СОДЕРЖАНИЕ

Номер 5, 2020

Биология, морфология и систематика гидробионтов

Особенности биоморфы *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae)
А. Н. Ефремов, А. А. Пушкина, Я. В. Болотова 419

Микроморфология реликтовых гидрофитов Нижнего Приамурья
Д. Ю. Цыренова 431

Фитопланктон, фитобентос, фитоперифитон

Сравнительный анализ содержания хлорофилла *a* в пресноводном и морском водоемах
Л. Е. Сигарева, Т. Г. Коренева, Н. М. Минеева, Н. А. Тимофеева 439

Межгодовые изменения фитопланктона Ириклинского водохранилища
Е. А. Джаяни 450

Разнообразие и особенности формирования стоматоцист хризофит в мелководном эвтрофном водоеме на юге Западной Сибири
О. П. Баженова, И. Ю. Игошкина 458

Водная микробиология

Многолетняя динамика гетеротрофного бактериопланктона в крупном эвтрофном водохранилище
А. И. Копылов, Д. Б. Косолапов, И. С. Микрякова 469

Зоопланктон, зообентос, зооперифитон

Зоопланктон прибрежной зоны оз. Тана (Эфиопия) в начале сухого сезона
А. В. Крылов, В. Зелалем, А. А. Прокин, Ф. Н. Шкиль 477

Сообщества макрозообентоса родников и ручьев Восточного Причерноморья
Д. М. Палатов, М. В. Чертопруд 486

Ихтиология

Экзогенное питание осетровых рыб (Acipenseridae) на ранних стадиях развития (обзор)
Г. И. Рубан 487

Сезонная динамика соотношения типов реореакции у плотвы *Rutilus rutilus*
Д. С. Павлов, В. Ю. Паршина, В. В. Костин 495

Кольчужные сомы (Siluriformes: Loricariidae) Центрального и Южного Вьетнама
И. А. Столбунов, Чан Дык Зьен, Дж. В. Армбрустер 502

Экологическая физиология и биохимия гидробионтов

Изменения в составе липидов жабр пресноводной мидии *Anodonta cygnea* под действием меди различных концентраций

Н. Н. Фокина, И. В. Суховская, О. Б. Васильева, Н. Н. Немова 503

Водная токсикология

Содержание ртути в водных жуках (Coleoptera: Dytiscidae, Hydrophilidae) разных размерных классов

Ю. Г. Удоденко, А. А. Прокин, Д. Г. Селезнев, А. С. Сажнев, Е. С. Иванова 513

Опечатка 520

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 5, с. 419–430

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 581.5+581.4:582.539

ОСОБЕННОСТИ БИОМОРФЫ *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae)

© 2020 г. А. Н. Ефремов[a], *, А. А. Пушкина[a], Я. В. Болотова[b]

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

[b]*Амурский филиал Ботанического сада-института, Дальневосточное отделение Российской академии наук, Благовещенск, Россия*

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

Поступила в редакцию 27.09.2019 г.
После доработки 20.11.2019 г.
Принята к публикации 10.12.2019 г.

Изучены биоморфологические особенности *Hydrilla verticillata* (L. fil.) Royle в тропических и умеренных районах евразиатской части ареала. Побеговая система длительно нарастающая, симподиальная, состоящая из одно- или малолетних моноподиальных побегов главного и последующих порядков. Наиболее изменчивые признаки – количество листьев в узле; форма, длина и ширина листовой пластинки; характер ветвления побега; длина междоузлия. *Hydrilla verticillata* является многолетним (вегетативно малолетним) поликарпическим укореняющимся длиннопобеговым турионово-клубневым вегетативно-подвижным гидрофитом. Пластичность биоморфы у разных биотипов *H. verticillata* проявляется в продолжительности онтогенеза побегов и изменении соотношения образуемых специализированных вегетативных диаспор. Турионы и клубни представляют собой две альтернативные модели поддержания численности.

Ключевые слова: Hydrilla verticillata, Hydrocharitaceae, биоморфа, жизненная форма, турион, клубень, возобновление, Евразия

DOI: 10.31857/S0320965220040063

ВВЕДЕНИЕ

Hydrilla verticillata (L. fil.) Royle – погруженное, укореняющееся, одно- или двудомное, многолетнее (факультативно однолетнее) растение, переносящее неблагоприятные условия в форме вегетативных диаспор, реже – семян. Высокая экологическая пластичность и некоторые особенности биоморфы позволили сформировать обширный географический ареал (Cook, Lüönd, 1982; Efremov et al., 2019; Sousa, 2011). Содержание растворенных питательных веществ, активная реакция и минерализация воды, тип донных осадков, освещенность и скорость течения существенно не ограничивают рост и распространение *H. verticillata* (Baniszewski et al., 2016; Basiouny et al., 1978; Cook, Lüönd, 1982; Efremov et al., 2019; Steward et al., 1984; Sousa, 2011).

Ранее (Mitra, 1956; Mitra, 1966; Netherland, 1997; Yeo et al., 1984) была исследована морфология двух типов вегетативных диаспор, во многом определяющих особенности биоморфы данного вида. В последнее время контроль за инвазией *H. verticillata* вызвал интерес к изучению способа возобновления и морфогенеза (Benoit, 2011; Bianchini et al., 2010; Hofstra et al., 1999; Langeland, 1996; Netherland, 1997; True-Meadows et al., 2016).

Цель работы – исследовать пластичность биоморфы *H. verticillata* в евразиатской части ареала, уделив основное внимание морфологии вегетативных диаспор и побега.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Область исследования. Основной сбор материала проведен в 2008–2018 гг. в следующих географических районах: Восточная Европа (Саратовская обл., Россия), Западная Сибирь (Омская, Кемеровская, Новосибирская области, Россия; Северо-Казахстанская, Восточно-Казахстанская области, Казахстан), Средняя Сибирь (Иркутская обл., Россия), Дальний Восток (Хабаровский и Приморский края, Амурская обл., Россия; провинция Хэйлунцзян, Китай), Юго-Восточная тропическая Азия (Гуанси-Чжуанский автономный район, Китай; штат Керала, Индия; провинция Чанг Май, Тайланд). Использованы материалы авторской базы данных, включающей сведения о 949 образцах из гербариев BP, ERA, FI, IBCS, IBIW, LE, LISP, MW, NS, NSK, OMSK, P, PRC, QBG, RIG, TK, VLA, W, WAG, Z+ZT, и портала Global Biodiversity Information Facility, GBIF (https://www.gbif.org/). Акронимы коллекций приведены согласно Index Herbariorum (http://sweetgum.nybg.org/science/ih/).

Морфологические исследования. Основной объем морфологических исследований (морфология побега, определение половых типов цветков) проведен на образцах из различных частей ареала, охватывающих максимальный диапазон изменчивости. Морфолого-анатомические исследования специализированных диаспор и генеративных органов выполнены для образцов, полученных из Омской, Новосибирской и Амурской областей (Россия), Гуанси-Чжуанского автономного района (Китай) и штата Керала (Индия).

Методологической базой для биоморфологического исследования послужил сравнительно-морфологический подход (Серебрякова, 1972; Свириденко, 2000). Морфологический анализ проведен на живом и фиксированном материале (гербарном, фиксированном в 70%-ном растворе этанола) по традиционной схеме (O'Brien, McCully, 1981). Отдельные органы исследованы светлопольным методом с помощью микроскопа проходящего света "Микмед-2-1600" (Россия) и стереомикроскопа "Микромед МС 2 Zoom. 2 CR" (Китай). Срезы выполнены бритвой и с помощью ротационного микротома "МЗП-01 Технон" (Россия). Морфометрический анализ проведен с использованием Image-Pro Inside 9 с фотоснимка после его предварительной калибровки. Коэффициент формы, как базовый геометрический параметр, определен для проекции исследованных органов. В качестве фонового красителя использован метиленовый синий (O'Brien, McCully, 1981), для детализации гистологических комплексов – метод комбинированной окраски (Михальцов, 2012). Для измерений, проведенных на гербарном материале, определен коэффициент изменения линейных размеров листа при высушивании, который равнялся 0.7 ± 0.2.

Проведена статистическая обработка результатов (проверка на нормальность распределения, описательная статистика, *t*-тест) средствами Statistica 6.5. В качестве показателей описательной статистики даны средние значения и стандартные отклонения.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Система побегообразования. Побеговая система *H. verticillata* длительно нарастающая, симподиальная, состоящая из одно- или малолетних моноподиальных побегов главного и последующих порядков. В системе побегов *H. verticillata* (рис. 1) выделяются геотропные удлиненные побеги с адвентивными корнями и ортотропные, плагиотропные удлиненные, развивающиеся из узлов геотропных побегов, несущие побеги (n + 2)-порядка и репродуктивные структуры. Боковые побеги (n + 2)-порядка напоминают основной побег.

Основные результаты статистического анализа показателей вегетативного побега приведены на рис. 2 (гербарный материал). В средней части ортотропного побега междоузлия длиной 1.3 ± 0.7 см (рис. 2д), в основании – более удлиненные, до 10–20 см (рис. 1). Листорасположение мутовчатое, каждая мутовка состоит из 4.7 ± 1.5 сидячих листьев; чаще встречаются растения с четырьмя, пятью, реже – тремя, шестью листьями в узле (рис. 2е).

Морфологические параметры листовой пластинки *H. verticillata* в различных частях ареала существенно различаются (рис. 2а–2г, 3). У изученных образцов длина листовой пластинки в средней и верхней частях побега почти равна длине междоузлия и составляет 1.0 ± 0.4 см, ширина – 0.16 ± 0.07 см (рис. 2а, 2б); площадь листовой пластинки очень вариабельна (рис. 2в). Соотношение длины листовой пластинки к ширине у листьев в средней и верхней частях побега равно 5–7 : 1; коэффициент формы, характеризующей геометрию листа, – 3.3 ± 1.5 (рис. 2г).

В базальной части ортотропного побега и на столонах листья обычно яйцевидные или широкоовальные, с широко расставленными зубцами или почти цельнокрайние. Среднее отношение длины листовой пластинки к ширине у таких листьев 2–3 : 1, коэффициент формы 1–2.

Специализированные побеги. Для *H. verticillata* характерно образование специализированных укороченных вегетативных побегов: клубней и турионов (рис. 4). Клубни развиваются на погруженных в грунт геотропных побегах, с которыми связаны нефотосинтезирующими столонами, фотосинтезирующие турионы со столонами развиваются на ортотропных побегах аксиально или терминально (рис. 1).

Столоны, как правило, длиной 0.2–1.5 см, до 2–5 см у клубней, хрупкие, с удлиненными 1–2 междоузлиями, несущими 2–4 укороченных чешуевидных листа (рис. 4а). В узле располагаются один, реже два клубня (туриона). Клубни по сравнению с турионами крупнее (отмечали Spencer, Ksander, 2001; Yeo et al., 1984), округло-эллиптические (коэффициент формы составляет 1.2 ± 0.1), с меньшим количеством метамеров, турионы овально-ланцетные, более вытянутые (коэффициент формы – 1.5 ± 0.3) (рис. 4а, 4в, 4д, табл. 1).

У турионов преобладает пропорция ассимилирующих листьев, а у клубней – запасающей осевой части побега, паренхима которой несет многочисленные крахмальные зерна (табл. 1). Соотношение гистологических зон у специализированных побегов определяет стратегию возобновления.

Генеративное возобновление. Для оценки характера возобновления у гербарных образцов определена доля цветущих и плодоносящих растений, изучены особенности формирования со-

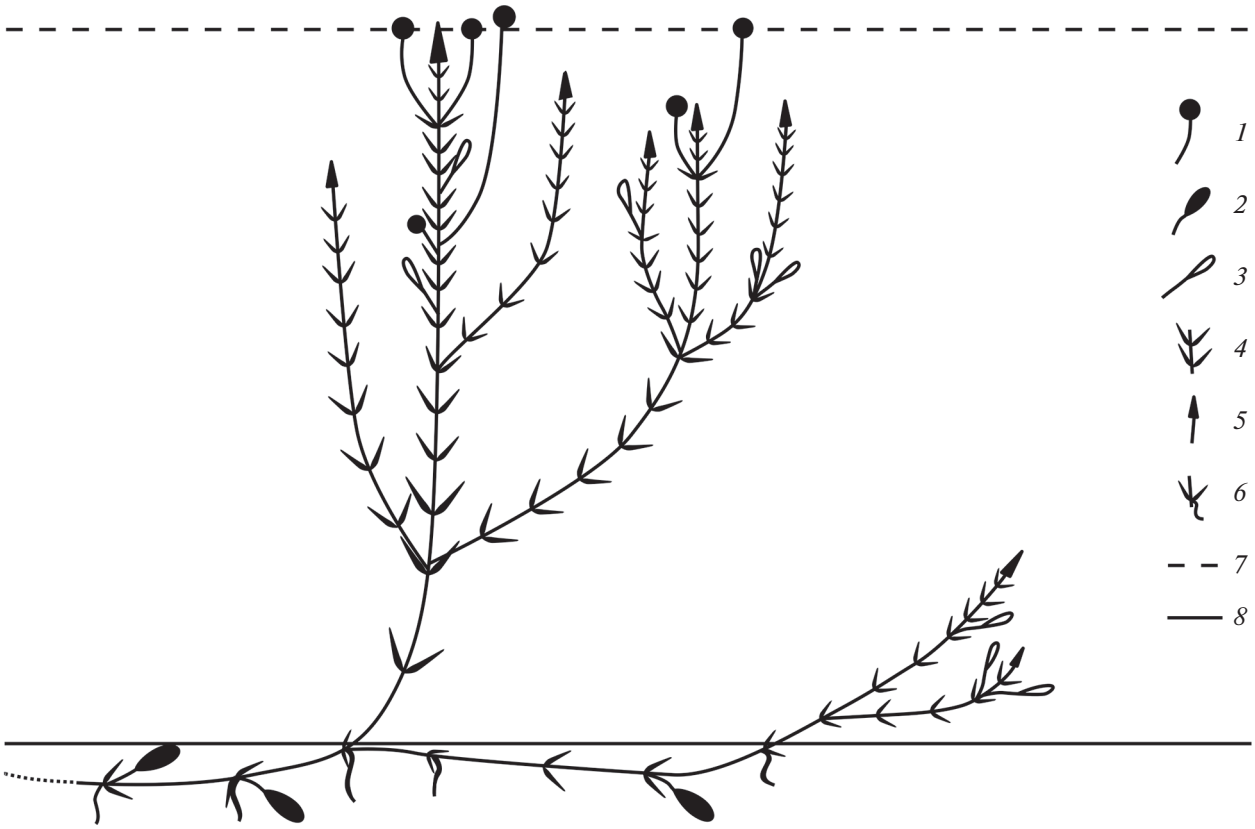

Рис. 1. Схема биоморфы *Hydrilla vertcillata*: *1* – цветок, *2* – клубень, *3* – турион, *4* – листовая мутовка, *5* – апекс побега, *6* – адвентивный корень в узле, *7* – уровень воды, *8* – уровень грунта.

цветий. Основные результаты морфолого-анатомических исследований генеративных органов и их интерпретация приведены в разделе “Обсуждение результатов”.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Побеговая система. Вегетативный (вегетативно-генеративный) ортотропный побег *H. verticillata* состоит из 30–100 метамеров. Длина почти цилиндрического побега обычно составляет 1.0–1.5 м, но может достигать ≥2–3 м (Al-Mandeel, 2013; Cook, Lüönd, 1982). Такие длинные побеги могут образовывать плотные маты, достигающие 20% общей биомассы растения (Spencer, 2011). Ортотропные побеги – умеренно разветвленные у основания (n + 1) и более обильно в средней части (n + 2–3 или n + 3) (60% исследованных случаев). Благодаря мезотонному ветвлению основная зона обогащения находится на уровне, позволяющем максимально эффективно использовать ресурсы хорошо прогреваемой и освещенной водной толщи, колебания уровня оказывают меньшее влияние.

Геотропные побеги – укореняющиеся, состоят из 10–30 удлиненных метамеров 10–20 см длиной, слабо ветвящиеся. Они достигают 8.5 м дли-

Таблица 1. Морфометрическая характеристика специализированных вегетативных диаспор *Hydrilla verticillata*

Показатель	Турионы	Клубни
Длина, см	0.7 ± 0.3	0.8 ± 0.2
Ширина, см	0.3 ± 0.1	0.4 ± 0.1
Коэффициент формы	1.5 ± 0.3	1.2 ± 0.1
Количество метамеров, шт.	8 ± 3	5 ± 1
Пропорция осевой части, %*	41 ± 10	22 ± 4
Пропорция листьев, %*	59 ± 10	78 ± 4
Доля базальной части, %**	14 ± 5	39 ± 1
Площадь тангентального среза, см^2*	0.09 ± 0.04	0.23 ± 0.09

Примечание. Приведены средние значения и стандартное отклонение для живого и фиксированного в этаноле материала (n = 68). Пропорция осевой части (листьев) определена как доля площади тангентального среза, приходящаяся на долю осевой части побега (листьев). * – статистически значимые различия при $p \leq 0.15$. ** – при $p \leq 0.05$.

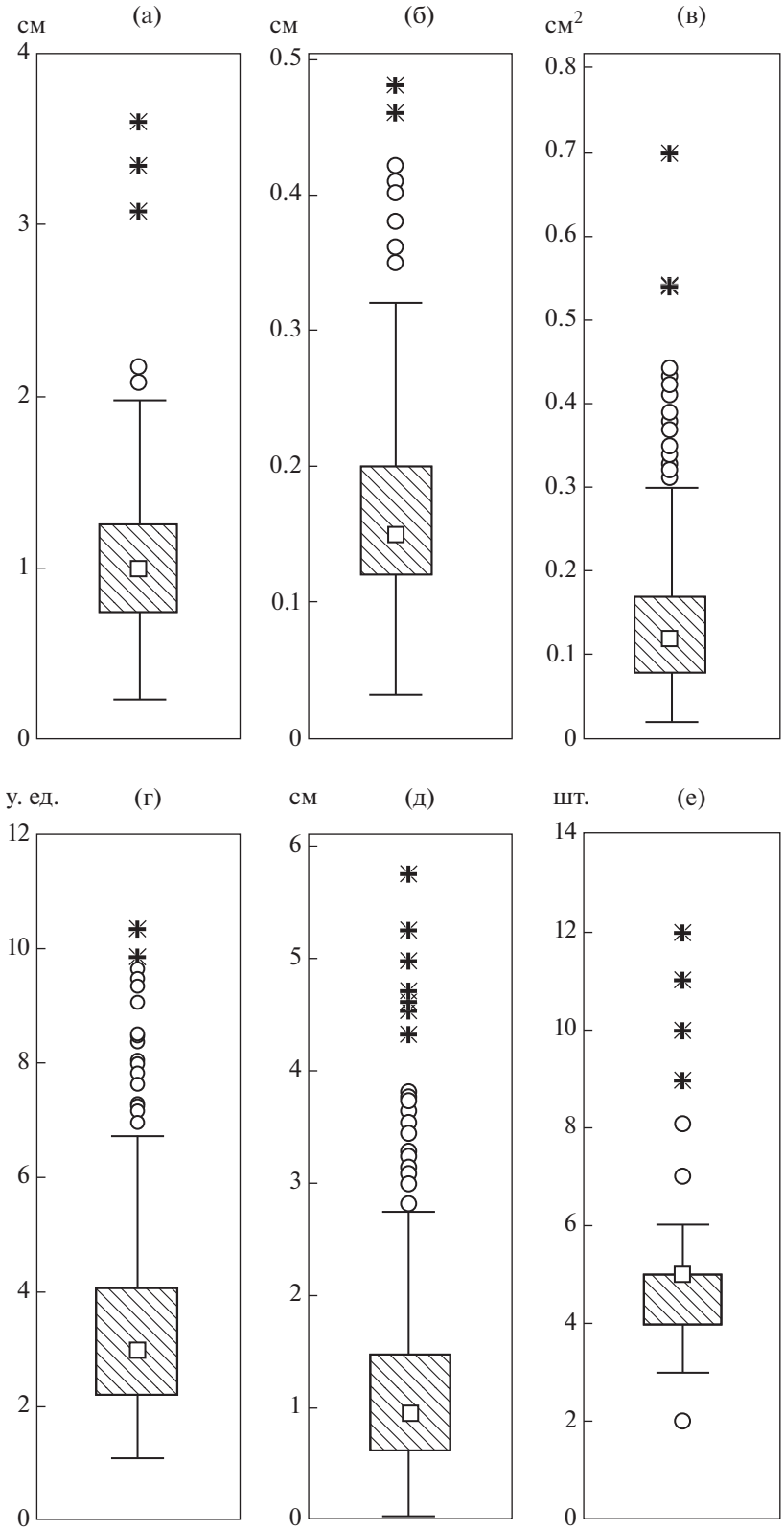

Рис. 2. Основные морфологические параметры средней и верхней частей вегетативного побега (n = 618) *Hydrilla verticillata*: а – длина листовой пластинки; б – ширина листовой пластинки; в – площадь листовой пластинки; г – коэффициент формы листовой пластинки; д – длина междоузлия; е – количество листьев в узле. Заштрихованные “контуры” показывают 25–75%-ные значения вероятного отклонения, белые “контуры” – размах без выбросов (квадраты соответствуют медиане, окружности – выбросам), “*” – крайние точки. Измерения проведены на гербарном материале.

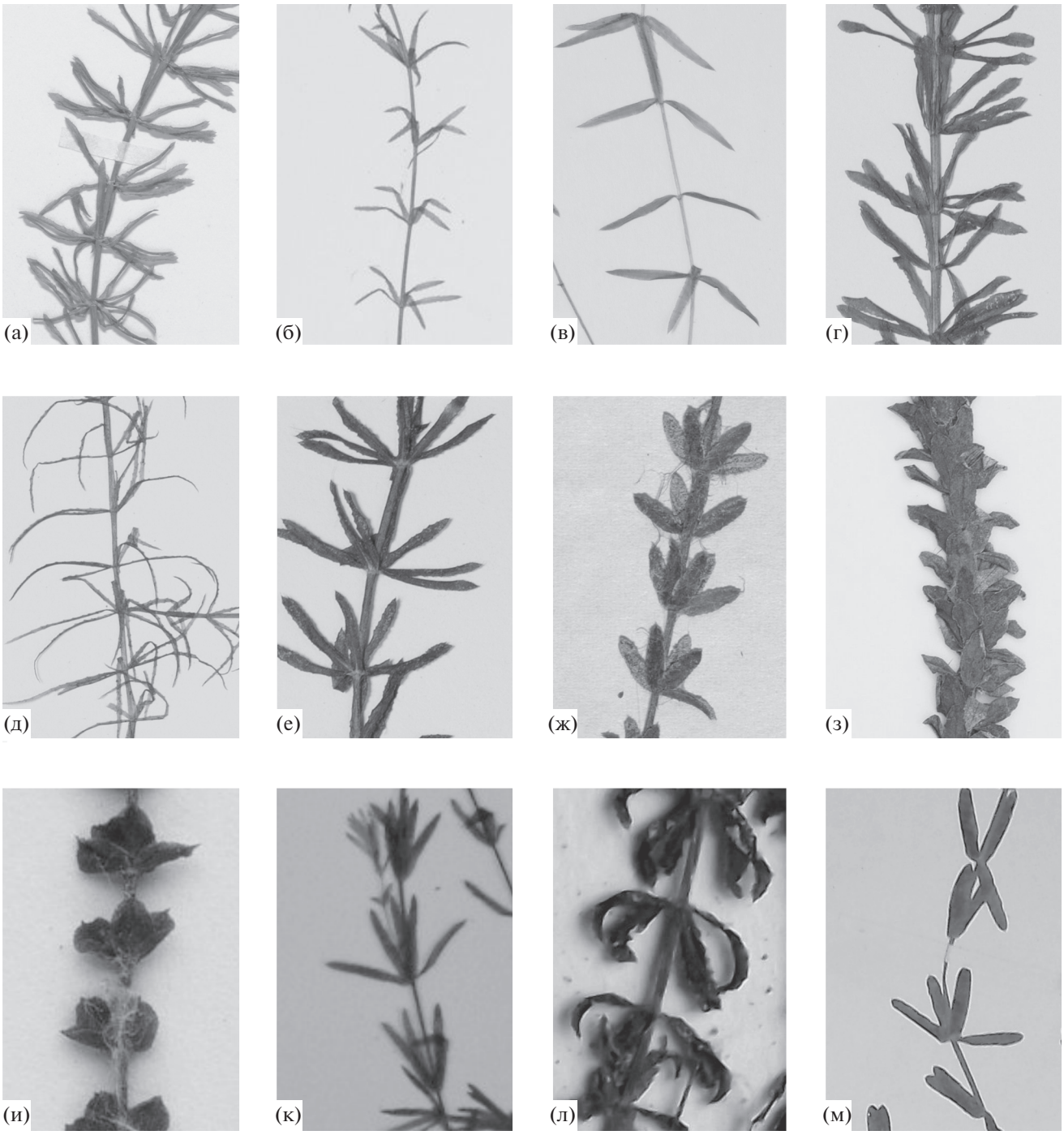

Рис. 3. Вариабельность числа и формы листовых пластинок средней и верхней частей побега *Hydrilla vertcillata*. а – Unknown place, Planten van de hortus botanicus Leiden, H.J. van Hattum, 15.VII.1965, WAG; б – USA, Indiana, city of Rochester, Lake Manitou, M.S. Alix, R. Scribailo, 26.IX.2006, GBIF; в – Rwanda, north end of Lac Bulera, near Kagogo/Idaho, R.H. Markham, 8.VI.1983, cultivated in Botanical garden of the University Zurich, C.D.K. Cook, 30.VIII.1983, Z+ZT; г – Java, in ditch growing wild in Bogor Botanic Garden, H. Wanner, 1978, cultivated in Botanical garden of the University Zurich, 26.II.1980, R. Lüönd, Z+ZT; д – India, Kerala state, Kottayam district, ca. 6 km east of Kottayam, C.D.K. Cook, 16.X.1979, Z+ZT; е – China, Hubei Province, near the city of Wuhan, north part of Futou Lake, about 30 km south of Wuhan, C.D.K. Cook, 18.VIII.1990, Z+ZT; ж – India, Bharatpur, S.K. Banerjee, H.Y. Mohan Ram, 25.XII.1956, WAG; з – USA, Texas, channels in Colorado River, east side of Austin, T. Wendt, M. Lyday, 22.X.2011, GBIF; и – Burundi, Ramonge, 73 km south of Bujumbura, Lake Tanganyika, E.A. Okrah, R.H. Markham, P. Ndayiragigii, 12–26.V.1990, GBIF; к – China, Yangsho County, Guilin Prefecture, Guangxi Zhuang Autonomus Region, Lijang River, A. Efremov, 02.I.2017, сборы авторов; л – Россия, Омская обл., Горьковский р-н, окрестности пос. Саратово, оз. Саратово, Б.Ф. Свириденко, 10.VIII.2006, LE; м – Afghanistan, Province Laghman, 2 km östlich Laghman (Charbagh) an der Strabe von Mitarlam nach Darunta, D. Podlrch, 23.X.1970, W.

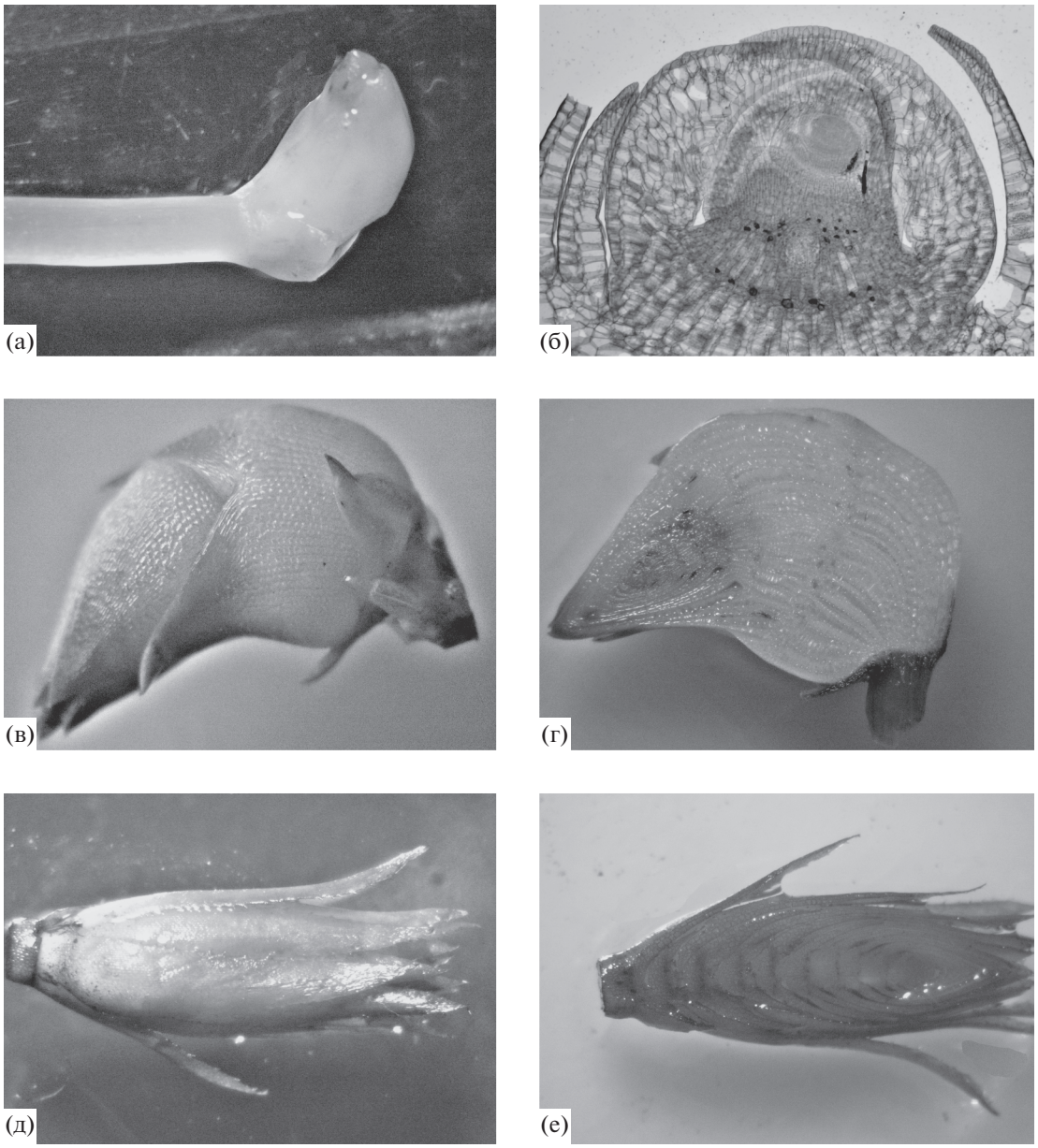

Рис. 4. Морфолого-анатомические особенности специализированных вегетативных диаспор *Hydrilla vertcillata*: а – молодой клубень со столоном; б – апикальная зона клубня, продольный срез, комбинированная окраска (видны листовые зачатки и внутрипазушные чешуи); в – клубень, общий вид; г – клубень, продольный срез; д – турион, общий вид; е – турион, продольный срез, окраска нейтральным красным (внутрипазушные чешуи темно окрашены).

ны (обычно 2–5 м), погружены в донные осадки на глубину до 20 см (Mitra, 1956), их скорость роста достигает 2 см/сут. (Cook, Lüönd, 1982). Такой тип побега обеспечивает закрепление в обводненных грунтах и захват новых территорий.

Листья сидячие в мутовках по 3–8(12) или супротивные (Cook, Lüönd, 1982; Symones, Sosef, 2015; Wang et al., 2016), что подтверждается результатами выполненного анализа (рис. 2а). В средней части побега листья линейные, ланцетные, редко широкоовальные (например, у основания ортотропных побегов), обычно 7–15(20) × × 1–4 мм, зеленые, с красновато-коричневыми пятнами и полосами (идиобласты) или без них, слабо полустеблеобъемлющие, острые, оканчивающиеся одним шипиком, голые (Cook, Lüönd, 1982; Haynes, 2001; Symones, Sosef, 2015; Wang et al., 2016). Однодомным растениям, выращенным *ex situ*, свойственны более короткие листья (12.0 × 2.1 мм) и более длинные междоузлия (16.1 × 1.5 мм), чем двудомным (14.0–16.1 × 0.8–1.5 и 11.0–12.0 × 0.8–2.1 мм соответственно) (Les et al., 1997). Средняя жилка

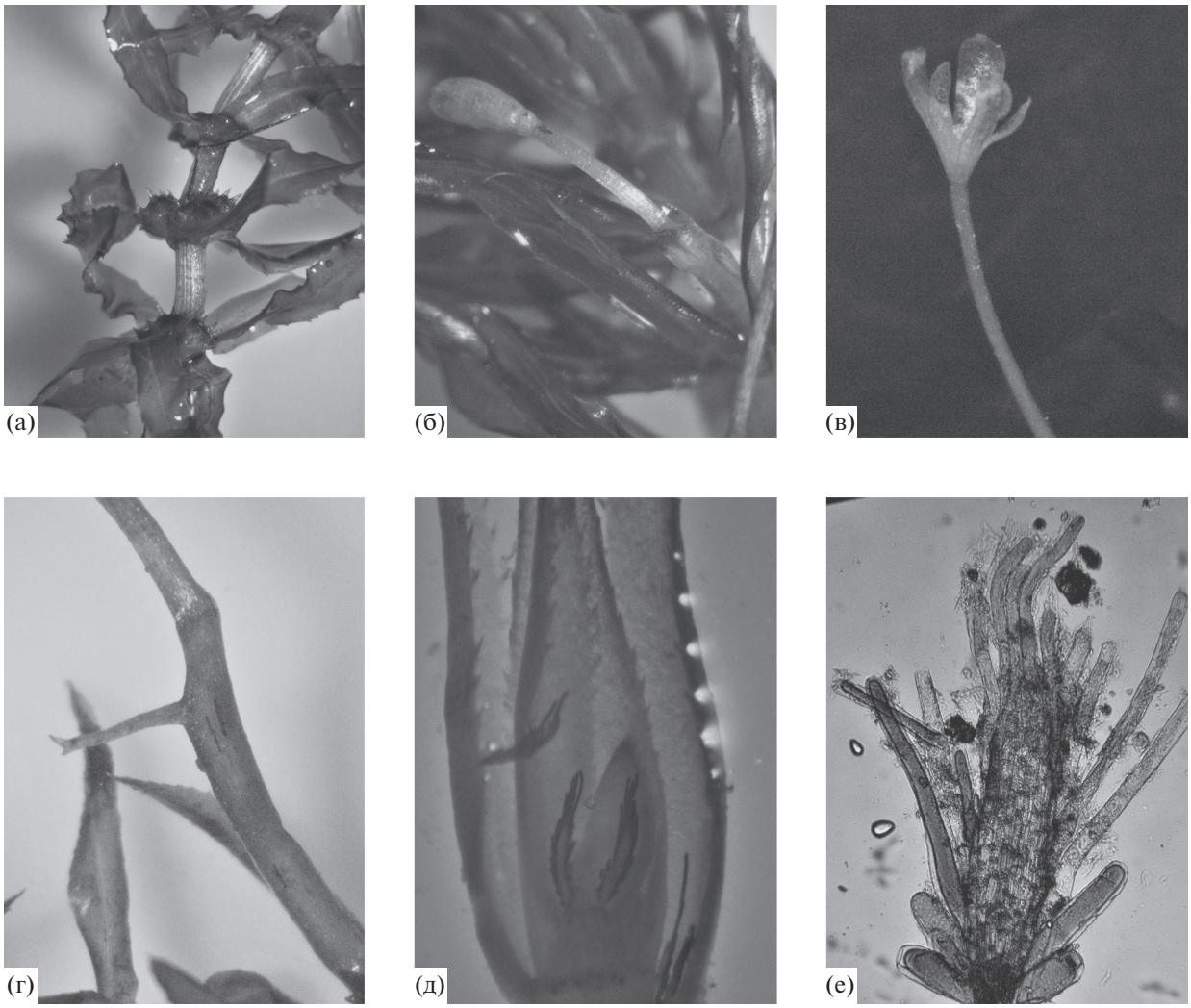

Рис. 5. Морфолого-анатомические особенности генеративных органов и внутрипазушных чешуй *Hydrilla vertcillata*: а – мужское соцветие; б – женский цветок в стадии бутонизации; в – женский цветок в фазе полного цветения; г – незрелый плод; д – внутрипазушные чешуи в основании листа туриона, окраска нейтральным красным; е – внутрипазушная чешуя, общий вид.

отчетливая, часто несущая шипики на абаксиальной поверхности. Край листа мелкопильчато-зубчатый, с одним–тремя рядами гиалиновых клеток и одноклеточными шипиками (Cook, Lüönd, 1982; Haynes, 2001; Symones, Sosef, 2015; Wang et al., 2016). Морфология края листовой пластинки является важным и относительно стабильным диагностическим признаком, зубцы обычно хорошо видны невооруженным глазом (3а, 3б, 3г–3з, 3л), реже – расставлены и очень мелкие (3в, 3к, 3м). Погруженный лист коротколинейной формы, свойственный *H. verticillata*, – анцестральный для Hydrocharitaceae (Chen et al., 2012).

Для *H. verticillata*, как и других Hydrocharitaceae, характерно наличие внутрипазушных чешуй (*squamules intravaginales*), которые у изученных образцов располагаются по 2(4) в узле и имеют размер 0.5 × 0.1–0.2 мм (рис. 4е, 5д, 5е). Внутрипазушные чешуи от узко-треугольных до ланцетных, полупрозрачные, нерегулярно окаймленные оранжево-коричневыми, (суб-)маргинальными, (одно-)двуклеточными выростами (Cook, Lüönd, 1982), наиболее длинными в апикальной зоне (рис. 5д, 5е).

Корневая система. Корни *H. verticillata* неветвящиеся, 5–20 см длиной, диаметром до 2–3 мм, адвентивные, формирующиеся в узлах геотропных побегов (Cook, Lüönd, 1982). Кора представлена двумя слоями клеток колленхимы, внутренние слои – аэренхима с крахмалоносной колленхимой. Пояски Каспари не диагностируются. Ксилема центрального цилиндра с множеством ла-

кун, имеются ситовидные трубки и клетки-спутницы (Al-Mandeel, 2013).

Неспециализированное вегетативное возобновление. Способность *H. verticillata* заселять новые места обитания во многом связана с существованием нескольких способов возобновления с помощью специализированных и неспециализированных структур. *Hydrilla* может возобновляться фрагментами ортотропных или плагиотропных побегов, может регенерировать даже из отдельных мутовок и расти до 2.5 см/сут. (Basiouny et al., 1978; Langeland et al., 1992; Netherland, 1997). Экспериментально подтвержденная скорость роста из фрагментов побега все же существенно ниже скорости роста из клубней (Bianchini et al., 2010).

Умецу и др. (Umetsu et al., 2012) показали, что неспециализированные вегетативные пропагулы демонстрируют две стратегии выживания: колонизация (способность развивать корни) и регенерация (способность развивать новые пропагулы, которые могут рассеиваться).

Специализированное вегетативное возобновление. Турионы (пазушные турионы, turions) и клубни (подземные турионы, терминальные турионы, стеблевые клубни, клубнелуковицы, swollen stem, subterranean turions, tubers) представляют различные стратегии выживания и расселения (Al-Mandeel, 2013; Langeland, 1996; Miller et al., 1993; Spencer, 2011; Van, Steward, 1990; Yeo et al., 1984). Вероятно, образование специальных вегетативных диаспор определяется условиями обитания, максимум образования клубней наблюдался в диапазонах глубины воды 1–2 м, турионов – 1.5–4 м (Hofstra et al., 1999; Van, Steward, 1990).

Подземные специализированные диаспоры *H. verticillata* (по тексту – клубни) можно идентифицировать как клубнелуковицы, имеющие утолщенный из-за сильного разрастания укороченных междоузлий стебель, окруженный сочными чешуями, и единственную апикальную меристему (Жмылев и др., 2013). Клубни от беловатого до почти черного цвета. Две трети клубня (базальные) вздутые и заполнены крахмалом, одна треть (терминальная) содержит апикальную меристему, изогнутую под углом 90° (рис. 4в, 4г). Клубни отделяются от родительского растения при разложении геотропных побегов (Yeo et al., 1984). Прорастая, специализированные диаспоры формируют первое длинное междоузлие с бледными, нефотосинтезирующими рудиментарными листьями (Netherland, 1997).

В США средняя масса клубней достигает 160–376 мг у двудомных и 179–202 мг у однодомных растений, масса турионов у однодомных растений – 36–77 мг (Netherland, 1997; Spencer, 2011). С использованием метода мезокосм установлено, что в условиях более прохладного климата у двудомных растений плотность клубней существенно ниже (823 экз./м^2 против 2142 экз./м^2 в условиях теплого климата), и они крупнее (0.113 г против 0.096 г) (Henry, 2017). Клубни однодомных растений *H. verticillata in situ* сохраняются >4 лет в донных осадках (в Новой Зеландии – до 8 лет), в лабораторных условиях их всхожесть >90% (Hofstra et al., 1999; Van, Steward, 1990). Таким образом, клубни обеспечивают возможность многолетнего роста в занятых в настоящий момент биотопах (Van, Steward, 1990) и отличаются большей устойчивостью к высыханию (Basiouny et al., 1978).

В отличие от клубней, образующихся в узлах геотропных побегов, турионы образуются в пазухах листьев или ветвей ортотропных побегов (Mitra, 1956; Mitra, 1966; Netherland, 1997; Yeo et al., 1984). Как и клубни, имеют утолщенные чешуевидные (с многослойной паренхимой и толстой кутикулой) фотосинтезирующие листья, защищающие спящую меристему (рис. 3б). Турионы формируют зону отделения и опускаются на дно, где прорастают или остаются плавающими в толще воды и погружаются на грунт поздней осенью (Lakshmanan, 1951; Mitra, 1966; Spencer, 2011; Yeo et al., 1984). Обычно они прорастают на следующий год (Langeland et al., 1992; Van, Steward, 1990). При этом, оптимально процесс проходит при температуре 15–35°C (Netherland, 1997). По сравнению с клубнями, турионы прорастают раньше и при более низких температурах (Spencer, Ksander, 2001; Sousa, 2011).

Турионы, в большей степени, чем клубни, обладают способностью рассеиваться водными потоками и имеют бóльшую вероятность закрепиться на незанятой территории (Miller et al., 1993). Такие специализированные надземные (axillary tuber) (Pilon et al., 2003) и подземные (клубни, tuber) (Лапиров, 1995; Pilon et al., 2003) побеги возобновления известны и у широко распространенного гидрофита *Stuckenia pectinata* (L.) Börner (Pilon et al., 2003).

Генеративное возобновление. *Hydrilla verticillata* часто обильно и продолжительно цветет, в тропиках в благоприятных условиях – круглогодично (Cook, Lüönd, 1982), однако обильное плодоношение наблюдается редко. Только 36% изученных образцов в гербарных коллекциях имели цветки, 2.5% – плоды. Это может быть связано со следующими причинами: половая сегрегация (у двудомных биотипов не всегда в пределах возможной зоны опыления находятся растения обоих полов); непропорциональное распределение растений различных половых типов, соотношение пестичных и тычиночных растений у изученных образцов 12 : 1; вероятное отсутствие плодо-

ношения у анеу- и полипоидов (Cook, Lüönd, 1982); общая тенденция у гидрофильных растений к снижению доли генеративного размножения.

В переделах ареала растения различных половых типов встречаются неравномерно. Среди исследованных гербарных образцов 5.4% имели мужские цветки (вероятно, это число больше, поскольку мужские цветки хорошо сохраняются только в стадии бутонизации), 92.3% – женские, 2.3% растений были с мужскими и женскими цветками. По материалам натурных наблюдений на юге Западной Сибири преобладают тычиночные растения (данные авторов), на Дальнем Востоке – пестичные (Пробатова, Буч, 1981).

Соцветия развиваются в пазухах листьев средней и верхней частях ортотропных побегов, брактеи парные (интеркалярные фрондозные), сросшиеся в основании. Мужские цветки на короткой цветоножке, собраны обычно по 4–6 в узле, с шаровидным покрывалом диаметром 1.5 мм и с придатками на верхушке (рис. 5а). Женские цветки одиночные, реже парные, с гипантием длиной 10–50 мм. Околоцветник из трех белых лепестков, чередующихся с тремя беловатыми более крупными чашелистиками, сильно выпуклыми у мужских цветков (рис. 5б, 5в) (Cook, Lüönd, 1982; Haynes, 2001; Symones, Sosef, 2015; данные авторов).

Плоды у исследованных образцов – длиной 9 ± 3 мм (до 15 мм) (Cook, Lüönd, 1982), длина зависит от количества семян), гладкие или с боковыми отростками (рис. 5г) (Cook, Lüönd, 1982; Wang et al., 2016; данные авторов). По мере развития нижняя часть плода утолщается и заполняется слизистым содержимым. Завязь – нижняя, одногнездная с несколькими (до шести) семяпочками, плацентация свободная париетальная. Семена в количестве 1-3(6), коротко-цилиндрические, заостренные к обоим концам, каждое размером 5–6 × 0.8–1.0 мм; зародыш прямой, эндосперм крахмалистый (Пробатова, Буч, 1981).

Морфологические биотипы. *Hydrilla verticillata* отличается значительной морфолого-биологической изменчивостью, формирует два генетически разных биотипа (формы): двудомный и однодомный. Мадейра и др. (Madeira et al., 1997; 1999) обнаружили существенные генетические различия у исследованных образцов из разных частей мирового ареала. Отдельные изолированные популяции (например, однодомные растения в Японии), не демонстрируют высокой изменчивости (Nakamura et al., 1998). Центр генетического разнообразия *H. verticillata* находится в юго-восточной Азии (Zhu et al., 2015).

Однодомный биотип *H. verticillata* – травянистые многолетние (вегетативно-малолетние) растения с разрушающимися в зимний период побегами и возобновляемые посредством турионов и малолетних перезимовавших побегов (Benoit, 2011; True-Meadows et al., 2016). Рост наблюдается в течение всего года, менее интенсивно в зимние месяцы (Steward et al., 1984; Sutton et al., 1992; True-Meadows et al., 2016). Отмечено, что при более низких температурах турионы однодомного биотипа прорастают с большей скоростью (True-Meadows et al., 2016). Прорастание турионов обычно происходит до прорастания клубней (Spencer, Ksander, 2001). После периода интенсивного формирования клубней биомасса растений уменьшается, и они отрываются от субстрата (True-Meadows et al., 2016). Несмотря на то, что продукция клубней у однодомной *H. verticillata* на 50% выше, чем у двудомной, их средняя масса на 32% ниже (Sutton et al., 1992).

Двудомный биотип *H. verticillata* – более длительно вегетирующие растения, продуцирующее меньше турионов (Sutton et al., 1992; True-Meadows et al., 2016). Этот биотип зимует в вегетативной форме и формирует меньше клубней.

Считается, что однодомный биотип преобладает в тропических широтах, двудомный – в умеренных (Cook, Lüönd, 1982). Однако распределение двух биотипов в Северной Америке противоречит этому наблюдению (Langeland, 1996; Netherland, 1997; Steward et al., 1984). В обследованных биотопах Западной Сибири, Дальнего Востока и Индии преобладают двудомные растения. В культуре растения могут сформировать цветки одного пола в течение одного или двух сезонов, а затем – другого (Cook, Lüönd, 1982).

Следует отметить, что у растений *H. verticillata* в тропических широтах доля клубней выше, в умеренных широтах более многочисленны пазушные турионы. У *Stuckenia pectinata*, формирующей также специализированные вегетативные диаспоры, в северных популяциях с укороченным жизненным циклом биомасса клубней выше, в низких широтах жизненный цикл удлиняется и увеличивается общая биомасса растений (Pilon et al., 2003).

Своеобразный габитус имеют южноазиатские растения *H. verticillata*, обитающие в проточных водах: длинные слабоветвящиеся побеги (n + 1)-порядка, узкие и более длинные листья (рис. 3к), многочисленные клубни. Восточноафриканские растения, обитающие в щелочных водах, сильноветвящиеся, несут 10–25 ортотропных побегов n + 1 с укороченными междоузлиями и более короткими и широкими листьями (рис. 3и), присутствуют турионы, клубни формируются крайне редко (Pemberton, 1980; Symones, Sosef, 2015; P, QBG, Z+ZT).

В пределах ареала обнаруживаются растения с разным набором хромосом. Растения из Азии и Европы – диплоиды ($2n = 2x = 16$) или триплоиды

($2n = 3x = 24$) (Cook, Lüönd, 1982), изредка в США встречаются тетраплоиды ($2n = 4x = 32$) (Langeland, 1996). Двудомные и однодомные биотипы при скрещивании образуют семена в 71% случаев, из них 90% жизнеспособных (Steward, 1993).

У индийских популяций ($2n = 24$, $2n = 16$) не выявлена устойчивая связь между морфологией побега и числом хромосом (Chaudhuri, Sharma, 1978). Однако, в большинстве случаев ди- и триплоидные расы имеют существенные морфологические различия. Так, диплоидные растения с более узкими листьями (0.7–1.7 см × 1.0–1.8 мм), с плодами, несущими 2–9 выростов и 2–6 семян, относят к разновидности *H. verticillata* var. *verticillata*. Триплоиды с листьями (0.7–1.3) см × (3–4) мм и гладкими плодами с одним–тремя семенами стерильны, без семязачатков, принадлежат к разновидности *H. verticillata* var. *roxburghii* Caspary, Jahrb. Wiss (Steward, 1993; Wang et al., 2016). *Hydrilla lithuanica* (Andrz. ex Besser) Dandy представляет собой стерильную триплодиную расу.

Выводы. Как и у большинства водных растений, морфология побега *H. verticillata* отличается пластичностью. Наиболее изменчивы – количество листьев в узле, форма, длина и ширина листа, характер ветвления побега и длина междоузлий. Однодомные и двудомные биотипы *H. verticillata* демонстрируют отчетливые различия в сезонности формирования турионов. Биоморфа *H. verticillata* сходна с длиннопобеговыми биоморфами *Elodea* Michx., *Egeria* Planch. и *Largosiphon* Harv. Побеговая система – длительно нарастающая, симподиальная, состоящая из малолетних моноподиальных побегов главного и подчиненных порядков. Соцветия диморфные, малоцветковые. *Hydrilla verticillata* – многолетний (вегетативно малолетний) поликарпический укореняющийся длиннопобеговый турионово-клубневой вегетативно-подвижный гидрофит. Пластичность биоморфы проявляется в продолжительности онтогенеза побегов однодомных и двудомных растений, изменении соотношения образуемых специализированных вегетативных диаспор (клубней и турионов). Специализированные вегетативные диаспоры представляют собой две альтернативные модели поддержания численности, характер их развития зависит от ряда факторов. Клубни увеличивают вероятность возобновления при действии неблагоприятных факторов, а турионы и неспециализированные побеги обеспечивают максимально быстрое закрепление и распространение. В стабильных условиях более эффективное возобновление и расселение растений происходит с помощью турионов, которые, вероятно, являются более поздним приобретением при переходе от геофитного предка к гидрофилии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность профессору Б.Ф. Свириденко (г. Омск) за предложенную идею исследования и обсуждение рукописи, А.И. Михальцову (Детский ЭкоЦентр, г. Омск) за помощь в изготовлении микропрепаратов и анонимному рецензенту за ценные замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа проведена за счет собственных средств авторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Жмылев П.Ю., Карпухина Е.А., Леднев С.А. 2013. К проблемам биоморфологии водных сосудистых растений // Вестник Тверского государственного университета. Биол. и экол. Т. 32. № 31. С. 137.

Лапиров А.Г. 1995. Рдест гребенчатый // Биологическая флора Московской области. М: Изд-во МГУ. Вып. 11. С. 37.

