+
<i>H.</i> sp.	—	—	15	—	—
Protodrilidae					
<i>Megadrilus purpureus</i> (Schneider, 1868)	—	—	—	—	+
Sabellariidae					
<i>Sabellaria taurica</i> (Rathke, 1837)	—	—	—	—	+
Serpulidae					
<i>Spirobranchus triqueter</i> (L., 1758)	—	—	—	12	—
Sigalionidae					
<i>Sthenelais boa</i> (Johnston, 1833)	—	—	8	—	—
Spionidae					
<i>Malacoceros fuliginosus</i> (Claparède, 1870)	—	—	—	—	+
<i>Microspio mecznikowianus</i> (Claparède, 1869)	—	—	—	—	+
<i>Polydora cornuta</i> Bosc, 1802	—	—	—	—	+
<i>Prionospio cirrifera</i> Wiren, 1883	—	—	—	—	—
<i>Prionospio</i> sp.	—	—	—	—	+
<i>Scolelepis squamata</i> (Müller, 1806)	—	—	—	—	+
<i>Scolelepis</i> sp.	—	5	—	—	—
<i>Spio decorata</i> Bobretzky, 1870	—	5	—	—	+
Spionidae gen. sp.	—	16	8	30	+
Syllidae					
<i>Exogone naidina</i> Örsted, 1845	6	—	—	—	—
<i>Syllis gracilis</i> Grube, 1840	—	—	8	—	—
<i>S. hyalina</i> Grube, 1863	—	—	8	—	—
<i>Sphaerosyllis</i> sp.	—	5	—	—	—
Terebellidae					
<i>Amphitritides gracilis</i> (Grube, 1860)	6	—	8	—	—

Примечание. “+” — присутствие вида, “—” — отсутствие.

декабря. В акватории от мыса Фиолент до мыса Ая такие личинки отмечены единично, вероятно, их выносило течением из бухты (Лисицкая, 2010). Высокая плотность личинок *P. cornuta* на ранних стадиях развития и встречаемость их в бухте на всех стадиях развития позволяют предположить, что личинки имеют автохтонное происхождение. Наличие взрослых особей этого вида в

бентосе подтверждает, что данный вид активно размножается и образует поселения в Балаклавской бухте (Болтачева, Лисицкая, 2007; Смирнова и др., 2021). Личинки Polynoidae были не столь многочисленны (до 20 экз./м³), но так же встречались на разных стадиях онтогенеза. С декабря по апрель отмечены *Harmothoe imbricata*, в летний период — *H. reticulata*. В мае появлялись трехсег-

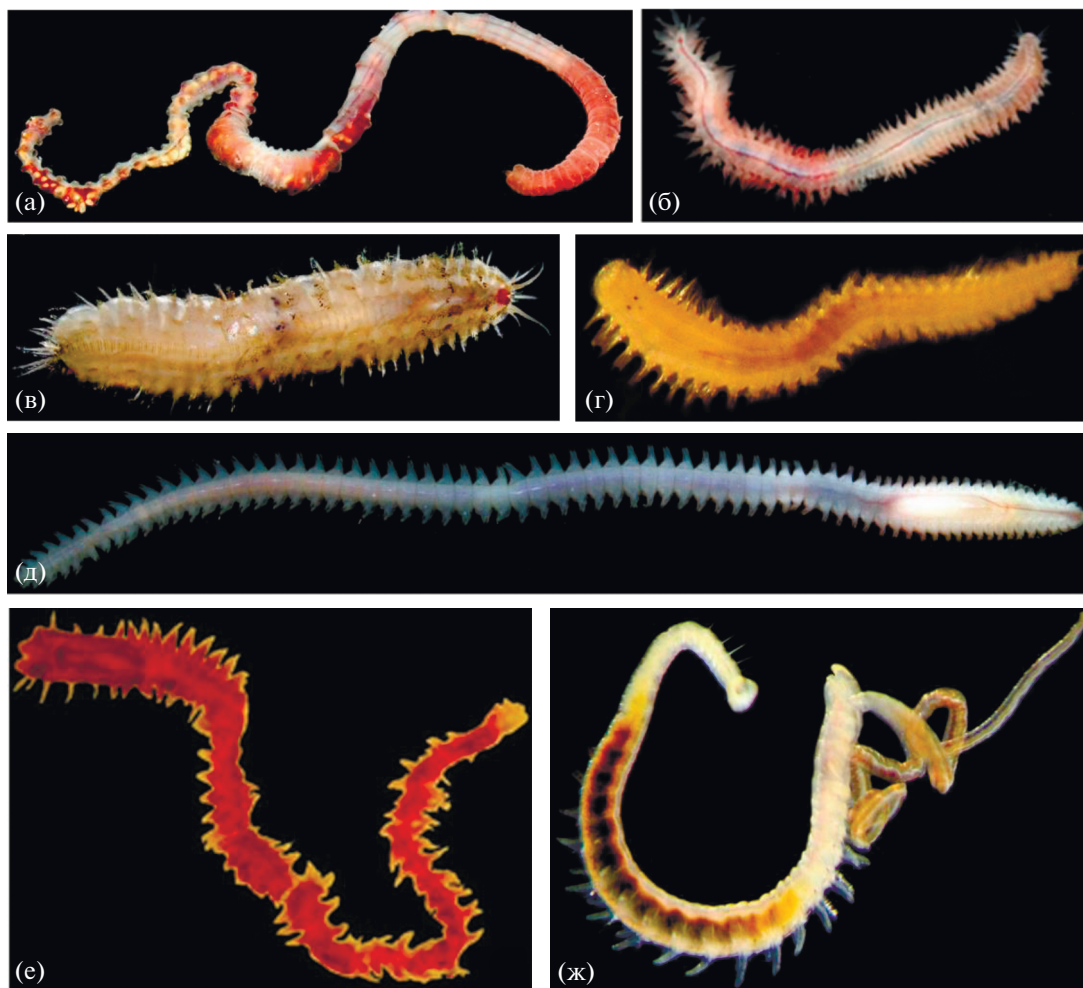


Рис. 2. Характерные виды полихет Балаклавской бухты: а – *Heteromastus filiformis*, б – *Alitta succinea*, в – *Harmothoe imbricata*, г – *Micronephthys longicornis*, д – *Nephtys hombergii*; е – *Sigambra tentaculata*, ж – *Polydora cornuta* (а–в, д, ж – фотографии А. А. Надольного).

ментные нектохеты сем. Nereididae (*Alitta succinea*, *Nereis zonata*, *Hediste diversicolor*) и личинки Spionidae (*Spio decorata*, *Malacoceros fuliginosus*, *Scolecopsis squamata*, *Prionospio* sp.). Их численность достигала 40 экз./м³. Плотность личинок остальных видов (*Pholoe inornata*, *Capitella capitata*) не превышала 10 экз./м³. Единично встречались *Sabellaria taurica*, *Lagis neapolitana*, *Megadrilus purpureus*. Только в открытой части бухты отмечены личинки *Magelona rosea*, а также личинки сем. Phyllodoctidae на стадии нектохеты. Во все периоды исследования плотность личинок Polychaeta в кутовой части Балаклавской бухты была на порядок выше, чем в открытой (Лисицкая, 2010). Можно предположить, что численность личинок в планктоне отражала скопление взрослых полихет в бентосе. Неравномерное распределение личинок Polychaeta указано и для Севастопольской бухты, что объясняется гидрологическими процессами, вызываю-

щими концентрацию личинок в определенных местах (Киселева, 2004).