Михальцов А.Н. 2012. Модификация нового метода полихромной окраски тканей растения // Природные ресурсы, биоразнообразие и перспективы естественнонаучного образования. Омск: Изд-во ООО “Омскбланкиздат”. С. 57.

Пробатова Н.С., Буч Т.Г. 1981. *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae) на Советском Дальнем Востоке // Бот. журн. № 66(2). С. 208.

Серебрякова Т.И. 1972. Учение о жизненных формах растений // Итоги науки техн. Сер. Ботан. Т. 1. С. 84.

Свириденко Б.Ф. 2000. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. Омск: Изд-во ОмГПУ.

Al-Mandeel F.A. 2013. A new record of the invasive species *Hydrilla verticillata* (Linn. f.) Royal on the Iraqi rivers // Adv. Environ. Biol. V. 7(2). P. 384.

Baniszewski J., Cuda J.P., Gezan S.A. et al. 2016. Stem fragment regrowth of *Hydrilla verticillata* // J. Aquat. Plant Manag. V. 54. P. 53.

Basiouny F.M., Haller W.T., Garrard L.A. 1978. Survival of Hydrilla (*Hydrilla verticillata*) plants and propagules after removal from the aquatic habitat // Weed Science. V. 26(5). P. 502.

Benoit L.K. 2011. Cryptic speciation, genetic diversity and herbicide resistance in the invasive aquatic plant *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle (Hydrocharitaceae): Doctoral Dissertation, University of Connecticut. http://digitalcommons.uconn.edu/dissertations/AAI3492149 (10 February 2016)

Bianchini Jr.I., Cunha-Santino M.B., Milan J.A.M. et al. 2010. Growth of *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle under controlled conditions // Hydrobiologia. V. 644. P. 301. https://doi.org/10.1007/s10750-010-0191-1

Chaudhuri J.B., Sharma A. 1978. Cytological studies on three aquatic members of Hydrocharitaceae in relation to their morphological and ecological characteristics // Cytologia. V. 43. P. 1.

Chen L.-Y., Chen J.-M., Gituru R.W., Wang Q.-F. 2012. Generic phylogeny, historical biogeography and character

evolution of the cosmopolitan aquatic plant family Hydrocharitaceae // BMC Evol. Biol. V. 12(30). http://www.biomedcentral.com/1471-2148/12/30.

Cook C.D.K., Lüönd R. 1982. A revision of the genus *Hydrilla* (Hydrocharitaceae) // Aquat. Bot. V. 13. P. 485.

Efremov A.N., Sviridenko B.F., Bolotova Ya.V. et al. 2019. Coenocomplex and ecological features of *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle (Hydrocharitaceae) in Northern Eurasia // Inland Water Biology. V. 12(1). P. 57. https://doi.org/10.1134/S1995082919010061

Haynes R.R. 2001. Hydrocharitaceae // Flora of Thailand. V. 7(3). Bangkok: Royal Forest Department. P. 365.

Henry A.L. 2017. Monoecious Hydrilla (*Hydrilla verticillata* (L. f) Royle) growth and phenology in two dissimilar climates: a thesis of Master of Science. North Carolina: North Carolina State University.

Hofstra D.E., Clayton J.S. Champion P.D., Green J.D. 1999. Distribution and density of vegetative *Hydrilla* propagules in the sediments of two New Zealand lakes // J. Aquat. Plant Manag. V. 37. P. 41.

Lakshmanan C.A. 1951. Note on the occurrence of turions in *Hydrilla verticillata* Presl. // J. Bombay Nat. Hist. Soc. V. 49. P. 802.

Langeland K.A., Shilling D.G., Carter J.L. et al. 1992. Chromosome morphology and number in various populations of *Hydrilla verticillata* // Aquat. Bot. V. 42. P. 253.

Langeland K.A. 1996. *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle (Hydrocharitaceae), The Perfect Aquatic Weed // Castanea. V. 61. P. 293.

Les D.H., Mehrhoff L.J., Cleland M.A., Gabel J.D. 1997. *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae) in Connecticut // J. Aquat. Plant Manag. V. 35. P. 10.

Madeira P.T., Van T.K., Steward K.K., Schnell R.J. 1997. Random amplified polymorphic DNA analysis of the phenetic relationships among world-wide accessions of *Hydrilla verticillata* // Aquat. Bot. V. 59(3). P. 217.

Madeira P.T., Van T.K., Center T.D. 1999. Integration of five Southeast Asian accessions into the world-wide phenetic relationships of *Hydrilla verticillata* as elucidated by random amplified polymorphic DNA analysis // Aquat. Bot. V. 63(2). P. 161.

Miller J.L., Haller W.T., Glenn M.S. 1993. Turion production by dioecious *Hydrilla* in North Florida // J. Aquat. Plant Manag. V. 31. P. 101.

Mitra E. 1956. Notes on the germination of turions in *Hydrilla verticillata* Presl. // Curr. Sci. V. 25. P. 25.

Mitra E. 1966. On some aspects of the morphological and anatomical studies of turions of *Hydrilla verticillata* (Linn. f.) Royle // J. Asiatic Soc. V. 6. P. 17.

Nakamura T., Suzuki T., Kadono Y. 1998. A comparative study of isoenzyme patterns of *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle in Japan // J. Pl. Res. V. 111. P. 581.

Netherland M.D. 1997. Turion ecology of *Hydrilla* // J. Aquat. Plant Manag. V. 35. P. 1.

O'Brien T.P., McCully M.E. 1981. The study of plant structure: principles and selected methods. Melbourne: Termarcarphi Pty.

Pemberton R.W. 1980. Exploration for natural enemies of final report *Hydrilla verticillata* in eastern Africa. U.S. Department of Agriculture Agricultural Research Service, Southern Region Aquatic Plant Control Gainesville, Fla.

Pilon J., Santamaría L., Hootsmans M., van Vierssen W. 2003. Latitudinal variation in life-cycle characteristics of *Potamogeton pectinatus* L.: vegetative growth and asexual reproduction // Plant Ecology. V. 165(2). P. 247.

Spencer D.F., Ksander G.G. 2001. Field evaluation of degree-day based equations for predicting sprouting of Hydrilla (*Hydrilla verticillata*) turions and tubers // J. Freshwater Ecol. V. 16(3). https://doi.org/10.1080/02705060.2001.9663836

Spencer L. 2011. *Hydrilla verticillata* // Aquatic Invasion Ecology. Fish 423. http://depts.washington.edu/oldenlab/wordpress/wp-content/uploads/2013/03/HydrillaVerticillata_ Spencer.pdf (01 March 2019).

Steward K.K., Van T.K., Carter V., Pieterse A.H. 1984. *Hydrilla* invades Washington, D.C. and the Potomac // Am. J. Bot. V. 71. P. 162.

Steward K.K. 1993. Seed production in monoecious and dioecious populations of *Hydrilla* // Aquat. Bot. V. 46. P. 69.

Sousa W.T.Z. 2011. *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae), a recent invader threatening Brazil's freshwater environments: a review of the extent of the problem // Hydrobiologia. V. 669. P. 1. https://doi.org/10.1007/s10750-011-0696-2

Sutton D.L., Van T.K., Portier K.M. 1992. Growth of dioecious and monoecious hydrilla from single tubers // J. Aquat. Plant Manag. V. 30. P. 15.

Symones J.-J., Sosef M.S.M. 2015. Hydrocharitaceae // Flore d'Afrique Centrale. Zurich.

True-Meadows S., Haug E.J., Richardson R.J. 2016. Monoecious *Hydrilla* – a review of the literature // J. Aquat. Plant Manag. V. 54. P. 1.

Umetsu C.A., Evangelista H.B.A., Thomaz S.M. 2012. Colonization, regeneration potential and growth rates of fragments of the exotic aquatic macrophyte *Hydrilla verticillata* // Aquat. Biol. V. 16. P. 197. https://doi.org/10.3354/ab00450

Van T.K., Steward K.K. 1990. Longevity of monoecious *Hydrilla* propagules // J. Aquat. Plant Manage. V. 28. P. 74.

Wang Q., Guo Y., Haynes R.R., Hellquist C.B. 2016. Hydrocharitaceae // Flora of China. http://www.eflora.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=10426 (01 March 2016).

Yeo R.R., Falk R.H., Thurston J.R. 1984. The morphology of Hydrilla (*Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle) // J. Aquat Plant Manag. V. 22. P. 1.

Zhu J., Yu D., Xu X. 2015. The phylogeographic structure of *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae) in China and its implications for the biogeographic history of this worldwide-distributed submerged macrophytes // BMC Evol. Biol. V. 15(95). https://doi.org/10.1186/s12862-015-0381-6

Features of Biomorph of *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae)

A. N. Efremov[1, *], A. A. Pushkina[1], and Ya. V. Bolotova[2]

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

[2]*Amur Branch of Botanical Garden Institute of Russian Academy of Sciences, Far East Branch, Blagoveshchensk, Russia*

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

The biomorphological features of *Hydrilla verticillata* in tropical and temperate regions of the Eurasian part of the range were studied. The shoot system is long-growing, sympodial, consisting of (annual)oligoennial monopodial shoots of the main and subordinate orders. The most variable signs are the number of leaves per node; shape, length and width of a leaf blade; the feature of the branching, the length of the internode. *Hydrilla verticillata* is a perennial (vegetatively oligoennial) polycarpic rooting long-shoot high turion-tuber vegetative-mobile hydrophyte. The plasticity of biomorphs in different biotypes is manifested in the duration of shoot ontogenesis, a change in the ratio of the formed specialized vegetative diasporas. Turions and tubers are two alternative abundance models.

Keywords: Hydrilla verticillata, Hydrocharitaceae, biomorph, life form, turion, tuber, renewal, Eurasia

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 5, с. 431–438

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 581.522.5+581.526.3(571.62)

МИКРОМОРФОЛОГИЯ РЕЛИКТОВЫХ ГИДРОФИТОВ НИЖНЕГО ПРИАМУРЬЯ

© 2020 г. Д. Ю. Цыренова*

Тихоокеанский государственный университет, Хабаровск, Россия

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

Поступила в редакцию 03.12.2019 г.
После доработки 10.02.2020 г.
Принята к публикации 26.03.2020 г.

Исследована микромофология реликтовых гидрофитов *Brasenia schreberi* J.F. Gmel. (Cabombaceae), *Nuphar japonica* DC. (Nymphaeaceae) и *Nelumbo komarovii* Grossh. (Nelumbonaceae) с Нижнего Приамурья. Приведены подробные описания анатомического строения листьев, контактирующих с воздушной средой. Общая черта – дорзовентральность листовой пластинки и атактостелия черешков. Развитие системы диффузных межклетников и аэренхимы, редукция ксилемы у изученных видов – эффективные адаптации к водной среде обитания. Предположено, что изученные виды сохранились на юге Дальнего Востока России благодаря максимальной защищенности в зимний период. Компенсационные адаптации в микроструктуре листа – развитие многофункциональной паренхимы, повышенное содержание вторичных метаболитов и гидрофобных соединений, армированные листья.

Ключевые слова: Nuphar japonica, *Brasenia schreberi*, *Nelumbo komarovii*, анатомия, листовая пластинка, черешок, Нижнее Приамурье

DOI: 10.31857/S0320965220050137

ВВЕДЕНИЕ

Современная водная флора Нижнего Приамурья богата реликтовыми представителями, чьи предковые формы существовали на данной территории с третичного периода. Они достигают ~30% флоры водоемов (Крюкова, 2005, 2013). Объектами настоящего исследования, как примеры очевидного реликтового эндемизма, послужили виды бразения Шребера *Brasenia schreberi* J.F. Gmel. (Cabombaceae), кубышка японская *Nuphar japonica* DC. (Nymphaeaceae) и лотос Комарова *Nelumbo komarovii* Grossh. (Nelumbonaceae) (Харкевич, Качура, 1981; Шлотгауэр, Крюкова, 2005). Все виды находятся под угрозой исчезновения на северном и северо-восточном пределах распространения и внесены в список охраняемых растений (Красная книга Российской..., 2008; Красная книга Хабаровского..., 2008).

Исследованные виды относятся к гидрофитам, или настоящим водным растениям из двух экологических групп: плейстогидрофиты с плавающими на поверхности воды листьями (*Brasenia schreberi*) и аэрогидрофиты с плавающими и надводными листьями (*Nuphar japonica* и *Nelumbo komarovii*) (Папченков, 1985; Распопов, 1985).

Brasenia schreberi – почти космополитный вид, распространенный в Южной и Восточной Азии, Северной Америке, Африке и Австралии (Ohwi, 1965; Цвелев, 1987; Lee, 2007; www.efloras.org). В России встречается в Восточной Сибири (единственное местонахождении в Иркутской обл.) и на юге Дальнего Востока (Цвелев, 1987; Чепинога, 1999; Малышев, 2012). Хромосомное число $2n = 80$ (Соколовская, Пробатова, 1985). Растение культивируют (Пшенникова, 2005). На территории Нижнего Приамурья популяции бразении Шребера произрастают в старицах с низкими заболоченными берегами, часто переходящими в сплавины, на глубине 1.5–2.5 м. Образуют монодоминантные куртины различных размеров с примесью *Myriophyllum verticilliatum* L., *Potamogeton maackianus* A. Benn., *Trapa maximowiczii* Korsh., *Utricularia vulgaris* L. (Нечаев, Павленко, 1967; Мельникова, Мурдахаев, 1979).

Nuphar japonica – амуро-корейско-японский вид (Ohwi, 1965; Цвелев, 1987; Lee, 2007). На Дальнем Востоке России встречается лишь в нижнем течении р. Кия – притока р. Уссури (Нечаев, Павленко, 1969; Цвелев, 1987; Крюкова, 2013). Узколокальные дальневосточные популяции этого вида представляют собой самую северную материковую часть ареала преимущественно островного японского вида. Хромосомное число $2n = 34$ (Пробатова и др., 2006). В Японии извест-

Таблица 1. Места сбора материала

Вид	Водный объект	Координаты: с.ш., в.д.	Дата сбора
	Еврейская автономная область		
Brasenia schreberi	Озеро Ледяное	48°37′32.80″, 134°19′02.94″	10 VIII 2018 г.
	Хабаровский край		
Nuphar japonica	Река Кия	47°57′22.35″, 135°03′39.58″	6 VIII 2014 г.
Nelumbo komarovii	Лотосовое озеро	48°32′11.23″, 135°23′20″	21 VII 2016 г.

ны культурные формы вида (Харкевич, Качура, 1981). Дальневосточные популяции кубышки японской обитают в старицах и заводях реки с медленнотекущей водой. Сопутствующие виды: *Ceratophyllum demersum* L., *Hydrilla verticilliata* Rich., *Potamogeton maackianus* A. Benn., *P. natans* L., *P. malainus* Miq. (Нечаев, Павленко, 1969).

Nelumbo komarovii – амуро-уссурийско-маньчжурский вид (Цвелев, 1987). На юге Дальнего Востока России встречается по долине р. Амур в пределах Амурской обл. и Хабаровского края, охватывая низовья рек Зея и Бурея. По долине р. Уссури его ареал переходит на Приханкайскую низменность и о. Путятино Приморского края. Хромосомное число $2n = 16$ (Probatova et al., 2011). Китайские исследователи синонимизируют *N. komarovii* с *N. nucifera* Gaertner (www.eflora-as.org). По мнению Н.Н. Цвелева (1987), дальневосточный лотос – наиболее северный по распространению восточноазиатский дикорастущий представитель древнего третичного рода *Nelumbo*, тогда как южноазиатский лотос *N. nucifera* и каспийский лотос *N. caspica* (DC.) Fisch. – культивируемые и уже подвергнувшиеся длительной селекции формы. На территории Нижнего Приамурья обнаружено около двух десятков лотосовых озер в пойме р. Амур как естественного, так и искусственного происхождения (Крюкова, 2009). Популяции образуют в пойменных озерах и старицах монодоминатные ценозы с примесью *Trapa japonica* Fler., *Trapella sinensis* Oliv. и *Ceratophyllum demersum* L. (Крюкова, 2009; Дулин, Цыренова, 2017).

Известно, что для оценки адаптивного потенциала видов, наряду с морфо-физиологическими и биологическими особенностями, используются и анатомические признаки (Барыкина, Чубатова, 2005; Таршис, 2007; Efremov, 2016; Tsyrenova et al., 2018). Анализ литературных сведений показал, что микроморфологические особенности выбранных видов и их приспособления к естественным условиям существования на северном пределе распространения ранее не рассматривали.

Цель работы – изучить микроморфологию ассимилирующих листьев реликтовых гидрофитов *Nuphar japonica*, *Brasenia schreberi* и *Nelumbo komarovii* из Нижнего Приамурья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проведены на материале, собранном нами в естественных популяциях видов на территории Нижнего Приамурья (табл. 1).

Общий объем сборов, включая гербарные образцы для коллекций и фиксированный в спирте материал для микроморфологического анализа, составил ~20 экз. растений. Материалы хранятся в Тихоокеанском государственном университете (г. Хабаровск). Определение собранных видов проводили по работе Н.Н. Цвелева (1987), анатомические исследования – по методике Г.Г. Фурст (1979). Поперечные срезы органов делали лезвием бритвы. Для окрашивания использовали спиртовой раствор флороглюцина с каплей концентрированной соляной кислоты. Готовые препараты просматривали с помощью микроскопа Биолам-ЛОМО и цифрового микрокомплекса Альтами БИО 8. При определении размеров клеток и пропорции гистологических зон применяли окуляр-микрометр М-ЛОМО и объект-микрометр ОМО. Визуализацию микропрепаратов проводили с помощью цифровой камеры для микроскопа ToupCam с использованием программного обеспечения ToupView.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Листовая пластинка. Анатомические особенности листа у всех изученных видов коррелируют со степенью экспозиции их в воздушной среде. Листовая пластинка плавающих листьев у плейстогидрофита *Brasenia schreberi* эпистоматического типа (рис. 1а, 1б). В группе аэрогидрофитов у *Nuphar japonica* листья гипостоматического типа (рис. 2а, 2б). Плавающие и воздушные листья у *Nelumbo komarovii* одинаково эпистоматические (рис. 3а, 3в).

Для всех изученных видов устьичные аппараты однотипные – аномоцитные. Устьица крупные (длиной ~160 мкм, шириной ~130 мкм), замыкающие клетки почковидно-бобовидные, устьичные

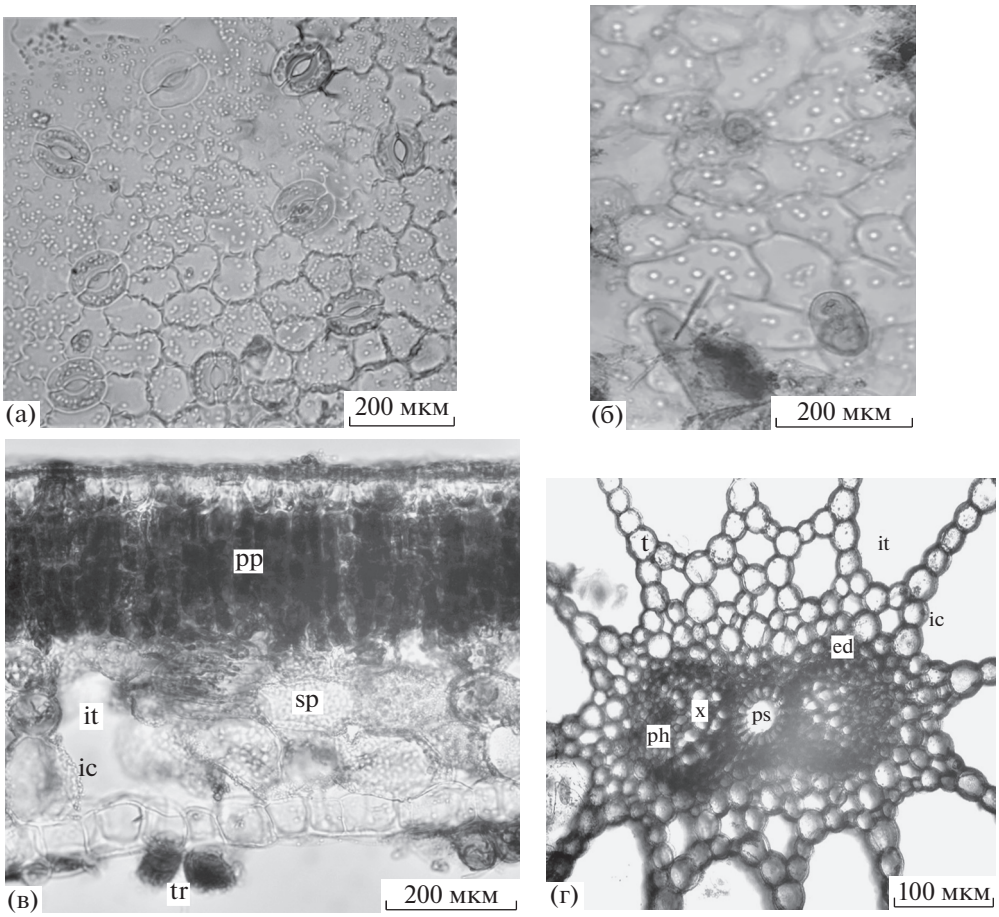

Рис. 1. Строение листа *Brasenia schreberi*: а – адаксиальная эпидерма, б – абаксиальная эпидерма, в – поперечный срез листовой пластинки (фрагмент), г – поперечный срез черешка (фрагмент), ed – эндодерма, ic – внутренняя кутикула, it – межклетник, ph – элементы флоэмы, pp – палисадная паренхима, ps – воздухоносная полость, sp – губчатая паренхима, t – трабекула, tr – слизевыделительная железка, x – элементы ксилемы.

щели широко открытые. Редкие устьица наблюдаются у *Brasenia schreberi* (~44 экз./мм^2), их значительно больше у *Nuphar japonica* (~160 экз./мм^2) и *Nelumbo komarovii* (~116 экз./мм^2).

Для видов характерны различные выросты эпидермального происхождения, обеспечивающие гидрофобность листьев в воде. Абаксиальная эпидерма *Brasenia schreberi* образует слизевыделительные железки (рис. 1в, tr). Каждая железка имеет ножку из двух мелких клеток и более крупную и округлую секретирующую окрашенную головку. Благодаря этому, обращенная в воду нижняя сторона листа фиолетового цвета покрыта толстым слоем гидрофобной слизи. В толще слизи присутствуют микроскопические одноклеточные и нитчатые водоросли. У *Nuphar japonica* (особенно вдоль жилок на нижней стороне листовой пластинки) найдены редкие короткие головчатые трихомы (рис. 2в, tr). У *Nelumbo komarovii* адаксиальная эпидерма сплошь покрыта одноклеточными трихомами двух типов: короткими сосочковидными тупоконечными (рис. 3б, rtr) и длинными остроконечными (рис. 3б, ptr).

Мезофилл плавающих и надводных листьев имеет дорзовентральное строение. Палисадная паренхима фотосинтезирующая, относительно компактная и многослойная, с продольно вытянутыми узкими клетками. У эпистоматических листьев они прерываются подъустьичными воздушными полостями (*Brasenia schreberi* и *Nelumbo komarovii*). Губчатая паренхима аэренхиматизирована. В ней у *Brasenia schreberi* (рис. 1в, it) и *Nuphar japonica* (рис. 2в, it) между рыхло расположенными клетками находятся диффузные межклетники диаметром 120–500 мкм. У *Brasenia schreberi* межклетники изнутри выстланы внутренней кутикулой. Более дифференцирована губчатая паренхима у *Nelumbo komarovii* (рис. 3г, sp). К палисадной паренхиме изнутри прилегает компактная зона с проводящими пучками. За ней следует ряд крупных лизигенных воздухоносных полостей с ярко-коричневым содержимым диа-

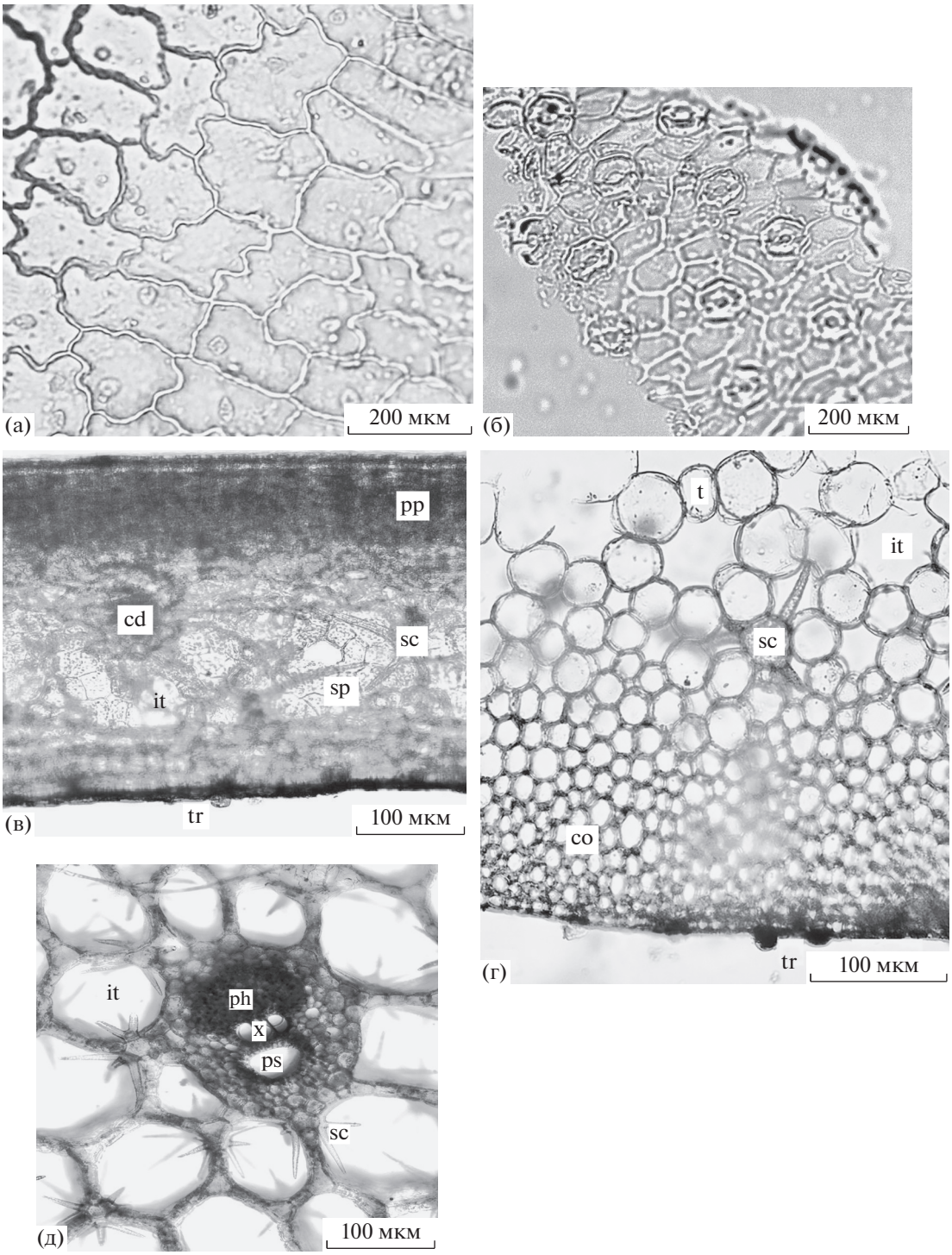

Рис. 2. Строение листа *Nuphar japonica*: а – адаксиальная эпидерма, б – абаксиальная эпидерма, в – поперечный срез листовой пластинки (фрагмент), г – поперечный срез черешка (фрагмент), д – проводящий пучок черешка, cb – проводящий пучок, sc – астросклереида, tr – головчатая трихома. Остальные обозначения, как на рис. 1.

метром 2000–2400 мкм, лакуны непосредственно контактируют с адаксиальной эпидермой.

В области крупных жилок листа строение губчатой паренхимы значительно усложняется. Это особенно заметно у надводных листьев *Nuphar japonica* и *Nelumbo komarovii*, которым необходима дополнительная жесткость для их нахождения в воздушной среде. У *Nuphar japonica* формируется типичная аэренхима в виде ажурной сетки с шестиугольными воздушными полостями и армиру-

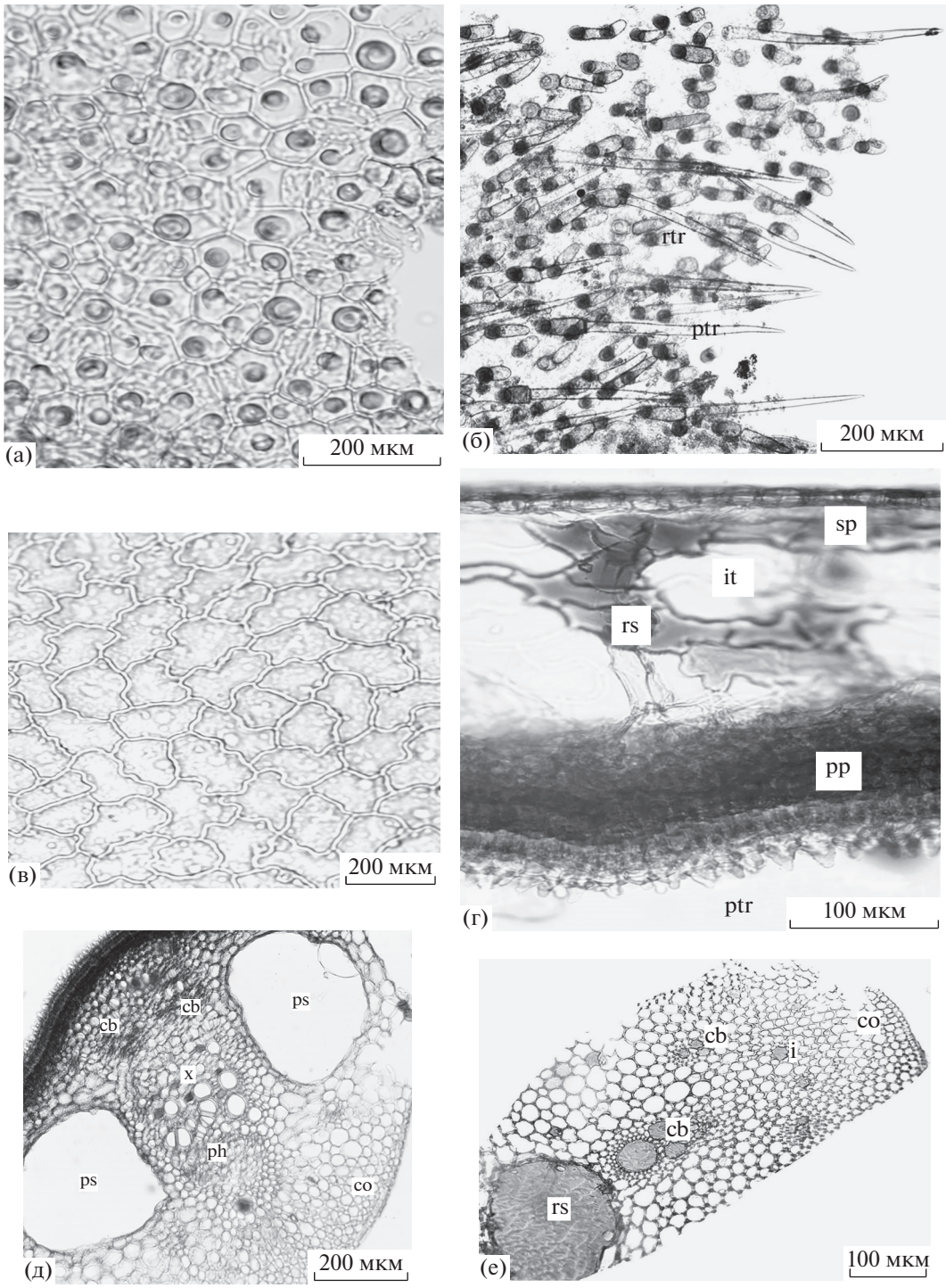

Рис. 3. Строение листьев *Nelumbo komarovii*: а – адаксиальная эпидерма плавающего листа, б – опушение верхней эпидермы плавающего листа, в – абаксиальная эпидерма надводного листа, г – поперечный срез листовой пластинки (фрагмент), д – поперечный срез крупной жилки, е – поперечный срез черешка (фрагмент), i – идиобласт, ptr – остроконечная трихома, rtr – тупоконечная трихома, rs – секреторное вместилище. Остальные обозначения, как на рис. 1 и 2.

ется астросклереидами (рис. 2д, sc). Стенки полостей (трабекулы) образованы однорядными клетками, соединенными друг с другом одной более крупной опорной клеткой. К опорной клетке тесно прижата многоветвистая астросклереида, распологающая свои ответвления в трех смежных воздухоносных полостях аэренхимы. Астросклереиды живые, с зернистым содержимым внутри, утолщения стенок пронизаны поровыми каналами. Наружная поверхность астросклереид неров-

ная. Проводящие пучки коллатеральные, с воздухоносной полостью в ксилеме и с выраженной паренхимной обкладкой. Они дополнительно армируются колленхимой уголкового типа. У *Brasenia schreberi* крупные жилки заметно выступают на нижней стороне листовой пластинки. В них находится один проводящий пучок коллатерального типа и один-два слоя колленхимы под абаксиальной эпидермой. Армированные листья *Nuphar japonica* обладают достаточной жесткостью и способны не только возвышаться высоко над водной поверхностью, но и противостоять течению речной воды. Из исследованных нами видов только кубышка японская встречается в медленнотекущих водах малой реки. Крупные жилки *Nelumbo komarovii* представлены колленхиматизированной паренхимой, двумя лизигенными вместилищами округлой формы, одним крупным проводящим пучком нормального коллатерального типа (рис. 3д, ph, x) и несколькими мелкими редуцированными пучками (рис. 3д, cb).

Черешок. Эпидерма черешка у изученных видов однослойная. Выполняет секретирующую функцию: слизевыделительные железы у *Brasenia schreberi* (рис. 1в, tr) и головчатые трихомы у *Nuphar japonica* (рис. 2г, tr).

Зона первичной коры дифференцирована на внешний и внутренний участки по-разному. У *Brasenia schreberi* внешняя кора представлена 3–4 слоями компактной колленхиматизированной паренхимы. Внутренняя кора – это аэренхима с крупными воздухоносными полостями, располагающимися в один или несколько кругов и отделяющимися друг от друга однослойными перегородками. Включает многочисленные крахмальные зерна. Стенки клеток, обращенные к воздухоносной полости, кутинизированы (рис. 1в, 1г, ic).

У *Nuphar japonica* внешняя кора представлена 6–7 (8)) слоями колленхиматизированной паренхимы. Внутренняя кора в виде аэренхимы с ажурной сетью крупных воздухоносных полостей. Воздухоносные полости армированы немногочисленными астросклереидами (рис. 2г, sc).

У *Nelumbo komarovii* в черешках у плавающих и надводных листьев вся кора одинаково компактная, без межклетников. Внешняя кора состоит из 1–2 параллельных слоев радиально вытянутых паренхимных клеток, отличающихся от нижележащих клеток своей упорядоченностью и светло-коричневым содержимым. Внутренняя кора несет 4–5 слоев уголковой колленхимы (рис. 3е, co) и одиночные секретирующие идиобласты (рис. 3е, i).

У изученных видов в черешках присутствует атактостела. Она образована проводящими пучками коллатерального типа. У *Brasenia schreberi* наблюдаются два проводящих пучка, расположенных по обе стороны от узкопросветного воздухоносного канала в центре органа. Стела отграничена от первичной коры эндодермой в виде однослойного крахмалоносного влагалища (рис. 1г, ed). У двух других видов проводящие пучки многочисленные и разбросанные среди аэренхиматизированной паренхимы. У *Brasenia schreberi* (рис. 1г, ps) и *Nuphar japonica* (рис. 2д, ps) сосудистые элементы ксилемы частично или полностью замещены одной–двумя воздухоносными полостями. У *Nelumbo komarovii* многие из сосудистых элементов пучков становятся секреторными вместилищами (3е, rs).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Листовая пластинка. У изученных видов в листьях проявляются микроморфологические адаптации, характерные для гидроморфной эволюции растений. К типичным гидроморфным признакам относятся: развитие полифункциональной аэренхимы, выполняющей функции фотосинтеза, транспорта газов, вместилища секретов и воздуха; слабое развитие ксилемы, частично замещенной воздухоносными полостями; диффузное расположение механических элементов.

Несмачиваемость листьев в воде обеспечивается гидрофобными соединениями, вырабатываемыми секреторными образованиями эпидермального происхождения. При исследовании *Brasenia schreberi* обнаружено присутствие внутренней кутикулы, выстилающей межклетники в губчатой паренхиме. Это относится к редким явлениям, поскольку у большинства растений образуются только поверхностные кутикулярные слои (Эсау, 1980).

У всех трех видов листья контактируют в той или иной степени с воздушной средой. Общая черта в их строении – дорзовентральность мезофилла. Надводные листья у аэрогидрофитов *Nuphar japonica* и *Nelumbo komarovii* имеют больше признаков наземных растений по локализации устьиц, их количеству, очертанию антиклинальных стенок основных клеток и секреции эпидермы. При понижении уровня воды эти виды могут входить в сообщество околоводных растений, что часто наблюдается у дальневосточных популяций (Дулин, Цыренова, 2017; Крюкова, 2009).

Черешок изученных видов характеризуется микроструктурой осевого органа с типичными гистолого-топографическими комплексами. Пропорции между этими комплексами видоспецифичны. В черешках *Brasenia schreberi* крахмалоносная и аэренхиматизированная первичная кора превалирует над сильно смещенной к центру стелой, т.е. черешки у этого вида представляют собой запасающие органы. В черешках *Nuphar japonica* и *Nelumbo komarovii* стела, наоборот, топографически преобладает над первичной корой. Запасающие

ткани не развиты. Черешки у этих видов функционируют как типичные несущие органы. Дополнительную жесткость и упругость черешкам придают колленхиматизация и аэренхиматизация тканей.

Всем изученным видам присуща атактостелия. Этот признак – эволюционная особенность представителей двудольных из древних сем. Cabombaceae, Nymphaeaceae и Nelumbonaceae близкородственных с однодольными (Тахтаджян, 1987).

Не вызывает сомнения, что изученные виды сохранились на юге Дальнего Востока России благодаря своим биологическим особенностям на разных уровнях, в том числе, и на микроморфологическом. Особенно эффективны идиоадаптации видов для перенесения неблагоприятного существования в воде в зимний период. По-видимому, повышенное содержание вторичных метаболитов в тканях изученных видов обеспечивают максимальную защищенность живых тканей растений при контакте со льдом. Студенистая слизь и внутренняя кутикула воздухоносных каналов у *Brasenia schreberi* также способствуют холодостойкости вида.

Выводы. Проведенные микроморфологические исследования ассимилирующих органов у реликтовых видов водной флоры Нижнего Приамурья позволяют сделать некоторые предположения об эволюционной истории видов. Выработка внутренней кутикулы у *Brasenia schreberi*, гипостоматическая эпидерма и экскреторные структуры у *Nuphar japonica*, слабая аэрация коровой паренхимы, превалирование стелы в черешке у *Nelumbo komarovii*, свидетельствуют о существовании в прошлом у этих видов наземных предковых форм. По особенностям аэренхиматизации тканей листовой пластинки и черешка *Brasenia schreberi* и *Nuphar japonica*, вероятно, прошли более длительную эволюцию в водной среде, чем *Nelumbo komarovii*. Два первых вида уже выработали специализированную аэренхиму с упорядоченной системой межклетников и армированием их опорных клеток с помощью диффузных склереидов или уголковой колленхимой. Судя по значительной редукции проводящей системы листьев и черешка, степень гидроморфности *Brasenia schreberi* выше, чем у *Nuphar japonica.* Напротив, *Nelumbo komarovii*, по-видимому, освоил водную среду обитания в более позднее время, типичная аэренхима не развита, аэрация вегетативных органов происходит через дефинитивные лизигенные секреторные вместилища. Выявленные особенности микроморфологической структуры изученных видов, представителей реликтовой водной флоры региона, весьма устойчивы и консервативны, что при современных климатических и антропогенных изменениях окружающей среды может привести к вымиранию этих видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признательна А.Ф. Дулину (Тихоокеанский государственный университет) и К.-Г. Горохову (Детский эколого-биологический центр г. Хабаровск) за участие в полевых сборах материала, студентам Н.И. Уртяковой, Н.А. Савченко и Г.Г. Шарину (Тихоокеанский государственный университет) за техническую помощь в оформлении работы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

НИР № 28-18-ТОГУ(ам) “Исследование микроморфологии эндемичных и реликтовых видов Приамурья в связи реализацией научно-исследовательских компетенций магистра” 20.02.2018–29.12.2018 г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барыкина Р.П., Чубатова Н.В. 2005. Экологическая анатомия цветковых растений: учебно-методическое пособие. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.

Дулин А.Ф., Цыренова Д.Ю. 2017. Исследование фенологии и семенной продуктивности лотоса Комарова *Nelumbo komarovii* Grossh. в популяции вида вблизи Хабаровска (Дальний Восток, Россия) // Ученые записки Забайкальского госуниверситета. Серия Биологические науки. Т. 12. № 1. С. 13.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.

Красная книга Хабаровского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. 2008. Хабаровск: Изд. дом “Приамурские ведомости”.

Крюкова М.В. 2005. Флора водоемов Нижнего Амура. Владивосток: Дальнаука.

Крюкова М.В. 2009. Эколого-биологические особенности лотоса Комарова на северо-восточной границе ареала // Вест. Дальневост. отд. РАН. № 3. С. 27.

Крюкова М.В. 2013. Сосудистые растения Нижнего Приамурья. Владивосток: Дальнаука.

Малышев Л.И. 2012. Сем. Cabombaceae. Сем. Nymphaeaceae. Сем. Nelumbonaceae // Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. Новосибирск: Изд-во СО РАН. С. 28.

Мельникова А.Б., Мурдахаев Ю.М. 1979. Бразения Шребера на севере своего ареала и при интродукции в бассейны Ботанического сада УзССР // Интродукция и акклиматизация растений. Ташкент: ФАН. Вып. 16. С. 41.

Нечаев А.П., Павленко Г.Е. 1967. *Brasenia schreberi* J.F. Gmel. в Хабаровском крае // Бот. журн. Т. 52. № 12. С. 1795.

Нечаев А.П., Павленко Г.Е. 1969. *Nuphar japonica* DC. на юге Хабаровского края // Бот. журн. Т. 54. № 6. С. 931.

Папченков В.Г. 1985. О классификации макрофитов водоемов и водной растительности // Экология. № 6. С. 8.

Пробатова Н.С., Рудыка Э.Г., Баркалов В.Ю. и др. 2006. Числа хромосом сосудистых растений из заповедников Приморского края и Приамурья // Бот. журн. Т. 91. № 7. С. 1117.

Пшенникова Л.М. 2005. Водные растения российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука.

Распопов И.М. 1985. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Ленинград: Наука.

Соколовская А.П., Пробатова Н.С. 1985. Числа хромосом сосудистых растений из Приморского края, Камчатской области, Приамурья и Сахалина // Ботан. журн. Т. 70. № 7. С. 997.

Таршис Л.Г. 2007. Анатомия подземных органов высших сосудистых растений. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН.

Тахтаджян А.Л. 1987. Система магнолиофитов. Ленинград: Наука.

Фурст Г.Г. 1979. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. Москва: Наука.

Харкевич С.С., Качура Н.Н. 1981. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. Москва: Наука.

Цвелев Н.Н. 1987. Сем. Кабомбовые – Cabombaceae. Сем. Кувшинковые – Nymphaeaceae. Сем. Лотосовые – Nelumbonaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Ленинград: Наука. Т. 2. С. 21.

Чепинога В.В. 1999. *Brasenia schreberi* (Cabombaceae) – новый вид для флоры Сибири // Бот. журн. Т. 84. № 6. С. 144.

Шлотгауэр С.Д., Крюкова М.В. 2005. Редкие и исчезающие виды сосудистых растений Хабаровского края // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука. Вып. 51. С. 57.

Эсау К. 1980. Анатомия семенных растений. Москва: Мир. Кн. 1, 2. (*Esau Katherine*. Anatomy of Seed Plants. N.Y.: John Wiley and Sonsю. 1977).

Efremov A.N. 2016. Anatomy and morphology of vegetative organs and inflorescence of *Stratiotes aloides* L. (Hydrocharitaceae) // Inland Water Biology. V. 9. № 1. P. 27. https://doi.org/10.1134/S1995082916010041

Lee Yong No. 2007. Flora of Korea. Seoul: Kyo-Hak Publishing Co.

Ohwi J. 1965. Flora of Japon. Washington: Smithsonian Institution.

Probatova N.S., Kazanovsky S.G., Rudyka E.G. et al. 2011. IAPT/IOPB chromosome data 12 // Taxon. V. 60. № 6. P. 1790.

Tsyrenova D.Ju., Varfolomeeva A.S., Goroshko Ju.M. 2018. Micromorphology of *Hydrocharis dubia* (Blume) Backer (Hydrocharitaceae) plants from the Far East of Russia // Inland Water Biology. V. 11. № 3. P. 264. https://doi.org/10.1134/S1995082918030227

Micromorphology of Relict Hydrophytes from the Lower Amur Region

D. Ju. Tsyrenova*

Pacific National University, Khabarovsk, Russia

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

The micromophology of relict hydrophytes *Brasenia schreberi* J.F. Gmel. (Cabombaceae), *Nuphar japonica* DC. (Nymphaeaceae) and *Nelumbo komarovii* Grossh. (Nelumbonaceae) was studied based on the material from the Lower Amur region. Detailed descriptions of the anatomical structure of leaves in contact with the air are given. A common feature is the dorsoventrality of the leaf blade and atactostelia of leaf petioles. The development of a system of diffuse intercellular spaces and aerenchyma, reduction of xylem in the studied species are effective adaptations to the aquatic habitat. It was assumed that the studied species was preserved in the south of the Russian Far East due to maximum protection in the winter. Compensatory adaptations in the microstructure of the leaf are the development of a multifunctional parenchyma, an increased content of secondary metabolites and hydrophobic compounds, reinforced leaves.

Keywords: Brasenia schreberi, *Nuphar japonica*, *Nelumbo komarovii*, anatomy, leaf blade, petiole, Lower Amur region, Russia

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 5, с. 439–449

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС, ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 556.555.6:581.132.1

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СОДЕРЖАНИЯ ХЛОРОФИЛЛА *a* В ПРЕСНОВОДНОМ И МОРСКОМ ВОДОЕМАХ

© 2020 г. Л. Е. Сигарева[a], *, Т. Г. Коренева[b], Н. М. Минеева[a], Н. А. Тимофеева[a]

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

[b] *Сахалинский филиал ФГБНУ "Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии", Южно-Сахалинск, Россия*

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

Поступила в редакцию 07.10.2019 г.
После доработки 17.12.2019 г.
Принята к публикации 28.01.2020 г.

Обобщены данные по содержанию хлорофилла в воде и донных отложениях пресноводного Рыбинского водохранилища (Верхняя Волга) и морского залива Анива (Охотское море). Средняя концентрация хлорофилла *a* в планктоне водохранилища 23.0 ± 1.9 мкг/л, залива – 0.77 ± 0.06 мкг/л, в донных отложениях – 144.2 ± 14.9 и 8.2 ± 0.7 мкг/г сухого осадка соответственно. Выявлены корреляционные связи между концентрациями пигментов в эвфотической зоне, афотическом придонном слое, целом столбе воды и верхнем слое донных отложений, а также связи пигментов с глубиной (в пределах 6–100 м) и прозрачностью (от 1 до 18 м). Показано, что общие связи для двух водоемов аппроксимируются нелинейными уравнениями с коэффициентами детерминации (R^2) от 0.37 до 0.93. Характер связей между пигментными показателями сходен для обоих водных объектов.

Ключевые слова: хлорофилл, эвфотическая зона, афотическая зона, водохранилище, морской залив

DOI: 10.31857/S032096522004018X

ВВЕДЕНИЕ

Энергетическая основа существования экосистем – продукция растительных сообществ, в изучении которых широко применяются сведения об универсальном пигменте фотосинтетического аппарата Хл и его производных (Swain, 1985; Adams, Prentki, 1986; Leavitt, 1993; Szymczak-Żyła, Kowalewska, 2009; Сигарева, 2012; Krajewska et al., 2017).

Информация о растительных пигментах может использоваться для оценки состава фитопланктона, первичной продукции, условий окружающей среды, изменений климата, трофии водоема, эвтрофирования и др. (Freiberg et al., 2011; Jimenez et al., 2015; Schuller et al., 2015; Tse et al., 2015; Naeher et al., 2016; Reavie et al., 2017; Cotoviez et al., 2018; Koomklang et al., 2018; Timofeeva et al., 2018b). Рассматривается связь растительных пигментов с другими звеньями трофической цепи, например, с мейофауной, макрозообентосом (Liu et al., 2005; Rasiq et al., 2016; Lampadariou, Eleftheriou, 2018; Timofeeva et al., 2018). Растительные пигменты всесторонне используются в мониторинге состояния водоемов Волжского бассейна (Минеева, 2004; Сигарева, 2012; Сигарева и др., 2016; Структура..., 2018). Интерес к пигментам в морских водах обусловлен необходимостью оценки первичной продукции ОВ в Мировом океане, а также изучения эволюции жизни на Земле (Виноградов, 2004).

В этом плане особый интерес представит анализ распределения пигментов в компонентах морских и пресноводных экосистем, существенно различающихся по абиотическим условиям и видовому составу организмов.

Цель работы – сравнить содержание и характер связей Хл в воде и донных отложениях пресноводного и морского водоемов на примере Рыбинского водохранилища на р. Волге и залива Анива в Охотском море.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалы по Рыбинскому водохранилищу получены в стандартных экспедициях на научно-исследовательском судне "Академик Топчиев", по заливу Анива – на судне "Дмитрий Песков". В Рыбинском водохранилище пробы собирали в безледные периоды 2008–2017 гг., в заливе Анива –

Сокращения: Хл – хлорофилл *a*, ОВ – органическое вещество.

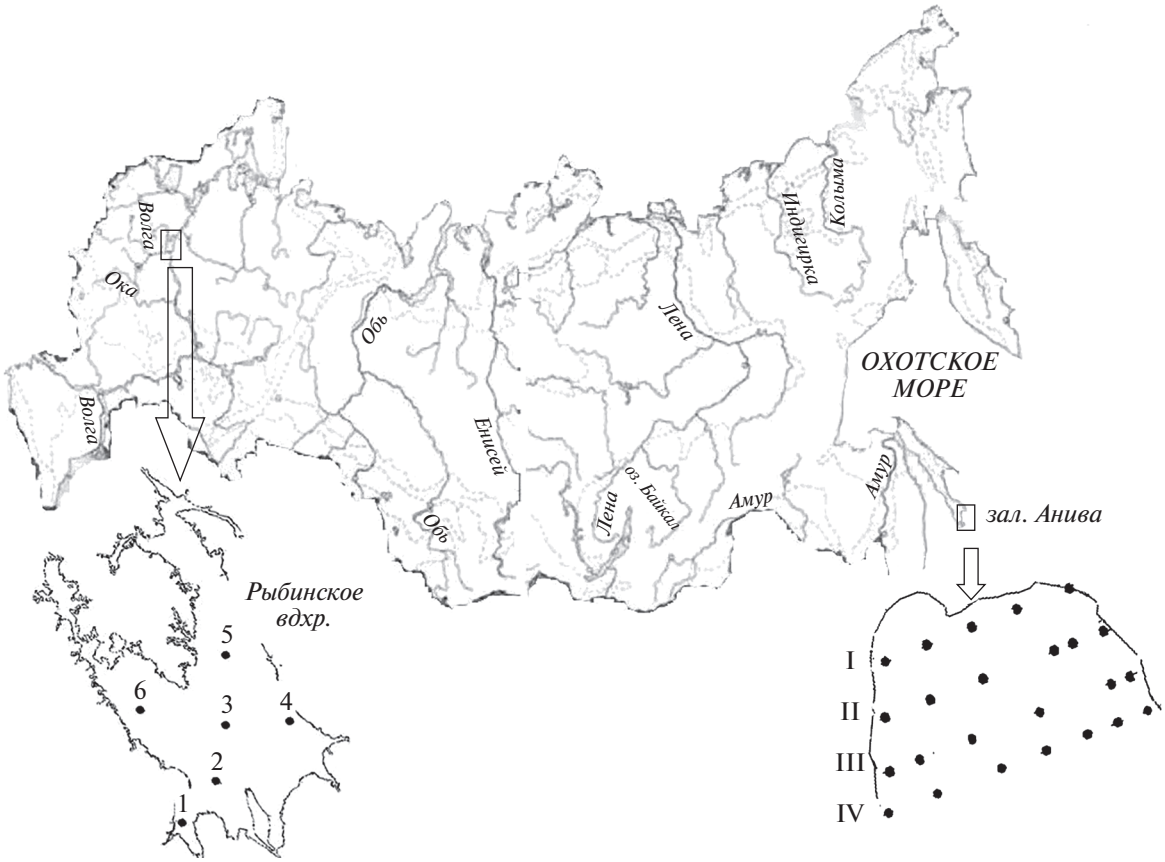

Рис. 1. Схема расположения станций в Рыбинском вдхр. и заливе Анива (Охотское море). I, II, III, IV – разрезы в заливе, 1–6 – станции.

2009 и 2013 г. Пробы воды в водохранилище отбирали на шести постоянных станциях (рис. 1) однометровым батометром по всей глубине в основной части фотосинтезирующей зоны (0–2 м), в среднем перемешиваемом (2–6 м) и нижнем (от 6 м до дна) слоях, а также в придонном однометровом слое. Пробы воды в заливе отбирали на 24 станциях четырех разрезов (рис. 1). Использовали батометрическую секцию Rossette, снабженную кассетой из 12 пластиковых батометров Нискина объемом 1.7 л с дистанционным закрытием на заданной глубине (поверхность, 10, 20, 30... м). Пробы донных отложений отбирали из верхнего 2.5-сантиметрового слоя отложений в Рыбинском водохранилище стратометром или коробчатым дночерпателем, в заливе Анива – дночерпателем Ван-Вина.

Содержание Хл и его производных определяли спектрофотометрическим или флуоресцентным методами (Гольд и др., 1986; Jeffrey, Humphrey, 1975; Lorenzen, 1967). Воздушно-сухую объемную массу донных отложений рассчитывали по влажности грунта (Сигарева, 2012). Тип донных отложений оценивали по гранулометрическому составу и водно-физическим свойствам грунта.

Краткая характеристика исследуемых водных объектов. Рыбинское водохранилище (58°22.378′ с.ш., 38°23.217′ в.д.) – одно из крупнейших в волжском каскаде, служит резервуаром пресной воды для центральных регионов РФ. Площадь 4550 км^2, объем 25.4 км^3, средняя глубина 5.6 м (Структура..., 2018). Прозрачность воды в водохранилище (средняя за сезон) варьирует в пределах 1–1.7 м. Климат в регионе умеренно-континентальный. Трофический статус водохранилища по показателям развития фитопланктона и концентрации Хл оценивался чаще всего как мезотрофный с признаками эвтрофии. В последнее время для водохранилища характерно эвтрофное состояние (Структура..., 2018).

Первичная продукция фитопланктона водохранилища составила 187–414 г O_2/(м^2 год). (Пырина и др., 2006). Содержание общего азота в воде – 0.46–1.07 мг/л, общего фосфора – 40–68 мкг/л (Структура..., 2018). Площадь грунтов разного типа была рассчитана по данным 2010 г. и составила: 14% почв; 55% песчаных наносов; 28% илистых отложений торфа и 3% отложений из макрофитов (Структура..., 2018). Содержание ОВ в песчаных отложениях было 0.2–4.6%, в глини-

стых илах – 7.7%, в торфянистых – 10.3–22.4%, торфе – 40.1%. Скорость осадконакопления – 2.2 мм/год, скорость илонакопления – 5.9 мм/год (Структура..., 2018).

Залив Анива – юго-западная часть Охотского моря, омывает побережье о. Сахалин, находится между мысами Крильон (45°54′ с.ш., 142°05′ в.д.) и Анива (46°01′ с.ш., 142°25′ в.д.). Площадь акватории залива 5809 км^2. Наименьшие глубины характерны для северной части залива (10–40 м), наибольшие – для южной центральной (80–110 м). Средняя глубина залива 63 м (Лоция..., 2003). Климат умеренно-муссонный. Среднемноголетние значения температуры воды в заливе колеблются от –1.5°С в марте до 13.0°С в августе. Соленость глубоководной части залива – 30.3–33.0, прибрежной – 22.8–31.9‰. Прозрачность воды изменяется от 2 до 18 м (Leonov, Pishchal'nik, 2005). Алеврито-пелитовые отложения с размерами частиц <0.1 мм занимают 39% площади дна, пески (≤1 мм) – 35%, грубообломочные грунты (<1 мм) – 26%. Доля алеврито-глинистых илов достигает 54% в районе дампинга грунта, в местах с галькой и гравием снижается до 5% (Шевченко и др., 2016).

В заливе Анива первичная продукция фитопланктона в среднем 0.29 ± 0.04 г С/(м^2 сут) при диапазоне 0.01–1.53 г С/(м^2 сут), в период массового развития диатомовых водорослей в акватории Охотского моря может достигать 3–6 г С /(м^2 сут) (Агатова и др., 2016). Нитратный азот – основной лимитирующий фактор развития фитопланктона в заливе (Коренева и др., 2014). Весенний максимум нитратного азота 86.1 мкг/л, минерального фосфора – 33.6 мкг/л, летом эти показатели уменьшаются до 63.8 и 18.9 мкг/л соответственно (Пропп, Гаврина, 2005). Влажность грунтов 7–51%, концентрация ОВ 0.2–2.7% (Koreneva, Sigareva, 2019). Воздушно-сухая объемная масса донных отложений залива характеризуется величинами (0.7–2.3 г/см^3), сходными с отмечаемыми в других районах Охотского моря (Здобин, 2014). Средняя скорость осадконакопления в море 0.295 мм/год, на отдельных участках от 0.024 до 0.425 мм/год (Астахов и др., 1988), у берегов Сахалина – 0.08 мм/год (Семаков, 1976).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В Рыбинском водохранилище на постоянных станциях среднегодовая концентрация Хл в эвфотической зоне (0–2 м) изменялась от 5.2 ± 1.7 до 50.5 ± 7.9 мкг/л, в придонном однометровом слое от 2.3 ± 0.8 до 37.8 ± 16.2 мкг/л. Средние концентрации Хл на станциях в 2009–2014 гг. приведены в табл. 1. В заливе Анива (табл. 1) концентрация Хл в фотосинтезирующей области (до глубины трехкратной прозрачности) была 0.36–1.46 мкг/л, в придонной афотической (глубины более трехкратной прозрачности до 100 м) – 0.09–0.96 мкг/л. Средняя концентрация Хл в эвфотической зоне водохранилища достигала 23.0 ± 1.9, залива – 0.77 ± 0.06 мкг/л.

Таблица 1. Концентрация Хл (мкг/л) в эвфотическом и придонном слоях Рыбинского водохранилища (среднее за 2009–2014 гг.) и залива Анива (2013 г.)

Номер станции, разрез	Эвфотическая зона	Придонный слой
Рыбинское водохранилище		
1	24.4 ± 5.5	13.1 ± 3.4
2	32.4 ± 6.2	21.0 ± 4.4
3	19.8 ± 4.1	13.3 ± 2.8
4	18.0 ± 2.1	11.6 ± 1.5
5	17.6 ± 2.5	10.5 ± 2.0
6	25.8 ± 5.4	11.7 ± 1.8
Залив Анива		
I	0.53 ± 0.12	0.36 ± 0.05
II	0.59 ± 0.06	0.21 ± 0.1
III	1.01 ± 0.14	0.49 ± 0.11
IV	0.91 ± 0.08	0.36 ± 0.12

Между концентрациями Хл в слоях водной толщи Рыбинского водохранилища (0–2, 2–6 и 6 м – дно, 0 м – дно) зарегистрированы достаточно тесные корреляционные связи (в 2009–2014 гг. r = 0.5–0.9) (Минеева, 2016). Аналогичные результаты получены при анализе связи концентраций пигмента в эвфотическом и придонном однометровом слоях (Sigareva et al., 2019). Концентрация Хл в придонной воде была меньше, чем в эвфотической зоне – в 1.8 раза в Рыбинском водохранилище и в 2.1 раза в заливе Анива. Зависимость между концентрациями Хл в эвфотической зоне и придонной воде обоих водных объектов представлена универсальной связью при высоком коэффициенте детерминации (рис. 2). Доля Хл придонного полуметрового слоя в водном столбе в Рыбинском водохранилище достигала 3–8% концентрации в целом столбе воды, в заливе Анива – 0.14–4.1%.

Связь между Хл в водном столбе и его глубиной в исследованных водоемах представлена прямой зависимостью (рис. 3а). Объединение данных в один ряд приводит к изменению связи (между общим содержанием Хл и глубиной в пределах 6–100 м) с прямой положительной на нелинейную отрицательную (рис. 3в).

Связь Хл с прозрачностью (показателем световых условий, толщины фотосинтезирующей зоны и количества взвеси), выявленная в Рыбинском водохранилище, обратная и достаточно тесная, в заливе – менее выражена (рис. 3б). Для объединенных данных (рис. 3г) установлена силь-

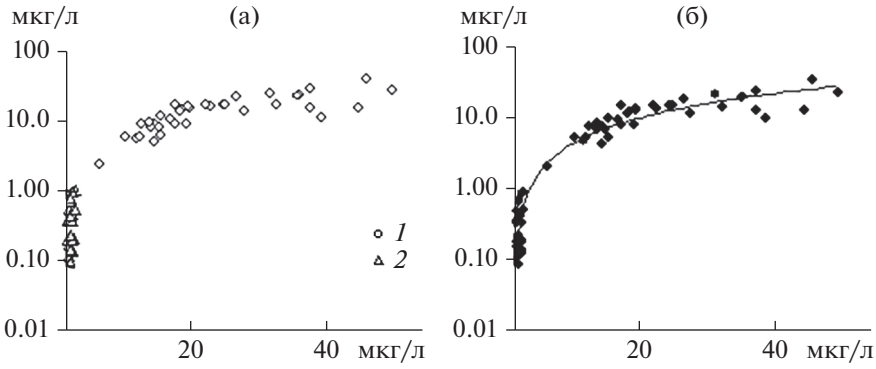

Рис. 2. Зависимость концентрации Хл в придонной воде (ось ординат) от концентрации пигмента в эвфотической зоне (ось абсцисс): а – Рыбинское вдхр. (*1*) и залив Анива (*2*); б – оба водоема, $R^2 = 0.93$.

ная обратная связь Хл с прозрачностью (диапазон 1–18 м) в виде степенного уравнения ($R^2 = 0.67$).

Концентрация Хл с его производными в донных отложениях составила в Рыбинском водохранилище 144.2 ± 14.9 мкг/г сухого грунта, в заливе – 8.2 ± ± 0.7 мкг/г сухого грунта. Связи концентрации осадочных пигментов с влажностью грунтов в Рыбинском водохранилище и заливе Анива аппроксимируются положительными нелинейными зависимостями (рис. 4а), с объемной массой – отрицательными нелинейными (рис. 4в). Для объединенных данных по обоим водоемам характер связей представлен нелинейными зависимостями в пределах всего диапазона рассматриваемых величин: положительной связью пигментов с влажностью (рис. 4б) и отрицательной – с воздушно-сухой объемной массой грунта (рис. 4г).

Связь осадочных пигментов с глубиной водной толщи в Рыбинском водохранилище – тесная положительная степенная, в заливе Анива такая связь отсутствует (рис. 4д, 4е). При этом общая для двух объектов зависимость от глубины не прослеживается ни для концентраций пигментов в сухом грунте, ни для их содержания в целом столбе воды.

Содержание феопигментов (производных Хл) меняется в толще воды и донных осадках двух водных объектов сходным образом. При благоприятных условиях для фотосинтеза растительных организмов в водной толще относительное содержание продуктов разрушения Хл значительно ниже, чем в донных отложениях (табл. 2).

Соотношение между концентрациями Хл в воде и донных отложениях в заливе Анива и Рыбинском водохранилище можно представить как ли-

Таблица 2. Содержание феопигментов (% суммы с Хл) в Рыбинском водохранилище и заливе Анива

Номер станции, разрез	Слои водной толщи*			Донные отложения (0–2.5 см)
	верхний	средний	нижний	
Рыбинское водохранилище				
1	37.2 ± 3.4	37.9 ± 4.4	46.2 ± 3.8	77.5 ± 3.0
2	28.5 ± 3.2	30.7 ± 3.6	43.1 ± 4.8	68.5 ± 1.8
3	28.8 ± 5.7	43.8 ± 6.8	46.9 ± 9.5	88.2 ± 2.3
4	37.0 ± 4.2	47.3 ± 7.6	–	91.2 ± 2.9
5	36.2 ± 5.4	48.2 ± 7.1	58.5 ± 8.2	82.8 ± 2.7
6	29.3 ± 4.6	39.6 ± 6.6	53.2 ± 6.7	71.2 ± 1.2
Залив Анива				
I	45.9 ± 7.6	55.1 ± 16.3	61.5 ± 2.8	80.8 ± 7.2
II	58.2 ± 6.5	55.3 ± 5.3	35.9 ± 10.9	88.6 ± 3.1
III	50.5 ± 5.7	59.7 ± 4.2	67.5 ± 10.5	88.5 ± 2.3
IV	57.3 ± 2.4	69.1 ± 4.3	77.3 ± 5.1	89.0 ± 3.4

* В водохранилище верхний слой – 0–2 м, средний – 2–6 м, нижний – 6 м–дно; в заливе верхний слой – <1, средний – 1–3, нижний – >3 прозрачности воды.

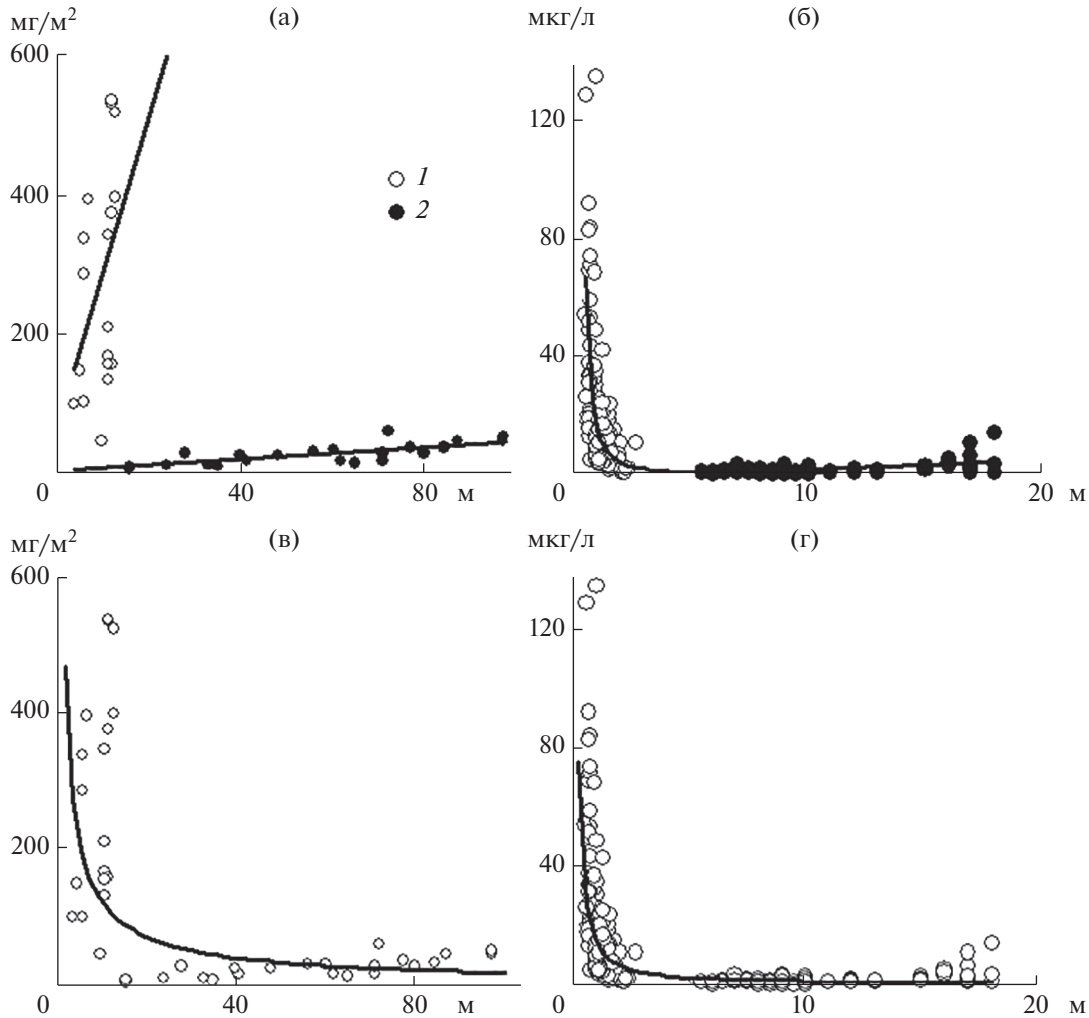

Рис. 3. Связь содержания Хл в столбе воды с глубиной (а, в) и в эвфотичесокй зоне с прозрачностью воды (б, г). а – Рыбинское вдхр. (*1*, $R^2 = 0.18$) и залив Анива (*2*, $R^2 = 0.56$); б – Рыбинское вдхр. (*1*, $R^2 = 0.46$) и залив. Анива (*2*, $R^2 = 0.26$); в – Рыбинское вдхр. + залив Анива ($R^2 = 0.37$); г – Рыбинское вдхр. + залив Анива ($R^2 = 0.67$).

нейной, так и степенной зависимостями (рис. 5) с высокими коэффициентами детерминации (0.72 и 0.71 соответственно). Линии, отражающие зависимость бентосного Хл от планктонного, пересекают ось ординат не в нулевой точке, т.е. даже при отсутствии пигмента в водной толще (например, за счет сезонной динамики) в отложениях водоема сохраняется некоторое количество Хл. Среднее соотношение между содержанием Хл в водном столбе (мг/м^2) и верхнем слое донных отложений (мг/(м^2 мм)) составляет 3.91 ± 0.22 в Рыбинском водохранилище и 3.33 ± 0.47 в заливе Анива. Согласно критерию Стьюдента, различия между этими величинами недостоверны. Если учесть скорости осадконакопления, то исследуемое соотношение будет в Рыбинском водохранилище 0.66, заливе Анива 11.3.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты изучения растительных пигментов позволили выявить универсальные закономерности в распределении Хл в морском и пресноводном водоемах, обусловленные сходством процессов формирования первичной продукции ОВ фитопланктона. В Рыбинском водохранилище содержание Хл соответствует величинам мезотрофной и эвтрофной категорий вод (Винберг, 1960). В морском заливе Анива концентрация Хл существенно ниже, чем в Рыбинском водохранилище, но по градации для морских вод (Ведерников, 1975; Antoine et al., 1996; Мордасова, 2014) тоже соответствует мезотрофным и эвтрофным величинам. Широкий диапазон концентраций Хл в исследуемых водоемах обусловлен динамикой фитопланктона и абиотических факторов продуктивности (Пырина и др., 2006; Коренева, Латковская, 2013; Корене-

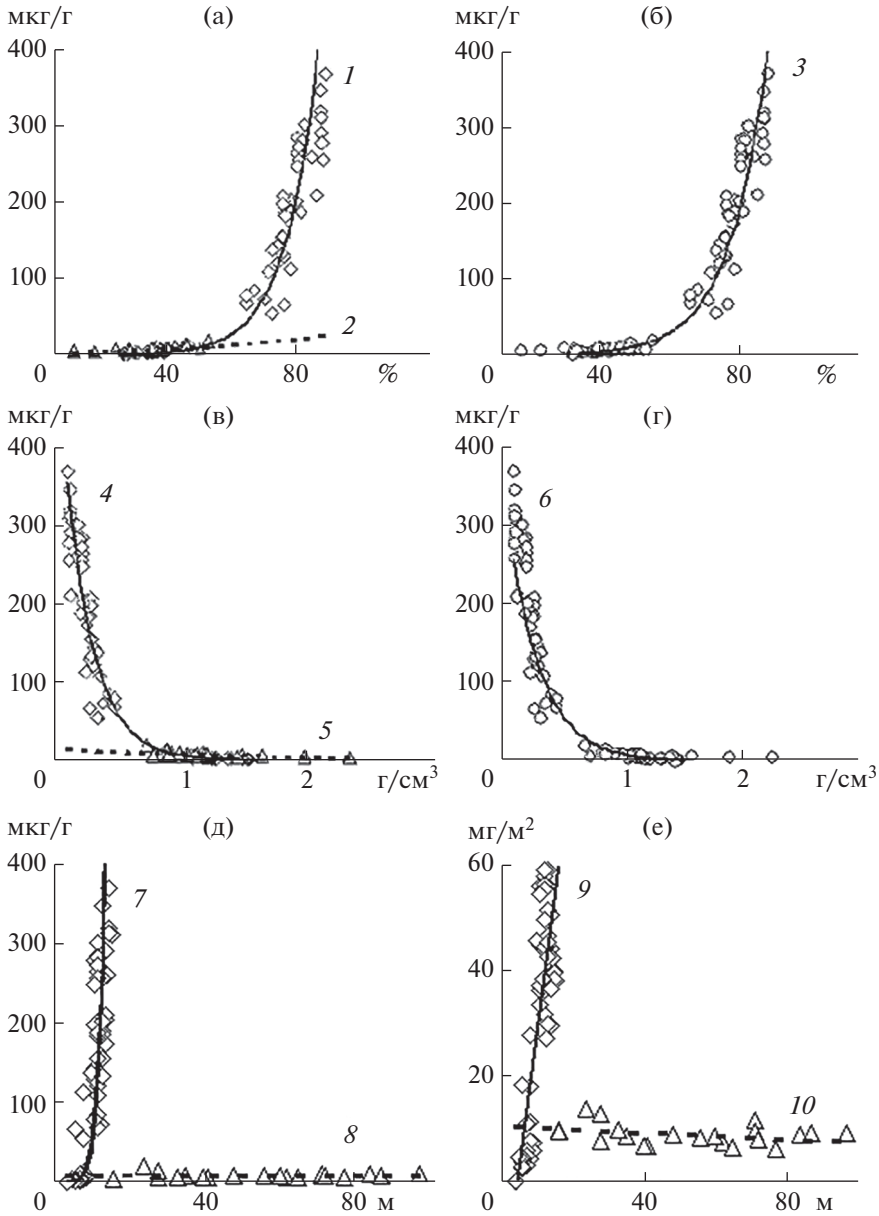

Рис. 4. Связи концентрации Хл + феопигменты в донных отложениях с влажностью (а, б), воздушно-сухой объемной массой грунта (в, г) и глубиной водного столба (д, е). Линии регрессии для Рыбинского вдхр. – *1, 4, 7, 9* (R^2 соответственно 0.72, 0.75, 0.64, 0.65); для залива Анива – *2, 5, 8, 10* (R^2 соответственно 0.52, 0.47, 0.002, 0.15); для обоих водоемов – *3* ($R^2 = 0.72$) и *6* ($R^2 = 0.68$).

ва и др., 2014; Структура..., 2018). В многолетнем аспекте содержание Хл в водохранилище варьирует согласно цикличности солнечной активности без определенных трендов и остается типичным для водоема (Пырина и др., 2006).

Суммарное содержание Хл в столбе воды зависит от количества водорослей и увеличивается с глубиной водной толщи. Связь между Хл и глубиной в конкретных водоемах представлена прямой зависимостью (рис. 3а). Наиболее тесная связь ($R^2 = 0.56$ в морском заливе) выявлена для широкого диапазона глубин, различающихся в 10 раз, менее тесная ($R^2 = 0.18$ в водохранилище) – для сравнительно небольших глубин при двукратных различиях.

Характер установленной нами универсальной для водохранилища и морского залива связи между Хл и прозрачностью согласуется с результатами, приведенными в работе (Carlson, 1977) для пределов концентраций Хл 0.04–1183 мкг/л и прозрачности 0.06–64 м в природных водоемах. Обратная связь концентрации Хл с прозрачно-

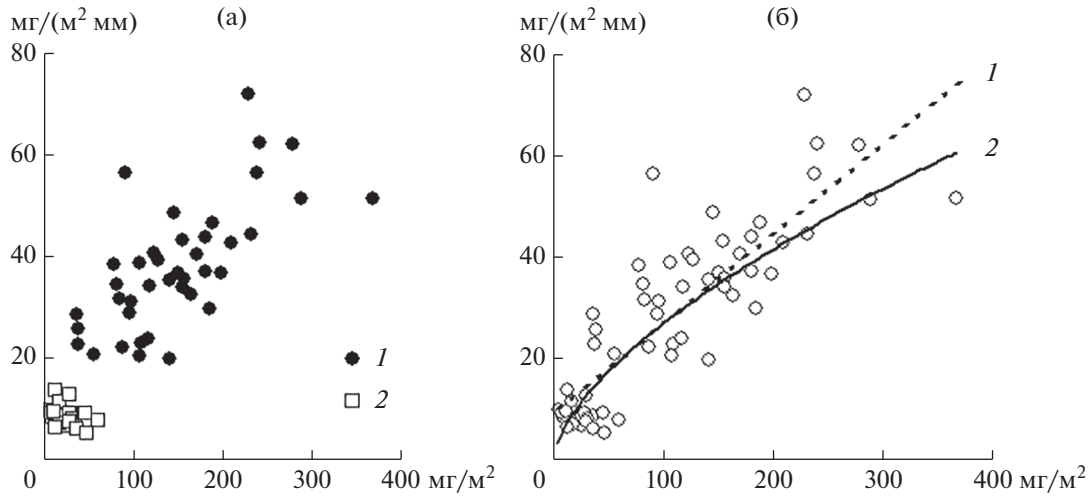

Рис. 5. Связь между содержанием пигментов в поверхностных донных отложениях (Хл + феопигменты) и Хл в столбе воды: а – Рыбинское вдхр. (*1*) и залив Анива (*2*); б – оба водоема, линии регрессии: *1* – линейная ($R^2 = 0.73$), *2* – степенная ($R^2 = 0.71$).

стью обусловлена уменьшением последней при увеличении плотности клеток фитопланктона и, как следствие, увеличении концентрации Хл. Наиболее резкие изменения отмечены в Рыбинском водохранилище при небольшом диапазоне прозрачности, ограничивающей толщину эвфотической зоны (рис. 3б).

Содержание Хл в донных отложениях водохранилища, как и в водной толще, характеризовалось более высокими величинами, чем в морском заливе. Средняя концентрация осадочного Хл в Рыбинском водохранилище относится к эвтрофной категории, в заливе Анива – олиготрофной (Möller, Scharf, 1986). Выявленные зависимости осадочных пигментов от свойств грунтов обусловлены варьированием значений водно-физических показателей донных отложений, связанных с ОВ растительного происхождения. В целом, характер связей сходен с таковым для других исследованных ранее водоемов – разнотипных озер и водохранилищ Волжского бассейна (Номоконова, 2009, 2011; Сигарева, 2012).

Среди закономерностей пространственного распределения пигментов между компонентами экосистем можно отметить сходство соотношения между потенциально активной и деградированной формами Хл в Охотском море и Рыбинском водохранилище. В других водоемах соотношение Хл и его производных тоже возрастает с глубиной в водном столбе и донных отложениях (Минеева, 2004; Сигарева, 2012; Смольская и др., 2018; Структура..., 2018). Относительное содержание феопигментов зависит не только от благоприятных для фотосинтеза условий, но и от стабилизирующих пигментный фонд факторов, к которым относят аноксию, наличие сероводорода и метана, как, например, во впадине Каспийского моря (Kravchishina et al., 2016) или некоторых пресноводных озерах (Leavitt, 1993).

Содержание растительных пигментов в афотических зонах (и донных отложениях) тесно коррелирует с содержанием пигментов в зоне фотосинтеза. Этот факт согласуется с особенностями распределения и динамики пигмента (водорослей) в воде и донных отложениях водоемов (Состояние..., 2008; Номоконова, 2011; Минеева, 2016; Сигарева и др., 2016; Структура..., 2018)). Расчеты показывают, что общее содержание Хл в водном столбе соответствует их содержанию в слое поверхностных отложений толщиной ~3–4 мм. Такие величины сопоставимы с полученными ранее для ряда озер и водохранилищ волжского каскада другим способом, учитывающим объем всей водной массы и общую площадь водоема (Сигарева, 2012). Соотношение между содержанием Хл (пересчитанного на ОВ) в среднегодовом слое осадконакопления и первичной продукцией невелико (Сигарева, 2012), как и отношение содержания ОВ в донных отложениях к первичной продукции, которое в Охотском море уменьшается с глубиной. В центральном наиболее глубоком районе моря в отложениях содержится 0.15–0.7% ОВ, в менее глубоком районе континентальных склонов – 0.7–1.0%, в отдельных местах – 1–3% (Bosin et al., 2010). Такие данные близки к средней величине для биосферы, составляющей 0.8% ОВ от первичной продукции (Romankevich et al., 2009). Незначительная доля первичной продукции фитопланктона, поступающей на дно, свидетельствует о сбалан-

сированности продукционно-деструкционных процессов в водных экосистемах и, следовательно, об устойчивости биогеохимических круговоротов (Горшков, 1985; Виноградов, 2004; Максимова, 2004).

Различия свойств фонда растительных пигментов в морском и пресноводном водоемах обусловлены широким диапазоном абиотических факторов продуктивности – почти десятикратной разницей средних глубин и прозрачности воды. Основной показатель различий – содержание Хл, которое в пресноводном Рыбинском водохранилище в 30 раз выше, чем в морском заливе Анива (табл. 1). Следствием разного влияния глубины на распределение Хл в компонентах экосистем были более тесные корреляционные связи между глубиной и Хл в планктоне морского залива, чем в водохранилище. Однако, связи между глубиной и содержанием осадочных пигментов лучше выражены в пресноводном водоеме (рис. 4).

Сходство структурно-функциональной организации фонда растительных пигментов в водохранилище и заливе проявилось в универсальных для водоемов закономерностях, характеризующих связи между концентрациями пигмента в компонентах экосистемы. Например, соотношение между концентрациями Хл в нижнем (афотическом) придонном и верхнем (эвфотическом) слоях воды, как правило, меньше 1.0, а общая (для двух водоемов) связь достаточно тесная. Сильная связь между концентрациями пигмента по вертикальному разрезу водоема отражает определяющую роль в экосистеме новообразованного ОВ при фотосинтезе. В эвфотической зоне скорость синтеза Хл превышает скорость его деградации, в афотической зоне Хл, теоретически, не синтезируется, а разрушается. В афотической зоне, включая дно, концентрация пигментов пополняется за счет осевших клеток водорослей, Хл превращается в феопигменты и другие продукты деградации. По вертикальному профилю водоема возрастает процентное содержание феопигментов, о чем свидетельствуют максимальные значения этого показателя в самых нижних горизонтах водной толщи и донных отложениях. Универсальный характер связи между концентрациями пигментов в водной толще и донных отложениях отражает наличие определенного соотношения пигментов (и ОВ) в бентали и пелагиали, несмотря на трансформацию ОВ при седиментации.

Жизнь в морских и пресных водах различается на всех уровнях организации – экосистемном, организменном, клеточном и молекулярном, а специфичность биоты в водоемах разной солености считается фундаментальным свойством жизни (Жирков, 2017). Однако, наряду с различиями, морские и пресноводные экосистемы характеризуются сходными закономерностями функционирования первичного звена и сходными связями между компонентами пигментного фонда. Сравнительный анализ морских и пресноводных водоемов может быть одним из подходов к пониманию структурно-функциональной организации разнотипных водных экосистем.

Выводы. Особенности формирования и распределения фонда растительных пигментов в пресноводном Рыбинском водохранилище и морском заливе Анива (Охотское море) контролируются абиотическими условиями. Концентрации Хл в воде и донных отложениях пресноводного водоема существенно выше по сравнению с морским заливом. Для пресного и морского водоемов выявлено более высокое относительное содержание феопигментов в афотических водных слоях и донных отложениях по сравнению с эвфотической зоной. Универсальные связи (связи между концентрациями растительных пигментов в эвфотическом, афотическом слоях и донных отложениях; содержания Хл в водной толще с глубиной водного столба и прозрачностью; содержания осадочных пигментов с водно-физическими свойствами отложений – влажностью и объемной массой; содержания пигментов в поверхностном слое отложений с концентрацией Хл в водном столбе) отражают сходство пигментных фондов исследованных водных объектов. Содержание Хл в фотосинтезирующем слое влияет на его распределение в компонентах экосистемы. Полученные результаты могут применяться в мониторинге экологического состояния морских и пресноводных объектов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А18-118012690096-1, а также содружества между Институтом биологии внутренних вод РАН и Сахалинским филиалом Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агатова А.И., Лапина Н.М., Торгунова Н.И. 2016. Органическое вещество, скорости его трансформации и продуктивность различных районов Охотского моря // Труды ВНИРО. Т. 164. С. 41.

Астахов А.С., Вагина Н.К., Горбаренко С.А. и др. 1988. Скорости голоценового осадконакопления в Охотском море // Тихоокеанская геология. № 4. С. 3.

Ведерников В.И. 1975. Зависимость ассимиляционного числа и концентрации хлорофилла *a* от продуктив-

ности вод в различных температурных областях Мирового океана // Океанология. Т. 15. № 4. С. 703.

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

Виноградов М.Е. 2004. Биологическая продуктивность океанических экосистем // Новые идеи в океанологии. Т. 1. Физика. Химия. Биология. Москва: Наука. С. 237.

Гольд В.М., Гаевский Н.А., Шатров И.Ю. и др. 1986. Опыт использования флуоресценции для дифференциальной оценки содержания хлорофилла у планктонных водорослей // Гидробиол. журн. Т. 22. № 3. С. 80.

Горшков В.Г. 1985. Устойчивость биогеохимических круговоротов // Экология. № 2. С. 3.

Жирков И.А. 2017. Биогеография. Общая и частная: суши, моря и континентальных водоемов. Москва: Тов-во науч. изд. КМК.

Здобин Д.Ю. 2014. Состав и свойства илов шельфа Охотского моря // Инженерная геология. № 2. С. 34.

Коренева Т.Г., Латковская Е.М. 2013. Характеристика изменчивости вод залива Анива по содержанию пигментов фитопланктона // Вода: хим.экол. № 10. С. 68.

Коренева Т.Г., Латковская Е.М., Частиков В.Н. 2014. Сезонная динамика гидролого-гидрохимических характеристик и концентрации хлорофилла *a* в заливе Анива в 2003 г. // Вода: хим. экол. № 4. С. 33.

Лоция Татарского пролива, Амурского лимана и пролива Лаперуза. 2003. Санкт-Петербург: ГУНиОМО РФ.

Максимова М.П. 2004. Сравнительная гидрохимия морей // Новые идеи в океанологии. Т. 1. Физика, химия, биология. Москва: Наука. С. 168.

Минеева Н.М. 2004. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. Москва: Наука.

Минеева Н.М. 2016. Сезонная и межгодовая динамика хлорофилла в планктоне Рыбинского водохранилища по данным флуоресцентной диагностики // Тр. ин-та биол. внутр. вод РАН. № 76(79). С. 75.

Мордасова Н.В. 2014. Косвенная оценка продуктивности вод по содержанию хлорофилла // Тр. ВНИРО. Т. 152. С. 41.

Номоконова В.И. 2009. Гидрохимический режим и трофическое состояние озер Самарской Луки и сопредельной территории // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 11. № 1. С. 155.

Номоконова В.И. 2011. Содержание фотосинтетических пигментов в воде и донных отложениях водоемов Самарской Луки // Самарская Лука: пробл. регион. глобал. экол. Т. 20. № 2. С. 54.

Пропп Л.Н., Гаврина Л.Ю. 2005. Сезонные вариации соединений биогенных элементов и продукционных характеристик в водах залива Анива по результатам экспедиционных исследований 2001–2002 гг. // Тр. СахНИРО. Т. 7. С. 111.

Пырина И.Л., Литвинов А.С., Кучай Л.А и др. 2006. Многолетние изменения первичной продукции фитопланктона Рыбинского водохранилища в связи с действием климатических факторов // Состояние и проблемы продукционной гидробиологии. Москва: Товарищество науч. изданий КМК. С. 36.

Семаков Н.Н. 1976. Палеомагнитное изучение отложений южной части Охотского моря // Палеомагнетизм мезозоя и кайнозоя Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Институт геологии и геофизики СО АН СССР. С. 113.

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

Сигарева Л.Е., Пырина И.Л., Тимофеева Н.А. 2016. Межгодовая динамика растительных пигментов в воде и донных отложениях Рыбинского водохранилища // Тр. ин-та биол. внутр. вод РАН. № 76(79). С. 119.

Смольская О.С., Жукова А.А., Люля А.С. 2018. Пигментные и физико-химические характеристики донных отложений озер Нарочь и Мястро // Журн. Белорусс. гос. ун-та. Биология. № 2. С. 65.

Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века. 2008. Москва: Наука.

Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. 2018. Москва: РАН.

Шевченко Г.В., Частиков В.Н., Кириллов К.В., Кусайло О.В. 2016. Экспериментальные исследования течений в заливе Анива в 2003 г. // Фундаментальная и прикладная гидрофизика. Т. 9. № 4. С. 35.

Adams M.S., Prentki R.T. 1986. Sedimentary pigments as an index of the trophic status of Lake Mead // Hydrobiologia. V. 143. № 1. P. 71. https://doi.org/10.1007/BF00026647

Antoine D., Andre J.-M., Morel A. 1996. Oceanic primary production 2. Estimation at global scale from satellite (coastal zone color scanner) chlorophyll // Global Biogeochem. Cycles. V. 10. № 1. P. 57.

Bosin A.A., Zakharkov S.P., Gorbarenko S.A. 2010. The reflection of the present distribution of the primary production in the bottom sediments of the Sea of Okhotsk // Oceanology. V. 50. № 2. P. 175. https://doi.org/10.1134/S0001437010020037

Carlson R.E. 1977. A trophic state index for lakes // Limnol., Oceanogr. V. 22. № 2. P. 361. https://doi.org/10.4319/lo.1977.22.2.0361

Cotovicz L.C., Jr., Knoppers B.A., Brandini N. et al. 2018. Predominance of phytoplankton-derived dissolved and particulate organic carbon in a highly eutrophic tropical coastal embayment (Guanabara Bay, Rio de Janeiro, Brazil) // Biogeochemistry. V. 137. № 1–2. P. 1. https://doi.org/10.1007/s10533-017-0405-y

Jeffrey S.W., Humphrey G.F. 1975. New spectrophotometric equations for determing chlorophylls *a, b,* c_1 and c_2 in higher plants, algae and natural phytoplankton // Bio-

chem. Physiol. Pflanz. V. 167. № 2. P. 191.
https://doi.org/10.1016/S0015-3796(17)30778-3

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

Freiberg R., Nõmm M., Tõnno I. et al. 2011. Dynamics of phytoplankton pigments in water and surface sediments of a large shallow lake // Estonian J. Earth Sci. V. 60. № 2. P. 91.
https://doi.org/10.3176/earth.2011.2.03

Koomklang J., Yamaguchi H., Ichimi K., Tada K. 2018. A role for a superficial sediment layer in upward nutrient fluxes across the overlying water–sediment interface // J. Oceanogr. V. 74. № 1. P. 13.
https://doi.org/10.1007/s10872-017-0434-0

Koreneva T.G., Sigareva L.E. 2019. The distribution of chlorophyll *a* in the bottom sediments of Aniva Bay (Sea of Okhotsk) // Russ. J. Mar. Biol. № 5. P. 341.
https://doi.org/10.1134/S1063074019050067

Krajewska M., Szymczak-Żyla M., Kowalewska G. 2017. Algal pigments in Hornsund (Svalbard) sediments as biomarkers of Arctic productivity and environmental conditions // Polish Polar Research. V. 38. № 4. P. 423.
https://doi.org/10.1515/popore-2017-0025

Kravchishina M.D., Lisitzin A.P., Lein A.Y. et al. 2016. First results on determination of chlorophyll *a* and its derivatives in the system of trapped sedimentary material–fluffy layer–bottom sediment of the Caspian Sea // Dokl. Earth Sci. V. 467. № 1. P. 284.
https://doi.org/10.1134/S1028334X16030041

Lampadariou N., Eleftheriou A. 2018. Seasonal dynamics of meiofauna from the oligotrophic continental shelf of Crete (Aegean Sea, eastern Mediterranean) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 502. P. 91.
https://doi.org/10.1016/j.jembe.2017.12.014

Leavitt P.R. 1993. A review of factors that regulate carotenoid and chlorophyll deposition and fossil pigment abundance // J. Paleolimnol. № 9. № 2. P. 109.
https://doi.org/10.1007/BF00677513

Leonov A.V., Pishchal'nik V.M. 2005. Biotransformation of organogenic substances in the Aniva Bay waters: assessment with the use of mathematical modeling // Water Resour. V. 32. № 5. P. 508.
https://doi.org/10.1007/s11268-005-0065-5

Liu X., Zhang Z., Wu Y., Huang Y., Zhang Y. 2005. Distribution of sediment chloroplastic pigments in the Southern Yellow Sea, China // J. Ocean Univ. China. V. 4. № 2. P. 163.
https://doi.org/10.1007/s11802-005-0011-9

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

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

Naeher S., Suga H., Ogawa N.O. et al. 2016. Distributions and compound-specific isotopic signatures of sedimentary chlorins reflect the composition of photoautotrophic communities and their carbon and nitrogen sources in Swiss lakes and the Black Sea // Chem. Geol. V. 443. P. 198.
https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2016.04.029

Rasiq K.T., Kurian S., Karapurkar S.G., Naqvi S.W.A. 2016. Sedimentary pigments and nature of organic matter within the oxygen minimum zone (OMZ) of the Eastern Arabian Sea (Indian margin) // Estuarine, Coastal Shelf Sci. V. 176. P. 91.
https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.04.013

Reavie E.D., Edlund M.B., Andresen N.A. et al. 2017. Paleolimnology of the Lake of the Woods southern basin: continued water quality degradation despite lower nutrient influx // Lake Reservoir Manage. V. 33. № 4. P. 369.
https://doi.org/10.1080/10402381.2017.1312648

Romankevich E.A., Vetrov A.A., Peresypkin V.I. 2009. Organic matter of the World Ocean // Russian Geology and Geophysics. V. 50. № 4. P. 299.
https://doi.org/10.1016/j.rgg.2009.03.013

Schüller S.E., Bianchi T.S., Li X. et al. 2015. Historical reconstruction of phytoplankton composition in estuaries of Fiordland, New Zealand: the application of plant pigment biomarkers // Estuaries Coasts. V. 38. № 1. P. 56.
https://doi.org/10.1007/s12237-014-9771-z

Sigareva L.Ye., Mineyeva N.M., Timofeyeva N.A. 2019. Chlorophyll *a* content in the near-bottom layer of water of the Rybinsk Reservoir (the Upper Reaches of the Volga River, Russian Federation) // Gydrobiol. Zh. V. 55. № 1. P. 58.
https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v55.i1.60

Swain E.B. 1985. Measurement and interpretation of sedimentary pigments // Freshwater Biol. V. 15. № 1. P. 53.
https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1985.tb00696.x

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

Timofeeva N.A., Perova S.N., Sigareva L.E. 2018a. Distribution of sedimentary pigments and macrozoobenthos in the deepwater part of the Rybinsk Reservoir // Contemporary Problems of Ecology. V. 11. № 6. P. 652.
https://doi.org/10.1134/S1995425518060100

Timofeeva N.A., Sigareva L.E., Gusakov V.A., Zakonnov V.V. 2018b. Content of plant pigments in the bottom sediments of the water bodies of Vietnam // Inland Water Biology. V. 11. № 3. P. 278.
https://doi.org/10.1134/S1995082918030215

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

Comparative Analysis of Chlorophyll *a* Content in Freshwater and Marine Waterbodies

L. E. Sigareva[1, *], T. G. Koreneva[2], N. M. Mineeva[1], and N. A. Timofeeva[1]

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

[2]*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Sakhalin Branch, Yuzhno-Sakhalinsk, Russia*

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

The data on chlorophyll content in the water and bottom sediments in freshwater Rybinsk Reservoir (Upper Volga) and Aniva Sea Bay (Sea of Okhotsk) are summarized. The average concentration of chlorophyll *a* in plankton of the reservoir is 23.0 ± 1.9 μg /L, in the bay 0.77 ± 0.06 μg /L, in the bottom sediments 144.2 ± 14.9 and 8.2 ± 0.7 μg/g of dry sediment, respectively. Correlation between pigment concentrations in the euphotic zone, in the aphotic bottom layer, the whole column of water and the upper layer of bottom sediments, as well as the relationship of pigments with depth (within 6–100 m) and transparency (from 1 to 18 m) were revealed. It is shown that the general relations for two water bodies are approximated by nonlinear equations with determination coefficients (R^2) from 0.37 to 0.93. The nature of the relationship between pigment indices is similar in both water bodies.

Keywords: chlorophyll, euphotic zone, aphotic zone, reservoir, sea bay

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 5, с. 450–457

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС, ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 574.583(282.2):581(470.51.58)

МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА ИРИКЛИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2020 г. Е. А. Джаяни*

Саратовский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Саратов, Россия

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

Поступила в редакцию 13.05.2019 г.
После доработки 17.12.2019 г.
Принята к публикации 26.03.2020 г.

По данным 2016–2018 гг. обсуждаются межгодовые и сезонные изменения состава и развития фитопланктона верхнего и нижнего участков Ириклинского водохранилища (р. Урал) в зависимости от объема притока и сброса, уровня и температуры воды. При максимальном притоке и уровне воды в мае наблюдается уменьшение удельного числа видов и биомассы фитопланктона, в июле и октябре – их повышение. Различия между верхним и нижним плесами по числу видов и биомассе фитопланктона связаны с уровнем и температурой воды, объемом притока и сброса.

Ключевые слова: фитопланктон, структура, удельное число видов, биомасса, сезонные и межгодовые изменения, Ириклинское водохранилище

DOI: 10.31857/S0320965220050022

ВВЕДЕНИЕ

Ириклинское водохранилище создано в 1958 г. на р. Урал – третьем по протяженности водотоке Европы. Водохранилище руслового типа, с многолетним регулированием стока, объем при нормальном подпорном уровне (245 м БС) 3.25 км^3, площадь акватории 260 км^2, длина 73 км, наибольшая и средняя глубина 36 и 12.5 м. Водоем включает каскад русловых плесов, а также ряд крупных боковых заливов (Соловых и др., 2003). Качество вод и водный режим водохранилища определяется особенностями р. Урал, для которой характерны маловодность, низкий модуль стока, его большая межгодовая и сезонная неравномерность, незначительная доля грунтового питания (Сивохип, 2014; Соловых и др., 2003). Река и ее водосборный бассейн подвержены комплексному антропогенному воздействию, связанному с распашкой земель, уничтожением лесополос, поступлением коммунальных стоков, освоением рудных и нефтяных месторождений.

Состояние сообществ гидробионтов водохранилищ определяется многими факторами. В ряде работ показано влияние уровня воды на развитие ФП – основного продуцента автохтонного органического вещества в крупных пресных водоемах (Гончаров, Даценко, 2002; Даценко, 2007; Корнева, 2015; Литвинов и др., 2003; Эдельштейн и др., 2017; Korneva, Mineeva, 1996). Как правило, большинство закономерностей выявлено на основе средних за вегетационный период величин, либо для отдельных сезонов и для водоема в целом. Однако хорошо известна неоднородность количественных и качественных характеристик ФП различных участков водохранилищ (Даценко, 2007; Даценко и др., 2017; Минеева, 2004; Эдельштейн и др., 2017). Она обусловлена особенностями морфометрии и температурного режима водоемов, сезонным развитием ФП и его обеспеченностью минеральным питанием. В связи с этим важно выяснить, насколько совпадает направленность изменений сообществ на отдельных участках водохранилища в условиях межгодовых колебаний гидрологических характеристик в разные сезоны года.

Цель работы – изучить межгодовые изменения количественных характеристик фитопланктона верхнего и нижнего русловых плесов Ириклинского водохранилища при различных температурах и уровнях воды, объемах притока и сброса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собран в мае, июле и октябре 2016–2018 гг. на глубоководных и мелководных станци-

Сокращения: ПП – приплотинный плес; УВБ – удельное видовое богатство; ФП – фитопланктон, ЧП – Чапаевский плес.

Таблица 1. Сезонные изменения гидрологических характеристик р. Урал и Ириклинского водохранилища, отмеченные в годы исследования

Год	Май	Июль	Октябрь
Уровень воды в р. Урал, м БС			
2016	252.9	251.9	251.7
2017	252.6	251.9	251.7
2018	252.5	251.7	251.6
Уровень воды в водохранилище, м БС			
2016	244.6	244.6	243.2
2017	244.9	244.6	243.6
2018	244.0	243.9	242.9
Объем притока, м^3/с			
2016	175.8	42.1	16.6
2017	104.4	27.6	16.6
2018	83.2	16.7	12.0
Объем сброса, м^3/с			
2016	37.5	47.6	27.6
2017	67.8	60.0	30.0
2018	15.0	45.0	25.0

ях (не менее трех точек сбора) двух плесов Ириклинского водохранилища: верхнего ЧП (52°04′ с.ш., 58°49′ в.д., максимальная глубина 15 м) и нижнего ПП (51°40′ с.ш., 58°37′ в.д., максимальная глубина 36 м). Пробы ФП отбирали из поверхностного слоя воды, фиксировали раствором Утермеля с добавлением формалина и концентрировали осадочным методом (Гусева, 1959; Методические..., 1984). Учет водорослей проводили под световым микроскопом “Микромед-3” в камере “Учинская-2” объемом 0.01 мл, биомассу ФП определяли счетно-объемным методом. К доминирующим отнесены виды, биомасса которых была ≥10% общей. Состояние ФП оценивали по УВБ (числу видов в пробе) и биомассе, качество воды – по индексу сапробности Пантле–Букк в модификации Сладечека (Sládeček, 1973). Индикаторную значимость видов определяли по спискам Вегла (Wegl, 1983). Параллельно с отбором проб ФП измеряли температуру воды. Данные по уровню р. Урал и водохранилища, объему притока и сброса воды получены из материалов открытого доступа (www.gis.vodinfo.ru, http://ueiv.ru).

Проведен статистический анализ первичных данных. Проверка по критерию Колмогорова–Смирнова показала их нормальное распределение. Достоверность межгодовых различий средних характеристик ФП оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа ANOVA ($p < 0.05$), множественные сравнения групповых средних – по критерию наименьшей значимой разности (LSD-test). Для определения связей с факторами среды использовали коэффициент корреляции Пирсона ($p < 0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В годы исследования отмечены изменения гидрологических характеристик р. Урал и Ириклинского водохранилища (табл. 1, 2). Минимальные уровень, объем притока и сброса во все сезоны вегетационного периода наблюдали в 2018 г. Наибольшая температура воды в ЧП в мае зарегистрирована в 2017 г., в июле – в 2018 г., в октябре – в 2016 г., в ПП – в июле 2017 и 2018 гг. и октябре 2018 г. Статистически значимые различия температуры воды между плесами отсутствовали, хотя в ЧП весной она была на 2.4–5.4°С выше, чем в ПП, летом – либо такая же (2017 г.), либо на 0.2–4.3°С выше, а осенью – на 3.5–5.4°С ниже. Прозрачность воды, независимо от сезона, в ПП была выше, чем в ЧП. В мае статистически значимых межгодовых различий прозрачности воды в ЧП не обнаружено, а в ПП максимальная величина была зафиксирована в 2016 г. В июле минимальная прозрачность воды в ЧП наблюдалась в 2016 г., в ПП – в 2018 г., а в октябре – в 2016 и 2017 гг. соответственно.