В бентосе количество видов полихет в Балаклавской бухте (48) вполне сопоставимо с данными по другим бухтам юго-западного Крыма, находящимся в черте г. Севастополя: в Севастопольской бухте – 45 видов, в бухте Круглая – 53. Относительная численность представителей разных семейств Polychaeta в бентосе Балаклавской бухты сходна с данными для Севастопольской бухты, но отличается от таковой бухты Круглая (рис. 3).

Таксоцены полихет в бухтах Балаклавская и Севастопольская близки не только по составу, но и по численности многощетинковых червей в макрозообентосе (Revkov et al., 2008). Так, по нашим данным, средняя численность полихет в Балаклавской бухте в 2005–2008 гг. (четыре съемки) – 1217 экз./м², в Севастопольской бухте в 2001–2010 гг. (пять съемок) – 1112 экз./м². Доминирующими по

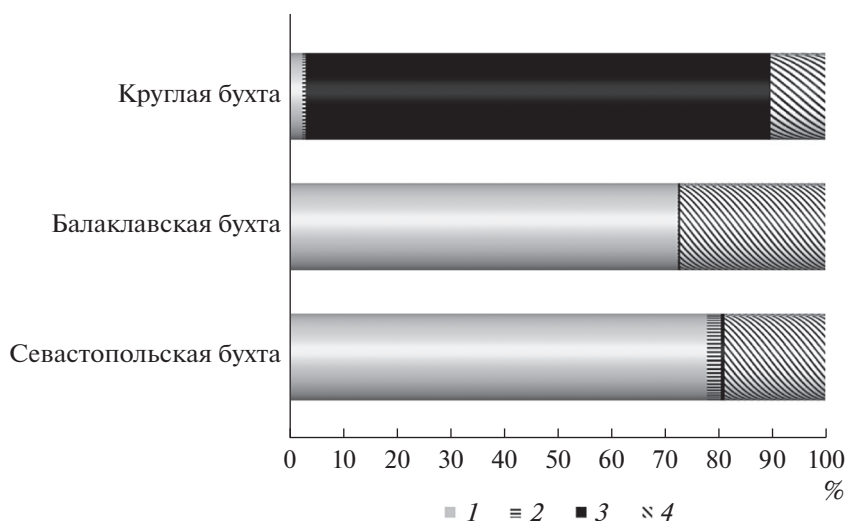


Рис. 3. Относительная численность представителей разных семейств Polychaeta в бентосе бухт Черного моря. 1 – Capitellidae, 2 – Spionidae, 3 – Dorvilleidae, 4 – прочие.

численности видами в обеих бухтах были *Heteromastus filiformis* и *Capitella capitata*. Сходное количественное развитие и доминирование одних и тех же видов в бухтах Балаклавская и Севастопольская можно объяснить тем, что обе бухты относятся к полузакнутым, имеют ограниченный водообмен и характеризуются высокой техногенной нагрузкой. Донные осадки в обеих бухтах преимущественно илистые. Бухта Круглая более открытая, водообмен с морем не затруднен, а дно большей частью покрыто слоем песка с мелким гравием. Источники промышленного загрязнения в бухте Круглая отсутствуют, однако, в теплый период года она испытывает высокую рекреационную нагрузку (Миронов и др., 2003). По-видимому, первостепенное влияние на формирование таксоценоза полихет в бухтах оказывали состав донных осадков и преобладающие источники загрязнения.

Выводы. В результате исследований макрозообентоса и меропланктона в Балаклавской бухте получены данные по видовому составу полихет, обитающих в донных отложениях, а также их личинок на пелагических стадиях развития в планктоне. Идентифицировано 54 вида, из них в бентале – 48, в пелагиали – 23. Два вида *Sigambra tentaculata* и *Polydora cornuta* являются вселенцами в Черное море. В бентосе доминировали представители сем. Capitellidae – *Heteromastus filiformis*, *Capitella capitata*, в планктоне преобладали личинки семейств Spionidae и Nereididae. Полученные данные не подтверждают высказанное ранее предположение о бедности бентоса Балаклавской бухты (Миронов и др., 1999, 2003). Напротив, в бентопелагиали бухты отмечены достаточно высокие показатели видового разнообразия и плотности поселений Polychaeta, как и у ранее указан-

ного другого компонента донных биоценозов – моллюсков (Ревков, 2006).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны сотрудникам Института биологии южных морей РАН Н.К. Ревкову, А.Н. Петрову, М.А. Попову и А.О. Лисицкому за помощь в отборе проб.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Федерального исследовательского центра “Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН” по темам “Закономерности формирования и биотропная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана” (№ 121030100028-0) и “Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса” (№ 121030300149-0).

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

Дополнительный материал (рис. S1) публикуется только в электронном формате на сайтах <https://link.springer.com> и <https://www.elibrary.ru>.

Рис. S1. Балаклавская бухта Черного моря.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арнольди Л.В. 1941. Материалы по количественному изучению зообентоса в Черном море // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 7. Вып. 2. С. 94.

- Болтачева Н.А., Лисицкая Е.В. 2007. О видовой принадлежности *Polydora* (Polychaeta: Spionidae) из Балаклавской бухты (Черное море) // Морской экол. журн. Т. 6. № 3. С. 33.
- Киселева М.И. 2004. Многощетинковые черви (Polychaeta) Черного и Азовского морей. Апатиты: Изд-во Кольского науч. центра РАН.
- Ковригина Н.П., Попов М.А., Лисицкая Е.В. и др. 2010. Комплексный мониторинг вод Балаклавской бухты (Черное море) в период 2000–2007 гг. // Морской экол. журн. Т. 9. № 4. С. 62.
- Кубряков А.И., Попов М.А. 2005. Моделирование циркуляции и распространения загрязняющей примеси в Балаклавской бухте // Морской гидрофиз. журн. Вып. 3. С. 49.
- Куфтаркова Е.А., Ковригина Н.П., Родионова Н.Ю. 1999. Гидрохимическая характеристика вод Балаклавской бухты и прилегающей к ней прибрежной части Черного моря // Гидробиол. журн. № 3. С. 88.
- Лисицкая Е.В. 2010. Меропланктон Балаклавской бухты (Крым, Черное море) // Гидробиол. журн. Т. 46. № 3. С. 29.
- Ломакин П.Д., Попов М.А. 2013. Океанологическая характеристика и оценка загрязнения вод Балаклавской бухты. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика.
- Миронов О.Г., Кирюхина Л.Н., Алемов С.В. 1999. Комплексные экологические исследования Балаклавской бухты // Экология моря. Вып. 49. С. 16.
- Миронов О.Г., Кирюхина Л.Н., Алемов С.В. 2003. Санитарно-биологические аспекты экологии Севастопольских бухт в XX веке. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика.
- Попов М.А., Чепыженко А.И., Еремин И.Ю. 2005. Оценка источников загрязнения вод Балаклавской бухты гидрооптическими методами в осенний период // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Вып. 12. С. 202.
- Ревков Н.К. 2006. Таксоцен моллюсков биотопа рыхлых грунтов Балаклавской бухты (Крым, Черное море) // Экология моря. Вып. 72. С. 38.
- Смирнова Л.Л., Кошкарров А.А., Сизова О.С. 2021. Развитие сообществ обрастания на антропогенных поверхностях в прибрежных водах Черного моря // Биология внутр. вод. № 5. С. 461. <https://doi.org/10.31857/S0320965221040136>
- Boltachova N.A., Lisitskaya E.V., Podzorova D.V. 2021. Distribution of Alien Polychaetes in Biotopes of the Northern Part of the Black Sea // Rus. J. Biological Invasions. V. 12. № 1. P. 11. <https://doi.org/10.1134/S207511721010033>
- Revkov N.K., Petrov A.N., Kolesnikova E.A., Dobrotina G.A. 2008. Comparative analysis of long-term alteration in structural organization of zoobenthos under permanent anthropogenic impact (Case study: Sevastopol Bay, Crimea) // Mar. Ecol. J. V. 7. № 3. P. 37.

Taxonomic Composition of Polychaeta in Balaklava Bay (the Black Sea, Crimea)

N. A. Boltachova^{1,*} and E. V. Lisitskaya¹

¹ Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia

*e-mail: nboltacheva@mail.ru

Investigations of macrozoobenthos and meroplankton were carried out in the Balaklava Bay in 2005–2008. Data on the species composition of polychaete worms in soft bottom sediments and polychaete larvae in plankton were obtained. Fifty-four polychaete species belonging to 25 families were identified. Forty-eight polychaete species have been recorded in the benthos. Larvae of 23 polychaete species were recorded in plankton. In terms of the number of species, the most widely represented families were Spionidae (8 species), Phyllodocidae (6), Nereididae (5). During the study period on the soft bottom sediments of the Balaklava Bay, the most common were *Heteromastus filiformis* (Claparède, 1864), *Capitella capitata* (Fabricius, 1780), *Micronephthys longicornis* (Perejaslavtseva, 1891). The frequency of these species exceeded 50%. Larvae of polychaetes of the families Spionidae and Nereididae predominated in plankton. Two identified species, *Sigambra tentaculata* (Treadwell, 1941) and *Polydora cornuta* Bosc, 1802, are invaders in the Black Sea. Polychaetes of the family Capitellidae prevailed in abundance in the benthos; *H. filiformis* was the absolute dominant in abundance during all periods of research. The number of polychaete species in the benthos of the Balaklava Bay (48) is comparable to the data for other bays of the southwestern Crimea: Sevastopol Bay (45 species) and Kruglaya Bay (53 species). It was revealed that taxocenes of polychaetes in Balaklava and Sevastopol bays are similar in composition, abundance in macrozoobenthos and in dominant species.

Keywords: Annelida, *Sigambra tentaculata*, *Polydora cornuta*, pelagic larvae of Polychaeta, the Black Sea

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 574.589:595.143

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ФАУНЫ ПИЯВОК
(Annelida, Clitellata, Hirudinea) оз. НАРОЧЬ (РЕСПУБЛИКА БЕЛАРУСЬ)© 2022 г. И. Кайгородова^а*, Н. Болбат^а, Н. Сороковикова^а, М. Батурина^б^аЛимнологический институт Сибирское отделение Российской академии наук, Иркутск, Россия^бИнститут биологии Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук, Сыктывкар, Россия

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

Поступила в редакцию 30.08.2021 г.

После доработки 26.01.2022 г.

Принята к публикации 31.01.2022 г.

Приведены сведения о видовом разнообразии пиявок белорусского оз. Нарочь. Описан фаунистический комплекс из 21 вида свободноживущих и паразитических пиявок, представляющих два отряда, пять семейств и десять родов. Впервые для Белоруссии зарегистрированы четыре вида пиявок (*Alboglossiphonia hyalina*, *Erpobdella* sp., *Glossiphonia nebulosa* и *Glossiphonia* sp.), включая два потенциально новых вида.

Ключевые слова: Белоруссия, бассейн Виляя, Нарочь, Hirudinea, разнообразие видов, фаунистические находки, относительная численность, встречаемость видов

DOI: 10.31857/S0320965222040118

Познание биоразнообразия лежит в основе всего комплекса биологических наук и экологии пресных вод, в частности. Современное состояние фауны пиявок европейского севера до сих пор мало изучено, в отличие от фауны центральной и южной частей. Сведения о гирудофауне Белоруссии, значительная часть территории которой географически относится к европейскому северу, скудны, а по озерным системам сводятся, в основном, к трем литературным источникам (Лукин, 1956; Шалаленок, 2003; Мороз, Кормаз, 2005).

Озеро Нарочь расположено на северо-западе Белоруссии (Минская обл.) в бассейне р. Виляя (рис. 1). Нарочь – самое большое озеро в стране, входит в группу из 14 озер (другие крупные озера – Мястро и Баторино). Нарочанская озерная система образовалась ~11 тыс. лет назад после плейстоценового оледенения. Озеро Нарочь расположено на высоте 165 м над уровнем моря. Площадь поверхности водоема 79.6 км², береговая линия ~40 км, наибольшая длина 12.8 км, максимальная глубина 24.8 м, средняя глубина 8.9 м, объем 710 млн м³ (Adamovich et al., 2016; Жукова и др., 2017). Площадь водосбора достигает 279 км². В озеро впадает шестнадцать рек и ручьев, кроме них, с восточной стороны впадает протока Скема, берущая начало из оз. Мястро, а с юго-востока вытекает единственная р. Нарочь, приток р. Виляя (рис. 1).

Озеро Нарочь, будучи типичным представителем природы белорусского севера – Белорусского Поозерья, служит пристанищем большого количества потенциальных хозяев пиявок, включая 25 видов рыб и множество водоплавающих птиц, среди которых лебедь-шипун, малая крачка и малая поганка, охраняемые на государственном уровне (Красная книга Беларуси, 1994).

Гидроэкологические исследования на оз. Нарочь начались в 1946 г. с момента основания биологической станции Белорусского государственного университета, с 1997 г. ведется круглогодичный мониторинг макрозообентоса по единой схеме на разных глубинах (Makarevich, 2019). По сравнению с другими озерами, здесь выявлено более высокое таксономическое богатство донных и фитофильных беспозвоночных животных (373 таксона из 26 систематических групп), что объясняется наличием большого разнообразия биоценозов, а также повышенным вниманием специалистов к этому водоему (Makarevich, 2019).

Хотя структурная организация донных сообществ озера относится к хирономидному типу (Makarevich, 2019), аннелиды играют здесь не менее значительную роль, иногда достигая численности и биомассы >40 и 30% соответственно (Baturina et al., 2018). В настоящее время получены данные о видовом составе олигохет оз. Нарочь (Baturina et al., 2020), тогда как видовое разнообразие пиявок остается недостаточно изученным. Однако целенаправленные исследования сообщ-



Рис. 1. Географическое положение Нарочанских озер показано красной стрелкой (слева) и рельеф дна оз. Нарочь с указанием самой глубокой точки, притоков и стока (Т. Бладынец, CC BY-SA 4.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=70761739>) и 10 точек отбора пиявок (справа).

шеств кольчатых червей могут дать дополнительную информацию о структуре макрозообентоса и состоянии водной экосистемы в целом, а также оценить ее перспективы в современный период глобальных изменений.

Данная статья посвящена гирудофауне оз. Нарочь. Этим исследованием авторы продолжают серию работ с целью заполнить “пробел” в знаниях о биоразнообразии кольчатых червей этого озера.

Специальные фаунистические сборы пиявок проводили вдоль береговой линии оз. Нарочь в июне 2018 г. Образцы биологического материала отбирали на глубинах от уреза воды до 0.8 м, преимущественно в зарослях высшей водной растительности (камыша, элодеи, телореза, роголистника, рдеста). Для отбора проб на мягких и гравийных субстратах использовали гидробиологический скребок (Zinchenko et al., 2014), расстояние траления было ~1 м, также материал собирали вручную с макрофитов и погруженных в воду твердых объектов – камней, коряг, стволов деревьев и т.д. Всего отобрано 29 проб из 10 точек вдоль береговой линии озера (рис. 1). Биологический материал фиксировали 80%-ным этанолом. Дополнительно использовали коллекцию пиявок, фиксированных 4%-ным формалином, изъятых из количественных проб зообентоса, собранных сотрудниками Белорусского государственного университета в разные годы (1997, 1998, 2002, 2004, 2005, 2009) в ходе мониторинговых гидробиологических наблюдений на оз. Нарочь.