Развитие ФП и состав доминирующих видов в плесах водохранилища характеризовались сезонными и межгодовыми изменениями. В мае более высокие УВБ и биомассу ФП ежегодно фиксировали в ЧП (табл. 3, 4). Максимальные показатели в обоих плесах получены в 2018 г. При этом увеличение УВБ в ЧП происходило за счет цианобактерий, в ПП – диатомовых водорослей, а увеличение биомассы в ЧП за счет диатомовых и эвгленовых, в ПП – диатомовых и зеленых водорослей. В ЧП в 2016 г. в состав доминирующих видов входили *Cyclotella meneghiniana* Kütz. (в среднем 34% общей биомассы) и *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehrenberg (22%), в 2017 и 2018 гг. – *Stephanodiscus hantzschii* Grun. (46 и 62% соответственно). В ПП в 2016 г. доминировали виды рода *Cryptomonas* (42%), в 2017 г. – *Ceratium hirundinella* (O.F. Müller.) Bergh (20%), *Rhodomonas lens* Pasch. (12%), *Cryptomonas* sp. (12%), *Chroomonas acuta* Uterm. (15%), в 2018 г. – не определенные до вида представители сем. Volvocaceae (61%).

В июле более высокими показателями развития ФП, как и весной, ежегодно характеризовался ЧП (табл. 3, 4). В межгодовом аспекте наибольшие УВБ и биомасса отмечены в 2017 г., наименьшие – в 2016 г. В ЧП это связано с изменением числа видов цианобактерий и зеленых водорослей, в ПП – цианобактерий. К доминирующим видам в ЧП в 2016 г. относились *Aulacoseira granulata* (Ehrenberg) Simonsen (24%), *Anabaena scheremetievi* Elenk. (41%), в 2017 г. – *A. flos-aquae* Born. et Flah. (16%), *Cryptomonas* sp. (15%), в 2018 г. – *Trachelomonas* sp. (16%), *T. planctonica* (Swir.)

Таблица 2. Изменение средней температуры и прозрачности воды в плесах Ириклинского водохранилища в 2016–2018 гг.

Показатель	Месяц	2016[a]	2017[b]	2018[c]	*F*	*p*
		Чапаевский плес				
Температура, °C	V	13.1 ± 0.1*, b	16.3 ± 0.3*, c	13.5 ± 0.5	**85.3**	**0.000**
	VII	22.6 ± 0.4*, c	23.7 ± 0.3*, c	28.1 ± 0.3	**237**	**0.000**
	X	8.9 ± 0.3*, b, c	8.0 ± 0.2	7.6 ± 0.1	**31.6**	**0.001**
Прозрачность, м	V	1.1 ± 0.1	1.3 ± 0.1	1.1 ± 0.1	1.91	0.228
	VII	0.6 ± 0.1*, b	0.8 ± 0.1	0.7 ± 0.1	**5.44**	**0.045**
	X	1.1 ± 0.1*, b, c	1.5 ± 0.2	1.5 ± 0.1	**7.13**	**0.026**
		Приплотинный плес				
Температура, °C	V	10.7 ± 1.0	10.9 ± 0.3	10.8 ± 1.1	0.051	0.951
	VII	22.4 ± 0.3*, b, c	23.7 ± 0.3	23.8 ± 0.1	**30.9**	**0.001**
	X	12.4 ± 0.1*, b, c	12.1 ± 0.1*, c	13.0 ± 0.1	**104**	**0.000**
Прозрачность, м	V	2.7 ± 0.2*, b, c	1.6 ± 0.1	1.8 ± 0.1	**87.9**	**0.000**
	VII	2.0 ± 0.2*, c	2.1 ± 0.1*, c	1.3 ± 0.2	**22.1**	**0.002**
	X	2.7 ± 0.2	2.3 ± 0.3*, c	3.0 ± 0.0	**7.40**	**0.024**

Примечание. Здесь и в табл. 3–5: *F* – критерий Фишера; *p* – уровень значимости; достоверные различия между исследованными годами по ANOVA ($p < 0.05$) выделены жирным шрифтом; * – достоверные различия по LSD-test ($p < 0.05$).

(10%). В ПП в число доминантов в 2016 г. входили *Ceratium hirundinella* (61%), *Peridinium cinctum* (O.F.M.) Ehrenberg (22%), в 2017 г. – *Ceratium hirundinella* (44%), *Peridinium latum* Paulsen (18%), *P. cinctum* (13%), в 2018 г. – *Ceratium hirundinella* (73%).

В октябре более высокие УВБ и биомасса ФП в ЧП отмечены лишь в 2016 г., в остальные годы они были выше в ПП, а в 2018 г. в обоих плесах биомасса почти не различалась (табл. 3, 4). Увеличение УВБ в ЧП в 2016 г. происходило за счет цианобактерий, эвгленовых и стрептофитовых водорослей, в ПП в 2018 г. возрастало число видов диатомовых, в 2017 г. – зеленых. В ПП статистически значимых межгодовых различий биомассы не зафиксировано, но ее наибольшая величина зарегистрирована в 2017 г., наименьшая – в 2018 г. Высокую биомассу ФП в ЧП в 2016 г. создавали цианобактерии, диатомовые, эвгленовые и стрептофитовые водоросли. В ЧП в 2016 г. в состав доминирующего комплекса входили виды рода *Cryptomonas* (28%), *Aulacoseira granulata* (11%), в 2017 г. – *Cryptomonas* sp. (30%), *Peridinium cinctum* (22%), *Ceratium hirundinella* (11%), в 2018 г. – виды рода *Cryptomonas* (77%). В ПП в 2016 г. доминировали *Aulacoseira granulata* (26%), *Peridinium latum* (24%), в 2017 г. – *Aulacoseira granulata* (43%), *Peridinium latum* (17%), *Cryptomonas* sp. (10%), в 2018 г. – *Stephanodiscus* sp. (15%), *Cosmarium* sp. (15%), *Stephanodiscus hantzschii* (11%), *Cryptomonas* sp. (11%).

Изменения биомассы и видового состава доминирующих видов определяли пространственные и межгодовые флуктуации трофического статуса и сапробности исследованных плесов водохранилища. По шкале Жукинского и др. (1976), биомасса ФП в мае 2016 и 2017 гг. в ЧП достигала значений, свойственных β-мезотрофным водам, в 2018 г. – β-эвтрофным, в ПП – соответственно α-мезотрофным и β-мезотрофным. В июле 2016 г. значения биомассы ФП в ЧП характеризовали β-мезотрофный статус вод, в 2017 и 2018 гг. – α-эвтрофный, в ПП ежегодно – β-мезотрофный. В октябре 2016 и 2017 гг. в ЧП биомасса ФП соответствовала β-мезотрофным условиям, в 2018 г. – α-мезотрофным, в ПП в 2016 и 2018 гг. – α-мезотрофным, в 2017 г. – β-мезотрофным.

Значения индекса сапробности в мае 2016 и 2017 гг. в обоих плесах соответствовали β-мезосапробным водам, лишь в 2018 г. в ЧП – α-мезосапробным (табл. 5). В июле индекс сапробности в ЧП характеризовал β-мезосапробные условия, в ПП в 2016 и 2018 гг. – олигосапробные, в 2017 г. – β-мезосапробные. В октябре 2016–2018 гг. в обоих плесах значения индекса соответствовали β-мезосапробным водам.

Корреляционный анализ показал, что уровень воды в водохранилище во все сезоны связан с объемом притока (r = 0.81...0.96), а при увеличении уровня возрастал объем сброса воды (r = 0.97...0.99). В свою очередь, с уровнем и сбросом воды в мае в ЧП обнаружены отрицательные корреляционные связи общей биомассы ФП, биомассы Bacillariophyta и Cryptophyta (r = –0.81 ... –0.89). В ПП с уровнем воды отрицательно связано УВБ (r = –0.70), с уровнем и сбросом – число видов Bacillariophyta, общая биомасса ФП, биомасса Bacillariophyta и

Таблица 3. Изменение среднего УВБ ($m \pm SD$) фитопланктона в плесах Ириклинского водохранилища в 2016–2018 гг.

Месяц	Отдел	Чапаевский плес					Приплотинный плес				
		2016[a]	2017[b]	2018[c]	*F*	*p*	2016[a]	2017[b]	2018[c]	*F*	*p*
V	Bacillariophyta	17.3 ± 3.1	16.3 ± 2.5	16.0 ± 2.6	0.19	0.831	5.7 ± 2.9*, c	4.0 ± 1.0*, c	15.7 ± 5.1	**10.05**	**0.012**
	Cyanobacteria	0.7 ± 0.6*, c	1.3 ± 0.6*, c	3.3 ± 0.6	**17.33**	**0.003**	1.3 ± 0.6	0.7 ± 0.6	1.0 ± 1.0	1.42	0.325
	Chlorophyta	16.0 ± 6.1	13.7 ± 3.1	18.7 ± 3.8	0.93	0.445	2.7 ± 1.5	3.3 ± 1.2	4.3 ± 0.6	1.58	0.280
	Cryptophyta	5.0 ± 1.0	0	4.0 ± 1.7	0.75	0.435	4.7 ± 2.1	5.7 ± 0.6	4.7 ± 0.6	0.60	0.579
	Dinophyta	0.7 ± 1.2	1.3 ± 0.6	1.0 ± 1.0	0.68	0.548	0.7 ± 0.6	2.0 ± 0.0	1.3 ± 0.6	5.00	1.000
	Euglenophyta	2.3 ± 0.6*, c	4.7 ± 2.1	8.3 ± 2.1	**9.15**	**0.015**	0	0	0	–	–
	Streptophyta	0.7 ± 0.6	1.0 ± 1.0	1.0 ± 0.0	1.79	0.260	0	0	0.3 ± 0.6	1.00	0.422
	Chrysophyta	0	1.0 ± 1.0	0	**16.20**	**0.028**	0	0	0	–	–
	Xanthophyta	0	0	0.7 ± 0.6	–	–	0	0	0	–	–
	Всего	42.7 ± 11.2	39.3 ± 8.1	53.0 ± 5.3	2.10	0.204	15.0 ± 6.1*, c	15.7 ± 1.5*, c	27.3 ± 5.0	**6.70**	**0.030**
VII	Bacillariophyta	7.3 ± 1.5	8.7 ± 3.2	9.3 ± 2.1	0.55	0.604	6.3 ± 1.2	6.7 ± 4.6	5.3 ± 1.2	0.18	0.839
	Cyanobacteria	5.7 ± 1.2*, b	12.0 ± 1.0*, c	9.7 ± 2.1	**13.85**	**0.006**	2.7 ± 0.6*, b	3.3 ± 1.2*, c	1.0 ± 1.0	2.64	0.165
	Chlorophyta	11.7 ± 4.0*, b	30.3 ± 6.1*, c	28.3 ± 2.1	**16.30**	**0.004**	3.7 ± 3.2	5.3 ± 2.3	4.0 ± 1.0	0.42	0.675
	Cryptophyta	2.0 ± 1.0	5.0 ± 1.0	3.7 ± 1.5	4.69	0.059	3.7 ± 0.6	4.7 ± 0.6	4.7 ± 1.5	1.00	0.422
	Dinophyta	1.7 ± 0.6	5.0 ± 1.7	3.0 ± 1.7	4.00	0.079	2.7 ± 0.6	3.7 ± 0.6	4.7 ± 1.5	3.00	0.125
	Euglenophyta	3.3 ± 1.5	4.0 ± 1.0	4.3 ± 1.5	0.41	0.680	0	0	0	–	
	Streptophyta	0	2.7 ± 1.2	1.7 ± 1.5	0.03	0.870	0	0.7 ± 1.2	1.7 ± 0.6	3.80	0.086
	Chrysophyta	0.3 ± 0.6	0,3 ± 0.6	0.3 ± 0.6	0.00	0.000	0	0	1.0 ± 0.0	–	–
	Xanthophyta	0.7 ± 0.6	1.0 ± 0.0	1.0 ± 1.0	1.43	0.340	0	0	0	–	–
	Всего	32.7 ± 3.1*, b	69.0 ± 6.2*, c	61.3 ± 9.8	**22.82**	**0.002**	19.0 ± 4.4	24.3 ± 8.5	22.3 ± 2.9	0.66	0.553
X	Bacillariophyta	7.3 ± 1.5	5.0 ± 0.0	4.7 ± 2.9	1.78	0.247	8.0 ± 1.0*, c	6.7 ± 1.5	10.7 ± 1.5	**6.59**	**0.031**
	Cyanobacteria	5.7 ± 1.2*, b, c	1.0 ± 0.0	1.7 ± 1.2	**21.00**	**0.002**	2.7 ± 0.6	5.7 ± 2.3	2.7 ± 0.6	4.50	0.064
	Chlorophyta	18.0 ± 3.6*, b	9.0 ± 5.3	8.7 ± 1.5	**5.82**	**0.039**	5.0 ± 1.0*, b	9.0 ± 0.0*, c	5.0 ± 1.0	**24.00**	**0.001**
	Cryptophyta	7.7 ± 0.6*, c	6.3 ± 0.6	5.7 ± 0.6	**9.33**	**0.014**	4.3 ± 0.6	4.7 ± 1.5	5.7 ± 0.6	1.44	0.308
	Dinophyta	1.7 ± 0.6	0.7 ± 1.1	0.3 ± 0.6	2.17	0.196	1.3 ± 1.5	1.0 ± 0.0	0	1.86	0.236
	Euglenophyta	3.0 ± 0.0*, b, c	0	0,3 ± 0.6	**73.00**	**0.000**	0	0	0	–	–
	Streptophyta	3.3 ± 0.6*, b, c	0.7 ± 0.6	0	**42.00**	**0.000**	1.3 ± 1.1	3.0 ± 1.0	1.0 ± 1.0	3.75	0.101
	Chrysophyta	0	0.3 ± 0.6	0.3 ± 0.6	0.50	0.630	0	0	0	–	–
	Xanthophyta	0	0	0	–	–	0	0	0	–	–
	Всего	46.7 ± 4.0*, b, c	22.7 ± 6.1	21.7 ± 4.0	**25.76**	**0.001**	22.7 ± 3.1	30.0 ± 6.1	25.0 ± 0.0	2.73	0.144

Таблица 4. Изменение средней биомассы (мг/л) ($m \pm SD$) фитопланктона в плесах Ириклинского водохранилища в 2016–2018 гг.

Месяц	Отдел	Чапаевский плес					Приплотинный плес				
		2016[a]	2017[b]	2018[c]	F	p	2016[a]	2017[b]	2018[c]	F	p
V	Bacillariophyta	3.76 ± 0.66*, c	2.87 ± 1.20*, c	10.53 ± 2.73	**16.94**	**0.003**	0.06 ± 0.03*, c	0.05 ± 0.02*, c	0.73 ± 0.22	**28.42**	**0.001**
	Cyanobacteria	0.001 ± 0.001	0.03 ± 0.03	0.02 ± 0.01	3.47	0.100	0.0004 ± 0.0004	0.015 ± 0.020	0.01 ± 0.005	1.07	0.400
	Chlorophyta	0.40 ± 0.51	0.25 ± 0.11	0.40 ± 0.15	0.24	0.789	0.01 ± 0.01*, c	0.02 ± 0.01*, c	2.01 ± 0.53	**42.56**	**0.000**
	Cryptophyta	0.19 ± 0.02*, b	0	0.23 ± 0.09*, b	**15.35**	**0.004**	0.16 ± 0.11	0.25 ± 0.15	0.29 ± 0.04	1.12	0.386
	Dinophyta	0.07 ± 0.12	0.17 ± 0.09	0.08 ± 0.08	0.91	0.450	0.02 ± 0.03	0.13 ± 0.14	0.12 ± 0.11	0.99	0.424
	Euglenophyta	0.09 ± 0.04*, c	0.36 ± 0.23*, c	1.12 ± 0.41	**11.66**	**0.009**	0	0	0	–	–
	Streptophyta	0.02 ± 0.02	0.03 ± 0.03	0.06 ± 0.02	1.93	0.226	0	0	0.001 ± 0.002	1.00	0.422
	Chrysophyta	0	0.004 ± 0.004	0	3.27	0.110	0	0	0	–	–
	Xanthophyta	0	0	0.004 ± 0.004	2.29	0.183	0	0	0	–	–
	Общая	4.53 ± 1.21*, c	3.7 ± 1.3*, c	12.4 ± 3.2	**15.32**	**0.004**	0.3 ± 0.2*, c	0.5 ± 0.3*, c	3.2 ± 0.7	**43.05**	**0.000**
VII	Bacillariophyta	1.02 ± 0.34	0.66 ± 0.27	0.43 ± 0.19	3.59	0.094	0.26 ± 0.01	0.44 ± 0.39	0.30 ± 0.14	0.45	0.656
	Cyanobacteria	1.40 ± 0.34	2.04 ± 0.87*, c	0.61 ± 0.28	4.87	0.055	0.03 ± 0.01	0.21 ± 0.10*, c	0.0008 ± 0.001	**11.20**	**0.009**
	Chlorophyta	0.20 ± 0.16*, c	0.81 ± 0.11*, c	2.27 ± 0.58	**26.88**	**0.001**	0.06 ± 0.05	0.19 ± 0.12	0.08 ± 0.03	1.89	0.245
	Cryptophyta	0.27 ± 0.18	1.75 ± 1.16	0.91 ± 0.60	2.85	0.135	0.11 ± 0.07	0.26 ± 0.22	0.04 ± 0.01	2.30	0.181
	Dinophyta	0.17 ± 0.16	1.68 ± 1.29	0.89 ± 0.60	2.52	0.160	2.16 ± 0.75	3.61 ± 2.46	2.83 ± 1.69	0.50	0.630
	Euglenophyta	0.10 ± 0.09*, c	0.50 ± 0.34	2.36 ± 1.34	**6.79**	**0.029**	0	0	0	–	–
	Streptophyta	0	0.06 ± 0.05	0.04 ± 0.03	2.32	0.180	0	0.03 ± 0.05	0.06 ± 0.01	2.84	0.135
	Chrysophyta	0.003 ± 0.0005	0.003 ± 0.005	0.01 ± 0.01	0.24	0.797	0	0	0.01 ± 0.003	**18.89**	**0.003**
	Xanthophyta	0.001 ± 0.001	0.002 ± 0.000	0.004 ± 0.006	0.45	0.656	0	0	0	–	–
	Общая	3.2 ± 1.2	7.5 ± 2.3	7.5 ± 3.3	3.29	0.108	2.6 ± 0.8	4.7 ± 2.7	3.3 ± 1.6	1.03	0.414
X	Bacillariophyta	0.70 ± 0.27*, b, c	0.14 ± 0.12	0.03 ± 0.03	**12.96**	**0.007**	0.40 ± 0.11	1.09 ± 0.91	0.18 ± 0.01	2.40	0.171
	Cyanobacteria	0.14 ± 0.10*, b, c	0.0007 ± 0.0006	0.0017 ± 0.0006	**6.12**	**0.036**	0.02 ± 0.02	0.04 ± 0.01	0.004 ± 0.003	3.04	0.122
	Chlorophyta	0.18 ± 0.13	0.04 ± 0.02	0.02 ± 0.01	4.26	0.070	0.02 ± 0.00	0.08 ± 0.09	0.03 ± 0.04	0.93	0.444
	Cryptophyta	1.15 ± 0.25*, c	0.56 ± 0.39	0.35 ± 0.25	**5.66**	**0.042**	0.11 ± 0.04	0.36 ± 0.23	0.09 ± 0.02	3.84	0.084
	Dinophyta	0.08 ± 0.04	0.36 ± 0.63	0.004 ± 0.01	0.81	0.488	0.25 ± 0.22	0.33 ± 0.15	0	3.46	0.100
	Euglenophyta	0.18 ± 0.06*, b, c	0	0.0007 ± 0.0012	**24.96**	**0.001**	0	0	0	–	
	Streptophyta	0.05 ± 0.02*, b, c	0.002 ± 0.003	0	**19.68**	**0.002**	0.02 ± 0.02	0.06 ± 0.05	0.07 ± 0.09	0.34	0.722
	Chrysophyta	0	0.005 ± 0.01	0.003 ± 0.005	0.57	0.594	0	0	0	–	–
	Xanthophyta	0	0	0	–	–	0	0	0	–	–
	Общая	2.50 ± 0.49*, c	1.11 ± 0.98	0.40 ± 0.28	**8.03**	**0.020**	0.81 ± 0.36	1.95 ± 1.31	0.37 ± 0.15	3.23	0.112

Таблица 5. Изменение индекса сапробности ($m \pm SD$) в плесах Ириклинского водохранилища в 2016–2018 гг.

Месяц	2016[a]	2017[b]	2018[c]	F	p
Чапаевский плес					
V	2.32 ± 0.18	2.38 ± 0.10	2.54 ± 0.03	2.69	0.147
VII	2.05 ± 0.02	1.98 ± 0.16	2.04 ± 0.04	0.51	0.627
X	2.00 ± 0.19	1.83 ± 0.03	2.05 ± 0.16	1.94	0.224
Приплотинный плес					
V	1.91 ± 0.18	1.81 ± 0.14	1.73 ± 0.10	1.23	0.357
VII	1.46 ± 0.04	1.60 ± 0.15*, c	1.41 ± 0.03	3.82	0.085
X	2.04 ± 0.15	2.14 ± 0.12	1.98 ± 0.20	0.72	0.525

Chlorophyta (r = –0.76 ... –0.89). В июле в ЧП с уровнем воды положительно коррелировала биомасса Cyanobacteria (r = 0.70), отрицательно – Chlorophyta и Euglenophyta (r = –0.75 и –0.71), в ПП отрицательно – число видов и биомасса Chrysophyta (r = –0.91 ... –0.93), со сбросом воды положительно – биомасса цианобактерий (r = 0.76). В октябре лишь в ПП получена положительная корреляция между уровнем водохранилища и показателями ФП – числом видов Chlorophyta, Cyanobacteria, общей биомассой ФП, биомассой Cyanobacteria, Dinophyta и Cryptophyta (r = 0.68 ... 0.74), а также отрицательная – числом видов диатомовых (r = –0.83).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные данные позволяют описать особенности сезонного развития и пространственного распределения ФП Ириклинского водохранилища при межгодовых колебаниях уровня и температуры воды. В мае в обоих плесах наибольшие количественные показатели ФП формировались в год с минимальными уровнем, объемом притока и сброса воды. При этом в ЧП в этих условиях отмечен максимальный индекс сапробности и повышение трофического статуса, оцененного по биомассе ФП. В июле наибольшие УВБ, общая биомасса ФП и биомасса Cyanobacteria в обоих плесах отмечены при максимальном уровне в 2017 г., в ПП одновременно увеличивался индекс сапробности. Однако показатели водного режима в июле 2017 г. почти не отличались от таковых в 2016 г. Очевидно, ведущую роль играла температура воды. При ее высоких значениях в 2017 г. количественные характеристики ФП были выше, чем в 2016 г., и незначительно отличались от полученных при минимальных значениях уровня, объема притока и сброса, но высокой температуре воды в 2018 г. В октябре наибольшие УВБ и биомасса ФП в ЧП отмечены при максимальных значениях объема притока и температуры воды (2016 г.), в ПП – при максимальных объемах притока и сброса, а также уровне воды в водохранилище (2017 г.).

Полученные данные не согласуются с частью выводов, сделанных при изучении Москворецких и Волжских водохранилищ (Даценко, 2007; Литвинов и др., 2003; Корнева, 2015; Эдельштейн и др., 2017; Korneva, Mineeva, 1996). Так, на примере ФП Можайского водохранилища показано, что максимальное обилие первичных продуцентов весной наблюдается при увеличении объема паводка, способствующем поступлению биогенных веществ с водосбора (Даценко и др., 2017). Одновременно в большинстве водохранилищ обнаружена отрицательная связь между биомассой ФП и уровнем воды, что объясняется увеличением поступления биогенных веществ из донных осадков (внутренней биогенной нагрузкой) при снижении уровня (Гончаров, Даценко, 2002; Даценко, 2007; Корнева, 2015). В Ириклинском водохранилище максимальный приток весной не приводил к увеличению количественных характеристик ФП, даже на фоне более высокой температуры воды. Снижение биомассы ФП при подъеме уровня наблюдалось лишь в мае, а в июле и октябре она возрастала. По-видимому, характер изменения ФП при увеличении уровня воды и объема притока зависит от ряда факторов, которые регулируют диффузный обмен между водной толщей и придонными слоями, а также поступление питательных веществ с водосбора и с водами питающей реки. Так, для оз. Балхаш показано, что связь между уровнем воды и развитием планктонных сообществ может быть как отрицательной, так и положительной, а направленность изменений определяется соотношением биогенных и органических веществ, накопленных в водоеме и поступающих с водосбора (Крупа и др., 2013). Такая ситуация может наблюдаться не только в разнотипных водоемах, но и в пределах одного водного объекта в разные годы, а также сезоны вегетационного периода. В Ириклинском водохранилище в годы с повышенным притоком и сбросом в мае речные воды разбавляли водную массу водохранилища, обогащенную питатель-

ными веществами, которые поступали с поверхностным стоком в начале и на пике половодья, а также были накоплены ранее. В межень этот пул включался в круговорот и расходовался, а увеличение притока в июле и октябре вновь обогащало водные массы питательными веществами, о чем свидетельствует повышение биомассы ФП и цианобактерий, а также индекса сапробности.

Объем притока и сброса, уровень и температура воды определяют разницу УВБ и биомассы ФП в верхнем (ЧП) и нижнем (ПП) участках водохранилища. Максимальные показатели ФП в мае и июле 2016–2018 гг., а также в октябре 2016 г. наблюдались в верхнем плесе. По-видимому, это в большей степени связано с аккумуляцией здесь веществ, приносимых р. Урал. Кроме того, известно, что вынос биогенных элементов из придонных слоев к поверхности водоема интенсивнее происходит при меньших глубинах (Гончаров, Абдуллаева, 2014; Даценко и др., 2017). Именно ЧП характеризуется меньшей глубиной, чем ПП (Соловых и др., 2013). Однако в октябре 2017 г. наибольшие биомасса и УВБ ФП отмечены в ПП, а в октябре 2018 г. различия почти отсутствовали. По нашему мнению, в октябре 2017 г., благодаря большому объему притока и максимальному сбросу воды, водные массы верхних участков, принимающие речные воды с высокой концентрацией биогенных веществ (Шашуловская и др., 2017), наиболее активно проникали в ПП и, наряду с более высокой температурой воды, дополнительно стимулировали развитие ФП. В октябре 2018 г., напротив, минимальный объем речных вод, а также более высокая температура воды, чем в другие годы, способствовали наименьшим различиям числа видов и биомассы ФП в обоих плесах.

Выводы. Межгодовые и сезонные изменения биомассы и числа видов ФП Ириклинского водохранилища определяются уровнем воды, ее притоком и сбросом, а также температурой. Изменения ФП верхнего и нижнего участков водохранилища происходят сходным образом: в мае в годы с большим объемом притока и высоким уровнем воды удельное число видов и биомасса ФП сокращается, а в июле и октябре – увеличивается. Максимальное число видов и биомасса ФП характерны для верхнего участка водохранилища, однако, осенью, при увеличении притока, уровня, сброса и температуры воды наибольшие показатели отмечены в низовье.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю признательность сотрудникам “СаратовНИРО” за помощь в сборе проб.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Государственного задания № 076-00005-18-00.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гончаров А.В., Абдуллаева К.М. 2014. Особенности фитопланктона Москворецких водохранилищ в связи с их глубоководностью и изменением уровня воды // Ученые записки Российского государственного гидрометеорологического университета. № 34. С. 128.

Гончаров А.В., Даценко Ю.С. 2002. Зависимость степени развития фитопланктона от уровня воды в москворецких водохранилищах // Актуальные проблемы водохранилищ: Тез. конф. Борок. С. 64.

Гусева К.А. 1959. К методике учета фитопланктона // Тр. Ин-та биологии водохр. АН СССР. Вып. 2. № 5. С. 44.

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

Даценко Ю.С., Пуклаков В.В., Эдельштейн К.К. 2017. Анализ влияния абиотических факторов на развитие фитопланктона в малопроточном стратифицированном водохранилище // Тр. Карел. науч. центра РАН. Вып. 10. С. 73.

Жукинский В.Н., Оксиюк О.П., Цееб Я.Я., Георгиевский В.Б. 1976. Проект унифицированной системы для характеристики континентальных водоемов и водотоков и его применение для анализа качества вод // Гидробиол. журн. Т. 12. № 6. С. 103.

Корнева Л.Г. 2015. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом.

Крупа Е.Г., Цой В.Н., Лопарева Т.А. и др. 2013. Многолетняя динамика гидробионтов озера Балхаш и ее связь с факторами среды // Вестник АГТУ. Серия: Рыб. хоз-во. № 2. С. 85.

Литвинов А.С., Пырина И.Л., Рощупко В.Ф. 2003. Сопряженность межгодовой изменчивости характеристик гидрометеорологического режима и продуктивности фитопланктона в Рыбинском водохранилище // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Тез. конф. Минск: Белорус. гос. ун-т. С. 302.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоемах. Фитопланктон и его продукция. 1984. Ленинград: ГосНИОРХ.

Минеева Н.М. 2004. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. Москва: Наука.

Сивохип Ж.П. 2014. Анализ эколого-гидрологической специфики трансграничного бассейна р. Урал в связи с регулированием стока // Вестник ВГУ. Серия: География. Геоэкология. № 3. С. 87.

Соловых Г.Н., Раимова Е.К., Осадчая Н.Д., Фабарисова Л.Г., Никитина Л.П. 2013. Гидробиологическая характеристика Ириклинского водохранилища. Екатеринбург: Урал. отд. РАН.

Шашуловская Е.А., Мосияш С.А., Филимонова И.Г., Гришина Л.В., Кузина Е.Г. 2017. Формирование гидрохимического режима верхнего течения р. Урал в условиях техногенного регулирования стока // Поволжский экологический журнал. № 4. С. 417. https://doi.org/10.18500/1684-7318-2017-4-417-425

Эдельштейн К.К., Пуклаков В.В., Даценко Ю.С. 2017. Экспериментально-теоретические основы диагноза и прогноза цветения в водохранилищах-источниках муниципального водоснабжения // Вода Magazine. № 4 (116). С. 34.

Korneva L.G., Mineeva N.M. 1996. Phytoplankton composition and pigment concentration as indicator of water quality in the Rybinsk Reservoir // Hydrobiologia. V. 322 (1/3). P. 255. https://doi.org/10.1007/BF00031837

Sládeček V. 1973. System of Water Quality from the Biological Point of View // Arch. Hydrobiol. Beih. 7. Ergebnisse der Limnologie. H. 7.

Wegl R. 1983. Index für die Limnosaprobität // Wasser und Abwasser. Bd 26.

Interannual Changes in Phytoplankton of the Iriklinsky Reservoir

E. A. Dzhaiani*

Russian Research Federal Institute for Fishery and Oceanography, Saratov Branch, Saratov, Russia

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

The interannual changes in the phytoplankton of the upper and lower parts of the Iriklinsky reservoir during different seasons of the vegetation period are described, depending on the level regime, inflow, discharge of water and its temperature. The found correlations show the leading role of the considered factors. It was revealed that in May an increase in the inflow and water level leads to depletion of the specific number of phytoplankton species and biomass, in contrast to the situation in July and October, when an increase in these indicators is observed. It is shown that the features of the ratio of the number of species and the biomass of phytoplankton in the upper and lower reaches are related to the level and discharge modes, as well as the water temperature.

Keywords: Iriklinsky Reservoir, phytoplankton, specific number of species, biomass, structure, seasonal and interannual changes

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 5, с. 458–468

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС, ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 574.58(1-7512)(571.13)

РАЗНООБРАЗИЕ И ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ СТОМАТОЦИСТ ХРИЗОФИТ В МЕЛКОВОДНОМ ЭВТРОФНОМ ВОДОЕМЕ НА ЮГЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2020 г. О. П. Баженова[a], *, И. Ю. Игошкина[a]

[a]*Омский государственный аграрный университет им. П.А. Столыпина, Омск, Россия*

**e-mail: olga52@bk.ru*

Поступила в редакцию 12.04.2019 г.
После доработки 22.07.2019 г.
Принята к публикации 23.09.2019 г.

По данным сканирующей электронной микроскопии, в планктоне мелководного эвтрофного водоема природного парка “Птичья гавань” (г. Омск), расположенного на юге Западной Сибири, выделено 105 морфотипов стоматоцист хризофит, объединенных в 20 групп. Разнообразие морфотипов значительно превышает видовое богатство хризофит (24 вида) в этом водоеме. Наиболее высокое разнообразие морфотипов (64) характерно для орнаментированных стоматоцист. Максимальное обилие стоматоцист наблюдается осенью, минимальное – зимой. Преобладают неорнаментированные стоматоцисты сферической формы без воротничка. Полученные данные могут быть использованы при создании палеолимнологических реконструкций.

Ключевые слова: хризофиты, стоматоцисты, морфотипы, планктон, водоем, Западная Сибирь

DOI: 10.31857/S0320965220040051

ВВЕДЕНИЕ

Хризофиты или золотистые водоросли, относящиеся к отделу Ochrophyta (M. Guiry, G. Guiry, 2018), представляют собой группу разнообразных по морфологии флагеллат, формирующих значительную часть биомассы фитопланктона в водоемах со средней и низкой продуктивностью (Kristiansen, 1986; Siver, 2003). В последние годы установлено, что в эвтрофных реках и озерах хризофиты могут создавать до 20% биомассы планктона (Баженова и др., 2012а; Волошко, 2017) и даже вызывать “цветение” воды (Nicholls, 1995; Watson et al., 2001). В условиях возрастающего антропогенного эвтрофирования и загрязнения водных объектов легкорастворимыми органическими веществами видовое богатство и обилие хризофит может резко возрастать, как это установлено, например, для фитопланктона рек и озер Омского Прииртышья (Баженова и др., 2012а, 2019).

Одна из особенностей хризофит классов Chrysophyceae и Synurophyceae – способность формировать покоящиеся стадии или стоматоцисты. Благодаря своему составу кремниевые стоматоцисты хорошо сохраняются в донных отложениях и поэтому широко применяются в палеолимнологических исследованиях в качестве индикаторов трофности водоемов, изменений климата и других параметров окружающей среды (Edlund et al., 1995; Smol, 1995; Vorobyova et al., 1996; Lotter et al., 1997; Wilkinson, Smol, 1998; Wilkinson et al., 1999; Rull, Vegas-Vilarrubia, 2000; Paterson et al., 2003; Фирсова, 2008). Изучение стоматоцист хризофит имеет важное значение и для оценки экологического состояния водных объектов, поскольку морфология стоматоцист для многих таксонов видоспецифична (Duff et al., 1995; Волошко, 2017).

В последние годы исследованиям стоматоцист в России уделяется повышенное внимание (Фирсова, Лихошвай, 2006; Баженова, Шаховал, 2011; Баженова и др., 2012б; Волошко, 2016; Снитько и др., 2016, 2018; Жукова и др., 2017; Снитько, Волошко, 2017, 2018; Фирсова и др., 2017; Шадрина, 2018), чему способствовало более широкое применение СЭМ и возросший интерес к изучению биоразнообразия водных экосистем в условиях повышенного антропогенного воздействия.

Природный парк “Птичья гавань” расположен в левобережной долине р. Иртыш в центре г. Омска (54°58′0″ с.ш., 73°23′0″ в.д.). Его своеобразным ядром служит одноименный водоем. Парк относится к особо охраняемым природным территориям регионального значения (Bazhenova, Igoshkina, 2016).

Сокращения: СЭМ – сканирующий электронный микроскоп.

Таблица 1. Прозрачность и температура воды водоема Птичья гавань в 2010–2012 гг.

Месяц	Прозрачность по диску Секки, см			Температура воды, °С		
	2010 г.	2011 г.	2012 г.	2010 г.	2011 г.	2012 г.
Апрель	60.0	78.0	98.0	8.0	9.0	10.5
Май	132.0	111.5	118.0	14.0	16.0	14.0
Июнь	134.0	141.0	163.0	18.0	20.5	25.0
Июль	49.0	96.0	97.0	24.0	20.0	30.0
Август	40.5	50.0	70.0	18.0	19.5	19.5
Сентябрь	38.5	145.0	86.0	16.0	15.0	8.0
Октябрь	71.0	115.0	143.0	7.0	7.0	6.0

Предыдущие исследования стоматоцист в Сибири проводили, в основном, на глубоководных олиготрофных водоемах, таких как озера Байкал (Фирсова, 2008; Фирсова, Лихошвай, 2006; Фирсова и др., 2008, 2017) и Телецкое (Митрофанова, 2012), отличающихся высоким разнообразием хризофит. Между тем, на юге Западной Сибири, где находится г. Омск, расположено огромное количество мелководных эвтрофных озер с малоизученным разнообразием стоматоцист, поэтому исследование особенностей их формирования в подобных водоемах актуально.

Цель работы – исследовать разнообразие и выявить особенности формирования стоматоцист хризофит в мелководном эвтрофном водоеме юга Западной Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Водоем природного парка “Птичья гавань” (далее – Птичья гавань) находится на пути поверхностного, грунтового и подземного стоков в сторону р. Иртыш, уровень воды в нем выше, чем в реке. После работ по реконструкции и дноуглублению (2007–2010 гг.) небольшие природные озера Птичьей гавани, ранее разделенные перемычками из отложений ила и водной растительности, были объединены в один большой водоем со значительной островной частью. Максимальная глубина водоема 2.7 м, средняя – 1.6 м. В период открытой воды 2010–2012 гг. измеряли температуру и прозрачность воды по диску Секки (табл. 1). Гидрохимический анализ проводили один раз в сезон.

Гидрохимический режим водоема отличался ярко выраженной нестабильностью (табл. 2). В период с зимы 2010 г. по весну 2011 г. его воды по ионному составу относились к классу сульфатных, начиная с лета 2011 г. – к классу гидрокарбонатных.

Нестабильность степени минерализации воды, ионного состава и других гидрохимических показателей обусловлена тем, что исследования проводили и в течение, и после мероприятий по дноуглублению и расчистке водоема при регулярной подкачке воды из р. Иртыш. Во время строительства обводного канала и реконструкции акватории были вскрыты подстилающие засоленные грунты, что повлекло за собой изменение ряда химических показателей. После окончания реконструкции в водоеме было отмечено снижение содержания кальция, азота нитратного, азота нитритного, азота аммонийного, хлоридов, фосфора общего. По некоторым показателям, ранее достигавшим высоких величин (сульфаты, магний, $БПК_5$, ХПК), также зафиксировано снижение концентраций (Баженова, Игошкина, 2014).

Материал по фитопланктону собирали в водоеме в 2008–2012 гг. С декабря 2009 г. по ноябрь 2012 г. количественные пробы объемом 0.5 л отбирали, как правило, один раз в месяц из поверхностного слоя воды на равномерно расположенных по акватории водоема шести станциях, фиксировали формалином и концентрировали осадочным методом. Для определения видового состава, численности и биомассы фитопланктона материал обрабатывали по общепринятым методикам (Федоров, 1979). Для дополнительных исследований планктона на содержание стоматоцист использовали качественные пробы, отобранные в 2008 и 2009 гг.

После соответствующей подготовки все пробы исследовали в СЭМ. Биомасса фитопланктона в 2009–2012 гг. колебалась в пределах 1.60–5.49 г/м^3, в водоеме наблюдалась начальная стадия “цветения”. Согласно комплексной классификации качества поверхностных вод суши (Оксиюк и др., 1993), Птичья гавань соответствует эвтрофной категории вод (Баженова, Игошкина, 2014).

Микрофотографии стоматоцист (312 экз.) сделаны на СЭМ Hitachi S3400N при увеличении в 2.1–21 тыс. раз в Институте водных и экологических проблем СО РАН (г. Барнаул). Перед исследованием проб в СЭМ материал освобождали от органических веществ методом холодного сжигания (Балонов, 1975).

Таблица 2. Гидрохимические показатели водоема Птичья гавань в 2010–2012 гг.

Показатель	2010 г.				2011 г.			2012 г.		
	зима	весна	лето	осень	весна	осень	зима	весна	лето	осень
Гидрокарбонаты, мг/дм^3	302.0 ± 11.06	137.30 ± 6.12	109.80 ± 5.29	188.60 ± 7.66	169.0 ± 7.10	206.20 ± 13.30	277.60 ± 10.30	186.0 ± 12.0	246.0 ± 16.0	253.0 ± 10.0
Сульфаты, мг/дм^3	487.0 ± 38.09	242.50 ± 20.98	216.50 ± 19.16	297.30 ± 24.81	221.40 ± 20.40	187.80 ± 17.10	243.0 ± 22.0	173.0 ± 17.0	192.0 ± 18.0	202.0 ± 19.0
Кальций, мг/дм^3	177.50 ± 11.38	64.30 ± 4.25	54.70 ± 3.65	88.80 ± 5.79	51.20 ± 3.40	22.0 ± 1.60	51.10 ± 3.40	22.40 ± 1.60	76.80 ± 5.0	78.20 ± 5.10
Магний, мг/дм^3	98.60	24.00	28.80	38.30	43.20	59.70	71.60 ± 18.70	64.10 ± 6.80	41.0 ± 4.20	40.10 ± 4.20
Натрий + калий, мг/дм^3	108.0	116.20	95.20	114.20	97.0	92.70	103.50 ± 21.70	55.0 ± 9.0	82.0 ± 17.20	96.80 ± 15.50
Азот нитратный, мг/дм^3	0.307 ± 0.080	0.103 ± 0.030	0.017 ± 0.008	0.053 ± 0.020	<0.010	<0.010	0.017 ± 0.008	<0.010	0	0.019 ± 0.009
Азот нитритный, мг/дм^3	0.005 ± 0.005	0.031 ± 0.008	0.020 ± 0.007	0.010 ± 0.005	<0.010	0.106 ± 0.280	<0.005	<0.005	<0.005	<0.005
Азот аммонийный, мг/дм^3	0	0	0	0	0	0	0.65 ± 0.05	0	0	0
Хлориды, мг/дм^3	219.80 ± 7.99	89.70 ± 4.09	92.35 ± 4.17	101.70 ± 4.45	92.90 ± 4.20	86.10 ± 4.0	105.30 ± 4.60	69.10 ± 3.50	86.90 ± 4.0	96.10 ± 4.30
pH	7.31 ± 0.10	7.84 ± 0.10	8.50 ± 0.10	7.90 ± 0.10	7.95 ± 0.10	8.20 ± 0.10	7.10 ± 0.10	8.0 ± 0.10	7.10 ± 0.10	8.0 ± 0.10
Сумма ионов, мг/дм^3	1392.90	674.0	597.30	828.90	675.0	654.50	852.10 ± 57.70	597.0 ± 37.0	724.0 ± 44.0	766.20 ± 41.50
Фосфор общий, мг/дм^3	0.110 ± 0.030	0.040 ± 0.025	0.049 ± 0.030	0.020 ± 0.022	0.020 ± 0.020	0.058 ± 0.028	0.040 ± 0.025	0.029 ± 0.024	0.035 ± 0.025	0.037 ± 0.025
БПК$_5$, мгО/дм^3	1.55 ± 0.39	4.26 ± 0.56	2.43 ± 0.45	2.13 ± 0.43	2.17 ± 0.43	2.19 ± 0.43	1.20 ± 0.40	3.27 ± 0.50	<1.0	2.50 ± 0.40
ХПК, мгО/дм^3	59.0 ± 4.84	56.30 ± 4.68	58.50 ± 4.81	52.80 ± 4.47	40.40 ± 3.70	24.90 ± 2.79	28.80 ± 3.0	31.0 ± 3.20	26.80 ± 2.90	30.10 ± 3.10
Жесткость общая, мМ/дм^3	16.97 ± 1.29	5.18 ± 0.43	5.10 ± 0.42	7.58 ± 0.60	6.12 ± 0.50	6.01 ± 0.49	8.44 ± 0.67	6.39 ± 0.52	7.20 ± 0.58	7.20 ± 0.58

Примечание. Даны средние значения и их ошибки. БПК$_5$ – биологическое потребление кислорода; ХПК – химическое потребление кислорода.

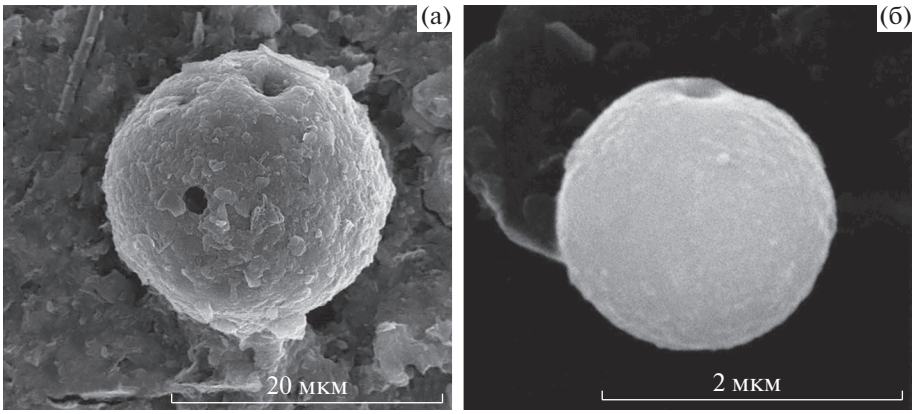

Рис. 1. Стоматоцисты хризофитовых водорослей из Птичьей гавани с максимальным (а) и минимальным (б) размерами.

Систематика хризофит приведена в соответствии с AlgaeBase (M. Guiry, G. Guiry, 2018). Стоматоцисты описаны согласно правилам и терминологии, принятым Международной рабочей группой по исследованию статоспор (стоматоцист) (International Statospore Working Group – ISWG) (Cronberg, Sandgren, 1986; Duff et al., 1995). Группы стоматоцист выделяли по форме и характеру орнаментации, морфотипы внутри каждой группы – с учетом морфологии поры и воротничка.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В планктоне Птичьей гавани идентифицировано 24 вида хризофит, способных образовывать стоматоцисты, в том числе из класса Chrysophyceae – 19, из класса Synurophyceae – 5. В их составе зарегистрированы представители восьми родов, наибольшим видовым богатством характеризуются роды *Kephyrion* Pascher (9 видов) и *Pseudokephyrion* Pasher (5 видов). В родах *Mallomonas* Perty и *Dinobryon* Ehrenberg отмечено по три вида, в родах *Microglena* Ehrenberg, *Synura* Ehrenberg, *Ochromonas* Wyssotzky и *Chrysococcus* Klebs – по одному.

Несмотря на относительно низкое видовое богатство хризофит в фитопланктоне Птичьей гавани (5.8% общего количества идентифицированных видов), они принимают значительное участие в формировании доминирующего комплекса. Более трети (37.5%) видов хризофит, найденных в водоеме, являются доминантами. Среди них особо выделяется *Chrysococcus biporus* Skuja, лидирующий в фитопланктоне во все сезоны года. Реже в комплекс доминантов входят *Kephyrion inconstans* (Schmid) Bourrelly и *Ochromonas crenata* Klebs, хотя также встречаются в пробах круглогодично и формируют высокую численность (Баженова, Игошкина, 2014).

Сезонную динамику обилия стоматоцист в планктоне водоема рассматривали на примере 2012 г., когда были изучены пробы всех сезонов года. Всего в 2012 г. найдено 70 экз. стоматоцист, их максимальное обилие отмечено осенью – 35 экз., весной в пробах найдено 26, летом – 8, зимой всего 1 стоматоциста.

Размеры стоматоцист варьировали в широких пределах – от 1.86 до 21.24 мкм. Средний диаметр достигал 8.40 ± 2.78 мкм. Самая крупная стоматоциста обнаружена в водоеме осенью перед ледоставом (31.10.2012 г.), самая мелкая – весной (16.05.2012 г.) (рис. 1).

В составе стоматоцист водоема Птичьей гавани выделено 20 групп морфотипов, включающих 105 морфотипов (табл. 3, рис. 2).

Большинство стоматоцист имели сферическую форму (270 экз. или 86.54% их общего количества). Гораздо реже встречались стоматоцисты с овальной (15 экз.), яйцевидной (12) и сплющенной (11) формами, очень редко – с обратнояйцевидной (3) и неопределенной (1).

Распределение стоматоцист различной формы по сезонам (данные 2012 г.) характеризовалось такой же закономерностью (рис. 3).

В целом за весь период исследований в планктоне преобладали неорнаментированные стоматоцисты (215 экз. или 68.91%), среди них выделен 41 морфотип. Наиболее высокое разнообразие морфотипов (64) отмечено у орнаментированных стоматоцист, составляющих ~1/3 (97 экз. или 31.09%) их общего количества. В сезонном аспекте характерно возрастание количества орнаментированных стоматоцист от весны к осени (рис. 3). В течение всего периода исследований и во все сезоны года в планктоне Птичьей гавани доминировали стоматоцисты без воротничка – 213 экз. или 68.27% их общего числа.

Только для нескольких стоматоцист, обнаруженных в Птичьей гавани, установлена видовая принадлежность. Поскольку они представляют наибольший интерес, ниже приводим их описание.

Таблица 3. Морфологические группы и подгруппы стоматоцист из планктона Птичьей гавани

Группа и подгруппа	Число морфотипов	
	без воротничка	с воротничком
Неорнаментированные		
Сферические	7	13
Овальные	5	4
Яйцевидные	–	4
Обратнояйцевидные	1	–
Сплющенные	5	2
Всего	18	23
Орнаментированные		
Сферические:		
шероховатые	6	7
с шипами	–	2
бородавчатые	–	6
с коническими выростами	–	8
с палочковидными выростами	1	6
с палочковидными и коническими выростами	–	2
с гребнями	–	3
поверхность с выемками	4	2
с вариабельным ретикулом	2	–
с правильным ретикулом	–	1
со сложной орнаментацией	1	5
Овальные:		
шероховатые	1	–
поверхность с выемками	1	–
Яйцевидные шероховатые	–	4
Неправильной формы шероховатые	1	1
Всего	17	47
Общее число	105	

Наиболее распространенный морфотип стомацист, найденных во все сезоны года, – неорнаментированные сферические без воротничка (рис. 2а). Диаметр стоматоцист 3.70–10.43 мкм, пора вдавленная, диаметром 0.39–1.04 мкм, без аннулуса. Этот морфотип сходен со стоматоцистами 1, 9, 15 Duff et Smol, 1988 emend. Zeeb et Smol, 1993, стоматоцистой 42 Duff et Smol, 1991 (Duff et al., 1995), и стоматоцистой 103 Firsova et Likhoshway (Фирсова, Лихошвай, 2006), но отличается от них меньшим размером. Согласно литературным данным (Волошко, 2017; Снитько и др., 2018; Фирсова, Лихошвай, 2006; Фирсова и др., 2017, 2018; Duff et al., 1995; Pang, Wang, 2014; Wilkinson et al., 2001), эти стоматоцисты могут продуцироваться несколькими видами хризофит – *Paraphysomonas* sp., *Synura petersenii* Korshikov, *Chrysosphaerella longispina* Lauterborn emend. Nicholls, *Ch. brevispina* Korschikov emend. Harris et Bradley, *Ch. conradii* Bourrelly и *Chrysolepidomonas dendrolepidota* Peters et Andersen, однако, в водоеме во время исследований они не обнаружены.