Морфологический анализ образцов проведен с использованием стереомикроскопа LOMO MSP-2 var. 2. Хотя идентификацию видов пиявок проводили по имеющимся таксономическим ключам (Лукин, 1976; Nesemann, Neubert, 1999), все

названия таксонов даны в соответствии с действующей системой классификации (<https://www.itis.gov>). Материал хранится в коллекции Лимнологического института СО РАН (г. Иркутск, Россия). Количественные характеристики фауны рассчитаны на основе материалов, полученных в 2018 г.

В результате анализа собранного биологического материала современный видовой список пиявок оз. Нарочь значительно расширен по сравнению с ранее полученными данными (Шалапенко, 2003). В настоящее время идентифицирован 21 вид, относящийся к двум отрядам. Хоботные пиявки (Rhynchobdellida) представлены 14 видами, принадлежащими к двум семействам – Glossiphoniidae и Piscicolidae. Среди бесхоботных пиявок (Arhynchobdellida) обнаружено семь видов, представляющих три семейства Eprobdeidae, Haemorhidae и Hirudinidae. Сводный список видов включает представителей 10 родов Hirudinea. Вид из рода *Hirudo* впервые был идентифицирован для оз. Нарочь.

Ниже приведен таксономический список видов пиявок, выявленных в оз. Нарочь.

- Отряд **Rhynchobdellida** Blanchard, 1894
 Семейство **Glossiphoniidae** Vaillant, 1890
 Род **Alboglossiphonia** Lukin, 1976
1. *A. heteroclita* (L., 1761)
 2. *A. hyalina* (Müller, 1774)
- Род **Glossiphonia** Johnson, 1817
3. *G. nebulosa* Kalbe, 1964
 4. *G. complanata* (L., 1758)
 5. *G. concolor* (Aphathy, 1888)
 6. *G. verrucata* (Müller, 1844)
 7. *Glossiphonia* sp.
 8. *G. paludosa* (Carena, 1824)

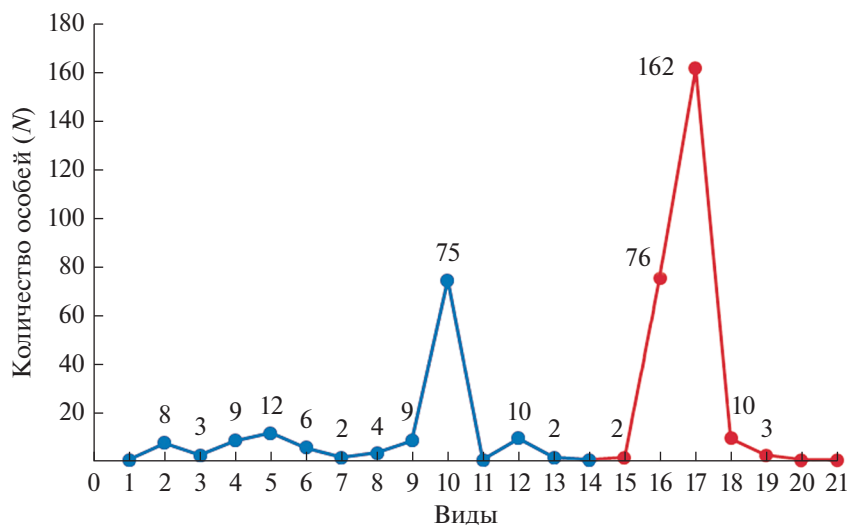


Рис. 2. Соотношение количества особей (N) разных видов пиявок из оз. Нарочь. Нумерация видов соответствует таксономическому списку, представленному в тексте: № 1–14 – Rhynchobdellida и № 15–21 – Arhynchobdellida. Виды № 1, 11, 14, 20 и 21 представлены в единичном экземпляре.

Род *Hemiclepsis* Vejdovsky, 1884

9. *H. marginata* (Müller, 1774)

Род *Helobdella* Blanchard, 1896

10. *H. stagnalis* (L., 1758)

Род *Placobdella* Blanchard, 1893

11. *P. costata* (Müller, 1846)

Род *Theromyzon* Philippi, 1867

12. *T. maculosum* (Rathke, 1862)

13. *T. tessulatum* (Müller, 1774)

Семейство **Piscicolidae** (Johnston, 1865)

Род *Piscicola* de Blainville, 1818

14. *P. geometra* L., 1761

Отряд **Arhynchobdellida** Blanchard, 1894

Семейство **Erpobdellidae** Blanchard, 1894

Род *Erpobdella* de Blainville, 1818

15. *E. monostriata* (Lindenfeld et Pietruszynski, 1890)

16. *E. nigricollis* (Brandes, 1900)

17. *E. octoculata* (L., 1758)

18. *E. testacea* (Savigny, 1822)

19. *Erpobdella* sp.

Семейство **Haemopidae** Richardson, 1969

Род *Haemopsis* Savigny, 1822

20. *H. sanguisuga* (L., 1758)

Семейство **Hirudinidae** Whitman, 1886

Род *Hirudo* L., 1758

21. *H. medicinalis* L., 1758

Несмотря на более высокое таксономическое разнообразие хоботных пиявок (14 видов), их встречаемость в оз. Нарочь не так высока. Количественно на ринхобделлид и архинхобделлид приходится 36 и 64% общего числа пиявок соот-

ветственно (рис. 2). Наиболее многочисленны — хищный вид *Helobdella stagnalis* (рис. 2: № 10) и два непаразитических (макрофаговых) вида *Erpobdella nigricollis* (рис. 2: № 16) и *E. octoculata* (рис. 2: № 17), которые в сумме достигают 79% в нашей коллекции, встречаемость других видов значительно ниже. Единичные находки *Alboglossiphonia heteroclita*, *Placobdella costata*, *Piscicola geometra*, *Haemopsis sanguisuga* и *Hirudo medicinalis* свидетельствуют о значительной разреженности популяций пиявок в оз. Нарочь, что неудивительно, принимая во внимание их образ жизни и экологические взаимоотношения. Эти виды относятся к крупным пиявкам, паразитирующим на позвоночных (*Placobdella costata* и *Hirudo medicinalis*) или ведущим хищный образ жизни, всасывающим жертву целиком (*Haemopsis sanguisuga*). Небольшие по размеру рыбы пиявки *Piscicola geometra* трудно обнаруживаемы вне периода нереста их хозяев. Низкая численность и редкая встречаемость мелкой плоской пиявки *Alboglossiphonia heteroclita*, по-видимому, связана с экологическим подавлением (угнетением) сестринским видом *A. hyalina* из-за их косвенной конкуренции за сходную экологическую нишу.

Нахождение в оз. Нарочь фаунистического комплекса, состоящего из 12 видов (*Alboglossiphonia heteroclita*, *Glossiphonia companata*, *G. concolor*, *Hemiclepsis marginata*, *Helobdella stagnalis*, *Theromyzon maculosum*, *T. tessulatum*, *Piscicola geometra*, *Erpobdella octoculata*, *E. nigricollis*, *E. testacea* и *Haemopsis sanguisuga*), указанных ранее Шалапенюк (2003), подтвердилось нашим исследованием. Впервые в регионе зарегистрированы *Alboglossiphonia hyalina*, *Glossiphonia nebulosa*, *G. paludosa*, *G. verrucata*, *Placobdella costata*, *Erpobdella monostri-*

ata и *Hirudo medicinalis*. Вид *Glossiphonia nebulosa* чаще встречается в проточных водоемах (Nesemann, Neubert, 1999), несмотря на это, его нахождение в оз. Нарочь неслучайно. Места обитания *G. nebulosa* расположены в зоне влияния притоков, таких как р. Скема, впадающая в озеро на востоке, и малые притоки на севере озера (рис. 1). Кроме того, обнаружены образцы *Glossiphonia* sp. и *Erpobdella* sp., морфологические признаки которых отличны от известных в настоящее время видов. С большой долей вероятности эти формы являются потенциально новыми видами. Среди проанализированных нами пиявок из оз. Нарочь не был обнаружен вид *Dina lineata* (Müller, 1774), о находке которого в озере сообщалось ранее (Шалапенко, 2003). Мы не исключаем в данном случае ошибку определения, поскольку автор принимал в качестве диагностических признаков наличие темных полос на дорсальной стороне и расположение глаз, т.е. признаки, наиболее варьирующие у эрпобделлид. Этот вывод подтверждается данными Музея Естественного (г. Берлин, Германия), согласно которым *D. lineata* отсутствует в Белоруссии (сайт: <https://fauna-eu.org>, доступ 14 апреля 2021 г.).