К группе сферических неорнаментированных принадлежит стоматоциста с воротничком и аннулусом, имеющая большое сходство со стоматоцистой 156 Zeeb et Smol, 1993 (рис. 4а). Стоматоциста с гладкой поверхностью, диаметром 9.04 мкм, правильная пора (диаметр 0.6 мкм) окружена широким плоским аннулусом (диаметр 2.3 мкм) и валикообразным воротничком (ширина 0.74 мкм). Найдена в мае 2009 г. Диаметр стоматоцисты несколько меньше, чем у найденной в оз. Байкал (9.5–11.0 мкм). Согласно данным Фирсовой и др. (2017), эта стоматоциста продуцируется широко распространенным видом *Chrysosphaerella coronacircumspina* Wjuek et Kristiansen, но в Птичьей гавани он не обнаружен.

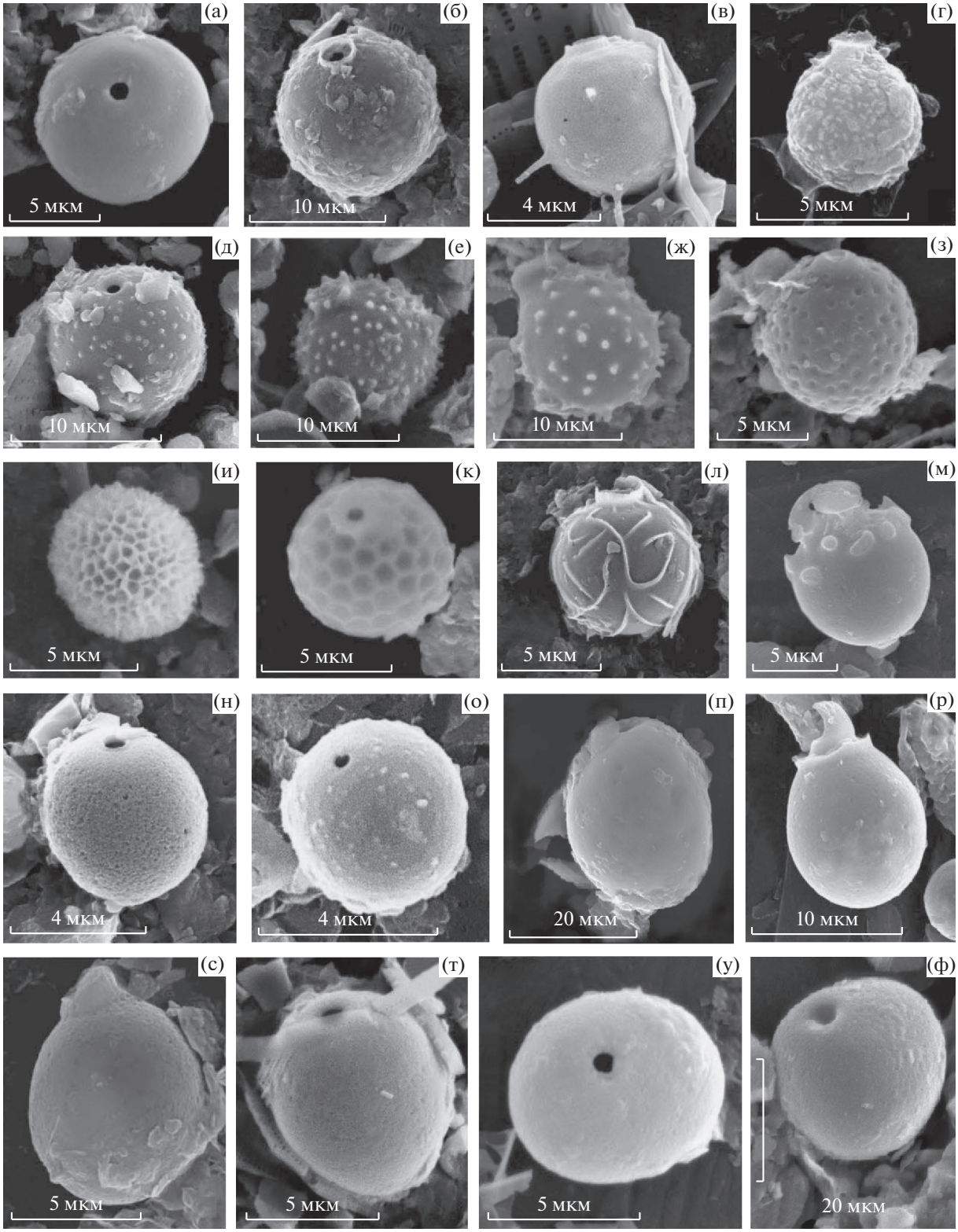

Рис. 2. Группы морфотипов стоматоцист из планктона Птичьей гавани: а – сферические гладкие; б – сферические шероховатые; в – сферические с шипами; г – сферические бородавчатые; д – сферические с коническими выростами; е – сферические с палочковидными выростами; ж – сферические с палочковидными и коническими выростам; з – сферические с выемками; и – сферические с вариабельным ретикулом; к – сферические с правильным ретикулом; л – сферические с гребнями; м – сферические со сложной орнаментацией; н – овальные гладкие; о – овальные шероховатые; п – овальные с выемками; р – яйцевидные гладкие; с – яйцевидные шероховатые; т – обратнояйцевидные гладкие; у – сплющенные гладкие; ф – неправильной формы шероховатые.

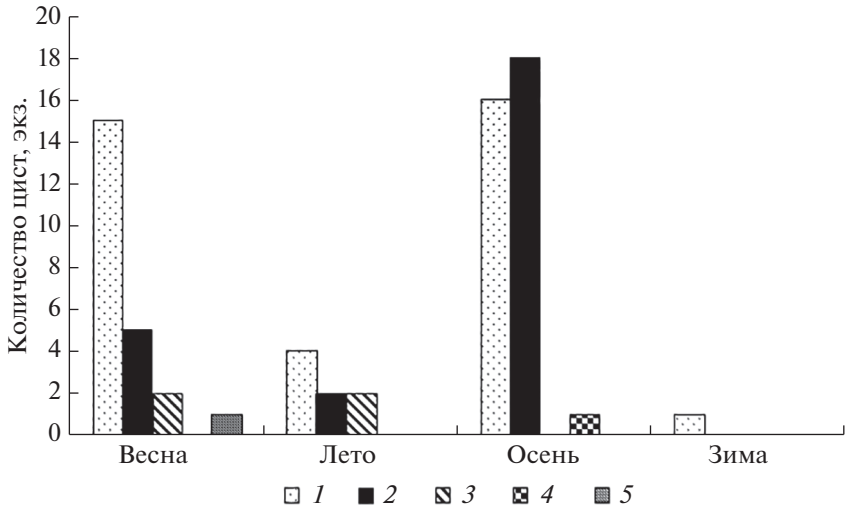

Рис. 3. Встречаемость стоматоцист различной формы в планктоне Птичьей гавани по сезонам 2012 г.: *1* – сферические неорнаментированные; *2* – сферические орнаментированные; *3* – овальные неорнаментированные; *4* – овальные орнаментированные; *5* – яйцевидные неорнаментированные.

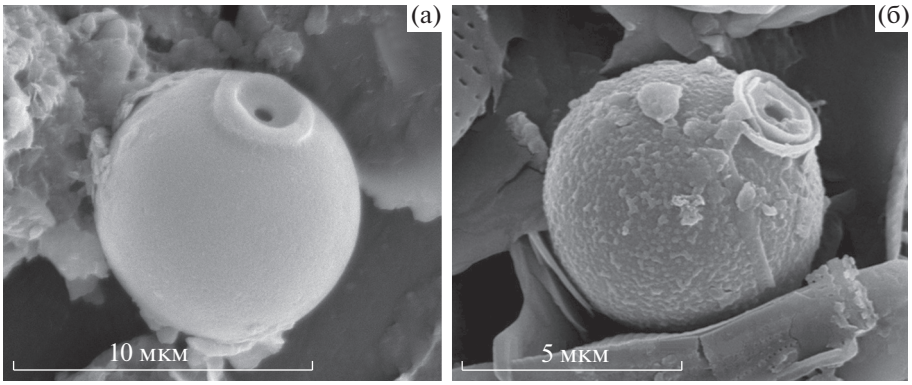

Рис. 4. Стоматоцисты из водоема Птичья гавань: а – стоматоциста 156 Zeeb et Smol, 1993; б – стоматоциста 75 Duff et Smol, 1991.

Из группы сферических шероховатых зарегистрирована стоматоциста 75 Duff et Smol, 1991 (рис. 4б). Стоматоциста с шероховатой поверхностью, диаметром 6.70 мкм, пора (диаметр 0.48 мкм) окружена сложным воротничком шириной 2.43 мкм. Найдена в июле 2009 г. От стоматоцисты 75 Duff et Smol, 1991 отличается меньшим диаметром (Duff et al., 1995). Эти стоматоцисты продуцирует *Dinobryon bavaricum* Imhof, в Птичьей гавани вид не встречен, но обнаружен в р. Иртыш (Баженова и др., 2019), откуда в водоем происходит регулярная закачка воды.

Стоматоциста на рис. 2л сходна со стоматоцистой 111 (Zeeb et al., 1990) и стоматоцистой 223 Firsova et Likhoshway (Фирсова, Лихошвай, 2006; Фирсова и др., 2017), которую продуцирует широко распространенный вид *Spiniferomonas trioralis* (Takahashi) Preisig et Hibberd (Волошко, 2017). Стоматоциста сферическая, диаметр 7.6 мкм, поверхность покрыта низкими изогнутыми гребнями, варьирующими по длине и направлению. Воротничок цилиндрический, диаметром 2.5 мкм, высотой 0.8 мкм. Край воротничка зубчатый. Зарегистрирована в октябре 2012 г. Присутствие этих стоматоцист связывают с эвтрофными условиями водоема (Zeeb et al., 1990, 1994).

Стоматоциста на рис. 2р похожа на стоматоцисту 135 Duff et Smol, 1992, продуцируемую различными видами рода *Uroglena*, с широкой толерантностью к pH среды (Duff et al., 1995). Форма стоматоцист от яйцевидной до овальной, поверхность гладкая, размеры (8.0–9.6) × (10.0–11.7) мкм. Правильная пора (диаметр 0.57 мкм) окружена тремя воротничками. Второй воротничок имеет крючкообразный выступ, нависающий над первым воротничком. Край третьего (внешнего) воротнич-

ка обычно волнистый. Обнаружена в мае 2009 и 2012 гг., июле 2008 и 2010 гг.

Стоматоциста на рис. 2т очень сходна со стоматоцистой 196 Duff et Smol, 1994, emend. Wilkinson et Smol. Возможно, продуцируется *Chrysoxys major* Skuja (Wilkinson et al., 2001). Стоматоциста обратнояйцевидная с гладкой поверхностью, размеры (7.03–9.74) × (8.10–10.7) мкм. Пора мелкая, вдавленная, диаметром 0.51–0.76 мкм. Найдена в июле 2008 г. и мае 2009 г.

Указанные выше виды хризофит не обнаружены в водоеме во время наших исследований.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Наиболее полные исследования разнообразия стоматоцист хризофит проводили, в основном, в глубоководных олиготрофных и мезотрофных озерах. Приведенные в статье сведения относятся к другому типу водных объектов – мелководным эвтрофным водоемам юга Западной Сибири и существенно дополняют ранее опубликованные результаты (Баженова, Шаховал, 2011; Баженова и др., 2012б).

Сведения о сезонном распределении обилия стоматоцист в водоеме Птичья гавань соответствуют закономерностям, выявленным для планктона оз. Байкал, где максимальная численность стоматоцист наблюдалась в летне-осенний период (Святенко и др., 2002) или осенью (Фирсова и др., 2008, 2017). Авторы связывают это явление с минимальной концентрацией биогенов в воде и окончанием жизненного цикла хризофит. Следует отметить, что весной 2012 г. в планктоне Птичьей гавани также наблюдали высокое обилие стоматоцист, хотя и ниже, чем осенью. В это время в водоеме было отмечено минимальное за год содержание общего фосфора и нитратного азота, но повышенное содержание легко окисляемых органических веществ (по БПК$_5$) (табл. 2), а поскольку хризофиты, как и другие флагелляты, способны к поглощению растворенной органики (Корнева, 2009), то, по-видимому, они не испытывали недостатка в питании в это время.

Размеры стоматоцист из планктона Птичьей гавани отличаются более широкими пределами варьирования, чем в других водоемах. Например, диаметр стоматоцист в планктоне оз. Байкал колебался в пределах 3.3–12.8 мкм (Фирсова и др., 2017), в других водных объектах Омского Прииртышья – 2.82–12.58 мкм (Баженова, Шаховал, 2011; Баженова и др., 2012б), в оз. Телецкое – 2.7–12.7 мкм (Баженова и др., 2012б). По данным Снитько и Волошко (2018), в водоемах Южного Урала минимальный диаметр цист составлял 2 мкм, у одной из обнаруженных нами стоматоцист диаметр был 1.86 мкм, диаметр поры – 0.19 мкм (рис. 1б). Известно (Моисеенко, 2011), что к измельчанию клеток водорослей приводит эвтрофирование и длительное токсическое загрязнение тяжелыми металлами водных объектов. Эти процессы характерны в настоящее время для среднего течения р. Иртыш, откуда в Птичью гавань регулярно закачивается вода. Ранее в р. Иртыш зарегистрировано статистически достоверное измельчание домиков эвгленовой водоросли *Trachelomonas volvocina* (Ehr.) Ehr. до диаметра 5.0 мкм (Гульченко и др., 2016), хотя согласно определителям эвгленовых водорослей (Попова, 1966; Сафонова, 1987) его наименьший диаметр составляет 6.0 мкм. У некоторых из описанных нами стоматоцист с установленной видовой принадлежностью также отмечено уменьшение размеров по сравнению с литературными данными (Duff et al., 1995; Фирсова, Лихошвай, 2006; Фирсова и др., 2017).

Разнообразие морфотипов стоматоцист в водоеме Птичьей гавани значительно превышает количество идентифицированных видов хризофит. Подобное явление характерно как для обследованных водных объектов Омского Прииртышья (Баженова, Шаховал, 2011; Баженова и др., 2012б), так и ряда других водоемов. Например, в высокогорном олиготрофном оз. Санабрия (Lake Sanabria) в Испании выявлено 15 видов хризофит и 27 морфотипов стоматоцист в верхнем слое донных отложений (De Hoyos et al., 1998), в оз. Телецкое – 30 видовых и внутривидовых таксонов (ВВТ) хризофит и 70 морфотипов (Митрофанова, 2012), в планктоне оз. Байкал – до 37 ВВТ хризофит (Воробьева и др., 1992) и 142 морфотипа стоматоцист (Фирсова, Лихошвай, 2006; Фирсова и др., 2017, 2018). По мнению Е.Ю. Митрофановой (2012), с одной стороны, это может свидетельствовать о наличии в водоеме неидентифицированных видов хризофит, с другой – о полиморфизме стоматоцист даже у одного вида. Мы считаем верными оба этих суждения, а высокое разнообразие морфотипов стоматоцист в Птичьей гавани связываем с ярко выраженной нестабильностью гидрохимического режима водоема во время проведения исследований.

Отличительная черта хризофит в планктоне мелководного эвтрофного водоема Птичья гавань – доминирование неорнаментированных сферических стоматоцист без воротничка. В планктоне глубоководных озер Телецкое (Баженова и др., 2012б; Митрофанова, 2012) и Байкал (Фирсова, 2008; Фирсова, Лихошвай, 2006; Фирсова и др., 2008, 2017) преобладают орнаментированные стоматоцисты с различными выростами и шипами. Возможно, это связано с приспособлением к парению в условиях слабоминерализованных глубоководных водоемов. Сходство с нашими данными обнаружено в составе стоматоцист неглубоких водохранилищ Польши (Piątek, 2007) и малых пресноводных водоемов Южного Урала (Снитько и др., 2018).

Видовая принадлежность большинства стоматоцист, найденных в планктоне Птичьей гавани, к настоящему времени не установлена. Только для некоторых из обнаруженных стоматоцист известны виды, которые их продуцируют, но они еще не найдены в водоеме. Это характерно для многих подобных работ, поскольку, как отмечала Волошко (2017), для достоверной видовой идентификации стоматоцист необходимо изучение полных жизненных циклов хризофит в культуре.

Выводы. В планктоне водоема "Птичья гавань" выявлено 105 морфотипов стоматоцист хризофит, объединенных в 20 групп. Разнообразие морфотипов значительно выше видового богатства хризофит, что характерно и для водных объектов Омского Прииртышья и многих других водоемов. Наиболее высокое разнообразие морфотипов (64) зарегистрировано у орнаментированных стоматоцист. В сезонной динамике отмечено возрастание количества орнаментированных стоматоцист от весны к осени. Наибольшее обилие стоматоцист наблюдается осенью, минимальное – зимой. Размеры стоматоцист колеблются от 1.86 до 21.24 мкм (в среднем 8.40 ± 2.78 мкм). Преобладают неорнаментированные стоматоцисты сферической формы без воротничка, что может быть связано с мелководностью, нестабильностью гидрохимического режима и высоким трофическим уровнем водоема. У большинства найденных стоматоцист видовая принадлежность к настоящему времени не установлена. Полученные данные подтверждают общепринятое мнение, что одни и те же виды хризофит в различных условиях среды могут формировать отличающиеся по строению и размерам стоматоцисты.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнялась в рамках инициативной темы "Фитопланктон водоема природного парка "Птичья гавань" (г. Омск)" № госрегистрации 01200906880, 2010–2014 гг. без финансирования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баженова О.П., Игошкина И.Ю. 2014. Фитопланктон и экологическое состояние водоема природного парка "Птичья Гавань" (г. Омск). Омск: Изд-во "Вариант-Омск".

Баженова О.П., Шаховал В.Е. 2011. Первые сведения о цистах хризофитовых водорослей из планктона водных объектов Омского Прииртышья // Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования: Матер. Всерос. конф. с междунар. участием. Томск. С. 21.

Баженова О.П., Барсукова Н.Н., Герман Л.В. и др. 2012а. Chrysophyta водоемов и водотоков Омского Прииртышья (Россия) // Альгология. Т. 22. № 3. С. 286. (*Bazhenova O.P., Barsukova N.N., German L.V. et al.* 2012a. Chrysophyta of Water Bodies of Omsk Priirtyshye (Russia) // Int. J. Algae. V. 14. № 4. P. 315).

Баженова О.П., Митрофанова Е.Ю., Шаховал В.Е. 2012б. Стоматоцисты хризофитовых водорослей из водных объектов Омского Прииртышья и озера Телецкое (Горный Алтай, Россия) // Сиб. экол. журн. № 4. С. 571. (*Bazhenova O.P., Mitrofanova E.Yu., Shakhoval V.E.* 2012b. Stomatocysts of chrysophyte algae from bodies of water in territory near Irtysh river in Omsk Region and Lake Teletskoe in Gorny Altai, Russia // Contemporary Problems of Ecology. V. 5. № 4. P. 423).

Баженова О.П., Барсукова Н.Н., Игошкина И.Ю. и др. 2019. Фитопланктон Омского Прииртышья. Омск: Изд-во ФГБОУ ВО Омский ГАУ.

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

Волошко Л.Н. 2016. Золотистые водоросли (Chrysophyta) водоемов Севера России. Разнообразие стоматоцист // Ботан. журн. Т. 101. № 11. С. 1257.

Волошко Л.Н. 2017. Золотистые водоросли водоемов Севера России. Санкт-Петербург: Реноме.

Воробьева С.С., Бондаренко Н.А., Карпов С.А. и др. 1992. К изучению видового состава Chrysophyta озера Байкал // Альгология. Т. 2. № 3. С. 68.

Гульченко Я.И., Баженова О.П., Алейникова В.С. 2016. Размерные характеристики *Trachelomonas volvocina* (Ehrenberg) Ehrenberg из планктона среднего течения реки Иртыш // Вестник Омского государственного аграрного университета. № 3(23). С. 135.

Жукова К.В., Баженова О.П., Игошкина И.Ю. 2017. Стоматоцисты хризофитовых водорослей из планктона водоема природного парка "Птичья гавань" (г. Омск) // Всемирный день охраны окружающей среды (Экологические чтения – 2017): Матер. Междунар. науч.-практ. конф. (3–5 июня 2017 г.) Омск: ЛИТЕРА. С. 120.

Корнева Л.Г. 2009. Формирование фитопланктона водоемов бассейна Волги под влиянием природных и антропогенных факторов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург. 48 с.

Митрофанова Е.Ю. 2012. Разнообразие стоматоцист золотистых водорослей в планктоне Телецкого озера // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Матер. XI междунар. науч.-практ. конф. Барнаул: АРТИКА. С. 139.

Моисеенко Т.И. 2011. Устойчивость водных экосистем и их изменчивость в условиях токсичного загрязнения // Экология. № 6. С. 441.

Оксиюк О.П., Жукинский В.Н., Брагинский П.Н. и др. 1993. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиол. журн. Т. 29. № 4. С. 62.

Попова Т.Г. 1966. Эвгленовые водоросли // Флора споровых растений СССР. Москва; Ленинград: Наука. Т. 8.

Сафонова Т.А. 1987. Эвгленовые водоросли Западной Сибири. Новосибирск: Наука.

Святенко Г.С., Павлов Б.К., Пешкова Е.В. 2002. Сезонные изменения фитопланктона в Южном Байкале в 1989–1991 гг. // Сиб. экол. журн. № 4. С. 491.

Снитько Л.В., Волошко Л.Н. 2017. Золотистые водоросли (Chrysophyceae, Synurophyceae) в подледном планктоне озер Восточных предгорий Южного Урала // Тез. докл. III Междунар. конф. “Биоиндикация и мониторинг пресноводных экосистем”. Санкт-Петербург. С. 301.

Снитько Л.В., Волошко Л.Н. 2018. О находках стоматоцист золотистых водорослей (Chrysophyceae, Synurophyceae) на Южном Урале // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге: Сб. матер. докл. IV Всерос. науч. конф. с междунар. участием. Санкт-Петербург: С. 422.

Снитько Л.В., Снитько В.П., Блинов И.А., Волошко Л.Н. 2016. Золотистые водоросли (Chrysophyta) в водоемах восточных предгорий Южного и Среднего Урала // Ботан. журн. Т. 101. № 12. С. 1361.

Снитько Л.В., Снитько В.П., Блинов И.А. 2018. Формирование и морфология стоматоцист золотистых водорослей (Chrysophyceae, Synurophyceae) в планктоне водоемов Южного Урала // Междунар. журн. прикл. и фундамент. исследований. № 11(1). С. 114. http://applied-research.ru/ru/article/view?id=12460.

Федоров В.Д. 1979. О методах изучения фитопланктона и его активности. Москва: Изд-во МГУ.

Фирсова А.Д. 2008. Разнообразие современных и ископаемых стоматоцист золотистых водорослей некоторых водоемов Азии и их стратиграфическое значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва.

Фирсова А.Д., Лихошвай Е.В. 2006. Атлас цист хризофитовых водорослей озера Байкал. Новосибирск: Наука.

Фирсова А.Д., Кузьмина А.Е., Томберг И.В. и др. 2008. Сезонная динамика формирования стоматоцист хризофитовых водорослей в планктоне Южного Байкала // Изв. РАН. Сер. биол. Т. 5. С. 589.

Фирсова А.Д., Бессудова А.Ю., Лихошвай Е.В. 2017. Новые данные о стоматоцистах хризофитовых из озера Байкал // Acta Biologica Sibirica. V. 3(4). С. 113.

Фирсова А.Д., Бессудова А.Ю., Лихошвай Е.В. 2018. Стоматоцисты хризофитовых в притоках северной оконечности озера Байкал // Acta Biologica Sibirica. V. 4 (4). С. 25.

Шадрина С.Н. 2018. Разнообразие стоматоцист золотистых водорослей восточной части Финского залива // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге: Сб. матер. докл. IV Всерос. науч. конф. с междунар. участием. Санкт-Петербург: С. 484.

Bazhenova O.P., Igoshkina I.Yu. 2016. Formation of Symbiotic Communities of Ciliates, Algae and Cyanobacteria in a Waterbody of the Ptich’ya Gavan Nature Park (Omsk) // Inland Wat. Biol. V. 9(3). P. 268. https://doi.org/10.1134/S1995082916030032

Cronberg G., Sandgren C.D. 1986. A proposal for the development of standardized nomenclature and terminology for chrysophycean statospores // Chrysophytes: Aspects and Problems. Cambridge: Cambridge University Press. P. 317.

De Hoyos C., Aldasoro J.J., Toro M. et al. 1998. Specific composition and ecology of chrysophyte flagellates in Lake Sanabria (NW Spain) // Hydrobiologia. V. 369/370. P. 287.

Duff K.E., Zeeb B.A., Smol J.P. 1995. Atlas of Chrysophycean cysts // Dev. Hydrobiol. 99. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.

Edlund M.B., Stroemer E.F., Pilskaln C.H. 1995. Siliceous microfossil succession in the recent history of two basins in Lake Baikal, Siberia // J. Paleolimnol. V. 14. P. 165.

Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. 2018. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. http://www.algaebase.org (дата обращения 10.02.2018).

Kristiansen J. 1986. Silica-scale bearing chrysophytes as environmental indicators // Brit. Phycol. V. 21. P. 435–436.

Lotter A.F., Birks H.J.B., Hofmann W. et al. 1997. Modern diatom, cladocera, chironomid, and chrysophyte stomatocyst assemblages as quantitative indicators for the reconstruction of past environmental conditions in the Alps. I. Climate // J. Paleolimnol. V. 18. P. 395.

Nicholls K.H. 1995. Chrysophyte blooms in the plankton and neuston of marine and freshwater systems // Chrysophyte algae. Distribution, phylogeny and development. N.Y.: Cambridge University Press. P. 181.

Pang W., Wang Q. 2014. Chrysophycean stomatocysts from the Aershan Geological Park (Innern Mongolia), China // Phytotaxa. V. 187(1). P. 1.

Paterson A.M., Betts-Piper A.A., Smol J.P. et al. 2003. Diatom and Chrysophyte algal response to long-term PCB contamination from a point-sourse in Northern Labrador, Canada // Water, Air and Soil Pollution. V. 145. P. 377.

Piątek J. 2007. Chrysophyte stomatocysts from sediments in a man-made water reservoir in central Poland // Ann. Bot. Fennici. V. 44. P. 186.

Rull V., Vegas-Vilarrubia T. 2000. Chrysophycean stomatocysts in Caribbean mangrove // Hydrobiologia. V. 428. P. 145.

Siver P.A. 2003. The Synurophyceae // Freshwater algae of North America. N.Y. P. 523.

Smol J.P. 1995. Applicatoin of chrysophytes to problems in paleolimnology // Chrysophyte algae. Distributon, phylogeny and development. New York: Cambridge University Press. P. 232.

Vorobyova S.S., Pomazkina G.V., Baranova E.Yu. et al. 1996. Chrysophycean cysts (stomatocysts) from Lake Baikal and Irkutsk Reservion, Siberia // J. Paleolimnol. V. 15. P. 271.

Watson S.B., Satchwill T., McCauley E. 2001. Drinking water taste and odour: a chrysophyte perspective // Nova Hedwigia, Beiheft. V. 122. P. 119.

Wilkinson A.N., Smol J.P. 1998. Chrysophycean stomatocyst flora from south-central Ontario lakes // Can. J. Bot. V. 76. P. 836.

Wilkinson A.N., Roland I.H., Smol J.P. 1999. Chrysophyte stomatocysts as paleolimnological indicators of environmental change due to cottage development and acidic deposition in the Muskoka-Halburton region, Ontario, Canada // J. Paleolimnol. V. 22. P. 17.

Wilkinson A.N., Zeeb B.A., Smol J.P. 2001. Atlas of Chrysophycean cysts. V. II. Dordrecht: Kluver Academic Publishers.

Zeeb B.A., Duff K.E., Smol J.P. 1990. Morphological descriptions and stratigraphic profiles of chrysophycean stomatocysts from the recent sediments of Little Round Lake, Ontario // Nova Hedwigia, Beiheft. V. 51. P. 361.

Zeeb B.A., Christie C.E., Smol J.P. et al. 1994. Responses of diatom and chrysophyte assemblages in Lake 227 to experimental eutrophication // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 51. P. 2300.

Diversity and Peculiarities of the Formation of Stomatocysts of the Chrysophyceae in the Waterbody in the South of Western Siberia

O. P. Bazhenova[1, *] and I. Yu. Igoshkina[1]

[1]*Stolypin Omsk State Agrarian University, Omsk, Russia*

**e-mail: olga52@bk.ru*

According to the data of scanning electron microscopy, in the plankton of the shallow-water eutrophic waterbody of the Ptichiya Gavan natural park (Omsk), located in the South of Western Siberia, 105 morphotypes of stomatocysts of the Chrysophyceae were identified and combined into 20 groups. The variety of morphotypes significantly outweigh the abundance of species of the Chrysophyceae (24 species) in this waterbody. The highest variety of morphotypes (64) is characteristic of ornamented stomatocysts. The maximum abundance of stomatocysts is observed in autumn, the minimum – in winter. Unornamented stomatocysts with the spherical form without a collar predominate. The obtained data can be used to create paleolimnological reconstructions.

Keywords: Chrysophyceae, stomatocysts, morphotypes, plankton, waterbody, Western Siberia

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 5, с. 469–476

ВОДНАЯ МИКРОБИОЛОГИЯ

УДК 574.583(285.2):579

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ГЕТЕРОТРОФНОГО БАКТЕРИОПЛАНКТОНА В КРУПНОМ ЭВТРОФНОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

© 2020 г. А. И. Копылов[a, *], Д. Б. Косолапов[a, b], И. С. Микрякова[a]

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

[b] *Череповецкий государственный университет, Череповец, Вологодская обл., Россия*

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

Поступила в редакцию 16.02.2018 г.
После доработки 01.08.2018 г.
Принята к публикации 27.11.2018 г.

Представлены результаты многолетних исследований численности, биомассы и продукции гетеротрофного бактериопланктона в эвтрофном Горьковском водохранилище (Средняя Волга). Средние для водоема значения этих параметров в 2015–2016 гг. возросли по сравнению с 1991–1999 гг. в 1.7–1.9 раза. За весь период наблюдений максимальные показатели зарегистрированы аномально жарким летом 2010 г., когда температура поверхностного слоя воды достигала 33°С. По-видимому, увеличение количества, продукции и доли агрегированности бактериопланктона связано с повышением температуры воды, ростом первичной продукции планктона, эвтрофированием и загрязнением водохранилища.

Ключевые слова: гетеротрофный бактериопланктон, многолетняя динамика, эвтрофное равнинное водохранилище

DOI: 10.31857/S0320965220050046

ВВЕДЕНИЕ

Гетеротрофные бактерии – важный компонент трофических сетей, играющий главную роль в деструкции автохтонных и аллохтонных органических веществ и процессах самоочищения водных экосистем (Копылов, Косолапов, 2008; Романенко, 1985; Azam et al., 1990). Структурно-функциональные показатели бактериопланктона используются для оценки трофического состояния и качества воды пресных водоемов (Оксиюк и др., 1993; Копылов, Косолапов, 2007).

Значительное влияние погодных условий на функционирование бактериопланктона установлено в процессе многолетних (1964–1984 гг.) исследований Рыбинского водохранилища (Верхняя Волга) (Романенко, 1985). В экосистемах водохранилищ Верхней и Средней Волги с 1976 г. наблюдается устойчивая тенденция к повышению средней за вегетационный период (с мая по октябрь) температуры воды, почти на месяц увеличилась продолжительность безледного периода (Литвинов, Рощупко, 2005; Законнова, Литвинов, 2016).

В современный период потепления климата часто наблюдаются аномальные погодные явления, одним из которых было жаркое лето в европейской части России в 2010 г. (Второй..., 2014). В водохранилищах Волги в начале XXI в. выявлен существенный рост биомассы и продукции фитопланктона, в том числе цианобактерий, массовое развитие которых вызывает “цветение” воды (Корнева и др., 2012). Очевидно, эти процессы оказывают существенное влияние на развитие гетеротрофных бактерий мезотрофных и эвтрофных водохранилищ волжского каскада. Летом 2010 г. в Горьковском водохранилище зарегистрировано двукратное увеличение численности, биомассы и продукции бактериопланктона по сравнению с годами с нормальным температурным режимом (Kopylov et al., 2013).

Цель работы – оценить современный уровень количественного развития гетеротрофного бактериопланктона и и выяснить особенности многолетней динамики его численности, биомассы и продукции в эвтрофном Горьковском водохранилище (Средняя Волга).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Горьковское водохранилище, по классификации Авакяна и др. [1], относится к очень крупным

Сокращения: B_b – биомасса бактериопланктона; N_b – численность бактериопланктона; V_b – объем бактериальных клеток P_b – продукция бактериопланктона; P_{PHY} – продукция фитопланктона.

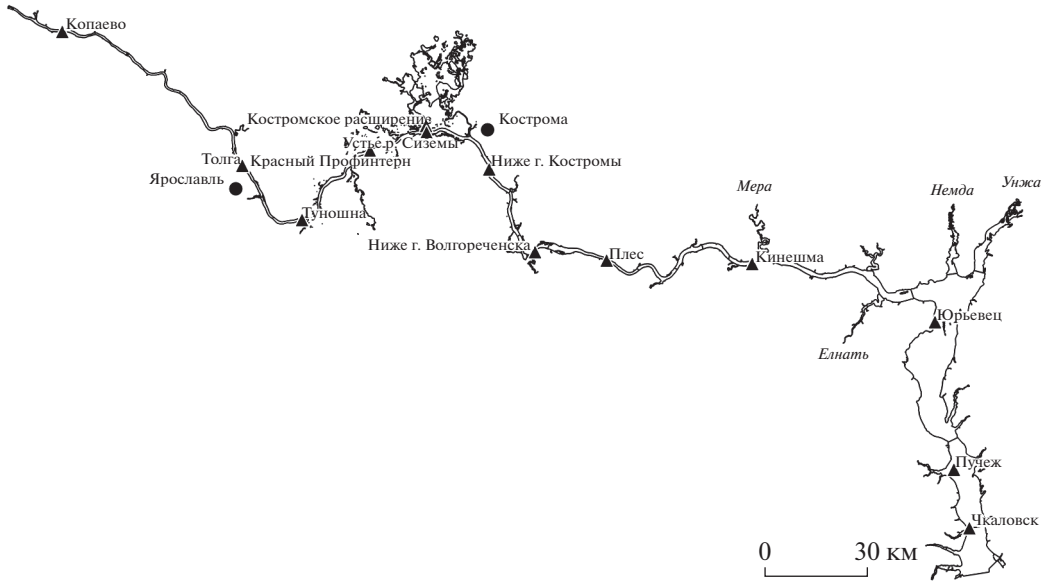

Рис. 1. Карта-схема расположения станций отбора проб (▲) в Горьковском водохранилище.

(его длина, площадь зеркала и объем при НПУ достигают 430 км, 1591 км^2 и 8.82 км^3 соответственно) и неглубоким (средняя глубина 5.5 м) водоемам. Водную массу водохранилища в основном формируют поступающие из вышележащего Рыбинского водохранилища волжские воды, которые лишь в нижней озеровидной части трансформируются под влиянием притоков.

Материал для исследования собран в комплексных экспедициях Института биологии внутренних вод РАН на 13 глубоководных станциях в разные периоды вегетационного сезона: в июне (1997 и 2016 гг.); в конце июля–начале августа (1991, 1992, 1997, 1999, 2001, 2010 и 2016 гг.); в конце августа–начале сентября (1994–1998, 2005 и 2015 гг.) (рис. 1). Средняя глубина станций отбора проб в разные годы находилась в пределах 7.5–9.0 м. Определения микробиологических параметров проводили в интегральных образцах воды, которые получали смешиванием проб, отобранных плексигласовым батометром Рутнера через каждый метр водной толщи от поверхности до дна. Пробы сразу фиксировали глутаральдегидом до конечной концентрации 2% и хранили до анализа в лаборатории в темноте при температуре 4°С не более месяца.

Численность и размеры гетеротрофного бактериопланктона и его размерно-морфологических групп (одиночных, агрегированных, нитевидных) определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома DAPI и черных ядерных фильтров с диаметром пор 0.17 мкм (Porter, Feig, 1980). Препараты просматривали при увеличении 1000 раз под эпифлуоресцентным микроскопом Olympus BX51 (Япония) с системой анализа изображений. Содержание органического углерода в сырой биомассе бактерий рассчитывали по уравнению, связывающему объем клетки с содержанием в ней углерода (Norland, 1993). Продукцию (P_b) в 2010 г. определяли методом разбавления (Landry, Hassett, 1982; Ducklow, Hill, 1985), в остальные годы – радиоуглеродным методом по темновой ассимиляции CO_2 (Романенко, 1985; Романенко, Кузнецов, 1974). Коэффициент использования усвоенных бактериями субстратов на рост (K_2) принимали равным 0.3 [12].

Первичную продукцию фитопланктона (P_{PHY}) определяли радиоуглеродным методом (Романенко, Кузнецов, 1974) в поверхностном горизонте и в интегральных пробах воды от поверхности до глубины тройной прозрачности по диску Секки. Расчет интенсивности фотосинтеза под 1 м^2 водоема ($\sum P_{PHY}$, мг С/(м^2 · сут)) проводили по формуле: $\sum P_{PHY} = P_{PHY} \cdot 0.7L$, где P_{PHY} – интенсивность фотосинтеза в интегральной пробе воды, мг С/(м^3 · сут); 0.7 – коэффициент, характеризующий влияние ослабления света с глубиной на фотосинтез; L – толщина слоя тройной прозрачности воды по диску Секки, м (Романенко, 1985).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Многолетние исследования Горьковского водохранилища, проведенные в конце июля–начале августа с 1991 по 2016 гг., выявили тенденцию увеличения N_b (рис. 2а). Средние минимальное ((3.48 ± 0.41) × 10^6 кл./м в 1999 г.) и максимальное

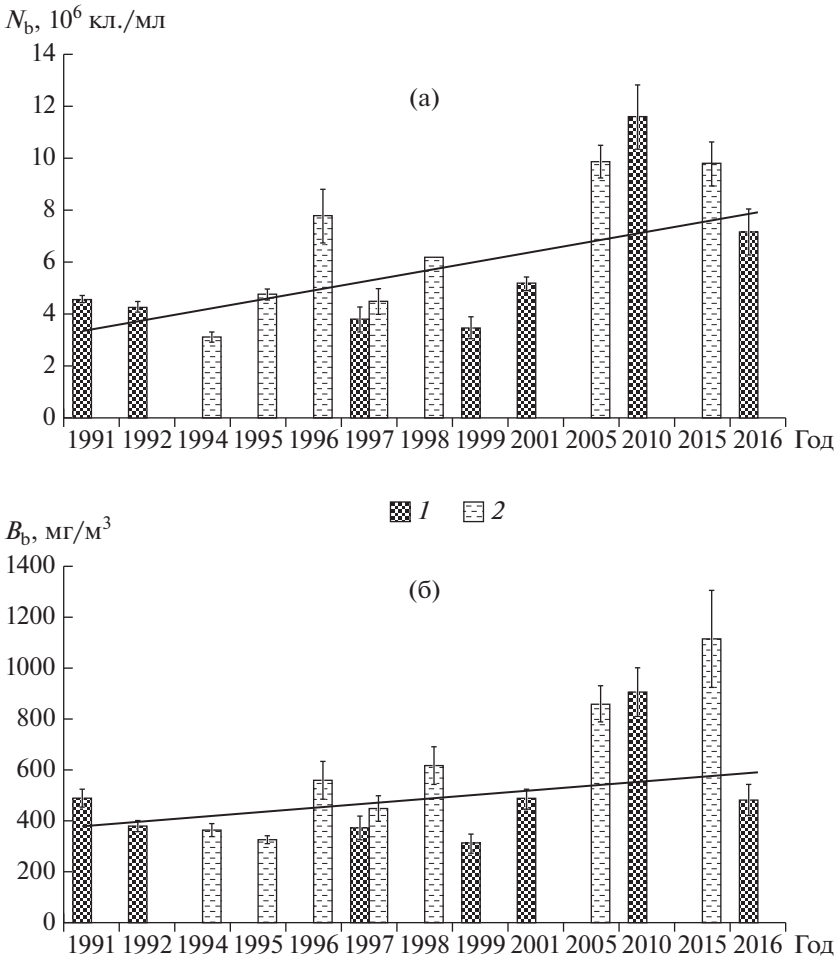

Рис. 2. Многолетняя динамика средних для столба воды значений N_b (а) и B_b (б) в конце июля–начале августа (*1*) и в конце августа–начале сентября (*2*).

((11.58 ± 1.25) × 10^6 кл./мл в 2010 г.) значения этого параметра различались в 3.3 раза. Средний объем бактериальных клеток изменялся от 0.067 ± 0.006 мкм^3 в 2016 г. до 0.107 ± 0.006 мкм^3 в 1991 г., составляя в среднем за все годы исследований 0.089 ± 0.005 мкм^3. Вследствие этого, при существенной разнице в N_b, B_b в 1991 г. и 2016 г. оказалась соизмеримой (рис. 2б). Однако среднее значение B_b 1991–1999 гг. (389 ± 37 мг/м^3) было в 1.6 раза ниже такового в 2001–2016 гг. (624 ± 140 мг/м^3).

Средние для водохранилища значения N_b и B_b в конце августа–начале сентября за период с 1994 г. по 2015 г. также существенно выросли (рис. 2). Среднее значение N_b было минимальным в 1994 г. ((3.13 ± 0.20) ×10^6 кл./мл), B_b – в 1995 г. (366 ± ± 23 мг/м^3). Эти показатели в 2005 и 2015 г. оказались выше, чем в 1994–1998 гг. Средний объем бактериальных клеток варьировал в пределах 0.069–0.117 мкм^3, составляя в среднем за весь период наблюдений 0.094 ± 0.007 мкм^3. Следует отметить, что этот параметр в 1994 и 2015 гг. был примерно одинаковым: 0.117 и 0.114 мкм^3 соответственно. В остальные годы проведения исследований размеры бактерий были меньше.

Средние многолетние значения N_b и B_b в конце июля–начале августа ((5.73 ± 1.08) × 10^6 кл./мл и 490 ± 74 мг/м^3 соответственно) были ниже, чем в конце августа–начале сентября ((6.57 ± 1.00) × × 10^6 кл./мл и 613 ± 107 мг/м^3 соответственно).

Первичная продукция фитопланктона (P_{PHY}) и температура воды в начале лета в Горьковском водохранилище в 1997 и 2016 гг. существенно не различались (табл. 1). Однако значения N_b, B_b и P_b в 2016 г. были выше таковых в 1997 г. в 2.5, 1.8 и 2.9 раза соответственно.

В конце июля–начале августа (период наибольшего прогрева водохранилища) среднее значение температуры поверхностного слоя воды в разные годы существенно колебалась, а прозрачность воды в 2016 г. уменьшилась по сравнению с

Таблица 1. Температура и прозрачность воды, первичная продукция фитопланктона и структурно-функциональные параметры бактериопланктона в Горьковском водохранилище в июне 1997 и 2016 гг.

Параметр	29.06–30.06 (1997 г.)	02.06–04.06 (2016 г.)
Температура, °C	20.5–22.0 / 21.0 ± 0.2	17.9–23.8 / 19.5 ± 1.2
Прозрачность, см	100–200 / 141 ± 8	60–200 / 125 ± 11
P_{PHY}, мг C/(м^3 · сут)	50–600 / 193 ± 42	71–404 / 226 ± 40
$\sum P_{PHY}$, мг C/(м^2 · сут)	200–1512 / 570 ± 104	185–1269 / 543 ± 121
N_b, 10^6 кл./мл	2.85–6.75 / 4.01 ± 0.39	6.46–16.22 / 9.89 ± 0.68
V_b, мкм^3	0.047–0.117 / 0.087 ± 0.003	0.038–0.075 / 0.054 ± 0.003
B_b, мг C/м^3	54–125 / 83 ± 8	89–232 / 146 ± 10
μ, ч$^{-1}$	0.014–0.029 / 0.021 ± 0.001	0.013–0.062 / 0.033 ± 0.003
P_b, мг C/(м^3 · сут)	22–63 / 42 ± 4	35–232 / 121 ± 14

Примечание. Здесь и в табл. 2 и 3: над чертой – пределы колебаний параметра, под чертой – среднее значение ± стандартное отклонение. P_{PHY} – продукция фитопланктона, V_b – объем бактериальных клеток, μ – удельная скорость роста бактерий.

1997 г. на 32 см (табл. 2). P_{PHY} возрастала до 2010 г., но в 2016 г. понизилась. Наблюдалась также четкая тенденция возрастания P_b. Максимальная за весь период наблюдений P_b была зарегистрирована летом 2010 г., когда температура воды достигала аномально высоких значений. Между средней для столба воды P_b и температурой воды установлена высокая положительная корреляция (r = 0.92, $p < 0.05$). Удельная скорость роста бактерий зависела от температуры в меньшей степени ($r = 0.39$). Сильная положительная связь выявлена также между P_{PHY} и P_b под 1 м^2 ($r = 0.86$).

Исследования структурно-функциональных характеристик гетеротрофных бактерий в конце лета – начале осени также выявили значительное увеличение P_b в 2005 г. и 2015 г. по сравнению с 1997 г. (табл. 3). Однако удельная скорость роста бактерий в 2015 г. оказалась ниже, чем в 1997 и 2005 гг.

Средние за все три исследованных периода (июнь, конец июля–начало августа и конец августа–начало сентября) значения N_b, B_b и P_b в 2015–2016 гг. ((8.95 ± 0.88)×10^6 кл./мл, 172 ± 39 мг C/м^3 и 99 ± 11 мг C/(м^3 · сут) соответственно) превышали таковые в 1997 г. ((4.10 ± 0.20) × 10^6 кл./мл, 91 ± 6 мг C/м^3 и 54 ± 11 мг C/(м^3 · сут) соответственно) в 1.8–2.2 раза.

Во все годы наблюдений основным компонентом бактериопланктона водохранилища были одиночные бактерии (рис. 3). Существенный вклад в формировании N_b и B_b вносили также агрегированные бактерии, прикрепленные к детритным частицам размером 5–70 мкм и образующие микроколонии. В конце июля–начале августа в 1997 г. одну детритную частицу населяли в среднем 25 ± 5, в 2010 г. – 37 ± 8, в 2015 г. – 41 ± 26 и в 2016 г. – 35 ± 14 бактерий. Численность и биомасса бактерий, образующих микроколонии размером 3–7 мкм, были сравнительно низкими и составляли от численности и биомассы бактерий, ассоциированных с детритом, в 1997 г. – 12.7 и 21.2%, в 2010 г. – 1.4 и 6.0% и в 2016 г. – 2.3 и 3.1% соответственно. Численность нитевидных клеток не превышала 0.5% N_b, однако, их вклад в формирование биомассы был более весомым – в среднем до 5.0% в 2016 г. (рис. 3).

Вклад различных размерно-морфологических групп в формирование N_b и B_b за период наблюдений изменился. В N_b и B_b выросли доли агрегированных бактерий: в 2016 г. по сравнению с 1997 г. в 1.7 и 1.4 раза соответственно. За этот же период про-

Таблица 2. Температура и прозрачность воды, первичная продукция фитопланктона и структурно-функциональные параметры бактериопланктона в конце июля–начале августа в разные годы проведения исследований

Параметр	1997 г. (08.08–09.08)	1999 г. (21.07–22.07)	2001 г. (09.08–10.08)	2010 г. (20.07–22.07)	2016 г. (12.08–13.08)
Температура, °C	19.8–21.8 / 20.9 ± 0.2	20.0–24.0 / 21.8 ± 0.2	19.7–21.9 / 20.7 ± 0.2	25.5–33.0 / 27.6 ± 0.6	22.0–26.6 / 23.0 ± 0.3
Прозрачность, см	110–180 / 140 ± 6	100–180 / 140 ± 6	100–180 / 135 ± 6	60–120 / 98 ± 3	60–120 / 108 ± 4
P_{PHY}, мг C/(м^3 · сут)	91–454 / 206 ± 35	33–324 / 162 ± 27	140–721 / 422 ± 48	152–2295 / 945 ± 211	44–559 / 300 ± 83
$\sum P_{PHY}$, мг C/(м^2 · сут)	306–1335 / 610 ± 96	106–1020 / 490 ± 132	498–2271 / 1194 ± 147	351–3652 / 1726 ± 339	111–987 / 566 ± 138
N_b, 10^6 кл./мл	3.80 ± 0.47 / 2.80–6.99	3.64 ± 0.47 / 2.80–6.17	5.18 ± 0.28 / 3.48–8.05	11.58 ± 1.25 / 6.34–18.54	7.18 ± 0.88 / 3.91–15.87
V_b, мкм^3	0.075–0.122 / 0.098 ± 0.005	0.051–0.127 / 0.085 ± 0.005	0.052–0.153 / 0.094 ± 0.008	0.060–0.137 / 0.078 ± 0.006	0.047–0.106 / 0.067 ± 0.006
B_b, мг C/м^3	58–148 / 87 ± 14	49–133 / 74 ± 11	70–200 / 110 ± 9	145–355 / 218 ± 23	51–221 / 122 ± 16
μ, ч$^{-1}$	0.018–0.040 / 0.031 ± 0.003	0.016–0.027 / 0.022 ± 0.002	0.018–0.036 / 0.028 ± 0.002	0.017–0.064 / 0.033 ± 0.005	0.016–0.080 / 0.038 ± 0.009
P_b, мг C/(м^3 · сут)	32–109 / 66 ± 8	30–60 / 39 ± 6	38–115 / 74 ± 6	70–349 / 169 ± 32	62–141 / 93 ± 22

Таблица 3. Температура и прозрачность воды, первичная продукция фитопланктона и структурно-функциональные параметры бактериопланктона в конце августа–начале сентября в разные годы проведения исследований

Параметр	1997 г. (06.09–09.09)	2005 г. (02.09–06.09)	2015 г. (21.08–23.08)
Температура, °C	13.6–15.7 / 14.4 ± 0.7	15.4–17.4 / 16.6 ± 0.7	16.6–23.3 / 19.0 ± 0.5
Прозрачность, см	110–170 / 140 ± 15	90–150 / 114 ± 17	70–130 / 92 ± 5
P_{PHY}, мг C/(м^3 · сут)	67–469 / 147 ± 19	172–989 / 517 ± 88	–
$\sum P_{PHY}$, мг C/(м^2 · сут)	131–1379 / 434 ± 50	362–2076 / 1136 ± 164	–
N_b, 10^6 кл./мл	3.03–7.00 / 4.49 ± 0.51	4.41–13.63 / 9.87 ± 0.63	4.16–14.69 / 9.78 ± 0.85
V_b, мкм^3	0.065–0.114 / 0.100 ± 0.003	0.064–0.135 / 0.087 ± 0.003	0.065–0.183 / 0.114 ± 0.009
B_b, мг C/м^3	70–161 / 103 ± 17	89–259 / 203 ± 13	103–362 / 248 ± 22
μ, ч$^{-1}$	0.016–0.029 / 0.022 ± 0.001	0.012–0.042 / 0.021 ± 0.003	0.010–0.025 / 0.014 ± 0.001
P_b, мг C/(м^3 · сут)	35–86 / 54 ± 4	65–133 / 102 ± 6	61–90 / 83 ± 3

Примечание. “–” – определения не проводили.