Таким образом, обновленный список гирудофауны оз. Нарочь представлен 21 видом. Это разнообразие включает девять видов пиявок, впервые найденных в оз. Нарочь, два из них (*Placobdella costata* и *Glossiphonia verrucata*) ранее выявлены в озерах Березинского заповедника в Белоруссии (Мороз, Кормаз, 2005) и один (*Hirudo medicinalis*) недавно обнаружен в р. Неман (Мороз, Lipinskaya, 2017). Следовательно, четыре вида, в том числе два новых для науки морфотипа (*Alboglossiphonia hyalina*, *Glossiphonia nebulosa*, *Glossiphonia* sp. и *Erpobdella* sp.), впервые зарегистрированы в Белоруссии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны Б.В. Адамовичу и О.А. Макаревичу (Белорусский гос. унив., г. Минск) за помощь в организации полевых исследований и предоставленный материал.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственных заданий № 1021051101423-9-1.6.12;1.6.13;1.6.14 и № 0279-2021-0011 (121032300198-2), при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ), грант № 18-54-00009.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Сведения, лежащие в основе этой статьи, — часть набора данных, доступного через GBIF.org, начиная с 09.11.2020. <https://doi.org/10.15468/4ajykm>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жукова Т.В., Радчикова Н.П., Михеева Т.М. и др. 2017. Многолетняя динамика взвешенного вещества Нарочанских озер: тренд или интервенция // Биология внутр. вод. № 3. С. 7. <https://doi.org/10.7868/S0320965217030020>
- Красная книга Беларуси. 1994. Минск: БелЭн.
- Лукин Е.И. 1956. К фауне пиявок Белорусского Полесья и северо-западной части Белоруссии // Труды комплексной экспедиции по изучению водоемов Полесья. С. 200.
- Лукин Е.И. 1976. Пиявки пресных и солоноватых водоемов. Ленинград: Наука.
- Мороз М.Д., Кормаз В.В. 2005. Пиявки (Hirudinea) озер Березинского биосферного заповедника // Вестник БГУ. Сер. 2. № 3. С. 62.
- Шалапенко Е.С. 2003. Материалы к фауне пиявок озера Нарочь // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Матер. II Междунар. науч. конф. Минск: Белорус. гос. ун-т. С. 534.
- Adamovich B.V., Zhukova T.V., Mikheeva T.M. et al. 2016. Long-term variations of the trophic state index in the Narochanskies lakes and its relation with the major hydroecological parameters // Water Res. V. 43. P. 809. <https://doi.org/10.1134/S009780781605002X>
- Baturina M., Makarevich O., Kaygorodova I. et al. 2018. The role of annelid worms (Annelida) in the Naroch lakes system (Belarus) // Int. J. Appl. Fundament. Res. V. 12. P. 56. <https://doi.org/10.17513/mjpf.12521>
- Baturina M., Makarevich O., Zhukova T., Adamovich B. 2020. Spatial Distribution of Oligochaetes (Annelida: Clitellata: Oligochaeta) in Lakes of the Naroch System (Belarus) Differing in Trophic Status // Russ. J. Ecol. V. 51. № 5. P. 477. <https://doi.org/10.1134/S1067413620040037>
- Makarevich O.A. 2019. Basic results of long-term makrozoobenthos studies in lakes Naroch, Myastro, and Batorino (Belarus) // J. Sib. Fed. Univ. Biology. V. 12. P. 180. <https://doi.org/10.17516/1997-1389-0038>
- Moroz M.D., Lipinskaya T.P. 2017. Taxonomic composition of leeches (Hirudinea: Rhynchobdellida, Arhynchobdellida) of the Neman River and its tributaries // Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series. № 3. P. 55.
- Nesemann H., Neubert E. 1999. Annelida, Clitellata: Branchiobdellida, Acanthobdellea, Hirudinea // Süsswasserfauna von Mitteleuropa. Heidelberg; Berlin: Spektrum Akademischer Verlag.
- Zinchenko T.D., Gladyshev M.I., Makhutova O.N. et al. 2014. Saline rivers provide arid landscapes with a considerable amount of biochemically valuable production of chironomid (Diptera) larvae // Hydrobiologia. V. 22. P. 115. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1684-5>

Species Diversity of the Leech Fauna (Annelida, Clitellata, Hirudinea) of Lake Naroch (Republic of Belarus)

I. Kaygorodova¹, *, N. Bolbat¹, N. Sorokovikova¹, and M. Baturina²

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

²*Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia*

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

In this paper, we report on the species diversity of leeches in the largest Belarusian Lake Naroch, where faunistic complex, consisting of 21 free-living and parasitic leech species belonging to 2 orders, 5 families and 10 genera, was discovered. Four leech species, including two potentially new species (*Alboglossiphonia hyalina*, *Erpobdella* sp., *Glossiphonia nebulosa*, and *Glossiphonia* sp.), were first recorded in Belarus.

Keywords: Belarus, Viliya River basin, Lake Naroch, Hirudinea, species diversity, faunistic finds, relative species abundance, species occurrence

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 574.58

ИНТЕНСИВНОСТЬ МЕТАБОЛИЗМА У ГИДРОБИОНТОВ РАЗНЫХ
ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП В ЭКСПЕРИМЕНТЕ© 2022 г. С. А. Курбатова^{а, *}, Н. А. Березина^б, А. С. Маврин^а, Н. Г. Отюкова^а^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия^бЗоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: kurb@ibiw.ru

Поступила в редакцию 12.01.2022 г.

После доработки 09.02.2022 г.

Принята к публикации 15.03.2022 г.

Исследованы интенсивность потребления кислорода и скорость экскреции фосфора у планктонных ракообразных *Daphnia longispina* O.F. Müller (Cladocera), донных ракообразных *Hyalella azteca* (Saussure) (Amphipoda) и рыб *Oryzias latipes* (Temminck & Schlegel) (Beloniformes), объединенных трофическими связями в одной экспериментальной экосистеме. Наиболее высокие показатели интенсивности метаболизма зарегистрированы у мелкоразмерных организмов *Daphnia longispina* (7.44 ± 2.49 мг О/(г · ч) и 0.447 ± 0.143 мг Р/(г · ч)). Скорость экскреции фосфора отличалась на порядок между гидробионтами разных экологических групп и убывала в ряду планктонные ракообразные – донные ракообразные – рыбы. Показано, что вклад гидробионтов в создание первичной продукции в экосистеме зависит от биомассы конкретного вида.