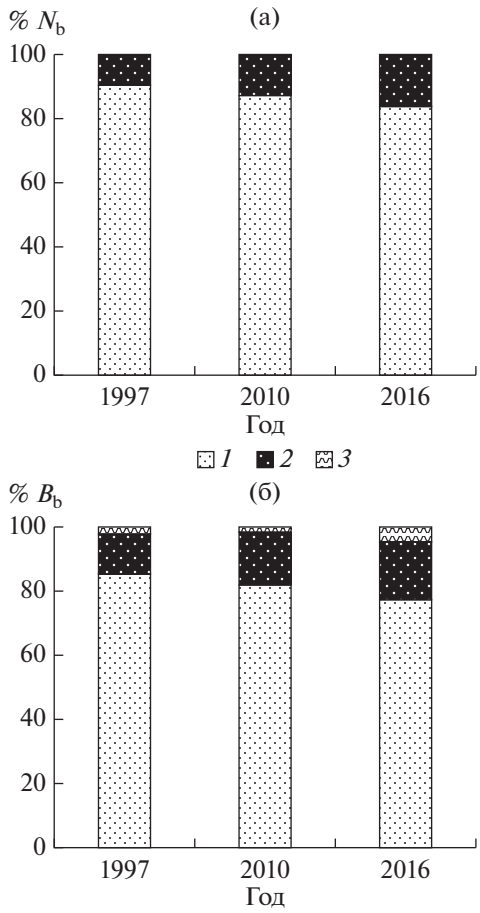

Рис. 3. Доля (%) одиночных (*1*), агрегированных (*2*) и нитевидных (*3*) бактерий в N_b (а) и B_b (б) в конце июля–начале августа в 1997, 2010 и 2016 гг.

зрачность воды в водохранилище снизилась в среднем в 1.3 раза. Кроме того, в 2016 г. по сравнению с предыдущими годами в B_b в 2.8 раза увеличилась доля нитей. В результате этого уменьшился вклад одиночных бактерий в формирование N_b и B_b.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В Горьковском водохранилище в современный период по сравнению с 1990-ми годами произошло существенное увеличение N_b, B_b и P_b. В отношении экологического состояния водоема этот факт, по-видимому, стоит рассматривать как неблагоприятный, поскольку согласно "Комплексной экологической классификации качества поверхностных вод суши" (Оксиюк и др., 1993), значения общей численности бактериопланктона, зарегистрированные в 2015–2016 гг., характеризуют воду на большей части акватории водохранилища как "весьма грязную" и "сильно грязную". Существенное увеличение количественных показателей бактериопланктона, по-видимому, связано с изменениями климата в регионе Верхней и Средней Волги, в частности, с увеличением температуры воды (Литвинов, Рощупко, 2005; Законнова, Литвинов, 2016), а также с процессами эвтрофирования и загрязнения водохранилищ. Повышение температуры воды в водоемах при высоком содержании биогенных элементов способствует интенсивному развитию планктонных водорослей и цианобактерий (Brookes, Carey, 2011). В Горьковском водохранилище летом 2010 г. при температуре воды, превышавшей обычную температуру в среднем на 4.6–6.9°C, также наблюдалось "цветение" воды фитопланктоном (Лазарева и др., 2012; Копылов и др. 2013). Содержание хлорофилла в поверхностном (0–2 м) слое воды на озеровидном участке водоема достигало в этот период 119 мг/л, что соответствует уровню гипертрофных вод. Количественные показатели гетеротрофных бактерий, использующих растворенные органические вещества, выделяемые фитопланктоном прижизненно и после отмирания, также достигали рекордных для водохранилища значений. По-видимому, повышение температуры воды в пресных водоемах при высокой концентрации биогенных элементов приводит к значительному увеличению количества и продукции бактериопланктона.

С возрастанием температуры воды с 10 до 20°C в лабораторных экспериментах с природными планктонными сообществами оз. Квебек (Канада) регистрировалось повышение дыхательной активности бактерий, но не наблюдалось увеличения их численности (Rae, Vincent, 1998). Ранее было установлено (Christoffersen et al., 2006), что прямое влияние на микробные сообщества повышенной (на 2.5–4.4°C выше обычной) температуры воды – менее важный фактор, чем обеспеченность бактерий субстратами и биогенными элементами.

Проведенные многолетние исследования Горьковского водохранилища свидетельствуют, что увеличение количества бактериопланктона в большой степени связано с ростом первичной продукции планктона. Однако структурно-функциональные характеристики бактерий были высокими и в 2016 г. при относительно невысокой продукции фитопланктона. По-видимому, это связано с тем, что в метаболизме бактерий в волжских водохранилищах важную роль играют также аллохтонные органические вещества. Во все годы проведения исследований средние для водоема потребности гетеротрофных бактерий в углероде, рассчитанные с использованием продукции бактерий под 1 м^2 и коэффициента K_2, значительно превышали интегральную первичную продукцию планктона.

По данным сайта энциклопедии "Вода России" (www.waterrf.ru/Водные_объекты/932/Горьковское_(Нижегородское)_водохранилище) в Горьковское водохранилище ежегодно попадает

до 6 км^3 загрязненных вод. В его бассейн ежегодно поступает 40–80 тыс. т загрязняющих веществ, в том числе 5–10 тыс. т органических веществ (по БПК$_5$), 2–2.5 тыс. т аммонийного азота, 2–4 тыс. т нитратов, 80–240 т нитритов и 150–300 т фосфатов (Кочеткова, 2009). По данным Литвинова и др. (2014), в Горьковском водохранилище в летний период средние значения концентрации в воде легкоусвояемого растворенного органического вещества (по БПК$_5$) и растворенного органического вещества (по ХПК$_5$) составляли 0.62 и 9.02 мг С/л соответственно. Летом 2016 г. средняя для водохранилища P_b оказалась равной 93 ± ± 22 мг С/(м^3 · сут), а количество углерода органических субстратов, потребляемого бактериями, – 310 мг С/(м^3 · сут), что составляло ~50% находящегося в воде легкоусвояемого растворимого органического вещества и 3% растворенного органического вещества. В свою очередь, количество органического вещества, потраченного бактериями на энергетический обмен, достигало 217 мг С/(м^3 · сут), т.е. в результате деятельности бактерий, принимающих активное участие в самоочищении водоема, концентрация растворенного органического вещества за сутки снижалась на ~2%.

В 2010–2016 гг. по сравнению с 1990-ми гг. в бактериопланктоне водохранилища увеличилась доля клеток, ассоциированных с детритными частицами. Также возросло количество детритных частиц, заселенных бактериями. Их количество в 2010 г. ((74 ± 7)×10^3 мл$^{-1}$) и в 2016 г. ((61 ± 19) × 10^3 мл$^{-1}$) было выше, чем в 1991–1997 гг. ((8–29) × 10^3 мл$^{-1}$). Этот факт свидетельствует о том, что в современный период мелкий детрит, заселенный бактериями, становится более важным, по сравнению с предыдущими годами, пищевым объектом для нехищных коловраток, ветвистоусых и веслоногих рачков, а детритная пищевая цепь приобретает все большее значение в функционировании планктонного сообщества Горьковского водохранилища.

Выводы. В Горьковском водохранилище за период с начала 1990-х гг. по настоящее время произошло существенное увеличение количества, биомассы и продукции бактериопланктона, по-видимому, связанное с повышением среднелетней температуры воды и первичной продукции фитопланктона, эвтрофированием и антропогенным загрязнением водоема. Численность и продукция планктонных бактерий достигали максимальных значений в период аномально высокой температуры воды (27–33°С) в августе 2010 г. В сообществе возросла доля бактерий, ассоциированных с детритными частицами. Полученные данные свидетельствуют об ухудшении качества воды водохранилища и позволяют предположить, что продолжение повышения температуры при сохранении существующей антропогенной нагрузки будет способствовать дальнейшему увеличению количества и активности гетеротрофных бактерий.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания (№ темы АААА-А18-118012690098-5) при частичной финансовой поддержке программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН “Биоразнообразие природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авакян А.Б., Салтанкин В.П., Шарапов В.А. 1987. Водохранилища. Москва: Мысль.

Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Общее резюме. 2014. Москва: Росгидромет.

Законнова А.В., Литвинов А.С. 2016. Многолетние изменения гидроклиматического режима Рыбинского водохранилища // Гидролого-гидрохимические исследования водоемов бассейна Волги. Ярославль: Филигрань. С. 16.

Копылов А.И., Косолапов Д.Б. 2007. Микробиологические индикаторы эвтрофирования пресных вод // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем: Сб. матер. междунар. конф. Санкт-Петербург: Изд-во “Лема”. С. 176.

Копылов А.И., Косолапов Д.Б. 2008. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. Москва: Изд-во Совр. гуманит. ун-та.

Корнева Л.Г., Минеева Н.М., Копылов А.И. 2012. “Цветение” воды цианобактериями (синезелеными водорослями) – реальная угроза ухудшения качества воды в водохранилищах Волги // Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ: Матер. докл. Всерос. конф. Борок, 22–26 окт. 2012 г. Ижевск: Издатель Пермяков. С. 135.

Кочеткова М.Ю. 2009. Особенности формирования и трансформация качества воды Горьковского и Чебоксарского водохранилищ: Автореф. дис. ... на соис. уч. ст. к.г.н. Москва.

Лазарева В.И., Минеева Н.М., Жданова С.М. 2012. Пространственное распределение планктона в водохранилищах Верхней и Средней Волги в годы различными термическими условиями // Поволж. экол. журн. № 4. С. 394.

Литвинов А.С., Рощупко В.Ф. 2005. Региональные изменения климата и колебания элементов экосистемы Рыбинского водохранилища // Актуальные проблемы экологии Ярославской области. Ярославль: Верхне-Волж. отд. Рос. экол. акад. С. 55.

Литвинов А.С., Степанова И.Э., Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М. 2014. Гидролого-гидрохимическая характеристика водохранилищ Верхней и Средней Волги в меженный период // Вод. хоз. России: проблемы, технологии, управление. № 2. С. 14.

Оксиюк О.П., Жукинский В.Н., Брагинский Л.П. и др. 1993. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиол. журн. Т. 29. № 4. С. 62.

Романенко В.И. 1985. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Ленинград: Наука.

Романенко В.И., Кузнецов С.И. 1974. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Лабораторное руководство. Ленинград: Наука.

Azam F., Cho B.C., Smith D.C., Simon M. 1990. Bacterial cycling of matter in the pelagic zone of aquatic ecosystems // Large Lakes – Ecological Structure and Function. Berlin: Springer. P. 477.

Brookes J.D., Carey C.C. 2011. Resilience to blooms // Science. V. 334. № 6052. P. 46 . https://doi.org/10.1126/science.1207349

Christoffersen K., Andersen N., Sondergaard M. et al. 2006. Implications of climate-enforced temperature increases on freshwater pico- and nanoplankton populations studied in artificial ponds during 16 months // Hydrobiol. V. 560. P. 259 . https://doi.org/10.1007/s10750-005-1221-2

Ducklow H.W., Hill S.M. 1985. The growth of heterotrophic bacteria in the surface waters of warm core rings // Limnol., Oceanogr. V. 30. № 2. P. 239 . https://doi.org/10.4319/lo.1985.30.2.0239

Kopylov A.I., Stroinov Ya.V., Zabotkina E.A. et al. 2013. Heterotrophic microorganisms and viruses in the water of the Gorky Reservoir // Inland Wat. Biol. V. 6. № 2. P. 98. https://doi.org/10.1134/S1995082913010070

Landry M.R., Hassett R.P. 1982. Estimating the grazing impact of marine microzooplankton // Mar. Biol. V. 67. P. 283. https://doi.org/10.1007/BF00397668

Norland S. 1993. The relationship between biomass and volume of bacteria // Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology. Boca Raton: Lewis Publishers. P. 303.

Porter K.G., Feig Y.S. 1980. The use DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // Limnol. Oceanogr. V. 25. № 5. P. 943 . https://doi.org/10.4319/lo.1980.25.5.0943

Rae R., Vincent W.F. 1998. Effects of temperature and ultraviolet radiation on microbial food web structure: potential responses to global change // Freshwater Biol. V. 40. № 4. P. 747 . https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1998.00361.x

Long-Term Dynamics of Heterotrophic Bacterioplankton in a Large Eutrophic Reservoir

A. I. Kopylov[1, *], D. B. Kosolapov[1, 2], and I. S. Mikryakova[1]

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

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

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

The results of long-term determinations of abundance, biomass and production of heterotrophic bacterioplankton in the eutrophic Gorky reservoir (Middle Volga) are discussed. The mean values of the parameters increased in 1.7–1.9 times in 2015–2016 in comparison to 1991–1999. The maximal values were registered during the abnormally hot summer of 2010, when the temperature of the surface water reached 33°C. Probably, an increase of the abundance and production of bacterioplankton is associated with an increase of water temperature and primary production and contamination of the reservoir.

Keywords: abundance, biomass and production of heterotrophic bacterioplankton, long-term dynamics, large eutrophic plain reservoir

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 5, с. 477–485

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.5+556.55(63)

ЗООПЛАНКТОН ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ оз. ТАНА (ЭФИОПИЯ) В НАЧАЛЕ СУХОГО СЕЗОНА

© 2020 г. А. В. Крылов[a], *, В. Зелалем[b], **, А. А. Прокин[a], Ф. Н. Шкиль[c, d], *

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

[b] *Бахар-Дарский колледж сельского хозяйства и наук о Земле, Бахар-Дар, Эфиопия*

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

[d] *Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова Российской академии наук, Москва, Россия*

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

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

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

Поступила в редакцию 31.07.2019 г.
После доработки 20.11.2019 г.
Принята к публикации 24.12.2019 г.

Проведена оценка количественных показателей зоопланктона прибрежья оз. Тана (Эфиопия) в начале сухого сезона в участках трех типов – открытой воды, границы зарослей и в зарослях макрофитов. Минимальные количественные характеристики планктонных животных зарегистрированы в зарослях макрофитов, максимальные – на участках открытой воды. Получены отрицательные корреляционные связи между степенью зарастания макрофитами и количественными характеристиками зоопланктеров. Особенности количественного развития и структуры зоопланктона в зоне зарослей и на их границе, по сравнению с участками открытой воды, а также по сравнению со второй половиной сухого сезона, указывают на возможную ведущую роль контроля сверху в формировании сообществ планктонных беспозвоночных, что связано с увеличением количества молоди рыб в это время. Оптимальные условия для питания молоди рыб и укрытия в светлое время суток могут формироваться на границе зарослей макрофитов, в результате чего здесь обнаружены минимальные численность и биомасса зоопланктона.

Ключевые слова: зоопланктон, озеро Тана, Бахар-Дарский залив, прибрежные участки, макрофиты, степень зарастания

DOI: 10.31857/S0320965220050058

ВВЕДЕНИЕ

Озеро Тана – источник р. Голубой Нил и одно из крупнейших озер Африки (площадь ~3050 км^2) – расположено в северо-западной части Эфиопского нагорья на высоте 1830 м над уровнем моря и играет исключительную роль в жизни населения Эфиопии (Vijverberg et al., 2009). В связи с этим, одна из наиболее важных задач – комплексное изучение биологического режима водоема, результаты которого будут способствовать организации рационального использования его ресурсов.

Ключевым звеном лимносистем является зоопланктон – комплекс организмов, осуществляющий связь между первичными продуцентами и высшими трофическими уровнями, а также активно участвующий в биологическом самоочищении вод. Структурные характеристики зоопланктона отражают экологическое состояние водоемов, что делает необходимым их изучение при проведении гидробиологических работ, оценке кормности и экологического состояния (Андроникова, 1996).

Несмотря на малочисленность работ, посвященных исследованию зоопланктона оз. Тана, выявлено, что наиболее яркие изменения структуры сообществ происходят в сезон дождей (Akoma, 2010; Dejen et al., 2004; Imoobe, Akoma, 2008). Для данного региона характерен тропический высокогорный муссонный тип климата с одним сезоном дождей. Продолжительность этого сезона варьирует слабо и составляет около четырех месяцев, с июня по сентябрь. Пик сезона приходится на июль–август, когда ежемесячно выпадает 250–330 мм осадков (Abebe et al., 2017). В это время отмечается активная водная эрозия почвы на водосборе озера (Teshale et al., 2001). Эрозия значительно увеличивает мутность воды. Именно мутность воды влияет на обилие, структуру и рас-

пределение зоопланктона (Akoma, 2010; Dejen et al., 2004; Imoobe, Akoma, 2008).

Кроме того, установлено, что на горизонтальное распределение зоопланктона в оз. Тана значительно влияет давление хищников – планктоноядных рыб и личинок хаоборид. Этот фактор определяет снижение количественных характеристик зоопланктона в центральных глубоководных участках озера по сравнению с таковыми в прибрежных (Akoma, 2010; Dejen et al., 2002, 2004; Imoobe, Akoma, 2008; Wudneh, 1998). Динамика структуры и состава сообщества планктоноядных хищников оз. Тана не изучена, но, по-видимому, также имеет сезонную специфику. Влажный сезон, особенно его вторая половина, являются сезоном размножения рыб, населяющих оз. Тана. Часть видов нерестится в озере, другая совершает нерестовые миграции в реки, питающие озеро (Anteneh et al., 2012; Dejen et al., 2003, 2017; Shkil et al., 2017). Однако личинки рыб уже на ранних этапах развития скатываются в озеро, где осуществляют нагул, питаясь преимущественно планктонными организмами (собственные данные). Появление в озере большого числа планктоноядных личинок и молоди рыб в конце влажного–начале сухого сезона может оказывать влияние на состав и структуру зоопланктона.

Проведенные работы, посвященные изучению зоопланктона оз. Тана, также не дают полного представления об особенностях сообществ в разных зонах водоема. Наименее изученными остаются прибрежные участки (литоральная зона), которые характеризуются весьма выраженной гетерогенностью, связанной с мозаичным расположением открытых и зарастающих водными растениями биотопов, различиями по степени зарастания макрофитами, их видового состава. При этом данные, получаемые на центральных участках озера, не представляется возможным экстраполировать на его литоральную зону. Такая ситуация не уникальна. Семенченко В.П., описывая особенности прибрежий различных водоемов, ссылается на Гливича (Gliwicz, 2003): "... различия между литоральной и пелагической зонами озер гораздо больше, чем различия между водными и наземными экосистемами" (Семенченко, 2006, с. 233). Мордухай-Болтовской Ф.Д. также писал о специфике прибрежий водоемов: "... зона зарослей высшей водной растительности имеет характер как бы "другого государства", находящегося в пределах водной экосистемы, но живущего иной жизнью" (Мордухай-Болтовской, 1974, с. 163). Исследования Бахар-Дарского залива оз. Тана, проведенные во второй половине сухого сезона (март) 2018 г., показали высокие количественные характеристики зоопланктона в прибрежье (Krylov et al., 2020). Установлено, что максимальная численность и биомасса характерны для сообществ, обитающих в зарослях гидатофитов при степени зарастания 10–50%. Следовательно, при изучении литоральной зоны необходимо учитывать наибольший спектр биотопов, которые способствуют формированию специфичного видового состава, количественных характеристик и структуры сообществ гидробионтов.

Принимая во внимание существенные сезонные колебания основных факторов среды, а также роль литоральной зоны в жизни водоема, представляется актуальным изучение количественных характеристик и структуры зоопланктона разнотипных прибрежных участков оз. Тана в начале сухого сезона, характеризующегося падением пикового уровня воды (Wudneh, 1998) и наибольшей численностью планктоноядных рыб.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Пробы собраны в октябре 2018 г. в прибрежной зоне шести участков Бахар-Дарского залива оз. Тана (Эфиопия): ст. 1 "Infranz", ст. 2 "Hospital", ст. 3 "Gerima", ст. 4 "Resort", ст. 5 "St. George", ст. 6 "Shum-Abo", подробное описание которых дано ранее (Zelalem, Prokin, 2017; Krylov et al., 2020). На каждой станции пробы собирали в трех зонах: I – открытая вода, II – граница зарослей макрофитов, III – заросли макрофитов. В зоне I пробы отбирали сетью Джеди с ячеей 64 мкм, протягивая ее от дна до поверхности, в зоне II – процеживая с помощью ведра через планктонную сеть с ячеей 64 мкм 50 л воды, в зоне III – 20 л. Пробы фиксировали 4%-ным формалином, камеральную обработку проводили по стандартной методике (Методика ..., 1975), биомассу рассчитывали с учетом размеров организмов (Балушкина, Винберг, 1979). Статистический анализ включал оценку достоверности различий средних по критерию Краскела–Уоллеса ($p < 0.05$), связи с параметрами среды оценивались по коэффициенту корреляции Спирмена R ($p < 0.05$).

Все пробы в зарослях макрофитов собраны на участках, характеризующихся степенью зарастания 90% (табл. 1). В зоне открытой воды степень зарастания варьировала от 0 до 20%, на границе зарослей – от 5 до 90%. Согласно экологической классификации качества поверхностных вод суши (Оксиюк и др., 1993; Романенко и др., 1990), по концентрации фосфат-иона PO_4 и аниона NO_3 большинство участков открытой воды и границы зарослей макрофитов (за исключением ст. 5 (зона II)) могут быть определены как гипертрофные. Станции 2, 3 (зона I) и 4–6 (зона II) являются мезотрофными. Все остальные станции и участки могут быть отнесены к эвтрофным водам (табл. 1). Мутность воды варьировала от 5 до 35 NTU (табл. 1). На большинстве станций она была больше в открытой части, чем на границе с зарослями макрофитов. Общая минерализация воды колебалась в пределах от 72 до 104 мг/л, не имея значительных

Таблица 1. Степень зарастания и абиотические характеристики исследованных участков оз. Тана в начале сухого сезона

Станция	Зона	СЗ, %	PO_4, мг/л	NO_3, мг/л	Мутность, NTU	Общая минерализация воды, мг/л	pH
1	I	7	0.18	0.616	35	75	7.38
	II	30	0.28	0.968	29	104	7.39
	III	90	–	–	–	–	–
2	I	50	0.12	0.334	14	92	7.31
	II	90	0.18	0.312	5	92	7.27
	III	90	–	–	–	–	–
3	I	0	0.18	0.484	29	97	7.15
	II	20	0.14	0.616	29	80	7.18
	III	90	–	–	–	–	–
4	I	5	0.12	0.572	23	72	7.34
	II	25	0.14	0.317	17	74	7.37
	III	90	–	–	–	–	–
5	I	0	0.16	0.616	29	78	7.35
	II	5	0.02	0.317	23	76	7.35
	III	90	–	–	–	–	–
6	I	0	–	–	–	–	–
	II	50	0.14	0.484	26	75	7.28
	III	90	–	–	–	–	–

Примечание. Станции: 1 – устье реки, орошающей сеть сельскохозяйственных земель; 2 – большой мелководный залив, заполняющийся при максимальном уровне воды; 3 – сплавина, изолированная от берега в течение влажного сезона; 4 – небольшой залив, окруженный кварталами городских зданий; 5 – станция рядом с городской набережной у порта; 6 – станция рядом с густонаселенным кварталом трущоб (“фавела”), лишенных централизованной системы водоотведения. СЗ – степень зарастания, I – открытая вода, II – граница зарослей макрофитов, III – заросли макрофитов; “–” – отсутствие данных.

различий в разных зонах прибрежья, лишь на ст. 1 обнаружена относительно большая разница между водой в открытой части и на границе зарослей макрофитов (табл. 1). Все исследованные участки имели нейтральные воды (табл. 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В период изучения обнаружено 84 вида зоопланктона, 56 из них – Rotifera, 7 – Copepoda, 22 – Cladocera. Среди Rotifera наибольшим разнообразием отличались роды *Trichocerca* (12 видов), *Lecane* (9), *Keratella* (4) и *Brachionus* (4). Copepoda представлены двумя видами Calanoida и пятью видами Cyclopoida. В составе Cladocera отмечены представители семи семейств, среди которых наиболее разнообразны Chydoridae (12 видов) и Daphniidae (5 видов). В семействах Bosminidae, Ilyocryptidae, Macrothricidae, Moinidae и Sididae обнаружено по одному виду.

В зоне открытой воды удельное число видов сильно варьировало – от 23 (ст. 6) до 41 (ст. 2), но везде основу составляли коловратки – 66.7–80.5%. В то же время доля видов ветвистоусых ракообразных колебалась в диапазоне 14.6–25.8%, веслоногих – 4.9–15.4%. На границе зарослей макрофитов количество видов было от 3 (ст. 1) до 34 (ст. 6). Их основу также представляли Rotifera – 60.0–82.4%. Доля видов была меньше: Cladocera – Copepoda – 3.4–33.3%. В зарослях водных растений количество видов беспозвоночных варьировало от 15 (ст. 1) до 37 (ст. 2), коловраток было от 50 до 76.5%, ветвистоусых ракообразных – от 20.0 до 41.7%, веслоногих – от 0 до 10.8%.

Минимальные значения общего числа видов зоопланктона и его таксономических групп отмечены на границе зарослей водных растений, максимальные – в зоне открытой воды, хотя различия были статистически недостоверны (рис. 1а, табл. 2). Отмечены тенденции снижения доли видов Copepoda от открытых участков к зарослям макрофитов (с 9.1 до 4.7%) и увеличения доли видов Cladocera (с 18.3 до 29.1%).

Численность зоопланктона в зоне открытой воды находилась в пределах от 267.4 (ст. 4) до 1431.7 (ст. 3) тыс. экз./м^3. Ее основу представляли Rotifera – 45.1–53.3%. Лишь на ст. 1 преобладали Copepoda (49.3%), в то время как на других станциях их доля была 16.9–42.7%. Cladocera в зоне открытой воды достигали от 4.1 до 38.0% общей численности. На границе зарослей макрофитов плотность организмов была существенно ниже –

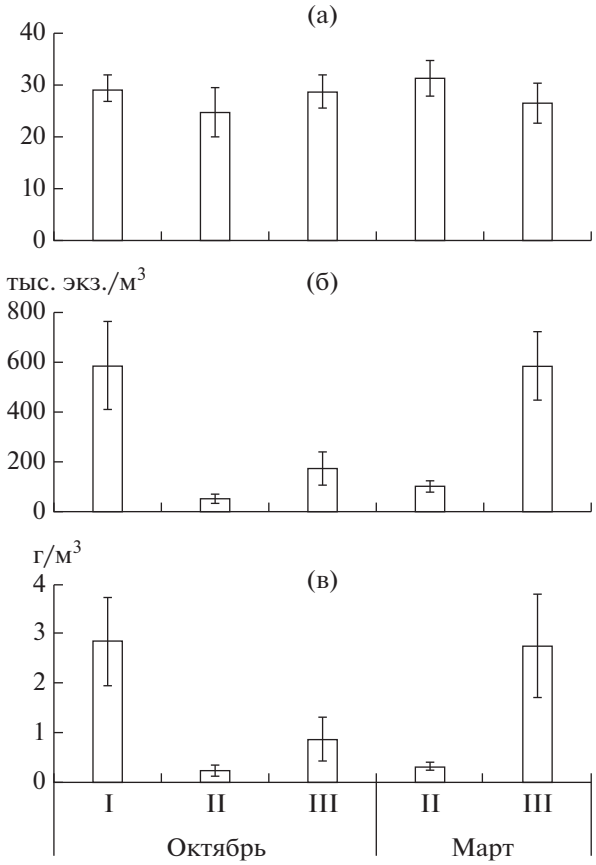

Рис. 1. Средние ($m \pm SD$) число видов (а), численность (б) и биомасса (в) зоопланктона в зоне открытой воды (I), на границе зарослей макрофитов (II) и в зарослях (III) оз. Тана в начале (октябрь) и во второй половине (март) сухого сезона.

0.2 (ст. 1) – 129.7 тыс. экз./м^3 (ст. 3). Доминировали здесь Rotifera – 56.2–81.8%, однако на ст. 3 преобладали Copepoda – 50.5%, их доля на других станциях колебалась от 18.2 до 33.1%. Доля Cladocera варьировала от 0 до 17.5%. В зарослях макрофитов численность зоопланктона изменялась от 3.7 (ст. 1) до 473.2 тыс. экз./м^3 (ст. 2). На ст. 3–5 преобладали Rotifera (52.7–62.3%), на ст. 1 и 2 – Copepoda (65.3 и 49.1% соответственно), на ст. 6 – Cladocera (36.5%).

В целом, наибольшая средняя численность зоопланктона отмечена в зоне открытой воды, а на границе зарослей и в зарослях макрофитов она была меньше в 11.4 и 3.4 раза соответственно за счет всех таксономических групп беспозвоночных (рис. 1б, табл. 2). Максимальная средняя величина индекса Шеннона, рассчитанного по численности, наблюдалась в зоне открытой воды, минимальная – на границе зарослей макрофитов, хотя различия были статистически недостоверны (табл. 2).

В большинстве случаев зоны внутри станций различались по составу доминирующих по численности зоопланктеров, лишь на двух станциях преобладали одни и те же организмы – ювенильные Cyclopoida (ст. 2) и *Ascomorpha agilis* (ст. 5) (табл. 3). Плавающие ветвистоусые фильтраторы (*Bosmina longirostris* и *Diaphanosoma excisum*) зарегистрированы только в зонах открытой воды и на границе зарослей макрофитов. В зарослях преобладали ползающе-плавающие вторичные фильтраторы (представители сем. Chydoridae). В целом, на границе зарослей макрофитов отмечена тенденция увеличения доли доминирующих Rotifera (34.2%) и снижения доли Cladocera (2.2%) по сравнению с зонами открытой воды (22.3 и 6.3% соответственно) и зарослей водных растений (18.4 и 4.8%).

Биомасса зоопланктона в зоне открытой воды варьировала от 1.2 (ст. 6) до 6.8 г/м^3 (ст. 3). Основу биомассы на большинстве участков представляли Copepoda (57.5–88.6%), на станциях 3 и 6 – Cladocera (54.3 и 67.2% соответственно). На границе зарослей макрофитов биомасса зоопланктона колебалась от 0.0001 (ст. 1) до 0.7 г/м^3 (ст. 3). При этом наибольшую долю составляли Copepoda (от 45.5 до 90.3%), лишь на ст. 3 – Rotifera (54.0%). В зарослях растений биомасса планктонных беспозвоночных находилась в пределах от 0.01 (ст. 1) до 3.0 г/м^3 (ст. 2). На станциях 2, 4–6 ее основу представляли Cladocera (55.3–83.2%), на станциях 1 и 3 – Copepoda (57.0 и 60.7% соответственно).

В целом, максимальная средняя биомасса зоопланктона характерна для зоны открытой воды, на границе зарослей макрофитов она была меньше в 12.7 раза, в зарослях – в 3.3 раза (рис. 1в) за счет всех таксономических групп планктонных животных (табл. 2). Минимальное среднее значение индекса Шеннона, рассчитанного по биомассе, зарегистрировано в зарослях растений, максимальное – в зоне открытой воды, хотя различия были статистически недостоверны (табл. 2).

Видовой состав доминирующих по биомассе организмов существенно различался в разных зонах в пределах отдельных станций (табл. 4). В зонах открытой воды и на границе зарослей макрофитов для большинства станций преобладали представители Calanoida (Copepoda), а в зоне зарослей – сем. Chydoridae (Cladocera). Так, в зарослях макрофитов средняя доля доминирующих Copepoda составила 36.4%. В зоне открытой воды и на границе зарослей их относительное обилие было выше (46.4 и 56.9% соответственно). В то же время, граница зарослей макрофитов характеризовалась минимальной долей доминирующих Cladocera (8.5%). Наибольшая доля последних отмечена в зарослях растений (43.3%). В зоне открытой воды средняя доля доминирующих Cladocera была 22.0%.

Таблица 2. Число видов (*S*), численность (*N*), биомасса (*B*) таксономических групп зоопланктеров и индекс Шеннона, рассчитанный по численности (H_N) и биомассе (H_B) зоопланктона в зонах открытой воды (I), на границе зарослей макрофитов (II) и в зарослях (III) оз. Тана в начале (октябрь) и во второй половине (март) сухого сезона

Показатель	Октябрь			Март (Krylov et al., 2020)	
	I[a]	II[b]	III[c]	II[d]	III[e]
S:					
Rotifera	21.2 ± 2.4	18.0 ± 3.9	19.0 ± 2.6	23.5 ± 3.1	19.5 ± 3.4
Copepoda	2.7 ± 0.3	1.3 ± 0.2*[d]	1.3 ± 0.6	2.5 ± 0.2	2.2 ± 0.3
Cladocera	5.3 ± 0.7	5.3 ± 1.2	8.3 ± 1.5	5.2 ± 0.4	4.8 ± 0.5
N, тыс. экз./м^3:					
Rotifera	277.6 ± 85.6*[b]	26.0 ± 8.8	72.2 ± 25.5	26.6 ± 4.8*[e]	106.9 ± 22.4
Copepoda	182.1 ± 44.4*[b]	18.2 ± 9.9	63.5 ± 35.8*[e]	40.8 ± 17.1*[e]	236.4 ± 63.7
Cladocera	124.3 ± 60.7*[b]	6.9 ± 3.6*[d]	35.7 ± 14.1*[e]	32.9 ± 14.2*[e]	241.7 ± 66.8
H_N, бит/экз.	3.90 ± 0.09	3.40 ± 0.44*[d]	3.70 ± 0.25*[e]	1.69 ± 0.24	1.80 ± 0.29
B, г/м^3:					
Rotifera	0.139 ± 0.038*[b]	0.014 ± 0.005	0.039 ± 0.013*[e]	0.037 ± 0.011*[e]	0.170 ± 0.060
Copepoda	1.632 ± 0.467*[b, c]	0.156 ± 0.073	0.209 ± 0.105*[e]	0.108 ± 0.047*[e]	1.254 ± 0.639
Cladocera	1.071 ± 0.535*[b]	0.054 ± 0.032	0.608 ± 0.254*[e]	0.154 ± 0.047*[e]	1.325 ± 0.407
H_B, бит/г	3.04 ± 0.15	2.60 ± 0.34*[d]	2.88 ± 0.22*[e]	0.94 ± 0.16	1.16 ± 0.38

Примечание. Дано среднее значение и его ошибка. * – достоверные различия.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Влияние мутности воды на зоопланктон тропических озер относится к числу наиболее обсуждаемых вопросов (Aka et al., 2000; Hart, 1986). Особенно актуален он для оз. Тана, где мутность формируется наиболее вредным для гидробионтов типом глины (Cuker, Hudson, 1992). Полученные нами результаты указывают, что мутность воды в период изучения в зонах прибрежья статистически не различалась и демонстрировала относительно невысокие значения: в пересчете на мг/л она колебалась в пределах 2.9–20.3. В России предельный уровень мутности для рыбохозяйственных водоемов 25 мг/л (Перечень..., 1999), а уменьшение численности и преобразование распределения зоопланктеров чаще всего наблюдается при достижении мутности 60 мг/л (Строганов, 1979). Соответственно, мутность не может рассматриваться в качестве фактора, вызывающего наблюдаемые изменения сообществ планктонных беспозвоночных. Между выделенными зонами прибрежья также не выявлено ярко выраженных и статистически достоверных различий других измеренных характеристик воды, как не отмечено и статистически подтвержденных коэффициентов корреляции между ними и структурными показателями зоопланктона.

В то же время исследованные станции и отдельные зоны различались по степени зарастания макрофитами. Водные растения играют важную роль в формировании структуры зоопланктона, увеличивая гетерогенность среды, изменяя гидродинамические и гидрохимические характеристики литоральной зоны, а также кормовую базу беспозвоночных (Курбатова и др., 2013; Семенченко, 2006; Семенченко и др., 2013). Особую роль заросли макрофитов играют в обеспечении защиты планктонных беспозвоночных от хищников (в частности, рыб и хищных беспозвоночных) (Burks et al., 2002; Lauridsen, Buenk, 1996; Lewin et al., 2004). Однако полученные данные показали, что численность и биомасса зоопланктона в зарослях растений уступали таковым в открытой воде, а минимальные значения отмечены на границе зарослей (табл. 2, рис. 1). Более того, при увеличении степени зарастания сокращались общая численность и биомасса зоопланктона ($r = -0.68$ и -0.78 соответственно), численность и биомасса Copepoda ($r = -0.66$ и -0.75) и Cladocera ($r = -0.80$ и -0.77).

Можно предположить, что основным фактором, лежащим в основе наблюдаемых различий в количественных показателях зоопланктона, выступает давление молоди рыб. В оз. Тана богатая фауна планктофагов, в основном приуроченных к центральным участкам водоема, – *Labeobarbus brevicephalus* (Nagelkerke et Sibbing, 1997), *Barbus tanapelagius* (Graaf et al., 2000), *Garra tana* (Getahun et Stiassny, 2007) и *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) (Wudneh, 1998; Imoobe, Akoma, 2008; Akoma, 2010).

Таблица 3. Состав планктонных организмов, доминирующих по численности в зоне открытой воды (I), на границе зарослей макрофитов (II) и в зарослях (III) оз. Тана в начале сухого сезона

Станция	Зона		
	I	II	III
1	*Keratella tropica* (Apstein, 1907), науплиусы и копеподиты Calanoida	*Notommata pachyura* Gosse, 1886	Науплиусы и копеподиты Cyclopoida
2	*Tetramastix opoliensis* Zacharias, 1898, науплиусы и копеподиты Cyclopoida	*Platyias patulus* (O.F. Müller, 1786), *Lecane bulla* (Gosse, 1851), науплиусы и копеподиты Cyclopoida	*Platyias patulus*, науплиусы и копеподиты Cyclopoida
3	*Synchaeta jollyae* (Shiel et Koste, 1993), *Keratella tropica*, *Sinantherina semibullata* (Thorpe, 1889), *Bosmina longirostris* (O.F. Müller, 1785)	*Ascomorpha ecaudis* Perty, 1850, копеподиты Cyclopoida, копеподиты Calanoida	*Synchaeta jollyae*, науплиусы Cyclopoida
4	*Ascomorpha ecaudis*, *Synchaeta jollyae*, копеподиты Cyclopoida	*Ascomorpha ecaudis*, копеподиты Calanoida	*Mytilina ventralis* (Ehrenberg, 1832), науплиусы Cyclopoida, *Chydorus sphaericus* O.F. Müller, 1776
5	*Ascomorpha agilis* Zacharias, *Synchaeta jollyae*, науплиусы и копеподиты Cyclopoida	*Ascomorpha agilis*, *Tetramastix opoliensis*, копеподиты Cyclopoida, *Diaphanosoma excisum* Sars, 1885	*Ascomorpha agilis*, *Sinantherina semibullata*, *Chydorus* sp.
6	*Sinantherina semibullata*, *Bosmina longirostris*	*Keratella tropica*, науплиусы Cyclopoida	Науплиусы и копеподиты Cyclopoida, *Chydorus* sp.

Примечание: Описание станций см. в табл. 1.

Таблица 4. Состав планктонных организмов, доминирующих по биомассе в зоне открытой воды (I), на границе зарослей макрофитов (II) и в зарослях (III) оз. Тана в начале сухого сезона

Станция	Зона		
	I	II	III
1	*Arctodiaptomus acutilobatus* (Sars, 1903), копеподиты Calanoida	*Notommata pachyura*, копеподиты Cyclopoida	Копеподиты Cyclopoida, *Thermocyclops ethiopiensis* Defaye, 1988, *Chydorus sphaericus*
2	Науплиусы Cyclopoida, копеподиты Calanoida	Копеподиты Calanoida, *Arctodiaptomus acutilobatus*, *Moina micrura* Kurz, 1875	Копеподиты Cyclopoida, *Simocephalus vetulus* (O.F. Müller, 1776)
3	*Thermodiaptomus galebi lacustris* Defaye, 1988, *Diaphanosoma excisum*	Копеподиты Calanoida, *Arctodiaptomus acutilobatus*	Науплиусы Cyclopoida, *Thermocyclops ethiopiensis*, *Moina micrura*
4	Копеподиты Cyclopoida, *Arctodiaptomus acutilobatus*, *Moina micrura*	Науплиусы Cyclopoida, копеподиты Calanoida, *Arctodiaptomus acutilobatus*	*Camptocercus* sp., *Chydorus sphaericus*, *Oxyurella* sp., Aloninae sp.
5	Копеподиты Cyclopoida, *Arctodiaptomus acutilobatus*, *Diaphanosoma excisum*	Копеподиты Cyclopoida, *Diaphanosoma excisum*	*Moina micrura*, *Chydorus* sp.
6	Копеподиты Cyclopoida, *Bosmina longirostris*, *Diaphanosoma excisum*	Науплиусы и копеподиты Cyclopoida, *Diaphanosoma excisum*	Копеподиты Cyclopoida, *Chydorus* sp.

Среди зарослей макрофитов и на границе с ними обитают *Enteromius humilis* (Boulenger, 1902), *E. trispilopleura* (Boulenger, 1902), *E. paludinosus* (Peters, 1852) и молодь других видов, специализирующаяся преимущественно на поедании планктона (Dejen et al., 2003; собственные данные). Пик размножения большинства рыб, населяющих оз. Тана, приходится на вторую половину сезона дождей — конец июля–сентябрь (Anteneh et al., 2012; Dejen et al., 2002, 2009, 2017; Dgebuadze et al., 1999; Ge-

remew et al., 2015; Shkil et al., 2017). Часть из них нерестится в зарослях макрофитов в прибрежной зоне озера. Другая часть осуществляет нерестовые миграции в реки, питающие озеро, и их личинки после выклева и заполнения воздушного пузыря выкатываются в устья рек, откуда распределяются по зарослям прибрежных макрофитов в озере. В результате, в конце сезона дождей и начале сухого сезона в литоральной зоне наблюдается значимое увеличение плотности личинки и малька, специализирующихся на поедании планктона (собственные данные). По-видимому, граница зарослей макрофитов является наиболее удобным местообитанием молоди рыб, хорошо обеспечивающим защиту от хищников и богатым пищевыми ресурсами.

Зоопланктон на границе зарослей сочетает виды ракообразных, преобладающих как в зоне открытой воды (например, *Arctodiaptomus acutilobatus*, *Diaphanosoma excisum*), так и в зоне макрофитов (например, *Moina micrura*). Однако в начале сухого сезона численность и биомасса зоопланктона здесь отличается минимальными значениями (табл. 2, рис. 1), что закономерно при увеличении контроля сверху (Гиляров, 1987; Bartell, Kitchell, 1978; Hrbaček, 1962; Stenson et al., 1978). Это свидетельствует в пользу того, что в начале сухого сезона ведущим фактором, определяющим количественные характеристики зоопланктона прибрежной зоны оз. Тана, может выступать влияние рыб.

Помимо этого, нашу гипотезу подтверждают данные сравнительного анализа показателей зоопланктона в разные периоды сухого сезона. Так, в начале сухого сезона (октябрь) по сравнению со второй половиной (март) на границе зарослей статистически достоверно снижалась численность Cladocera (табл. 2), возрастали доли Rotifera в общей численности ($p = 0.041$) и Copepoda в общей биомассе ($p = 0.045$), в 2.0 раза сокращалась общая численность зоопланктона, в 2.2 раза – численность Copepoda. В зарослях растений статистически значимо меньше были численность и биомасса зоопланктона, Copepoda и Cladocera (табл. 2, рис. 1).

Известно, что выедание рыбами наиболее крупных и/или массово представленных видов беспозвоночных приводит к ослаблению меж- и внутривидовой конкуренции (Фенева и др., 2007; Gliwicz, 2002), что, по нашему мнению, должно способствовать также снижению степени доминирования одного вида и, как следствие, повышению выравненности сообществ беспозвоночных, в частности, увеличению индекса видового разнообразия Шеннона. Но в исследованных нами зонах прибрежья обнаружены обратные тенденции: на границе зарослей макрофитов величины этого индекса отличались наименьшими значениями, а в зоне открытой воды – наибольшими (табл. 2). По-видимому, направленность изменений индекса в разных зонах прибрежья зависит от силы пресса планктофагов, связанной с их плотностью, которая, к сожалению, в нашей работе не определена. Возможно, есть пороговая плотность хищников, при которой выедание ими беспозвоночных способствует снижению выравненности зоопланктона за счет повышения степени доминирования представителей мелких видов Rotifera. Одновременно увеличение роли планктоноядных хищников в начале сухого сезона подтверждает статистически достоверное повышение индекса Шеннона в зоне зарослей и на их границе по сравнению с данными, полученными для второй половины сухого сезона (табл. 2). Таким образом, сезонные изменения количества рыб могут быть одним из ведущих факторов, определяющих структуру и состав сообществ зоопланктона разнотипных участков прибрежья оз. Тана.

Полученные данные объясняют отсутствие роста количественных характеристик зоопланктона в оз. Тана в ответ на поступление с поверхностным стоком биогенных и органических веществ – явление, характерное для некоторых водоемов Восточной Африки (Mavuti, Litterick, 1981). В пик сезона дождей развитию планктона оз. Тана препятствует высокая мутность воды (Akoma, 2010; Dejen et al., 2004; Imoobe, Akoma, 2008). При стабилизации уровня воды и/или в начале его падения, а также при снижении мутности воды в начале сухого сезона можно было бы ожидать рост количественных характеристик зоопланктона. Однако, как показывают наши данные, этого не происходит, скорее всего, из-за увеличения давления планктоноядных хищников – личинок и молоди рыб, использующих водные растения в качестве защиты от многочисленных рыбоядных хищников (крупных беспозвоночных, рыб, рептилий, птиц и млекопитающих). Аналогичные факты мощного давления рыб на сообщества зоопланктона в зарослях макрофитов отмечены для ряда водоемов южных широт (Burks et al., 2002; Iglesias et al., 2007; Lewin et al., 2004; Meerhoff et al., 2007a, 2007b). Ранее снижение количественных характеристик зоопланктона в начале сухого сезона связывали с низкой температурой воды (Dejen et al., 2004). Данные исследования позволяют предположить, что решающую роль в этот период играет увеличение плотности рыбного населения. Однако для окончательных выводов необходимо продолжение исследований, которые должны включать наблюдения за состоянием кормовой базы беспозвоночных (в частности, водорослей, бактерий и простейших), плотностью молоди и взрослых рыб, а также их суточными миграциями.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарят Н.К. Овчинникову (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН) за неоценимую помощь в обработке проб и А.А. Даркова (Институт проблем экологии и эволюции РАН) за организацию полевых работ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андроникова И.Н. 1996. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. Санкт-Петербург: Наука.

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.

Гиляров А.М. 1987. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. Москва: Наука.

Курбатова С.А., Лаптева Н.А., Ершов И.Ю., Борисовская Е.В. 2013. Средообразующая роль гидрофитов в развитии и функционировании планктонных сообществ // Труды Карельского научного центра РАН. № 3. С. 119.

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

Мордухай-Болтовской Ф.Д. 1974. Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Рыбинское водохранилище. Вологда: Северо-Западное книжное издательство. С. 158.

Оксиюк О.П., Жукинский В.Н., Брагинский Л.П. и др. 1993. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиол. журн. Т. 29. № 4. С. 62.

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

Романенко В.Д., Оксиюк О.А., Жукинский В.Н. и др. 1990. Экологическая оценка воздействия гидротехнического строительства на водные объекты. Киев: Наук. думка.

Семенченко В.П. 2006. Зоопланктон литоральной зоны озер: структурные, динамические и функциональные показатели // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Т. 8. № 1. С. 233.

Семенченко В.П., Разлуцкий В.И., Бусева Ж.Ф., Палаш А.Л. 2013. Зоопланктон литоральной зоны озер разного типа. Минск: Белорусская наука.

Строганов Н.С. 1979. Токсикологический контроль загрязненности пресных вод // Влияние загрязнений на гидробиологию и экосистемы водоемов. Ленинград: Наука. С. 221.

Фенева И.Ю., Разлуцкий В.И., Палаш А.Л. 2007. Экспериментальное изучение влияния хищничества и конкуренции на видовую структуру сообществ ветвистоусых ракообразных // Биология внутр. вод. № 3. С. 41.

Abebe W., Michael T., Leggesse E.S. et al. 2017. Climate of Lake Tana Basin // Social and Ecological System Dynamics. New York: Springer. P. 51.

Aka M., Pagano M., Saint-Jean L. et al. 2000. Zooplankton variability in 49 shallow tropical reservoirs of Ivory Coast (West Africa) // Int. Rev. Hydrobiol. V. 85. P. 491.

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

Anteneh W., Getahun A., Dejen E. et al. 2012. Spawning migrations of the endemic Labeobarbus (Cyprinidae, Teleostei) species of Lake Tana, Ethiopia: status and threats // J. Fish Biol. V. 81. P. 750.

Bartell S.M., Kitchell J.F. 1978. Seasonal impact of planktifory on phosphorus release by Lake Wingra zooplankton // Verh. Int. Ver. theor. und angew. Limnol. V. 20. P. 466.

Burks R.L., Lodge D.M., Jeppesen E., Lauridsen T.L. 2002. Dial horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral // Freshwater Biol. V. 47. P. 343.

Cuker B.E., Hudson Jr.L. 1992. Type of suspended clay influences zooplankton response to phosphorus loading // Limnol., Oceanogr. V. 37. P. 566.

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

Dejen E., Sibbing F.A., Vijverberg J. 2003. Reproductive strategies of two sympatric 'small barbs' (*Barbus humilis* and *B. tanapelagius*, Cyprinidae) in Lake Tana, Ethiopia // Neth. J. Zool. V. 52. P. 281.

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

Dejen E., Vijverberg J., Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A. 2009. Growth, biomass, and production of two small barbs (*Barbus humilis* and *B. tanapelagius*, Cyprinidae) and their role in the food web of Lake Tana (Ethiopia) // Hydrobiologia. V. 636. P. 89.

Dejen E., Anteneh W., Vijverberg J. 2017. The Decline of the Lake Tana (Ethiopia) Fisheries: Causes and Possible Solutions // Land Degrad. Develop. V. 28. P. 1842.

Dgebuadze Y., Mina M., Alekseyev S., Golubtsov A. 1999. Observations on reproduction of the Lake Tana barbs // J. Fish Biol. V. 54. P. 417.

Geremew A., Getahun A., Dejen E. 2015. Reproductive biology of *Garra regressus* and *Garra tana* (Cypriniformes: Cyprinidae) from Lake Tana, Ethiopia // Journal of Threatened Taxa. V. 7. № 6. P. 7223.

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

Gliwicz Z.M. 2003. Between Hazards of Starvation and Risk of Predation: The Ecology of Offshore Animals // Excellence in Ecology. Oldendorf/Luhe: Int. Ecol. Inst. V. 12. P. 379.

Hart R.C. 1986. Zooplankton density, community structure and dynamics in relation to inorganic turbidity, and the implications for a potential fishery in subtropical Lake le Roux, South Africa // Freshwater Biol. V. 16. P. 351.

Hrbaček J. 1962. Species composition and the amount of zooplankton in relation to the fish stock // Rozpr. Cesk. Akad. V. 72(10). P. 116.

Iglesias C., Goyenola G., Mazzeo N. et al. 2007. Horizontal dynamics of zooplankton in subtropical Lake Blanca (Uruguay) hosting multiple zooplankton predators and aquatic 7 plant refuges // Hydrobiologia. V. 584. P. 179.

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

Kloos H., Legesse W. 2010. Water resources management in Ethiopia: implications for the Nile basin. New York: Cambria Press.

Krylov A.V., Zelalem W., Prokin A.A. 2020. Qualitative composition and quantitative characteristics of zooplankton in the littoral zone of Lake Tana (Ethiopia) at the end of the dry season // Inl. Wat. Biol. V. 13. № 2. P. 161. https://doi.org/10.1134/S1995082920020078

Lauridsen T.L., Buenk I. 1996. Dial changes in the horizontal distribution of zooplankton in the littoral zone of two shallow eutrophic lakes // Arch. Hydrobiol. V. 137. P. 161.

Lewin W.-Ch., Okun N., Mehner T. 2004. Determinants of the distribution of juvenile fish in the littoral area of a shallow lake // Freshwater Biol. V. 49(4). P. 410.

Mavuti K.M., Litterick M.R. 1981. Species composition and distribution of zooplankton in a tropical lake, Lake Naivasha, Kenya // Archiv für Hydrobiol. V. 93. P. 52.

Meerhoff M., Clemente J.M., Teixeira de Mello F. et al. 2007a. Can warm climate-related structure of littoral predator assemblies weaken the clear water state in shallow lakes? // Global Change Biology. V. 13. P. 1888.

Meerhoff M., Iglesias C., Teixeira De Mello F. et al. 2007b. Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes // Freshwater Biol. V. 52(6). P. 1009.

Shkil F., Dzerzhinskii K., Abdissa B. et al. 2017. Notes on the breeding of large Tana barbs (Labeobarbus) in nature and laboratory // Ethiopian J. Biol. Sci. V. 16. P. 149.