Ключевые слова: экскреция фосфора, потребление кислорода, *Daphnia*, *Hyalella*, *Oryzias*

DOI: 10.31857/S0320965222040180

Об интенсивности метаболизма гидробионтов, в первую очередь, можно судить по двум показателям – скорости потребления кислорода и экскреции биогенных веществ. Метаболические процессы в любом организме тесно связаны с дыханием, так как окислительные процессы, при которых поглощается кислород и выделяется углекислый газ, служат источником энергии. Поэтому потребление кислорода отражает энергетический обмен в организме. Выделение определенного количества биогенных веществ за единицу времени свидетельствует об интенсивности обмена веществ в организме в целом. Уровень стандартного метаболизма по скорости потребления кислорода подробно изучен у разных групп пойкилотермных животных (Винберг, 1983; Алимов, 2000; Glazier, 2015), как и их экскреторная активность в отношении фосфора (den Oude, Gulati, 1988; Tarvainen et al., 2002; Голубков, Березина, 2012).

Согласно метаболической теории экологии интенсивность метаболизма отдельных видов влияет на потоки вещества и энергии в экосистемах, определяет скорость других биологических процессов и, в конечном итоге, формирует определенные экологические эффекты (Glazier, 2015; Vanni, McIntyre, 2016).

Многочисленные исследования свидетельствуют, что невозможно установить универсальную величину интенсивности метаболизма у гидробионтов. Между таксонами одного таксономического ранга и между экологическими группами обнаруживаются индивидуальные различия в показателях экскреции фосфора (Hansson, Tranvik, 1997; Mehner et al., 1998; Berezina et al., 2017). На скорость энергетического обмена и экскрецию метаболитов могут влиять условия жизни: абиотические факторы, тип питания, качество пищевых ресурсов, трофические связи и т.п. (Голубков, Березина, 2012; Golubkov, 2014; Vanni, McIntyre, 2016). Поэтому применение в оценках обменных процессов у животных общих уравнений, имеющих, безусловно, важное общепологическое значение, недостаточно, и требуется изучение этих процессов у отдельных групп в конкретных природных условиях. Эмпирических измерений для разных организмов, входящих в одну экосистему, немного.

Рассмотрен энергетический обмен и экскреция метаболитов у представителей трех экологических групп, образующих единую пищевую цепь: ракообразных (кладоцер и амфипод) и всеядных рыб в условиях микрокосмов, имитирующих мелководные экосистемы верхневолжских

Таблица 1. Гидрохимические условия в микрокосмах в период адаптации гидробионтов

Параметр	Концентрация, мг/дм ³	
	$M \pm SE$	min—max
O ₂	8.55 ± 0.67	6.24–10.3
Na	3.2 ± 0.35	2.09–4.62
K	3.01 ± 0.27	2.19–3.66
Mg	6.66 ± 0.78	4.2–8.62
Ca	23.27 ± 3.11	15.17–31.61
Cl	3.42 ± 0.37	2.36–4.95
SO ₄	3.56 ± 0.72	1.1–5.05
HCO ₃	106.97 ± 12.9	70.78–140.35
P-PO ₄	0.021 ± 0.010	0.01–0.09
P _{tot}	0.054 ± 0.013	0.02–0.11
N _{tot}	1.09 ± 0.16	0.74–1.97
pH	9.13 ± 0.12	8.7–9.5

Примечание. $M \pm SE$ – среднее и стандартная ошибка.

водоемов. В последние годы для водохранилищ Верхней Волги остро стоит проблема эвтрофирования. Известно, что внутриводоемные процессы (физические, химические и биологические) могут играть сравнимую с внешней нагрузкой (смыс с водосбора) роль в возрастании количества биогенных веществ, доступных для продуцентов (Vanni, 2002; Минеева и др., 2021). Результаты исследования относятся к данным, необходимым для решения вопроса о роли гидробионтов в круговороте веществ в водоемах.

Определение интенсивности потребления кислорода и экскреции фосфора проводили у водных животных разных размеров, относящихся к различным экологическим группам. Для исследования брали виды животных, которые обычно используют в экспериментальных и экотоксикологических работах: планктонных ракообразных *Daphnia longispina* O.F. Müller (Cladocera), донных ракообразных *Hyalella azteca* (Saussure) (Amphipoda) и рыб *Oryzias latipes* (Temminck & Schlegel) (Beloniformes). Эти виды были основными биотическими компонентами экспериментальных водных экосистем (микрокосмов), моделирующих условия мелководных местообитаний стоячих водоемов бассейна Верхней Волги (Рыбинское вдхр.). Гидрохимические условия в микрокосмах даны в табл. 1. До проведения опыта по оценке интенсивности метаболизма животных содержали в микрокосмах в течение одного месяца.

Дыхание животных (скорость и интенсивность потребления кислорода) и экскрецию фосфора измеряли в закрытых сосудах (респирометрах), емкостью 60 и 100 мл, по методу Винклера. В

зависимости от размеров в каждом опыте присутствовало до 30 рачков и по одной рыбе. В склянках-респирометры осторожно (без образования пузырей) наливали предварительно подготовленную (отфильтрованную через фильтр с размером ячеек 0.45 мкм) природную воду из р. Сунога (58.0404° с.ш., 38.2412° в.д.), затем помещали животных, и склянки плотно закрывали притертыми пробками. Контролем служили соразмерные склянки с отфильтрованной водой без животных. Экспозиция склянок в воде микрокосмов длилась 4 ч. Температура воды во время эксперимента была 20.5°C.

Ракообразных помещали группами (дафний по 26 ± 5 экз. на склянку объемом 60 мл, амфипод по 16 ± 6 экз. на склянку объемом 100 мл), рыб – по одной в склянки 100 мл. Всего проведено 18 измерений с дафниями, 8 – с амфиподами и 22 – с рыбами. Суммарное количество дафний в эксперименте составило 470 особей, амфипод – 125, рыб – 22. Две склянки по 60 мл и две по 100 мл служили контролем. По окончании срока экспозиции в склянках определяли содержание растворенного кислорода с помощью оксиметра HI9142 (HANNA, Германия). Затем воду сифоном с сеткой сливали в другие емкости и анализировали в ней концентрацию растворенного фосфора. Фосфор ортофосфатов (P-PO₄³⁻) определяли фотометрическим методом (Методика..., 2007). О скорости потребления O₂ и скорости экскреции фосфора гидробионтами судили по разнице этих показателей в склянках с животными и в контроле.

Массу дафний рассчитывали, используя формулу степенной функции, связывающей этот показатель с длиной тела (Салазкин и др., 1982). Амфипод взвешивали на аналитических весах ВЛ-64 (Россия) с точностью до 0.01 мг, рыб – на аналитических весах AND HR-150AZ (Япония) с точностью до 0.1 мг.

Для определения связи полученных результатов по скорости экскреции фосфора и интенсивности потребления кислорода с массой тела животных проведен регрессионный анализ, результат получен в виде степенной функции, применение которой принято в практике биоэнергетических исследований (Винберг, 1976; Голубков, Березина, 2012).

Выбранные для эксперимента группы гидробионтов существенно различались по массе тела. Средняя масса одной особи *Daphnia longispina* была 0.113 ± 0.032 мг, *Hyalella azteca* – 2.95 ± 0.40 мг, *Oryzias latipes* – 461 ± 38 мг (здесь и далее значения приведены в форме $M \pm SE$ – среднее и стандартная ошибка).

Интенсивность потребления кислорода в пересчете на единицу массы уменьшалась в ряду планктонные ракообразные – бентосные ракообразные – рыбы (рис. 1а). *Daphnia longispina* по-

требляла 7.44 ± 2.49 мг О/(г · ч), *Hyalella azteca* — 0.55 ± 0.09 мг О/(г · ч) и *Oryzias latipes* — 0.25 ± 0.02 мг О/(г · ч). Значительный разброс этого показателя у дафний объясняется большой размерно-массовой неоднородностью особей в опытной группе (0.065–0.23 мг), вследствие чего активность метаболических процессов различалась и на уровне одного вида.

Удельная скорость экскреции фосфора различалась на порядок между гидробионтами разных экологических групп (рис. 1б). В среднем *Daphnia longispina* выделяла 0.447 ± 0.143 мг Р/(г · ч), *Hyalella azteca* — 0.046 ± 0.013 и *Oryzias latipes* — 0.005 ± 0.0006 мг Р/(г · ч).

Регрессионный анализ показал отрицательную связь как интенсивности потребления кислорода, так и скорости экскреции фосфора с массой тела гидробионтов (рис. 1). Величина экскреции фосфора была более тесно связана с массой (коэффициент детерминации $R^2 = 0.95$), чем потребление кислорода ($R^2 = 0.78$).

Высокой скоростью метаболизма обычно характеризуются более мелкие организмы. В проведенном эксперименте — это планктонные ракообразные *Daphnia longispina*, для которых получены наибольшие показатели интенсивности потребления кислорода и скорости экскреции фосфора. Дафнии потребляли кислород с большей в 30 раз интенсивностью, чем рыбы и в 14 раз, чем амфиподы. Интенсивность экскреции фосфора дафниями превосходила аналогичный показатель у рыб в 89 раз. Значительное превышение величины экскреции фосфора зоопланктоном над количеством выделяемого фосфора рыбами определено и в натуральных исследованиях (Tarvainen et al., 2002). Внутри каждой группы гидробионтов мелкоразмерные организмы также выделяют фосфаты интенсивнее, чем более крупные. К примеру, в зоопланктоне для коловраток установлена большая удельная экскреция фосфора, чем для ракообразных (den Oude, Gulati, 1988), а в популяции рыб мелкие особи в расчете на единицу массы выделяют фосфора больше, чем крупные (Tarvainen et al., 2002).

Интенсивность метаболизма, проявляющаяся через экскрецию существенных биогенных элементов, у гидробионтов разных экологических групп имеет значение для функционирования экосистемы, в которую они входят. Внутри водных экосистем постоянно происходит рециркуляция биогенных веществ в процессе их миграции по пищевым цепям. Питательные вещества, поглощенные консументами, возвращаются в экосистему двумя основными способами. Неусвоенное органическое вещество в виде фекалий и псевдофекалий, а также мертвые особи превращаются в детрит, который минерализуется микроорганизмами, и только затем становится доступным для первичных продуцентов (Vanni, 2002; Moore et al.,

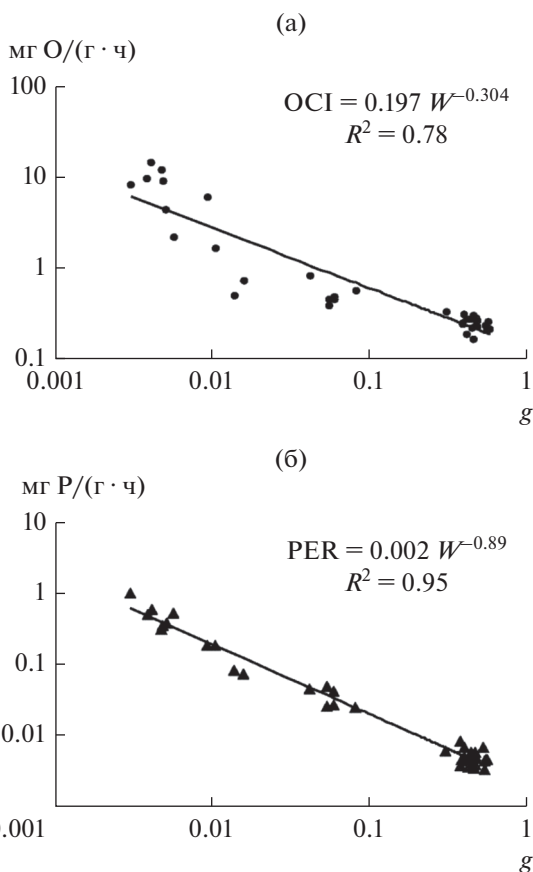


Рис. 1. Зависимость интенсивности метаболизма от массы тела гидробионтов: а — интенсивность потребления кислорода (oxygen consumption intensity (OCI)), б — скорость экскреции фосфора (phosphorus excretion rate (PER)). Шкалы абсцисс и ординат логарифмированы.

2004). Это непрямой путь рециркуляции. Другой путь регенерации питательных веществ — их непосредственное выделение гидробионтами (выработка мочи, экскреция). Он ведет к быстрому росту первичной продукции, так как позволяет водорослям и цианобактериям сразу использовать биогенные вещества (Vanni, 2002).

Экскреция фосфора гидробионтами не пополняет общий запас питательных веществ в водной экосистеме, но значительно повышает их доступность для продуцентов и уровень первичной продукции за счет ускорения оборота биогенных веществ. Потребности фитопланктона на 30–50% могут быть обеспечены в результате выделений зоопланктона (den Oude, Gulati, 1988; Nowlin et al., 2007). Биогенные вещества из осадков мобилизуются и переводятся в доступную для фитопланктона форму благодаря донным ракообразным и рыбам (Glaholt, Vanni, 2005; Okun et al., 2005). В свою очередь, количество экскретируемого рыбами фосфора определяется составом их пищи (Tarvainen et al., 2002).

Вклад гидробионтов различных экологических групп в процесс первичного продуцирования в конкретной экосистеме зависит от их общей биомассы. Хотя скорость экскреции фосфора, рассчитанная на единицу массы, для рыб меньше, часто именно рыбы, благодаря высокой биомассе, вызывают увеличение концентраций биогенных веществ в воде (Tarvainen et al., 2005). Несмотря на то, что интенсивность экскреции фосфора у гидробионтов с меньшими размерами выше, подпитка фосфором фитопланктона будет заметной только при их значительной биомассе. Так, в нашем эксперименте количество фосфора, экскретируемое одной рыбой, выделяли примерно 46 дафний или 17 амфипод. Соответственно, если обилие ракообразных будет превышать это соотношение, то планктонные и донные животные внесут более существенный вклад в рост биомассы первичных продуцентов.