Stenson J., Bohlin T., Henrikson L. et al. 1978. Effects of fish removal from a small lake // Verh. Int. Ver. Theor. und Angew. Limnol. V. 20. P. 794.

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

Vijverberg J., Sibbing F.A., Dejen E. 2009. Lake Tana: Source of the Blue Nile // The Nile. Monographiae Biologicae. V. 89. P. 163.

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

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

Zooplankton in Lake Tana Shore Zone (Ethiopia) at the Beginning of Dry Season

A. V. Krylov[1, *], W. Zelalem[2, **], A. A. Prokin[1], and F. N. Shkil[3, 4, *]**

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

[2]*Bahir Dar University, College of Agriculture and Environmental Sciences, Bahir Dar, Ethiopia*

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

[4]*Koltzov Institute of developmental biology of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

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

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

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

At the beginning of dry season, immediately after the end of rainy season, estimation of zooplankton abundance were carried out in three types of shore areas of lake Tana (Ethiopia): (1) open water, (2) borders of thickets and (3) in the macrophytes thickets. The minimum quantitative characteristics of plankton animals are reported in macrophytes thickets, the maximum – in areas of open water. Negative correlations were obtained between the level of overgrowing by macrophytes and the quantitative characteristics of zooplankton organisms. The peculiarities of the quantitative development and structure of zooplankton in the thickets zone and at their border, compared with open water areas (as well as compared with the second half of the dry season) indicate the leading role of top-control in the formation of invertebrates communities, which is associated with an increase in the number of young fish. Optimal conditions for feeding and shelters for juvenile fish during daylight hours form at the boundary of macrophyte thickets, as a result of which the minimum numbers and biomass of zooplankton are found herein.

Keywords: zooplankton, lake Tana, Bahir-Dar Gulf, shore areas, macrophytes, level of overgrowing

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 5, с. 486

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.587(1-924.7)

СООБЩЕСТВА МАКРОЗООБЕНТОСА РОДНИКОВ И РУЧЬЕВ ВОСТОЧНОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ[1]

© 2020 г. Д. М. Палатов[a, b, *], М. В. Чертопруд[a]

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

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

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

Поступила в редакцию 23.01.2020 г.
После доработки 10.02.2020 г.
Принята к публикации 26.03.2020 г.

На оригинальном материале, включающем 432 количественные пробы, описаны сообщества макрозообентоса, формирующиеся в родниках, пещерных и эпигейных ручьях Восточного Причерноморья (Кавказ и Закавказье, Крым, Северная Турция). Приведен аннотированный список обнаруженных видов, включающий >250 таксонов. Описано 14 типов донных сообществ. Обсуждается региональная специфика фауны и сообществ кренали, их высотная и географическая изменчивость в пределах региона.

Ключевые слова: макробентос, реофильные сообщества, водотоки, Кавказ, Закавказье, родники, лимнокрены, гелокрены, реокрены

DOI: 10.31857/S0320965220050083

[1] Полный текст опубликован в английской версии журнала ISSN 1995-0829, Inland Water Biology, 2020, Vol. 13, No. 4. Pleiades Publishing, Ltd., 2020.

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 5, с. 487–494

ИХТИОЛОГИЯ

УДК 591.3

ЭКЗОГЕННОЕ ПИТАНИЕ ОСЕТРОВЫХ РЫБ (Acipenseridae) НА РАННИХ СТАДИЯХ РАЗВИТИЯ (ОБЗОР)

© 2020 г. Г. И. Рубан*

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

**e-mail: georgii-ruban@mail.ru*

Поступила в редакцию 18.12.2019 г.
После доработки 17.03.2020 г.
Принята к публикации 26.03.2020 г.

Проанализированы данные о характере питания осетровых на ранних стадиях развития в естественных условиях и в аквакультуре. Показано, что сведения о питании осетровых в естественных условиях при переходе на внешнее питание и вскоре после него противоречивы. По одним данным, основу пищи личинок на этапе смешанного питания и позднее при экзогенном питании составляет зообентос, по другим – личинки питаются в основном планктонными ракообразными, и только в мальковый период осетровые начинают потреблять бентических ракообразных и личинок насекомых. Противоречие, вероятно, возникло из-за проведения исследований в разных условиях. В целом, констатируется высокая пластичность осетровых в питании на ранних стадиях развития. В благоприятных условиях личинки осетровых при переходе на внешнее питание и позднее питаются преимущественно зообентосом, видовой и размерный состав потребляемых организмов изменяется по мере роста личинок. Зоопланктон является вынужденным кормом при недостатке доступных форм бентоса. Преобладание зообентоса в питании осетровых в раннем онтогенезе, в том числе при переходе на внешнее питание, связано с его большей энергетической ценностью по сравнению с зоопланктоном, а также с большей доступностью для личинок на стадии смешанного питания, определяемой их морфологией и развитием сенсорных систем, в частности, некоторым запозданием в развитии обонятельной системы по сравнению с вкусовой сейсмосенсорной, осязанием и электрорецепцией.

Ключевые слова: осетровые, питание, внешнее питание, предличинки, личинки, мальки, зообентос, зоопланктон

DOI: 10.31857/S0320965220050101

ВВЕДЕНИЕ

Переход на экзогенное питание – один из критических моментов в раннем онтогенезе рыб (в частности, осетровых), при котором наблюдается повышенная смертность. Характер и спектры питания осетровых в естественных условиях при переходе на внешнее питание в настоящее время изучены недостаточно, что объясняется рядом объективных трудностей в сборе материала, а имеющаяся информация, подчас, противоречива. Значительно больше сведений имеется о биотехнике перевода на внешнее питание личинок осетровых в условиях аквакультуры (ОРЗ) с использованием искусственных стартовых кормов и живых кормов (зоопланктона).

Работа выполнена с целью проанализировать и обобщить данные о характере экзогенного питания осетровых на ранних стадиях развития, особенно при их переходе на внешнее питание, в естественных условиях и в условиях аквакультуры, приближенных к естественным.

ПИТАНИЕ ОСЕТРОВЫХ НА РАННИХ СТАДИЯХ РАЗВИТИЯ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

Известно, что размеры организмов, потребляемых рыбами, зависят от размеров самих рыб, а характер питания в той или иной степени изменяется по мере их роста. Размеры и возраст личинок осетровых при переходе на внешнее питание различаются у разных видов. Переход на экзогенное питание наблюдается у предличинок белуги (*Huso huso* L., 1758) при длине тела 20–22 мм, русского осетра (*Acipenser gueldenstaedtii* Brandt, 1833), сибирского осетра (*A. baerii* Brandt, 1869) и шипа (*A. nudiventris* Lovetzky, 1828) – при длине тела 18–20 мм, севрюги (*A. stellatus* Pallas, 1771) – 19 мм (Богданова, 1967; Стыгар, 1984; Эпштейн, 1954).

Продолжительность развития предличинок белуги от стадии массового вылупления (36) до

Сокращения: ОРЗ – осетровые рыбоводные заводы.

перехода на активное питание (стадия 45) в интервале температур от 16 до 18.8°С достигает у белуги 8–10 сут, у русского осетра при температуре 18.0°С – 9 сут (Детлаф и др., 1981) у севрюги – 9 сут (Краюшкина, 1957).

Возраст и размеры предличинок осетровых при переходе на внешнее питание зависят от температуры воды в предшествующий период. При снижении температуры их возраст увеличивается, а размеры и масса тела снижаются. Так, при температуре воды 21.5°С предличинки русского осетра переходят на активное питание на 8-е сутки после вылупления при длине тела 22 мм и массе 46 мг, предличинки сибирского осетра – на 7-е сутки (при этой же температуре) после вылупления при длине тела 20 мм и массе 40 мг. При температуре воды 11.4°С переход на внешнее питание у предличинок русского осетра происходил на 21-е сутки при длине тела 19 мм и массе 28 мг, у предличинок сибирского осетра – на 17-е сутки при длине тела 18 мм и массе 34 мг (Богданова, 1972).

В конце предличиночного периода развития, но несколько ранее перехода к экзогенному питанию (на стадии 42), предличинки осетровых начинают оседать на дно водоема (Драгомиров, 1953, 1957; Шмальгаузен, 1968). На стадии 45 предличинки, имеющие небольшие остатки желтка, начинают питаться внешней пищей и переходят от предличиночной к личиночной стадии развития, на которой личинки способны к хватательным движениям рта (Детлаф и др., 1981), их глаза полностью сформированы, появляется предметное зрение (Бабурина, 1972).

Анализ состояния пищеварительной системы личинок русского (р. Волга) и сибирского осетра (р. Лена и оз. Байкал) в период перехода на внешнее питание показал, что на этой стадии развития в стенке ротовой полости начинают прорезаться личиночные зубы, интенсивно секретируют слизистые клетки, сформированы тельца Догеля. В пищеводе присутствуют в изобилии слизистые и ресничные клетки. В стенке желудка (и в фундальной, и в кардиальной его части) сформированы железы. Вместе с внутриполостным перевариванием поглощенной пищи наблюдается и внутриклеточное переваривание остатков желтка. В средней кишке и спиральном клапане хорошо выражен каемчатый эпителий. Клетки печени, средней кишки и спирального клапана богаты жиром (Богданова, 1967). У белуги (Asgari et al., 2013), персидского осетра (*Acipenser persicus* Borodin, 1896) (Babaei et al., 2011), атлантического осетра (*A. oxyrinchus* Mitchill, 1815), белого осетра (*A. transmontanus* Richardson, 1836) (Buddington, Doroshov, 1986) при переходе на внешнее питание желудочные железы также уже функционируют. У белого осетра при переходе на внешнее питание пищеварительная система личинок анатомически полностью сформирована, а набор пищеварительных ферментов сходен с таковым у мальков и взрослых рыб, поэтому у них функциональные возможности этой системы выше, чем у личинок других рыб (Buddington, Doroshov, 1986; Ostaszewska et al., 2011).

Глазам осетровых во все периоды жизни свойственна высокая светочувствительность и низкий уровень остроты зрения (Бабурина, 1972). Личинки этих видов при поиске и захватывании пищи руководствуются преимущественно вкусовой рецепцией, сигналами органов сейсмосенсорной системы и осязанием (Дислер, 1949, 1960; Драгомиров, 1953; Лавров, 1909; Павлов и др., 1970; Шмальгаузен, 1962). На стадии смешанного питания обонятельная рецепция не задействована в поиске и захватывании пищи. Впервые чувствительность к естественным пищевым химическим сигналам возникает у молоди русского осетра и севрюги лишь на первые–вторые сутки после перехода на полное экзогенное питание при длине тела 21.0 и 22.5 мм соответственно Личинки в первые два дня плавают у дна и не реагируют на экстракт зоопланктона (Касумян, Кажлаев, 1989).

Малое значение зрительной ориентации для добывания осетровыми пищи подтверждается тем, что мелкие планктонные ракообразные (основная пища зрительно ориентирующихся личинок других рыб) не играют существенной роли в питании осетровых ни в одном из периодов их жизни (Бабурина, 1972). Большая подвижность и парение в толще воды делают планктон вынужденным кормом молоди осетровых только в плохих условиях питания (Лавров, 1909; Константинов, 1953). Эта особенность учитывается в биотехнике искусственного разведения осетровых. При переводе предличинок на внешнее питание живыми кормами используют науплиев солоноводного рачка *Artemia salina* (L., 1758). В пресной воде они оседают на дно бассейнов, становясь доступными для личинок осетровых (Chebanov, Galich, 2013).

Молодь русского осетра, стерляди, севрюги и белуги после перехода на внешнее питание потребляет бентосные и нектобентосные организмы: гаммарид (Gammaridae), хирономид (Chironomidae), олигохет (Oligochaeta) и мизид (Mysidacea). У молодых личинок русского осетра пища состоит преимущественно из гаммарид, у стерляди – из гаммарид и хирономид, у севрюги – в основном из хирономид, у белуги – из олигохет и гаммарид (Бабурина, 1972). Личинки русского осетра в р. Волге на стадии смешанного питания (стадия 11а по Драгомирову, 1957 и стадия 45 по Детлаф и др., 1981) уже схватывают и заглатывают живой корм – личинок хирономид и коретры (Corethra), мелких ветвистоусых (Cladocera) (Драгомиров, 1957). Характер питания личинок волжских

осетровых с переходом на внешнее питание определяет их распределение в реке – наиболее привлекательными для них становятся илисто-песчаные грунты, где они находят богатый бентос и нектобентос. Молодь покидает стрежневой поток и мигрирует ближе к берегам, может задерживаться на отлогих, богатых бентосом участках рек с плотным илистым дном, но никогда не встречается в собственно прибрежной зоне и в затонах со слабым течением и вязким дном (Павлов, Сбикин, 1989). После перехода на внешнее питание личинки волжских осетровых сосредоточиваются на участках русла с глубиной 6–12 м и быстрым течением (Константинов, 1953).

Наиболее подробно изучено питание молоди многочисленных видов русского осетра и севрюги Нижней Волги до зарегулирования стока реки. Здесь личинки с самого начала активного питания потребляют бентос. В пище молоди этих видов встречены только реофильные организмы. Это, прежде всего, бокоплавы, среди которых наиболее многочисленными были представители рода *Niphargoides* (*Pontogammarus*) (преимущественно *N. sarsi* (Sowinskyi, 1898)), изредка встречались *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841) и *Corophium curvispinum* (Sars, 1895). Личинок ручейников (Trichoptera) представляли два реофильных вида: *Hydropsyhe ornatula* (McLachlan, 1878) (часто) и *Neureclipsis bimaculata* (L., 1758) (редко). Из личинок поденок (Ephemeroptera) в наибольшем количестве встречался реофильный вид рода *Ecdyonurus* sp. Среди личинок хирономид доминировал род *Cryptochironomus* (Константинов, 1953).

Личинки русского осетра, начиная активное питание при длине тела 20.5 мм, сразу же поедали преимущественно бокоплавов и мелких личинок хирономид массой в десятые доли миллиграмма. В питании мальков русского осетра длиной ≥48 мм доля бокоплавов по массе достигала 99.88%, на долю остальных объектов – личинок хирономид и циклопов (Copepoda) приходилось лишь 0.12% (Константинов, 1953).

В русле р. Волги у личинок севрюги, начинавших активное питание при длине тела 18 мм, среди первых же проглоченных организмов, как и у русского осетра, преобладали бокоплавы (Gammaridae). На втором месте были личинки хирономид и циклопы. В желудках молоди севрюги половина всего количества личинок хирономид приходилась на представителей рода *Cryptochironomus*, среди них преобладал *Cryptochironomus* gr. *fuscimanus*, также встречены *Cr. demeijerei* (Kruseman, 1933) и *Cr. zabolotzkii* (Chernovskij, 1949). Два последних вида относятся к типичным реофилам. У личинок длиной 18–25 мм встречались также мелкие олигохеты, мизиды и *Bosmina* sp. У молоди севрюги длиной ≥43 мм в питании также преобладали бокоплавы (до 99% по массе), на остальные объекты (олигохеты, циклопы, личинки хирономид, мизиды и босмины) приходилось ≤1% по массе (Константинов, 1953).

Пищевой спектр белуги в р. Волге при ее переходе на внешнее питание изучен менее подробно. Известно, что личинки белуги в начале экзогенного питания способны потреблять мелких личинок хирономид и веслоногих раков (Copepoda) (Желтенкова, 1964). У мальков белуги со средней длиной тела 50.5 мм в питании доминировали бокоплавы (39.92% по массе) и коконы пиявок (45.92% по массе), кроме них встречались личинки хирономид, мизиды, олигохеты, личинки ручейников и поденок. У более крупной молоди со средней длиной 76.8 мм пища в основном состояла из бокоплавов (23.86% по массе), мизид (15.51%) и личинок осетровых рыб (46.72%), остальные объекты были менее значимыми: олигохеты – 5.95%, личинки карповых рыб – 7.95% по массе (Константинов, 1953). В р. Урал личинки белуги вскоре после перехода на внешнее питание (при длине тела 23–25 мм) могут также потреблять личинок костистых рыб и осетровых (Стыгар, 1984). В реках Дон и Дунай, как и в р. Волге, скатывающиеся личинки и мальки белуги питаются в основном бентическими организмами – гаммаридами, мизидами, личинками хирономид, поденок, ручейников, олигохетами, а также кумовыми (Cumacea), Decapoda, Corophiidae, Amphipoda, Copepoda, Cladocera (Желтенкова, 1964).

В желудках молоди стерляди в р. Волге наиболее многочисленными были личинки хирономид – типичные обитатели песчаных или каменистых участков реки с быстрым течением *Tanytarsus sexdentatus* (Chernovskij, 1949), *Cricotopus latidentatus* (Tshernovskij, 1949) и *Psectrocladius* gr. *medius* (Константинов, 1953).

В пище молоди осетровых из р. Ахтубы (левого рукава р. Волги, отделяющегося от нее напротив северной части г. Волгограда) преобладание реофильных организмов было выражено менее резко. Наряду с бокоплавами большое значение имели личинки хирономид, в частности, рода *Chironomus* (илоядные формы). В пище молоди русского осетра доля личинок рода *Chironomus* по численности значительно превышала суммарную численность всех других личинок хирономид; второе место по численности занимали личинки *Cryptochironomus* gr. *fuscimanus* и *Cryptochironomus* gr. *algarum*; далее шли личинки *Polypedilum breviantennatum* (современное название *Polypedilum scalaenum* (Schrank, 1803)), *Lymnochironomus* gr. *nervosus* и *Cryptochironomus* gr. *vulneratus* (Константинов, 1953).

В отличие от русского осетра в пище молоди севрюги из р. Ахтубы среди личинок хирономид наиболее преобладал *Cryptochironomus* gr. *fuscimanus*, второе место занимал *Polypedilum breviantennatum*, доля личинок рода *Chironomus* была ниже.

Это объясняется тем, что молодь осетра, в среднем имевшая бóльшие размеры по сравнению с молодью севрюги, гораздо чаще потребляла более крупных личинок из рода *Chironomus* (Константинов, 1953).

В р. Урал личинки севрюги, русского осетра, белуги и шипа потребляли олигохет, полихет, корофиид, гаммарид, мизид, личинок и куколок хирономид. Планктонные организмы с преобладанием циклопов встречались в пищевом комке редко и в небольших количествах (Стыгар, 1984).

В целом у личинок осетровых в естественных условиях отмечается высокая пластичность в отношении питания – в первые дни экзогенного питания они могут питаться и планктонными, и бентосными организмами. Качественный состав пищи зависит от наличия тех или иных видов кормовых организмов в водоеме (Желтенкова, 1964).

Питание молоди других видов осетровых, населяющих реки Европы, Сибири, Дальнего Востока, Китая, Северной Америки, начиная от перехода на внешнее питание, менее изучено.

Тортонезе (Tortonese, 1989) утверждал, что данные о питании адриатического осетра (*Acipenser naccarii* (Bonaparte, 1836)) отсутствуют. Однако известно, что молодь этого вида питается бентическими беспозвоночными, а половозрелые особи также потребляют мелких рыб (Maitland, 1987; Rochard et al., 1990). Обнаружено, что у осетра из рек По и Тичино (Ticino) пища состояла из гаммарид (43%), личинок двукрылых (Diptera) (24%), а также личинок хирономид и олигохет (суммарно 21%) (Bernini, Nardi, 1990).

Состав пищи осетровых из рек Сибири, Дальнего Востока и Китая при их переходе на внешнее питание в естественных условиях неизвестен.

Пищевой спектр молоди речного осетра *Acipenser dabryanus* (Dumeril, 1869) из р. Янцзы при переходе на внешнее питание почти не изучен, имеются лишь данные о его кормлении в экспериментах науплиями *Artemia salina* (L., 1758) (Kynard et al., 2003). Предличинки и личинки этого вида проявляли положительный фототаксис при переходе на экзогенное питание, они предпочитали светлый фон и яркое освещение, что, по мнению авторов, облегчало визуальное выделение движущихся жертв (Kynard, Hogan, 2002b). Авторы считают, что в отличие от других видов осетровых *Acipenser dabryanus* при переходе на внешнее питание преимущественно использует зрение для поиска пищи, причем роль зрения возрастает в онтогенезе, поскольку его мальки питаются молодью других рыб (Xiong, 1988; Zeng, 1990), что требует зрения, а не обоняния (Kynard et al., 2003). Ночная покатная миграция молоди осетра напоминала ночную покатную миграцию личинок лопатоноса, атлантического и амурского осетров. Полевые наблюдения показали, что мальки *Acipenser dabryanus* также питаются ночью, и весь его цикл активности приходится на ночное время (Kynard et al., 2003).

Предличинки калуги (*Huso dauricus* Georgi, 1775) в экспериментальных условиях переходили на экзогенное питание при длине тела 23.5 мм, амурского осетра (*Acipenser schrenkii* Brandt, 1869) – 21.8 мм (Zhuang et al., 2003).

Несколько лучше изучен состав пищи молоди осетровых Северной Америки в естественных условиях при их переходе на внешнее питание и несколько позднее. Личинки и мальки лопатоноса (*Scaphirhynchus albus* Forbes et Richardson, 1905) длиной 20–50 мм в р. Миссисипи питались личинками хирономид и поденок. В желудках этого вида обнаружены личинки хирономид *Polypedilum* sp., *Polypedilum halterale* gr., *Paracladopelma doris* (Townes, 1945), *Paratendipes basidens* (Townes, 1945), *Chironomus* sp. и личинки поденок (Gosch et al., 2018). Спектр питания личинок и мальков лопатоноса *Scaphirhynchus platorynchus* (Rafinesque, 1820) длиной 20–51 мм на этом же участке реки был несколько шире. В желудках обнаружены личинки хирономид *Paracladopelma* sp., *Cryptochironomus* sp., *Lopescladius* sp., *Polypedilum* sp., *Polypedilum aviceps* (Townes, 1945), *Polypedilum* gr. *halterale*, *Metriocnemus* sp., *Paratendipes basidens* (Townes, 1945), *Robackia claviger* (Townes, 1945), *Chernovskiia* sp., а также личинки поденок и ногохвосток (Collembola) (Gosch et al., 2018).

Питание личинок короткорылого осетра (*Acipenser brevirostrum* LeSueur, 1818) изучено недостаточно. Видимо, оно сходно с таковым у других осетровых, и они питаются любым подходящим по размеру мелкими придонными беспозвоночными (Kynard et al., 2016; Muir et al., 1988). У личинок этого вида много зубов, и они могут схватывать и удерживать жертв (Snyder, 1988). В эксперименте личинки активно преследовали и схватывали зоопланктон (Buckley, Kynard, 1981), авторы полагают, что личинки использовали зрение для охоты на жертвы. Их большой рот (Snyder, 1988) дает им большой выбор пищевых объектов. Личинки осетра рассеивались в бассейнах преимущественно ночью, их дневное поведение свидетельствует, что зрение имеет большое значение при дневном питании (Kynard, Horgan, 2002a; Kynard et al., 2012; Parker, Kynard, 2014). В более позднем возрасте личинки короткорылого осетра в реках питаются основном организмами, сносимыми течением (Kynard, Horgan, 2002a; Kynard et al., 2013, 2014; Parker, Kynard, 2014), такая стратегия питания также требует хорошего зрения (Kynard et al., 2016).

Питание атлантического осетра (*Acipenser oxyrinchus* Mitchill, 1815) при его переходе на экзогенное питание в естественных условиях не изучено, в экспериментальных условиях предличинки успеш-

но переходили на внешнее питание науплиями *Artemia* sp. (Piotrowska et al., 2018).

Пищевой спектр предличинок и личинок белого осетра (*Acipenser transmontanus* Richardson, 1836) при переходе на экзогенное питание в естественных условиях мало изучен. Известно лишь, что его личинки в изолированной популяции р. Кутенаи (Kootenai River, приток р. Колумбия) питаются бентосом (Kynard et al., 2013, 2014).

ПИТАНИЕ ОСЕТРОВЫХ НА РАННИХ СТАДИЯХ РАЗВИТИЯ ПРИ ЗАВОДСКОМ ВОСПРОИЗВОДСТВЕ

В условиях аквакультуры – на многих ОРЗ, предличинки переходят на внешнее питание в прудах, где используют имеющуюся кормовую базу, естественную и искусственно формируемую. Ее состав может существенно отличаться от кормовой базы осетровых в реке, где молодь осетровых питается в основном реофильными формами беспозвоночных (Константинов, 1953).

В прудах ОРЗ Азербайджана предличинки осетровых при переходе на экзогенное питание использовали преимущественно только что вылупившихся личинок листоногих раков (Phyllopoda) – конхострак (Conchostraca) и щитней (Notostraca) (Аскеров, Маилян, 1983). Виды этих ракообразных в работе не указаны, но можно предположить, что конхостраки были представлены *Leptestheria dahalacensis* Rüppel, 1837, щитни – *Triops cancriformis* Bosc, 1801 или *Lepidurus apus* L., 1758, наиболее распространенными на территории бывшего СССР. Кроме того, в этих прудах личинки питались дафниями, преимущественно *Daphnia magna* Straus, 1820, маточную культуру которой заблаговременно вносили в пруды. Молодь осетровых в прудах питалась кормовыми организмами, скапливающимися у дна (дафнии) или на поверхности грунта (личинки хирономид). Молодь белуги, в отличие от других видов осетровых, предпочитала сравнительно более крупные естественные корма (лепстерий и щитней). Молодь севрюги в первую очередь использовала дафний, скапливавшихся в больших количествах у дна, их доля в питании севрюги достигала 70–100% (Аскеров, Маилян, 1983).

Искусственное воспроизводство белуги на волжских ОРЗ осуществляется в апреле–июне. После пересадки предличинок из садков в пруды в течение 15–20 сут они питаются преимущественно кладоцерами. В дальнейшем большое значение в кормовой базе прудов, где выращивается молодь белуги, имеет нектобентос – листоногие раки *Triops cancriformes* и *Leptestheria dahalacensis*, на Волгоградском ОРЗ – жаброноги *Streptocephalus torvicornis* Waga, 1842 (Anostraca). К концу выращивания (возраст 35–45 сут) в заводских прудах при выедании стрептоцефалюсов, лептестерий и щитней с нежными хитиновыми покровами общий индекс наполнения желудков и упитанности молоди снижается. Поэтому подросшая молодь белуги часто вынужденно переходит на питание планктонными организмами или хирономидами, при наличии последних в прудах (Полянинова, 1984).

Молодь белуги, выращенная на заводах, попадая в реку Волгу, сразу приступала к потреблению речного корма. Характер питания белуги отражал состояние кормовой базы реки, где основными объектами ее питания были гаммариды (60–99% по массе, 79–98% по встречаемости), среди них доминировал крупный *Niphargoides (Pontogammarus) abbreviates* Sars, 1894. На некоторых участках реки рыба в питании молоди белуги достигала 7–21% по массе (Молодцова, Смирнова, 1984).

Анализ питания молоди севрюги в р. Волге, как выпущенной из ОРЗ, так и естественного происхождения, показал, что особи массой от 0.5 до 2.0 г (в среднем 1.45 г) питалась преимущественно гаммаридами *Niphargoides (Pontogammarus) abbreviates* Sars, 1894, *N. (Stenogammarus) similis* Sars, 1894, другие виды этой группы *N. compressus, N. macrurus* (Stenogammarus) Sars, 1994 имели меньшее значение. Качественный состав пищи молоди севрюги и русского осетра не различался (Молодцова, 1984).

Особый интерес представляют результаты исследования пищевой пластичности молоди осетровых, полученные Заикиной (1975) на прудах ОРЗ в Астраханской обл. В прудах с низкой биомассой зоопланктона (главным образом, веслоногих *Cyclops sternuus* (Fischer, 1851) при массовом развитии веслоногих раков молодь белуги в возрасте 15–25 сут питалась преимущественно мелкоразмерными особями конхострак *Leptestheria* (1.5–3 мм) и в меньшей степени щитнями *Apus* sp. (6–12 мм). Молодь в возрасте 30–50 сут уже не потребляла этих раков, поскольку размеры *Leptestheria* достигли 6–9 мм, а *Apus* sp. 20–30 мм. У молоди русского осетра в возрасте 15–30 сут, в отличие от белуги, основными компонентами пищи были личинки хирономид, дафнии и циклопы. Излюбленной пищей мальков осетра в возрасте 40–50 сут служили личинки хирономид (Заикина, 1975).

В прудах с низкой численностью веслоногих раков и неравномерным развитием зоопланктона основной пищей белуги в возрасте 15–30 сут была мелкоразмерная *Leptestheria*. Хирономиды и циклопы играли незначительную роль. Молодь русского осетра в возрасте до 25 сут питалась в основном *Daphnia magna*, в возрасте 1–1.5 мес – и *Daphnia magna*, и циклопами, в зависимости от численности этих ракообразных в конкретном пруду (Заикина, 1975).

В прудах с высокой стабильной биомассой ветвистоусых раков (Cladocera), главным образом *Daphnia magna, D. longispina* Müller, 1785, *Moina*, и интенсивным развитием хирономид в питании белуги в возрасте 15–30 сут преобладали мелкоразмерные *Leptestheria*. У 30–40-суточных мальков белуги пища почти полностью состояла из крупных форм *Daphnia magna*. Молодь русского осетра в возрасте 20–30 сут питалась преимущественно *Daphnia magna* и личинками хирономид, изредка мелкими особями *Leptestheria*. Мальки осетра в возрасте 35–45 сут потребляли в основном крупных *Daphnia magna* и личинок хирономид, в зависимости от численности этих организмов в конкретном пруду, листоногие раки в их питании отсутствовали (Заикина, 1975). Экспериментально установлено, что для молоди севрюги в возрасте 10–25 сут суточный рацион при кормлении дафниями достигает 250% массы тела рыб, при кормлении личинками хирономид мальков в возрасте 1–1.5 мес – 50% массы рыб. С возрастом наблюдается относительное уменьшение потребления корма на единицу массы рыб при кормлении дафниями – до 100–50%, при кормлении личинками хирономид – до 18%. Из этих двух видов корма лучшим оказались личинки хирономид, при кормлении которыми рост был быстрее на 39.3%, усвояемость выше на 23%, кормовой коэффициент варьировал от 2.2 до 3.7 (Свиренко, 1961).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данные о питании осетровых в естественных условиях при переходе на внешнее питание и вскоре после него противоречивы. По одним сведениям, основу пищи личинок, как на этапе смешанного питания, так и позднее при экзогенном питании составляет зообентос. По другим данным, личинки питаются в основном планктонными ракообразными и только в мальковый период осетровые начинают потреблять бентических ракообразных и личинок насекомых (Желтенкова, 1964; Гершанович и др., 1987; Chebanov, Galich, 2013). Это противоречие, вероятно, вызвано тем, что исследования разными авторами проводились в разных условиях. В целом можно констатировать высокую пластичность осетровых в отношении питания на ранних стадиях развития. В благоприятных условиях личинки осетровых при переходе на внешнее питание и позднее потребляют преимущественно зообентос, видовой и размерный состав потребляемых организмов изменяется по мере роста личинок. Зоопланктон служит вынужденным кормом при недостатке доступных форм бентоса.

Преобладание зообентоса в питании осетровых в раннем онтогенезе, в том числе при переходе на внешнее питание, связано с его большей энергетической ценностью по сравнению с зоопланктоном, и с большей доступностью на стадии смешанного питания личинок, связанной с их морфологией и развитием сенсорных систем, в частности, некоторым запозданием в развитии обонятельной рецепции по сравнению с сейсмосенсорной системой, осязанием и электрорецепцией.

На многих ОРЗ, где предличинки осетровых переходят на внешнее питание в прудах и используют имеющуюся кормовую базу, как естественную, так и искусственно формируемую, ее состав может существенно отличаться от кормовой базы этих видов в реке. В прудах с различной степенью развития кормовых организмов характер питания мальков белуги и русского осетра полностью определяется кормовой фауной водоемов. При этом данные о питании в аквакультуре личинок осетровых при переходе на экзогенное питание свидетельствуют, что планктонные ракообразные являются вынужденным кормом, их энергетическая ценность ниже, чем у личинок хирономид.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 18-04-00928 и частично программы Президиума РАН № 41 “Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России” подпрограмма “Динамика популяций ресурсных видов животных”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аскеров М.К., Маилян Р.А. 1983. Биотехнические аспекты прудового выращивания молоди куринских осетровых // Биологические основы осетроводства. Москва: Наука. С. 135.

Бабурина Е.А. 1972. Развитие глаз у круглоротых и рыб в связи с экологией. Москва: Наука. 145 с.

Богданова Л.С. 1967. Сравнительная характеристика перехода на активное питание у личинок разных видов и экологических форм осетровых // Тр. Центр. НИИ осетрового рыбн. х-ва. Т. 1. С. 196.

Богданова Л.С. 1972. Сравнение перехода на активное питание личинок русского и сибирского осетров при разной температуре // Тр. Центр. НИИ осетрового рыбн. х-ва. Т. 4. С. 217.

Гершанович А.Д., Пегасов В.А., Шатуновский М.И. 1987. Экология и физиология молоди осетровых. Москва: Агропромиздат.

Детлаф Т.А., Гинзбург А.С., Шмальгаузен О.И. 1981. Развитие осетровых рыб. Москва: Наука.

Дислер Н.Н. 1949. Развитие кожных органов чувств латеральной системы севрюги // Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР. Вып. 1. С. 333.

Дислер Н.Н. 1960. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. Москва: Изд-во АН СССР.

Драгомиров Н.И. 1953. Основные черты возрастных изменений в поведении личинок осетровых рыб // Докл. АН СССР. № 4. С. 725.

Драгомиров Н.И. 1957. Личиночное развитие волго-каспийского осетра // Тр. Ин-та морфологии животных им. А.Н. Северцова. Вып. 20. С. 187.

Заикина А.И. 1975. Повышение продуктивности прудов осетроводных заводов. Москва: Пищ. пром-сть.

Желтенкова М.В. 1964. Питание осетровых рыб южных морей // Тр. Всерос. НИИ рыбн. хоз.-ва и океаногр. Т. 54. С. 9.

Касумян А.О., Кажлаев А.А. 1989. Формирование обонятельной чувствительности в онтогенезе проходных видов осетровых рыб // Тез. докл. Всесоюз. конф. "Физиология морских животных". Апатиты. С. 18.

Константинов К.Г. 1953. Биология молоди осетровых рыб нижней Волги // Тр. Саратовск. отд. Касп. филиал. Всерос. НИИ рыбн. хоз.-ва и океаногр. Т. 2. С. 28.

Краюшкина Л.С. 1957. Гистологическая характеристика органов пищеварительной системы личинок севрюги *Acipenser stellatus* на различных этапах развития // Докл. АН СССР. Т. 117. № 3. С. 542.

Лавров С.Д. 1909. К вопросу о питании волжских рыб // Тр. об-ва естествоиспыт. при Казанском ун-те. Т. 42. Вып. 1. С. 1.

Молодцова А.И. 1984. Питание молоди севрюги в Волге // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Астрахань: Типография "Волга". С. 227.

Молодцова А.И., Смирнова Л.В. 1984. О целесообразности выпуска заводской молоди белуги в реку Волгу // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Астрахань: Типография "Волга". С. 228.

Павлов Д.С., Сбикин Ю.Н. 1989. Некоторые результаты изучения поведения молоди осетровых Волго-Каспийского бассейна // Морфология, экология и поведение осетровых. Москва: Наука. С. 124.

Павлов Д.С., Сбикин Ю.Н., Попова И.К. 1970. Роль органов чувств при питании молоди осетровых рыб // Зоол. журн. Т. 49. Вып. 6. С. 872.

Полянинова А.А. 1984. Особенности интенсивности потребления пищи заводской молодью белуги в условиях р. Волги // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Астрахань: Типография "Волга". С. 267.

Свиренко Е.Г. 1961. Дыхание и питание молоди севрюги (*Acipenser stellatus*) в опытах // Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва. Т. 11. С. 253.

Стыгар В.М. 1984. Питание и пищевые отношения молоди осетровых с другими рыбами в нижнем течении р. Урал: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва: Всерос. НИИ рыбн. хоз.-ва и океаногр.

Шмальгаузен О.И. 1962. Нарушение развития обонятельного органа у осетровых рыб при определенных условиях выращивания // Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР. Вып. 40. С. 188.

Шмальгаузен О.И. 1968. Развитие пищеварительной системы осетровых // Морфо-экологические исследования рыб. Москва: Наука. С. 40.

Эпштейн Б.М. 1954. Питание молоди осетровых рыб р. Куры // Тр. конф. по вопросам воспроизводства рыбных запасов р. Куры в связи со строительством Мингечаурского гидроузла. Баку: Изд-во АН Азербайджанской ССР. С. 75.

Asgari R., Rafiee G., Eagderi S., Noori F., Agh N., Poorbagher H., Gisbert E. 2013. Ontogeny of the digestive enzyme activities in hatchery produced Beluga (*Huso huso*) // Aquaculture. № 416–417. P. 33.

Babaei S., Kenari A., Nazari R., Enric Gisbert E. 2011. Developmental changes of digestive enzymes in Persian sturgeon (*Acipenser persicus*) during larval ontogeny // Aquaculture. № 318. P. 133.

Buddington R.K., Doroshov S.I. 1986. Development of digestive secretions in white sturgeon juveniles *(Acipenser transmontanus*) // Comp. Biochem. Physiol. V. 83A. P. 233.

Bernini F., Nardi P.A. 1990. Accrescimento di *Acipenser naccarii* Bp. Nel tratto pavese dei fiumi Po e Ticino // Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino. V. 8. P. 159.

Buckley J., Kynard B. 1981. Spawning and rearing of shortnose sturgeon from the Connecticut River // Progr. Fish. Cult. V. 43. P. 74.

Chebanov M.S., Galich E.V. 2013. Sturgeon Hatchery Manual. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper. Ankara: FAO.

Gosch N.J.C., Civiello A.P., Gemeinhardt T.R. et al. 2018. Are shovelnose sturgeon a valid diet surrogate for endangered pallid sturgeon during the first year of life? // J. Appl. Ichthyol. V. 34. Issue 1. P. 39.

Kynard B., Horgan M. 2002a. Ontogenetic behavior and migration of Atlantic sturgeon, *Acipenser oxyrinchus oxyrinchus*, and shortnose sturgeon, *A. brevirostrum*, with notes on social behavior // Environ. Biol. Fishes. V. 63. P. 137.

Kynard B., Horgan M. 2002b. Comparative ontogenetic behavior and migration of Atlantic sturgeon, *Acipenser oxyrinchus oxyrinchus*, and shortnose sturgeon, *Acipenser brevirostrum*, with notes on social behavior // Environ. Biol. Fishes. V. 63. P. 137.

Kynard B., Zhuang P., Zhang T., Zhang L. 2003. Ontogenetic behavior and migration of Dabry's sturgeon *Acipenser dabryanus*, from the Yangtze River, which notes on body color and development rate // Environ. Biol. Fishes. V. 66. P. 27.

Kynard B., Pugh D., Kieffer M., Parker T. 2012. Spawning of shortnose sturgeon in an artificial stream: Adult behavior and early life history // WSCS. Spec. Publ. № 4. P. 165.

Kynard B., Parker E., Kynard B.E., Horgan M. 2014. Effect of velocity regime on ontogenetic dispersal and habitat use of Kootenai River White Sturgeon (*Acipenser transmontanus*, Richardson 1836) early life stages: an artificial stream study // J. Appl. Ichthyol. V. 30. P. 1160.

Kynard B., Hilton E., Litvak M., Peterson B. 2016. Life history and status of Shortnose Sturgeon (*Acipenser brevirostrum* LeSueur, 1818) // J. Appl. Ichthyol. V. 32 (Suppl. 1). P. 208.
https://doi.org/10.1111/jai.13244

Maitland P.S. 1987. Le multiguide nature des poissons des lacs et des rivie`res d'Europe en couleurs. Bordas. P. 74.

Muir W.D., Emmett R.L., McConnell R.J. 1988. Diet of juvenile and subadult white sturgeon in the lower Columbia River and its estuary // Calif. Fish & Game. V. 74. P. 49.

Ostaszewska T., Kolman R., Kamaszewski M. et al. 2011. Morphological changes in digestive tract of Atlantic sturgeon *Acipenser oxyrinchus* during organogenesis // International Aquatic Research. V. 3. P. 101.

Parker E., Kynard B. 2014. Latitudinal variation in ontogenetic behaviour of shortnose sturgeon, *Acipenser brevirostrum* Lesuer 1818: an artificial stream study // J. Appl. Ichthyol. V. 30. P. 1115.

Piotrowska I., Szczepkowska B., Szczepkowski M., Kozowski M. 2018. Assessment of the impact of the timing of first feeding with live and formulated feeds on the survival and growth of larvae Atlantic sturgeon (*Acipenser oxyrinchus* Mitchill) in recirculating systems // Fish. Aquat. Life. V. 26. P. 111. https://doi.org/10.2478/aopf-2018-0012

Rochard E., Williot P., Castelnaud G., Lepage M. 1990. Elements de systematique et de biologie des populations sauvages d'esturgeons. Bordeaux: CEMAGREF. P. 475.

Snyder D.E. 1988. Description and identification of shortnose and Atlantic sturgeon larvae // Am. Fish. Soc. Symp. V. 5. P. 7.

Tortonese E. 1989. *Acipenser naccarii* Bonaparte, 1836 // The Freshwater Fishes of Europe. Wiesbaden: AULA. P. 285.

Xiong T.S. 1988. Feeding habit of Dabrys sturgeon // The Biology of Sturgeons in Changjiang and Their Artificial Propagation. Chengdu: Sichuan Sci. & Tech. Publ. House. P. 228. (in Chinese).

Zeng Q.Z. 1990. Fisheries Resources of the Yangtze Valley. Beijing: China Ocean Press. (in Chinese).

Zhuang P., Kynard B., Zhang L., Zhang T., Wenxuan W. 2003. Comparative ontogenetic behavior and migration of kaluga *Huso dauricus* and Amur sturgeon, *Acipenser schrenckii* from the Amur River // Environ. Biol. Fishes. V. 66. P. 37.

Exogenous Feeding in Sturgeon (Acipenseridae) Early Life Stages (Review)

G. I. Ruban[1, *]

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

**e-mail: georgii-ruban@mail.ru*

The data on exogenous feeding in sturgeon early life stages in the wild and aquaculture as well analyzed. The data on food composition and feeding habits in sturgeon larvae at the stage of transition to exogenous feeding and some later in the wild are conflictive. Some data demonstrate that larvae at transition to exogenous feeding stage feed on zoobenthos, other ones show that larvae at this stage of development feed on planktonic crustaceans and only later sturgeon juveniles start to feed on benthic crustaceans and insect larvae. This contradiction is apparently resulted by different research conditions. As a whole high plasticity of feeding pattern in sturgeon early life stages was found. Under favorable auspices larvae at transition to external feeding stage and later stages feed mainly on zoobenthos, species composition of food and size of consuming organisms changes in the wake of larvae growing. Zooplankton is constrained food in the case of deficit of available benthic forms. Predominance of zoobenthos in sturgeon early life stages feeding including transition to external feeding stage, is connected with bigger calorie count comparing to zooplankton, and higher accessibility for larvae at the stage of mixed feeding in dependence of their morphology and delay of olfactory system development comparing to seismosensory, tactile, gustatory systems and electroreception.

Keywords: sturgeon, feeding, external feeding, prelarvae, larvae, fingerlings, zoobenthos, zooplankton

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 5, с. 495–501

ИХТИОЛОГИЯ

УДК 597.553.2.591.5

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА СООТНОШЕНИЯ ТИПОВ РЕОРЕАКЦИИ У ПЛОТВЫ *Rutilus rutilus*

© 2020 г. Д. С. Павлов[a], В. Ю. Паршина[a], *, В. В. Костин[a]

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

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

Поступила в редакцию 25.02.2020 г.
После доработки 20.03.2020 г.
Принята к публикации 26.03.2020 г.

Исследована сезонная динамика мотивационной компоненты реореакции (соотношения типов реореакции) плотвы (*Rutilus rutilus* (L.)) Рыбинского водохранилища. Использована гидродинамическая установка – кольцевой лоток с лимнозоной. Показано, что изменение соотношения типов реореакции у немигрирующей половозрелой плотвы адекватно отражает ее поведение в водохранилище. Выявлено слабое влияние пола рыб, степени зрелости их гонад и температуры воды на соотношение типов реореакции и стабильность их проявления.

Ключевые слова: Rutilus rutilus, мотивационная компонента реореакции, сезонная динамика, Кольцевой лоток с лимнозоной, пол рыб, стадии зрелости гонад, температура

DOI: 10.31857/S0320965220050095

ВВЕДЕНИЕ

Реореакция, или отношение рыб к течению, – это врожденная реакция, связанная с жизнью рыб в подвижной среде. Она проявляется в выборе рыбами участка водоема или водотока с оптимальными (для актуального поведения) скоростями течения и вектора собственного движения в нем. Проявление реореакции определяют три компоненты: ориентационная – восприятие стимула; мотивационная – выбор типа реореакции; локомоторная – реализация реореакции выбранного типа (Павлов, 1979; Павлов и др., 2020; Pavlov et al., 2010). К известным показателям мотивационной компоненты относятся: избираемые скорости течения в реоградиенте (Павлов, 1979), реопреферендум рыб – выбор течения или его отсутствия (Павлов и др., 2007), соотношение типов реореакции – соотношение экспериментальных оценок частот проявления реореакции разных типов (Павлов и др., 2020; Maclean, Gee, 1971).

Нами была разработана методика определения четырех типов реореакции: ПТР – движение против течения (реотаксис), ОТР – движение по течению (отрицательный реотаксис (Johnston et al., 2017)), КТР – сохранение своего положения относительно неподвижных ориентиров и ФТР – уход с потока в лимноусловия (лимнозону). В лимнозонах скорости течения ниже пороговых для реореакции или близки к ним, поэтому реореакция носит факультативный характер – течение не заставляет особь постоянно проявлять реореакцию для компенсации сноса (Павлов и др., 2020). Реореакцию этих типов мы наблюдаем (Павлов и др., 2019; Pavlov et al., 2010; Zvezdin et al., 2015) как в экспериментальных, так и в естественных условиях. Динамические типы реореакции преобладают у мигрирующих рыб: ПТР – при контранатантной миграции, ОТР – при денатантной (покатной) миграции; а статические – у немигрирующих: КТР – при сохранении места обитания (компенсации сноса) в речном потоке, ФТР – при нахождении рыб в зоне с пониженной скоростью течения или его отсутствия (лимнозоне).

На аквариумных рыбах данио рерио (*Danio rerio* Hamilton) показано, что эта методика позволяет более полно, чем при использовании рыбохода[1], оценивать частоту проявления, прежде всего статических типов реореакции (Павлов и др., 2020). Для проверки этого положения на диких рыбах в данной работе использовали плотву из залива водохранилища. Так как мотивационное состояние рыб в естественных условиях может меняться в зависимости от целого ряда сезонных

Сокращения: КТР – компенсаторный тип реореакции; ПТР – положительный тип реореакции; ОТР – отрицательный тип реореакции; ФТР – факультативный тип реореакции; ЧСТР – частота смены типов реореакции.

[1] Рыбоход – прямоточная гидродинамическая установка, позволяющая определять три типа реореакции: ПТР, ОТР и КТР (Pavlov et al., 2010).

Таблица 1. Объем и характеристика собранного материала (2017 г.)

Месяц	Стадия зрелости гонад	Температура воды, °C	Пол	*N*	*SL*, мм	*m*, г	Коэффициент зрелости гонад
Апрель–май	IV, V, VI–II	3.0–11.0	♀	59	199.7 ± 2.1	163.9 ± 5.8	19.1 ± 1.1
			♂	44	193.1 ± 2.4	141.1 ± 5.1	5.4 ± 0.4
Июль	II–III	17.0–17.5	♀	8	176.9 ± 6.1	114.7 ± 12.7	1.2 ± 0.1
			♂	21	145.5 ± 4.8	56.6 ± 6.8	1.0 ± 0.2
Август	III	16.5–17.0	♀	17	166.2 ± 3.6	89.3 ± 6.8	5.5 ± 0.4
			♂	12	161.7 ± 3.9	77.9 ± 6.0	2.1 ± 0.2
Октябрь	III	9.0–10.0	♀	19	158.2 ± 3.3	73.4 ± 5.0	9.0 ± 0.5
			♂	10	147.5 ± 3.8	57.8 ± 5.1	2.7 ± 0.4
Ноябрь	III–IV	5.0–6.5	♀	16	163.1 ± 5.6	85.2 ± 9.4	10.1 ± 0.6
			♂	12	157.1 ± 4.9	73.9 ± 8.5	4.6 ± 0.3

Примечание: *N* – число рыб; *SL* – длина тела (стандартная); *m* – масса тела.

факторов, исследование проводили в течение трех сезонов – весны, лета, осени (с апреля по ноябрь).

Цель работы – экспериментально оценить сезонную динамику соотношения типов реореакции плотвы: определить основные факторы, влияющие на изменение реореакции плотвы в нерестовый период; оценить целесообразность использования методики определения не трех, а четырех типов реореакции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в апреле–ноябре 2017 г. на прибрежной плотве, находящейся на разных стадиях зрелости гонад (табл. 1). Длина тела подопытных рыб тотальная (*TL*) составила 145–290 мм, стандартная (*SL*) – 120–240 мм, возраст – от 3+ до 6+.

Рыб отлавливали ставными сетями и удочками на нерестилищах и местах откорма рыб – в середине залива Рыбинского водохранилища, образовавшегося в подпорной зоне рек Сунога и Шумаровка. Его ширина здесь была ~250–300 м, максимальная глубина, определяемая уровнем воды в водохранилище, увеличивалась от 2.0 м (15.04.2017) до 4.5 м (08.05.2017), в ноябре она медленно уменьшалась до 4.0 м.

Рыб (25–30 экз.) после отлова содержали без кормления в помещении в аэрируемом бассейне объемом воды 1.3 м^3 в течение 1–2 сут до начала опыта. Вода в бассейн поступала из реки. Освещенность во время опытов (с 9:00 до 21:00) была 100–400 лк. В остальное время суток искусственное освещение в помещении, где проводили опыты и содержали рыб, выключали. Температуру в бассейнах поддерживали с помощью автоматических терморегуляторов в соответствии с температурой в реке во время отлова рыб.

Для экспериментов использовали воду из бассейнов, в которых содержали подопытных рыб, температура и освещенность в установке были такими же, как в бассейнах.

Экспериментальную установку – кольцевой лоток с лимнозоной (Павлов и др., 2020) – размещали в каркасном бассейне Intex Prism Frame 28710/26710. Дно лотка было сделано из покрашенной фанеры, стенки – из поликарбоната (рис. 1), высота стенок 50 см, внутренняя стенка на 33 см состояла из оргстекла, выше – из капронового сита, через которое вода стекала из рабочего коридора в общий бассейн; диаметр круга внешней стенки 300 см, внутренней – 240 см; ширина рабочего коридора по всей длине 30 см, длина коридора (по центральной линии) 850 см; глубина воды 40 см, объем всей воды в бассейне 5300 л, рабочий объем установки 1100 л. На стенки коридора были нанесены визуальные ориентиры в виде черных вертикальных полос шириной 1 см с промежутками в 8 см, на дне – границы секторов. Поток в рабочем канале создавали насосами. Точка подачи воды располагалась у внешней стенки. Обратный перелив воды происходил по всей длине внутренней стенки через сетку. Лимнозона (рис. 1, сектор 5) с шириной входа 50 см располагалась с внутренней стороны коридора.

Скорость течения в лотке устанавливали в диапазоне крейсерских скоростей течения для плотвы – 43 см/с (2–4 длины тела особи в секунду). В рабочем канале установки создавался поперечный градиент скоростей течения (с максимальной скоростью у внешней стенки). Скорость течения измеряли при помощи специально разработанного измерительного комплекса, состоящего из датчика скорости (микровертушка с диаметром лопасти 8 мм), усилителя, преобразователя сигнала и контролера на базе однокристальной ЭВМ (Павлов и др., 2020).