Выводы. У гидробионтов, входящих в одну экосистему, интенсивность потребления кислорода и скорость экскреции фосфора находятся в обратной зависимости от их индивидуальной массы. Экологические эффекты, определяемые интенсивностью метаболизма, становятся заметными при значительной общей биомассе организмов определенной экологической группы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность О.А. Малышевой и В.В. Юрченко (Институт биологии внутренних вод РАН) за предоставленные для проведения эксперимента культуры организмов, В.И. Мартемьянову и Р.А. Федорову за помощь в отборе проб и первичной обработке материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 121051100109-1, 1021051403065-4, 121050500046-8, 121051100104-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. 2000. Элементы теории функционирования водных экосистем. Санкт-Петербург: Наука.
- Винберг Г.Г. 1976. Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных // Журн. общей биологии. Т. 37. № 1. С. 56.
- Винберг Г.Г. 1983. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журн. общей биологии. Т. 44. № 1. С. 31.
- Голубков С.М., Березина Н.А. 2012. Экскреция фосфора донными беспозвоночными континентальных водоемов // Доклады академии наук. Т. 444. № 5. С. 580.
- Методика выполнения измерений массовых концентраций ортофосфатов, полифосфатов и фосфора общего в питьевых, природных и сточных водах фотометрическим методом. ПНД Ф 14.1:2.248-07. 2007. Москва.
- Минеева Н.М., Степанова И.Э., Семадени И.В. 2021. Биогенные элементы и их роль в развитии фитопланктона водохранилищ Верхней Волги // Биология внутр. вод. № 1. С. 24. <https://doi.org/10.31857/S0320965221010095>
- Салазкин А.А., Иванова М.Б., Огородникова В.А. 1982. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Ленинград: ГосНИОРХ.
- 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., Biol. V. 10. № 4. P. 485. <https://doi.org/10.17516/1997-1389-0046>
- Den Oude P.J., Gulati R.D. 1988. Phosphorus and nitrogen excretion rates of zooplankton from the eutrophic Loosdrecht lakes, with notes on other P sources for phytoplankton requirements // Hydrobiologia. V. 169. № 3. P. 379. <https://doi.org/10.1007/BF00007561>
- Glaholt S.P., Vanni M.J. 2005. Ecological responses to simulated benthic-derived nutrient subsidies mediated by omnivorous fish // Freshwater Biol. V. 50. № 11. P. 1864. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01456.x>
- Glazier D.S. 2015. Is metabolic rate a universal “pacemaker” for biological processes? // Biological Reviews. V. 90. № 2. P. 377. <https://doi.org/10.1111/brv.12115>
- Golubkov S.M. 2014. Body mass and excretion of phosphorus in aquatic invertebrates // Biology Bulletin. V. 41. P. 98. <https://doi.org/10.1134/S106235901401004X>
- Hansson L.-A., Tranvik L. 1997. Algal species composition and phosphorus recycling at contrasting grazing pressure: an experimental study in sub-Antarctic lakes with two trophic levels // Freshwater Biol. V. 37. № 1. P. 45. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1997.d01-531.x>
- Mehner T., Mattukat F., Bauer D. et al. 1998. Influence of diet shifts in underyearling fish on phosphorus recycling in a hypertrophic biomanipulated reservoir // Freshwater Biol. V. 40. № 4. P. 759. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1998.00363.x>
- Moore J.C., Berlow E.L., Coleman D.C. et al. 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity // Ecology Letters. V. 7. P. 584. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00606.x>
- Nowlin N.H., Davies J.-M., Mazumder A. 2007. Planktonic phosphorus pool sizes and cycling efficiency in coastal and interior British Columbia lakes // Freshwater Biol. V. 52. № 5. P. 860. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01734.x>
- Okun N., Lewin W.C., Mehner T. 2005. Top-down and bottom-up impacts of juvenile fish in a littoral reed stand // Freshwater Biol. V. 50. № 5. P. 798. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01361.x>
- Tarvainen M., Sarvala J., Helminen H. 2002. The role of phosphorus release by roach [*Rutilus rutilus* (L.)] in the water quality changes of a biomanipulated lake //

- Freshwater Biol. V. 47. № 12. P. 2325.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00992.x>
- Tarvainen M., Ventela A.-M., Helminen H., Sarvala J. 2005. Nutrient release and resuspension generated by ruffe (*Gymnocephalus cernuus*) and chironomids // Freshwater Biol. V. 50. № 3. P. 447.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01331.x>
- Vanni M.J. 2002. Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems // Annu. Rev. Ecol. Syst. V. 33. P. 341.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150519>
- Vanni M.J., McIntyre P.B. 2016. Predicting nutrient excretion of aquatic animals with metabolic ecology and ecological stoichiometry: a global synthesis // Ecology. V. 97. № 12. P. 3460. <https://www.jstor.org/stable/44082208>

Metabolic Rate in Hydrobionts of Different Ecological Groups in the Experiment

S. A. Kurbatova^{1, *}, N. A. Berezina², A. S. Mavrin¹, and N. G. Otyukova¹

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

²Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

*e-mail: kurb@ibiw.ru

The intensity of oxygen consumption and the rate of phosphorus excretion were studied in planktonic crustaceans *Daphnia longispina* O.F. Müller (Cladocera), benthic crustaceans *Hyalella azteca* (Saussure) (Amphipoda) and fish *Oryzias latipes* (Temminck & Schlegel) (Beloniformes), united in one trophic nets in the experimental ecosystem. The highest rates of metabolic intensity were established for small-sized organisms *Daphnia longispina* (7.44 ± 2.49 mg O/(g h) and 0.447 ± 0.143 mg P/(g h)). The rate of phosphorus excretion differed by an order of magnitude between hydrobionts of different ecological groups and decreased in the row of planktonic crustaceans – benthic crustaceans – fish. It is shown that the contribution of hydrobionts to the creation of primary production depends on the biomass of a particular species.

Keywords: phosphorus excretion, oxygen consumption, *Daphnia*, *Hyalella*, *Oryzias*

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯВЛИЯНИЕ ИОНОВ ЦИНКА ВОДНОЙ СРЕДЫ НА ПОКАЗАТЕЛИ
ДЫХАНИЯ *in vivo* МОЛЛЮСКА *Planorbarius corneus*¹© 2022 г. А. П. Стадниченко^a, Е. И. Уваева^b, Г. Х. Щербина^c, *^aЖитомирский государственный университет им. Ивана Франко, Житомир, Украина^bГосударственный университет "Житомирская политехника", Житомир, Украина^cИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, Россия

*e-mail: gregory@ibiw.ru

Поступила в редакцию 14.09.2020 г.

После доработки 29.10.2021 г.

Принята к публикации 31.01.2022 г.

В эксперименте исследовано *in vivo* влияние различных концентраций хлорида цинка (в пересчете на цинк-ион) на легочное и кожное дыхание *Planorbarius corneus* (L., 1758). При 0.5ПДК Zn^{2+} в среде пребывания подопытных моллюсков статистически достоверных изменений в показателях обоих исследованных способов дыхания по сравнению с контролем не обнаружено. Повышение концентрации токсиканта до уровня 2ПДК сопровождалось резким возрастанием их значений ($p < 0.01$). При 5ПДК и 10ПДК ионов цинка в среде наблюдали происходящее по нарастающей (от меньшей концентрации к большей) снижение значений показателей легочного и кожного дыхания ($p < 0.01$). Главная причина изменений в осуществлении моллюском дыхательной функции – повреждающее воздействие токсиканта на легочный и кожный респираторный эпителий, вызывающее его интенсивное ослизнение с образованием на поверхности мощного слоя коагуляционной слизи. В результате полностью происходит доступ кислорода в кожный эпителий и частично – разрушение клеток респираторного эпителия.

Ключевые слова: *Planorbarius corneus*, ионы цинка, легочное и кожное дыхание

DOI: 10.31857/S032096522204026X

Effect of Zn Ions in Water Medium on *in vivo* Respiration Parameters
of *Planorbarius corneus*A. P. Stadnychenko^a, E. I. Uvayeva^b, and G. H. Shcherbina^c, *^aZhytomyr State University name Ivan Franko, Zhytomyr, Ukraine^bZhytomyr Polytechnic State University, Zhytomyr, Ukraine^cPapanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

*e-mail: gregory@ibiw.ru

Toxicological study is performed to analyze the *in vivo* effect of zinc chloride in different concentrations on the pulmonary and cutaneous respiration of *Planorbarius corneus* (L., 1758). At 0.5MPC Zn^{2+} in the environment containing experimental mollusks, there were no statistically significant changes in parameters of both studied respiration mechanisms compared to control. Increasing the concentration of toxicant to 2MPC was accompanied by sharp increase in respiration parameters ($p < 0.01$). At 5 and 10MPC of Zn^{2+} in environment, the parameter values tended to decrease inversely to the zinc ion concentration ($p < 0.01$). The main reason of changes in respiratory function of that mollusk is the damage inflicted by toxicant on the pulmonary and cutaneous respiratory epithelium. The effects are highly intensified production of mucus, and formation of thick layer of coagulation mucus which completely blocks oxygen intake by cutaneous epithelium and induces cell death in the respiratory epithelium.

Keywords: *Planorbarius corneus*, zinc ions, pulmonary and cutaneous respiration

¹ Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2022, Vol. 15, No. 4 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>.