Перед началом опыта лимнозону (стартовый сектор (5)) предварительно изолировали сеткой и в него помещали подопытную особь. Время акклимации было 20 мин, после чего сетку убирали. Далее на протяжении 15 мин визуально фиксировали время и направление пересечения рыбой границ секторов. Перемещения особи в пределах сектора не фиксировали.

Всего проведено 227 индивидуальных опытов.

После окончания опыта у каждой особи измеряли длину и массу тела; определяли пол, массу порки и гонад, визуально оценивали стадию зрелости гонад по универсальной шкале (Сакун, Буцкая, 1963); рассчитывали коэффициент зрелости гонад как отношение массы гонад к массе порки.

По экспериментальным данным рассчитывали частоты проявления разных типов реореакции, подвижность рыб и частоту смены типов реореакции.

Для объективного (не зависящего от оператора) способа оценки времени проявления КТР потребовалось использование дополнительного параметра – граничного времени (t_g). Это расчетная оценка максимальной продолжительности прохода особью без остановок сектора кольцевого лотка (Павлов и др., 2020). Величину t_g определяли по суммарной рабочей диаграмме частоты встречаемости времени, проведенного особями в секторе кольцевого лотка. Граничное время находили отдельно для движения рыбы по течению и против него. По диаграммам устанавливали время, при котором указанная частота резко падала до принятой нами величины – в ≥8 раз. Если такого падения частоты не наблюдалось при исходной величине классового интервала времени (0.5–1.0 с), его величину увеличивали до появления искомого резкого различия. Выполненные расчеты показали, что при перемещении рыб вверх по течению величина граничного времени равна 22 с, а вниз по течению – 14 с. Если рыба пребывала в отсеке свыше соответствующего значения граничного времени, мы принимали, что в течение этого времени (разница между реальным временем пребывания в отсеке и граничным временем) рыба проявляла КТР.

Частоту проявления разных типов реореакции (P) вычисляли по доле времени их проявления от длительности опыта:

$$P_{\text{ПТР}} = (k_u\, t_g + \sum t_u + \sum t_r/2)/T,$$

$$P_{\text{ОТР}} = (kd\, t_g + \sum t_d + \sum t_r/2)/T,$$

$$P_{\text{КТР}} = \sum(t - t_g)/T,$$

$$P_{\text{ФТР}} = \sum t_z/T,$$

где: k_u – число переходов в верхний по течению сектор после проявления КТР; k_d – число переходов в нижний по течению сектор после проявления КТР; T – длительность опыта, с; t – время пребывания в секторе длительностью $>t_g$, с; t_d – время пребывания в секторе длительностью $<t_g$, при сквозном проходе сектора по течению, с; t_g – граничное время, с; t_r – время пребывания в секторе длительностью $<t_g$, при развороте (вход и выход через одну границу сектора); t_u – время пребывания в секторе длительностью $<t_g$, при сквозном проходе сектора против течения, с; t_z – время пребывания в лимнозоне, с.

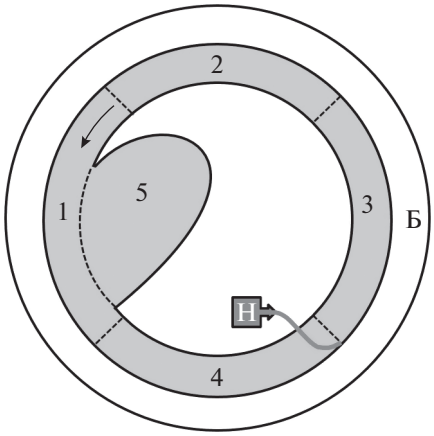

Рис. 1. Схема кольцевого гидродинамического лотка с лимнозоной: 1–5 – сектора установки (5 – лимнозона), Б – бассейн, Н – насос для создания течения, пунктирные линии – границы секторов и лимнозоны, стрелка – направление течения.

Подвижность рыб оценивали по общему пройденному пути (S), равному сумме путей, пройденных рыбами против (S_u) и по течению (S_d): $S = S_u + S_d$.

$$S_u = n_u\, l + 0.5kl,$$

$$S_d = n_d\, l + 0.5kl,$$

где k – число секторов, в которых особь изменила направление движения; l – длина центральной дуги сектора, м; n_u и n_d – число секторов установки, пройденных против и по течению.

Частоту смены типов реореакции рассчитывали как частное числа изменений типа реореакции на время опыта в мин. Чем меньше этот показатель, тем в среднем стабильнее у рыбы проявление реореакции исследованных типов.

Для статистического анализа использовали непараметрический дисперсионный анализ Краскела–Уоллиса, критерий Стьюдента для долей (Лакин, 1973) и регрессионный анализ. Соотношения типов реореакции достоверно различаются, как и любые соотношения, когда достоверно различаются частоты проявлений хотя бы одного из типов реореакции.

Таблица 2. Сезонная динамика частоты проявления типов реореакции, частоты их смены и пройденного пути у плотвы Рыбинского водохранилища в апреле–ноябре 2017 г.

Месяц	Пол	Число опытов	*S*, м	Типы реореакции				ЧСТР, мин$^{-1}$
				динамические		статические		
				ПТР	ОТР	КТР	ФТР	
Апрель–май	♀	59	71.2 ± 13.9	0.05 ± 0.01	0.20 ± 0.04	0.42 ± 0.05	0.33 ± 0.05	0.22 ± 0.03
	♂	44	53.7 ± 9.1	0.07 ± 0.01	0.14 ± 0.03	0.54 ± 0.05	0.25 ± 0.05	0.47 ± 0.09
Июль	♀	8	46.3 ± 10.6	0.10 ± 0.03	0.12 ± 0.03	0.28 ± 0.06	0.50 ± 0.09	0.68 ± 0.16
	♂	21	31.1 ± 12.1	0.14 ± 0.07	0.06 ± 0.03	0.28 ± 0.09	0.51 ± 0.14	0.29 ± 0.10
Август	♀	17	56.3 ± 17.0	0.09 ± 0.03	0.14 ± 0.04	0.25 ± 0.06	0.52 ± 0.08	0.71 ± 0.16
	♂	12	16.5 ± 6.3	0.07 ± 0.04	0.04 ± 0.02	0.29 ± 0.09	0.60 ± 0.12	0.33 ± 0.11
Октябрь	♀	19	50.7 ± 9.5	0.08 ± 0.02	0.16 ± 0.04	0.41 ± 0.07	0.35 ± 0.09	0.52 ± 0.10
	♂	10	36.3 ± 13.6	0.13 ± 0.05	0.10 ± 0.05	0.44 ± 0.12	0.33 ± 0.15	0.36 ± 0.11
Ноябрь	♀	16	5.6 ± 3.1	0.01 ± 0.01	0.02 ± 0.01	0.07 ± 0.04	0.91 ± 0.06	0.09 ± 0.06
	♂	12	6.7 ± 3.0	0.00 ± 0.00	0.03 ± 0.03	0.20 ± 0.09	0.77 ± 0.09	0.18 ± 0.08

Примечание. *S* – общий путь. ЧСТР – частота смены типов реореакции. Даны среднее и ошибка среднего.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сезонная динамика реореакции плотвы. Дисперсионный анализ показал, что в исследованный период изменения реореакции по месяцам наблюдения достоверны ($p < 0.002$, Н критерий Краскела–Уоллиса) для всех показателей. При этом сезонная динамика показателей реореакции достоверно ($p_H < 0.005$, Н критерий Краскела–Уоллиса) различается у самцов и самок.

Во все исследованные периоды у плотвы преобладала реореакция статических типов (табл. 2, рис. 2), что указывает на отсутствие мотивации к миграции у исследованных рыб. Различия между самцами и самками наиболее резко были выражены в августе и октябре: у самок сохранялась стабильность показателей, у самцов она нарушалась (рис. 2). Во все месяцы, кроме ноября, подвижность самок превышала таковую у самцов – общий пройденный путь у самок в 1.3–3.4 раза длиннее, чем у самцов (табл. 2). За исключением периода нереста и ноября у самок частота проявления ОТР была больше, чем ПТР, у самцов наоборот, т.е. наиболее подвижные рыбы (самки) чаще двигались по течению, а менее подвижные (самцы) примерно одинаково двигались по и против течения. В ноябре у рыб обоих полов увеличилась частота проявления ФТР до 0.77 (самцы) и 0.97 (самки).

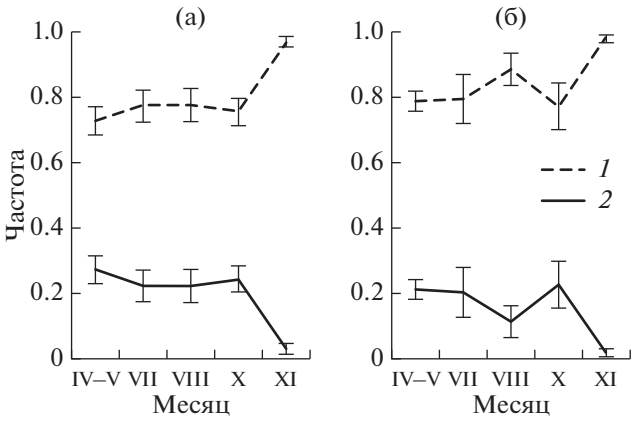

Рис. 2. Динамика частоты проявления статических (*1*) и динамических (*2*) типов реореакции у самок (а) и самцов (б) плотвы в апреле–ноябре 2017 г. Вертикальная линия – ошибка средней.

Залив Рыбинского водохранилища, в котором отлавливали рыб, мелководный, и его глубина зависит от уровня водохранилища. При низком уровне он превращается в узкое (2–10 м) русло р. Сунога. При таком падении уровня воды плотва совершает откочевку в более глубокие места водохранилища. В 2017 г. динамика уровня Рыбинского водохранилища проходила по второму типу (Буторин, 1963, 1969) – весной, летом, и осенью 2017 г. наполнение водохранилища было стабильным, близким к нормальному подпорному уровню (НПУ) (по данным РусГидро (www.rushydro.ru/hydrology/informer/?date=2017-03-18) падение уровня воды в водохранилище не превышало 77 см), и плотва все три сезона обитала в этом заливе. Наши наблюдения и отловы рыб не зафиксировали массовых перемещений (миграций) плотвы в исследованный период, что соответствует и литературным данным. Весной в Рыбинском водохранилище значительное время до и после нереста основная масса плотвы сосредоточена в прибрежной зоне и на прилегающей к ней пойме (Поддубный, 1966, 1971; Рыбопромыс-

Таблица 3. Уровни значимости влияния факторов на показатели реореакции плотвы по критерию (Н) Краскела–Уоллиса

Факторы	*S*, м	Типы реореакции				ЧСТР, мин$^{-1}$
		динамические		статические		
		ПТР	ОТР	КТР	ФТР	
Пол	0.13	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**
$t_{°C}$	0.14	**0.05**	**0.03**	**0.005**	0.59	**0.03**
ЗГ	0.94	0.18	0.62	**0.007**	0.77	0.10
Пол + $t_{°C}$	0.08	**0.0001**	**0.0001**	**<0.001**	0.10	**<0.001**
ЗГ + $t_{°C}$	0.32	**0.01**	**0.03**	**0.001**	0.68	**0.01**
Пол + ЗГ	0.74	**<0.001**	**0.0002**	**<0.001**	**0.012**	**<0.001**
Пол + ЗГ + $t_{°C}$	0.18	**<0.001**	**0.001**	**<0.001**	0.14	**<0.001**

Примечание. *S* – общий путь; $t_{°C}$ – температура воды, °С; ЗГ – стадия зрелости гонад; ЧСТР – частота смены типов реореакции. Жирным шрифтом выделены уровни значимости $p \leq 0.05$.

ловый..., 1963; Рыбы..., 2015). Летом и осенью она также не совершает миграций. Для плотвы характерны только кочевки в поиске корма. Их интенсивность велика в мае–июне и снижается в июле–августе, в сентябре–октябре снова возрастает, а в ноябре опять резко снижается (Поддубный, 1971; Рыбопромысловый..., 1963). В целом прибрежная плотва в водохранилище ведет не мигрантный, а резидентный образ жизни.

Ранее показано, что для немигрирующих рыб, в том числе и плотвы, характерно преобладание статических типов реореакции над динамическими (Павлов и др., 2019; Pavlov et al., 2010). Именно такое соотношение типов реореакции мы наблюдали в 2017 г. Отмечены и более частные совпадения поведения плотвы в установке и водохранилище. В августе у самцов плотвы несколько снизилась частота проявления динамических типов реореакции, в октябре – повысилась (рис. 2б). Это совпадает с отмеченным выше снижением интенсивности питания в августе и его увеличением в октябре. В ноябре резко увеличивается частота проявления ФТР – плотва избегает течения (табл. 2). При этом существенно снижается частота смены типов реореакции (табл. 2), т.е. есть реореакция стабилизируется – из-за сильного преобладания одного ее типа. Это соответствует снижению подвижности рыб при зимовке – в начальный период зимовки распределение в целом очень похоже на осеннее, значительных миграций не происходит, в местах зимовки рыбы малоподвижны в пойме (Поддубный, 1971; Рыбопромысловый..., 1963; Рыбы..., 2015).

Таким образом, сезонная динамика соотношения типов реореакции, определенная в кольцевом лотке с лимнозоной, адекватно отражает сезонную динамику поведения плотвы в водохранилище – преобладание статических типов реореакции соответствует резидентному (немиграционному) поведению рыб.

Основные факторы, влияющие на реореакцию плотвы. В течение лета и осени у плотвы происходило постепенное созревание гонад, в местах нагула в заливе водохранилища изменялись температура воды, кислородный и уровенный режимы, обеспеченность рыб кормом и др. Проследить отдельно влияние каждого фактора на реореакцию плотвы по имеющимся данным невозможно, поскольку в один год наблюдений они меняются одновременно. Это удалось сделать только в период нереста (апрель–май), когда температура и созревание гонад менялись независимо друг от друга (при одной температуре воды были рыбы с разной степенью зрелости гонад). На IV стадии зрелости гонад особи находились в самом широком диапазоне температур – от 3 до 11.5°С, на V и VI–II стадиях – при температуре 8–8.5°С. Остальные факторы изменялись незначительно.

Дисперсионным анализом (Н критерий Краскела–Уоллиса) установлено, что в период нереста соотношение типов реореакции различается у рыб разного пола ($p < 0.001$) с разной стадией зрелости гонад ($p \leq 0.007$) и при разной температуре воды ($p < 0.05$) для всех показателей, кроме пути, пройденного рыбами в установке (табл. 3). Также достоверно и совместное влияние этих факторов ($p \leq 0.04$), т.е. у самцов и самок по-разному изменяется реореакция при различных температуре воды и стадии зрелости гонад.

Регрессионный анализ подтвердил достоверное влияние рассматриваемых факторов по отдельности на все показатели реореакции. Однако коэффициенты детерминации (R^2) оказались в большинстве случаев <0.5 (0.14–0.38), что указывает на слабую зависимость реореакции плотвы от этих факторов. Относительно значимые ($R^2 > 0.5$)

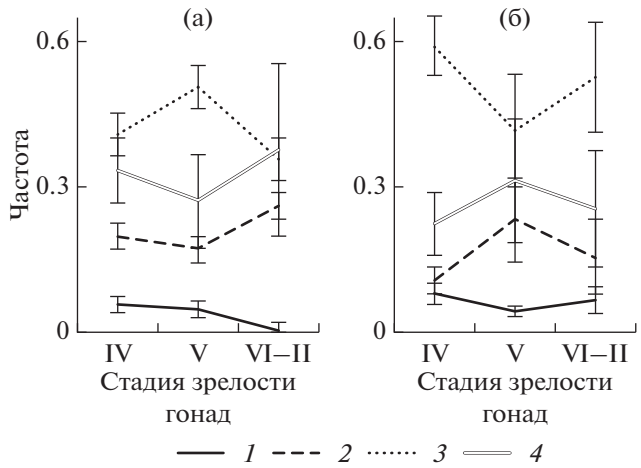

Рис. 3. Динамика частоты проявления ПТР (*1*), ОТР (*2*), КТР (*3*) и ФТР (*4*) у самок (а) и самцов (б) плотвы на IV, V и VI–II стадиях зрелости гонад весной 2017 г. Вертикальная линия – ошибка средней.

уравнения регрессии, в которых достоверны и сами уравнения и все их коэффициенты ($p \leq 0.008$), получены только для частоты проявления компенсаторного ($P_{КТР}$) и статических ($P_{СТР}$) типов реореакции в целом, а также для частоты смены ее типов (ЧСТР):

$$P_{КТР} = 0.122K_s^2 + 0.013K_{zg}, \quad R^2 = 0.66;$$

$$P_{СТР} = 0.222\, t_{°C} - 0.017t_{°C}^2 + 0.030K_{zg} - 0.001K_{zg}^2, \quad R^2 = 0.89;$$

$$ЧСТР = 0.67K_s, \quad R^2 = 0.67;$$

где: K_s – код пола (K_s для самок принят равным 1, а для самцов – 2), K_{zg} – коэффициент зрелости гонад; $t_{°C}$ – температура воды, °С. Все надстрочные цифры – показатели степени.

Исходя из этих уравнений, частота проявления КТР и частота смены типов реореакции у самцов превышает таковые у самок, что соответствует реальному отношению частот смены типов реореакции в апроксимируемый период (апрель–май): 0.22 и 0.47 мин$^{-1}$ у самок и самцов соответственно.

Как и в целом за период исследований, у плотвы в период нереста преобладала реореакция статических типов (рис. 3). Причем только весной у самцов частота КТР была достоверно больше, чем ФТР ($p = 0.005$, критерий Стьюдента для долей).

У самок статические типы реореакции (компенсаторный и факультативный) наиболее различаются на V стадии зрелости гонад, динамические (положительный и отрицательный) – на VI–II стадиях, у самцов – соответственно на IV и V стадиях.

У самок наиболее высокая доля динамических типов в период перед нерестом и сразу после нереста. Снижение активности наблюдается во время нереста (V стадия зрелости гонад). В эти периоды сниженной активности, соответственно, высока доля времени, в которое рыба не перемещается, проявляя ФТР или КТР. У самцов снижения активности (доли динамических типов реореакции) на V стадии зрелости гонад не происходит, наоборот, доля статических типов снижается.

Влияние весеннего повышения температуры в диапазоне 3–11°С на соотношение типов реореакции выражено слабо. Судя по коэффициентам уравнений регрессии, с повышением температуры частота динамических типов реореакции несколько увеличивается, статических – снижается. Увеличение частоты реже проявляемых типов реореакции (динамических) приводит и к увеличению частоты смены типов реореакции при увеличении температуры воды.

Для многих видов рыб известно, что весеннее повышение температуры воды вызывает их нерестовую контранатантную миграцию, а в экспериментах усиливает положительный реотаксис (ПТР) (Banks, 1969; Dodson, Young, 1977; Keenleyside, Hoar, 1954; Maclean, Gee, 1971). Поскольку исследованная плотва не находилась в состоянии миграции, то у нее не происходило значительного изменения соотношения типов реореакции при повышении температуры.

Ранее при определении соотношения трех типов реореакции в рыбоходе у немигрирующих рыб разных видов, в том числе и у плотвы, различие в соотношении типов реореакции было недостоверным (Павлов и др., 2019; Pavlov et al., 2010). В отличие от этого, в данной работе при определении соотношения четырех типов реореакции в кольцевом лотке с лимнозоной такие различия у немигрирующих рыб (при явном преобладании статических типов реореакции) были достоверны, т.е. предоставление рыбам возможности проявлять четыре типа реореакции, а не три, позволило и у немигрирующей плотвы выявить различия, не обнаруженные при использовании рыбохода. Это подтверждает целесообразность применения кольцевого лотка с лимнозоной для определения соотношения типов реореакции рыб.

Выводы. Сезонная динамика соотношения типов реореакции у немигрирующей плотвы из водохранилища, определенная в кольцевом лотке с лимнозоной, соответствует ее поведению в естественных условиях. Преобладают статические типы реореакции, частота их проявления колеблется от 0.62 до 0.97. Выявлено достоверное, но слабое влияние на соотношение типов реореакции пола плотвы, стадии зрелости гонад и температуры воды. По-видимому, слабое влияние этих факторов обусловлено немиграционным состоя-

нием исследованных рыб. Подтверждена целесообразность применения кольцевого лотка с лимнозоной для определения соотношения типов реореакции рыб.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность А.О. Касумяну (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова) за ценные замечания по тексту рукописи, А.В. Попову и И.А. Столбунову (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН) за содействие в проведении исследования.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Сбор материала выполнен при поддержке Программы Президиума РАН № 41 “Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России”, его обработка и анализ – при поддержке Российского научного фонда № 19-14-00015.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буторин Н.В. 1963. Уровень Рыбинского водохранилища и его колебания (1948–1960 гг.) // Тр. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР. Т. 5(8). Москва: Изд-во АН СССР. С. 303.

Буторин Н.В. 1969. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах Волжского каскада. Ленинград: Наука.

Лакин Г.Ф. 1973. Биометрия. Москва: Высшая школа.

Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. Москва: Наука.

Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. 2007. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. Москва: Наука.

Павлов Д.С., Костин В.В., Звездин А.О. и др. 2019. Реореакция молоди некоторых карповых рыб (Cyprinidae) в период осенней контранатантной миграции // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 6. С. 716. https://doi.org/10.1134/S0042875219060122

Павлов Д.С., Паршина В.Ю., Костин В.В., Прозоров Д.А. 2020. Сравнение экспериментальных методов оценки мотивационной компоненты реореакции рыб (соотношения типов реореакции) // Вопр. ихтиол. Т. 60. № 4. С. 418.

Поддубный А.Г. 1966. Об адаптивном ответе популяций плотвы на изменение условий обитания // Тр. Института биол. внутр. вод АН СССР. Вып. 10(13). С. 131.

Поддубный А.Г. 1971. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Ленинград: Наука.

Рыбопромысловый атлас Рыбинского водохранилища. 1963. Ин-т биологии внутр. вод АН СССР. Рыбин. рыбопром. трест. Ярославль: Кн. изд-во.

Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. 2015. Ярославль: Филигрань.

Сакун О.Ф., Буцкая Н.А. 1963. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. Мурманск: ПИНРО.

Banks J.W. 1969. A review of the literature on the upstream migration of adult salmonids // J. Fish. Biol. V. 1. P. 85.

Dodson J.J., Young J.C. 1977. Temperature and photoperiod regulation of rheotropic behavior in prespawning common shniners, *Nolropicso rnutus* // J. Fish. Res. Board Can. V. 34. P. 341.

Johnston M.E., Kelly J.T., Lindvall M.E. et al. 2017. Experimental evaluation of the use of vision and barbels as references for rheotaxis in green sturgeon // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 496. P. 9. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2017.04.002

Keenleyside M.H.A., Hoar W.S. 1954. Effects of temperature on the responses of young salmon to water currents // Behaviour. V. 7. P. 77.

Maclean J.A., Gee J.H. 1971. Effect of temperature on movements of pre-spawning brook sticklebacks, Culaea inconstans, in the Roseau River, Manitoba // J. Fish. Res. Board Can. V. 28. P. 919.

Pavlov D.S., Kostin V.V., Zvezdin A.O., Ponomareva V.Yu. 2010. On methods of determination of the rheoreaction type in fish // J. Ichthyol. V. 50. № 11. P. 977. https://doi.org/10.1134/s0032945210110020

Zvezdin A.O., Pavlov D.S., Kostin V.V. 2015. On the mechanism of orientation and navigation of sockeye salmon underyearlings (*Oncorhynchus nerka* Walb.) during feeding migration in the inlet–lake–outlet system // Inland Wat. Biol. V. 8. № 3. P. 287. https://doi.org/10.1134/s195082915030189

Seasonal Dynamics of the Ratio of Types of Rheoreaction of Roach *Rutilus rutilus* (L.)

D. S. Pavlov[1], V. Yu. Parshina[1, *], and V. V. Kostin[1]

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

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

The seasonal dynamics of the motivational component of rheoreaction (the ratio of types of reoreaction) of roach (*Rutilus rutilus* L.) is studied in the Rybinsk Reservoir. The circular hydrodynamic tank with limnozone was used. It is shown that the change in the ratio of types of rheoreaction in non-migratory mature roach can adequately reflect its behavior in the reservoir. It is revealed that sex of individuals, degree of gonad maturation, and water temperature have a weak effect on the types of rheoreaction and stability of their demonstration.

Keywords: Rutilus rutilus, motivation component of rheoreaction, seasonal dynamics, circular tank with limnozone, sex of fish, degree of gonad maturation, water temperature

ИХТИОЛОГИЯ

КОЛЬЧУЖНЫЕ СОМЫ (Siluriformes: Loricariidae) ЦЕНТРАЛЬНОГО И ЮЖНОГО ВЬЕТНАМА[1]

© 2020 г. И. А. Столбунов[a], *, Чан Дык Зьен[b, c], Дж. В. Армбрустер[d]

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

[b] *Высший научно-технический университет Вьетнамской академии наук и технологий, Каугиай, Ханой, Вьетнам*

[c] *Приморское отделение Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра, Нячанг, пров. Кханьхоа, Вьетнам*

[d] *Обернский университет, отдел биологических наук, 331 Фунцесс, Оберн, штат Алабама, США*

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

Поступила в редакцию 10.12.2019 г.
После доработки 28.01.2020 г.
Принята к публикации 26.03.2020 г.

В настоящее время в ряде пресноводных водоемов и водотоков Центрального и Южного Вьетнама чужеродные виды рыб преобладают по численности, успешно конкурируя с аборигенными видами за экологические ниши и средовые ресурсы. В итоге это способно привести к снижению таксономического разнообразия и трансформации рыбных сообществ внутренних вод Вьетнама. Кольчужные сомы (лорикариды) являются одной из основных групп инвазивных видов рыб, представляющих серьезную угрозу для тропических и субтропических пресноводных экосистем. В связи с этим, проведено исследование распространения и морфологических особенностей строения кольчужных сомов (*Pterygoplichthys* spp.), отловленных в разных местообитаниях центральной и южной части страны. Всего обследовано 54 водохранилища, 15 крупных и малых рек. Анализ внешней морфологии лорикарид выполнен на основании 7 меристических и 34 пластических признаков рыб. Проведен остеологический анализ осевого скелета рыб с использованием рентгенографии. В результате исследований выявлены особенности внешней морфологии лорикарид в разных местоообитаниях, а также ряд аномалий морфологического развития рыб. Отмечено, что инвазии, а также преднамеренная и случайная интродукция чужеродных видов рыб могут иметь негативные последствия для биоразнообразия водных экосистем Вьетнама.

Ключевые слова: кольчужные сомы (Loricariidae), *Pterygoplichthys* spp., морфология, распространение, Вьетнам

DOI: 10.31857/S0320965220050125

[1] Полный текст опубликован в английской версии журнала ISSN 1995-0829, Inland Water Biology, 2020, Vol. 13, No. 4. Pleiades Publishing, Ltd., 2020.

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 5, с. 503–512

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 594.124:577.115:546.56

ИЗМЕНЕНИЯ В СОСТАВЕ ЛИПИДОВ ЖАБР ПРЕСНОВОДНОЙ МИДИИ *Anodonta cygnea* ПОД ДЕЙСТВИЕМ МЕДИ РАЗЛИЧНЫХ КОНЦЕНТРАЦИЙ

© 2020 г. Н. Н. Фокина[a], *, И. В. Суховская[a], О. Б. Васильева[a], Н. Н. Немова[a]

[a] *Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук, Петрозаводск, Россия*

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

Поступила в редакцию 19.09.2019 г.
После доработки 30.10.2019 г.
Принята к публикации 10.12.2019 г.

Изучены изменения состава запасных и мембранных липидов в жабрах пресноводных моллюсков *Anodonta cygnea* L., 1758 в ответ на действие меди в различных концентрациях (5, 50, 100 и 250 мкг/л). Модификации на уровне фосфолипидов и их жирных кислот зависели от продолжительности воздействия меди: на 1-е сут отмечено повышение ненасыщенности жирных кислот фосфолипидов, а на 3-и сут – снижение. К концу эксперимента (на 7-е сут) изменения в жабрах моллюсков на уровне состава липидов определялись концентрацией меди: сравнительно невысокие концентрации (5 и 50 мкг/л) вызывали снижение ненасыщенности жирных кислот в составе фосфолипидов, концентрация меди 250 мкг/л, напротив, способствовала ее повышению. Показано, что перестройка структурной организации мембранных липидов и их жирных кислот у *A. cygnea* в условиях воздействия меди в различных концентрациях осуществляется посредством использования внутренних резервов (триацилглицеринов) и дополнительного синтеза ненасыщенных жирных кислот.

Ключевые слова: ненасыщенные жирные кислоты, фосфолипиды, токсичность, медь, двустворчатые моллюски

DOI: 10.31857/S0320965220040087

ВВЕДЕНИЕ

Ионы металлов встречаются в природе повсеместно. По типу взаимодействия с различными лигандами, а именно по кислотности Льюиса, выделяют три класса металлов: металлы класса А (например, Na^+, K^+, Ca^{2+}, Mg^{2+}), преимущественно формирующие ионные взаимодействия с лигандами, ионы пограничного (borderline) класса (в частности, Mn^{2+}, Zn^{2+}, Ni^{2+}, Cu^{2+}) и класса Б (например, Cd^{2+} и Hg^{2+}), образующие прочные ковалентные связи и вызывающие значительные повреждения в структуре макромолекул и мембран (Duffus, 2002). При этом среди пограничного класса встречаются металлы, необходимые для жизнедеятельности организма. Один из таких эссенциальных металлов – медь – служит ко-фактором для различных ферментов и входит в состав гемоцианина (Company et al., 2008; Momcilovic, 2004; Nath, 1997). Показано, что недостаток и избыток меди в организме вызывает метаболические изменения, в том числе на уровне липидов (Burkhead, Lutsenko, 2013; Chan, Wang, 2018). Известно, что ионы меди, как и ионы железа, катализируют реакции по типу Фентона и Габера–Вейса, вызывая тем самым развитие окислительного стресса (Company et al., 2008; Viarengo, 1989). ПНЖК в составе фосфолипидов мембран являются основной мишенью для действия активных форм кислорода и свободных радикалов, что в конечном итоге приводит к перекисному окислению липидов и нарушению проницаемости клеточных мембран для ионов (Abele et al., 2011; Lesser, 2006). Высокоэнергетические липиды (главным образом, триацилглицерины) могут использоваться для получения энергии и для восстановления мембранных фосфолипидов, поврежденных оксидативными процессами (Chan, Wang, 2018). При этом некоторые ПНЖК (в частности, эйкозапентаеновая и арахидоновая кислоты) в составе фосфолипидов служат предшественниками гормоноподобных соединений – эйкозаноидов, которые модулируют воспалительные процессы, индуцированные окислительным стрессом (Harizi et al., 2008). Двустворчатые моллюски широко используются в качестве объектов исследования при изу-

Сокращения: ЖК – жирные кислоты; ИН – индекс ненасыщенности; ИТ – индекс текучести; НЖК – насыщенные жирные кислоты; ПНЖК – полиненасыщенные жирные кислоты; ФС – фосфатидилсерин; ФХ – фосфатидилхолин; ФЭА – фосфатидилэтаноламин.

чении механизмов адаптаций на различных уровнях биологической организации к действию факторов среды обитания, в том числе к воздействию меди (Chan, Wang, 2018; Company et al., 2008; Nugroho, Frank, 2011; Rajalakshmi, Mohandas, 2005). Моллюски способны накапливать высокие концентрации органических и неорганических загрязняющих веществ (ксенобиотиков), которые вызывают у них изменения ряда биохимических показателей и указывают на метаболические перестройки, направленные на компенсацию воздействия чужеродных веществ.

Цель работы – исследовать состав запасных (триацилглицеринов) и мембранных (фосфолипидов и их жирных кислот) липидов у пресноводного моллюска *Anodonta cygnea* L., 1758 под действием меди в различных концентрациях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сбор моллюсков и постановка эксперимента. Взрослых пресноводных особей *A. cygnea* собирали в р. Суна (Кондопожский р-н, Республика Карелия) и сортировали по размеру раковины. Для эксперимента было отобрано 160 особей с длиной раковины 72.1 ± 6.4 мм (64.2–83.1 мм). Предварительно моллюсков акклимировали к лабораторным условиям в течение семи суток в аквариумах с температурой воды (19.0–20.0°C), pH (6.9–7.2), фотопериодом 12/12 и постоянной аэрацией воды. Ежедневно проводили частичную смену воды в аквариумах и контролировали гидрохимические показатели воды, которые в течение всего эксперимента были относительно стабильны (Table S1). После акклимации моллюсков разделили на пять групп (по 30 экз. в каждой): контрольную группу содержали в воде без добавления металла, четыре экспериментальные группы – с добавлением 5, 50, 100 и 250 мкг/л меди (эксперимент проводили в двух повторах для каждого воздействия). Необходимую концентрацию меди получали добавлением рассчитанного количества стокового раствора (500 мг/л) хлорида меди(II) двухводного. Схожие концентрации меди использованы в многочисленных исследованиях (Chan, Wang, 2018; Company et al., 2008; Kowalczyk-Pecka et al., 2017, 2018; Maazouzi et al., 2008; Nugroho, Frank, 2011; Rajalakshmi, Mohandas, 2005), что позволяет сравнить их с нашими результатами. Более того, показано, что концентрация меди в незагрязненных пресноводных водоемах колеблется от 1 до 20 мкг/л (Momcilovic, 2004), в загрязненных районах уровень меди в воде может достигать 1700 мкг/л (Smolders et al., 2003).

После 1, 3 и 7-х сут. эксперимента жабры *A. cygnea* (n = 7 из каждой экспериментальной группы) фиксировали в 97%-ном этиловом спирте и хранили не более двух недель при 4°C до проведения биохимического анализа.

Анализ содержания металлов в тканях моллюсков. Для определения содержания меди в тканях моллюсков жабры замораживали при –80°C, после лиофильной сушки (“Labconco FreeZone”, США) их анализировали на масс-спектрометре XSeries-2 ICP-MS (“Thermo Fisher Scientific”, США).

Определение состава липидов в тканях моллюсков. Анализ состава липидов в жабрах *A. cygnea* проводили на оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр” (г. Петрозаводск). Липиды экстрагировали по методу Фолча (Folch et al., 1957) и разделяли на основные классы (фосфолипиды, триацилглицерины, стерины и их эфиры) на тонкослойных пластинах (TLC Silica gel 60 F254 plates, “Merck”, Германия). Количественное содержание липидов основных классов определяли методами, описанными в работах Сидорова и др. (1972) и Энгельбрехта и др. (Engelbrecht et al., 1974). Фракционный состав фосфолипидов анализировали методом высокоэффективной жидкостной хроматографии на приборе “Маэстро” с детектором на диодной матрице (“Interlab”, Россия) по методу Ардуини (Arduini et al., 1996) на колонке “Roc Silica” 250 мм – 4.6 мм (“Restek”, “Restek Corporation”, США). Метиловые эфиры жирных кислот, полученные из фракции фосфолипидов, разделяли на газовом хроматографе “Agilent” (“Agilent Technologies”, США) с пламенно-ионизационным детектором на колонке “DB-23” (60 м – 0.25 мм) (“Agilent Technologies”, США).

ИН и ИТ жирных кислот рассчитывали по формулам:

$$\text{ИН} = (\text{сумма \% моноеновых ЖК}) + (2 \times \text{сумма \% диеновых ЖК}) + (3 \times \text{сумма \% триеновых ЖК}) + (4 \times \text{сумма \% тетраеновых ЖК}) + (5 \times \text{сумма \% пентаеновых ЖК}) + (6 \times \text{сумма \% гексаеновых ЖК}) / \text{сумма \% НЖК};$$

$$\text{ИТ} = (1 \times \text{сумма \% мононенасыщенных ЖК}) + (1.5 \times \text{сумма \% ПНЖК}).$$

Статистическая обработка данных. Проверку исходных данных на нормальность распределения осуществляли методом Колмогорова–Смирнова. Поскольку распределение большинства исследуемых показателей не отличалось от нормального, статистическую обработку данных проводили методом однофакторного дисперсионного анализа и методом Тьюки *post-hoc*. Различия считали достоверными при $p < 0.05$.

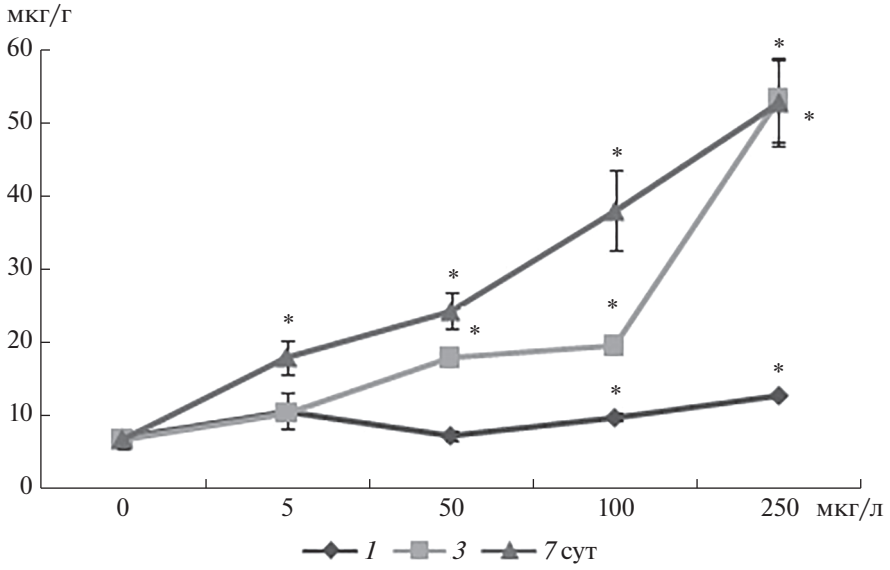

Рис. 1. Накопление меди в жабрах *Anodonta cygnea*. *1*, *3* и *7* – продолжительность эксперимента, сут. По оси ординат – содержание меди (мкг/г ткани) в жабрах моллюсков, по оси абсцисс – концентрация меди (мкг/л), добавленная в воду аквариума. * – достоверные различия с контролем (0 мкг/л).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Содержание меди в целом организме и жабрах *A. cygnea* из данного района исследования варьирует от 6.8 до 14.2 мкг/г сухой массы и от 6.3 до 7.9 мкг/г сухой массы соответственно.

Данные по содержанию меди в жабрах моллюсков в ходе эксперимента свидетельствуют о накоплении металла в тканях *A. cygnea* уже с 1-х сут воздействия, главным образом, при влиянии 100 и 250 мкг/л меди (рис. 1). На 3-и сут отмечали значительное увеличениесодержания меди в жабрах *A. cygnea*, особенно при концентрации 50, 100 и 250 мкг/л меди, на 7-е сут экспериментального воздействия значительное повышение содержания меди в жабрах регистрировали при влиянии всех исследуемых концентраций меди.

В 1-е сут воздействия максимальной концентрации меди (250 мкг/л) снижался уровень фосфолипидов (главным образом, ФХ и ФС), при действии 100 мкг/л меди повышался уровень стеринов (рис. 2, 3). При влиянии 50, 100 и 250 мкг/л меди в жирно-кислотном спектре фосфолипидов снижался уровень НЖК (преимущественно пальмитиновой кислоты, 16:0) и увеличивался уровень линолевой (18:2n-6), альфа-линоленовой (18:3n-3), эйкозапентаеновой (20:5n-3) и докозагексаеновой (22:6n-3) кислот, также росли ИН и ИТ жирных кислот (рис. 4–6, табл. S1). При действии всех исследуемых концентраций меди в жабрах моллюсков отмечено повышение уровня арахидоновой (20:4n-6) и гадолеиновой (20:1n-11) кислот (за исключением влияния 250 мкг/л меди), а также снижение соотношения n-3/n-6 полиненасыщенных жирных кислот. При этом в ответ на действие 50 и 100 мкг/л меди обнаружено уменьшение соотношений 20:0/20:1n-11 и 18:0/18:1n-9 (рис. 4–6, табл. S2).

На 3-и сут влияния 50 и 100 мкг/л меди в жабрах *A. cygnea* снижались уровни общих липидов и всех основных фракций: фосфолипидов (ФХ и ФС), триацилглицеринов, стеринов и их эфиров (рис. 2–3, табл. S3). При влиянии всех исследуемых концентраций меди в жирно-кислотном спектре фосфолипидов повышался уровень НЖК (главным образом, 16:0) и снижались ИН и ИТ за счет уменьшения уровня большинства ненасыщенных жирных кислот: 16:1n-7, 18:1n-9, 18:2n-6, 18:3n-3, 18:3n-6, 20:4n-6, 20:5n-3 и 22:6n-3. При этом отмечено повышение соотношений 16:0/16:1n-7 и 18:0/18:1n-9 (рис. 4–6, табл. S3).

К концу эксперимента (на 7-е сут) при влиянии 50, 100 и 250 мкг/л меди повышалось содержание общих липидов, главным образом, фосфолипидов (ФС, ФХ и ФЭА) и стеринов (рис. 4–6, табл. S4). Кроме того, отмечено снижение содержания фосфатидилинозитола. Изменения в жирно-кислотном составе фосфолипидов определялись концентрацией меди. При влиянии 5 и 50 мкг/л меди повышался уровень НЖК (16:0 и 18:0) и снижалась ненасыщенность жирных кислот (в частности, снижение уровня 20:4n-6, 20:5n-3 и 22:6n-3 кислот, ИН и ИТ). Под действием высоких концентраций меди (преимущественно 250 мкг/л) наблюдались противоположные изменения в составе жирных кислот фосфолипидов: снижение уровня НЖК и повышение ненасыщенности жирных кислот (рис. 4–6, табл. S3).

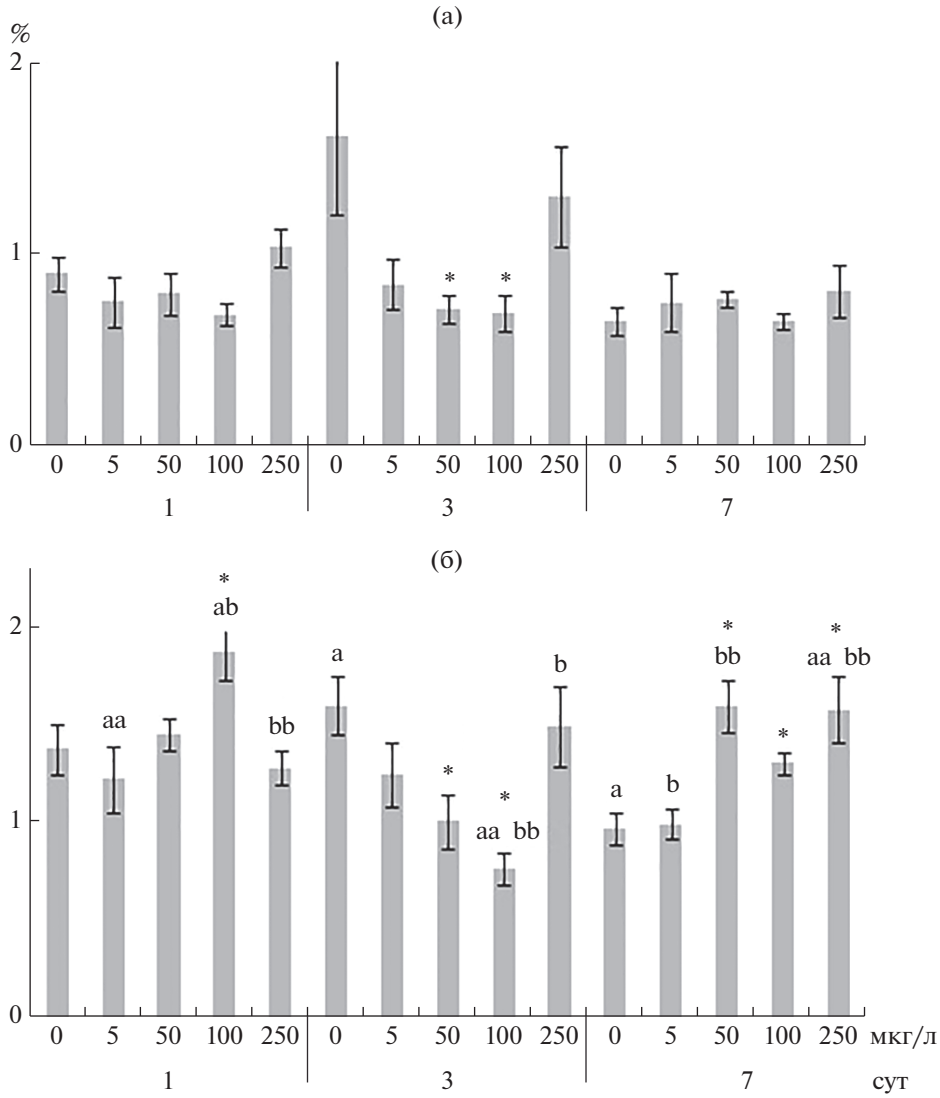

Рис. 2. Содержание триацилглицеринов (а) и стеринов (б) в жабрах *Anodonta cygnea*. По оси ординат – содержание триацилглицеринов и стеринов (% сухой массы общих липидов), по оси абсцисс – концентрация меди (мкг/л), ниже (1, 3, 7) – продолжительность эксперимента, сут.
* – достоверные различия с контролем (0 мкг/л) (однофакторный дисперсионный анализ); [a-aa b-bb] – одинаковые символы у достоверных различий при сравнении концентраций меди между собой (*post hoc* тест Тьюки).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Для проведения эксперимента моллюска *A. cygnea* собирали в русле реки, удаленном от источников промышленного загрязнения. Содержание меди в целом организме и жабрах *A. cygnea* из этого района было значительно ниже, чем у моллюсков, собранных в районах медных рудников и других источников загрязнения (44 мкг/г сухой массы и 127 мкг/г сухой массы соответственно) (Zorita et al., 2006).

Известно, что местом первичного поглощения и накопления меди у пресноводных моллюсков служат жабры, мантия и гепатопанкреас. В первую очередь содержание меди повышается в жабрах, где аккумулируется ~70% поступившей извне меди (Nugroho, Frank, 2011). В ходе эксперимента по изучению влияния меди в различных концентрациях на *A. cygnea* содержание меди в жабрах повышалось на протяжении всего эксперимента. Воздействие высоких концентраций меди в воде (100 и 250 мкг/л) способствовало увеличению концентрации меди в тканях моллюсков уже с 1-х сут эксперимента. Известно, что накопление меди в организме провоцирует развитие патологических процессов, в том числе окислительного стресса, который вызывает повреждения в структуре липидов, белков и ДНК (Company et al., 2008); нарушения гомеостаза Ca^{2+} вследствие ингибирования Ca^{2+}-АТФазы (Santini et al., 2011); нейроток-

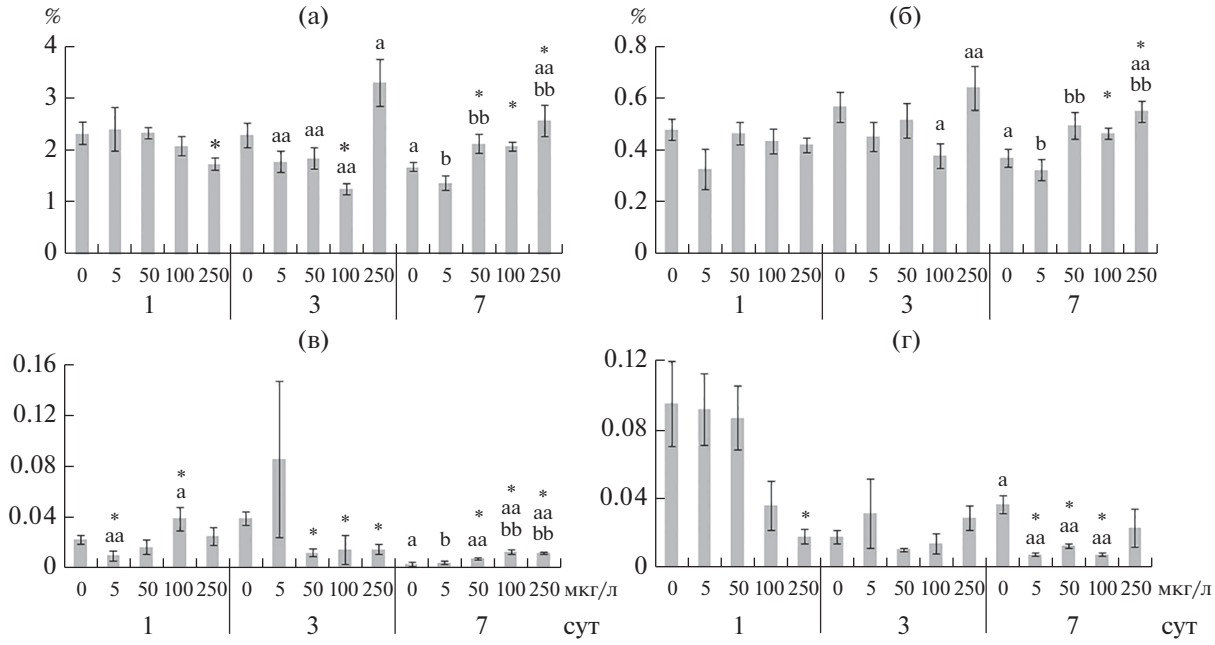

Рис. 3. Содержание фосфатидилхолина (а), фосфатидилэтаноламина (б), фосфатидилсерина (в) и фосфатидилинозитола (г) в жабрах *Anodonta cygnea*. По оси ординат – содержание фосфолипидов (% сухой массы общих фосфолипидов), по оси абсцисс – концентрация меди (мкг/л). Остальные обозначения, как на рис. 2.

сического эффекта, посредством взаимодействия с ацетилхолинэстеразой (Najimi et al., 1997); снижения стабильности лизосомальных мембран (Viarengo, 1989; Rajalakshmi, Mohandas, 2005). Предполагается, что метаболизм липидов тесно связан с содержанием меди в организме (Chan, Wang, 2018). Как недостаток, так и ее избыток приводят к изменениям в метаболизме стеринов и жирных кислот, активности фосфолипазы A_2 и пр. (Burkhead, Lutsenko, 2013). Хорошо известна окислительная активность меди, способствующая генерации активных форм кислорода – реакции Фентона и Габера–Вейса (Viarengo, 1989), которые при взаимодействии с липидами мембран повреждают их структуру и функции, вызывая тем самым развитие окислительного стресса (Company et al., 2008). Поскольку основной мишенью для окислительных процессов служат полиненасыщенные жирные кислоты в составе фосфолипидов мембран, снижение ненасыщенности жирных кислот в условиях воздействия ксенобиотиков, в первую очередь, связывают с активацией перекисного окисления липидов (Chan, Wang, 2018). Однако в нашем исследовании при изучении влияния меди на *A. cygnea* выявлено повышение уровня ненасыщенности жирных кислот преимущественно на 1-е сут воздействия. Установлено увеличение содержания n-6 (18:2 и 20:4) и n-3 (18:3, 20:5 и 22:6) ПНЖК в составе фосфолипидов жабр (соотношение ПНЖК сдвинуто в сторону превалирования доли n-6 ПНЖК). Известно, что линолевая 18:2n-6 и альфа-линоленовая 18:3n-3 кислоты являются эссенциальными жирными кислотами для большинства животных (Kelly, Scheibling, 2012; Napolitano, 1999). У пресноводных рыб и беспозвоночных в условиях недостаточного поступления с пищей длинноцепочечных ПНЖК (в том числе, арахидоновой 20:4n-6, эйкозапентаеновой 20:5n-3 и докозагексаеновой 22:6n-3 кислот) возможен их дополнительный синтез (Harizi et al., 2008; Napolitano, 1999; Turchini, Francis, 2009). Кроме того, в жабрах *A. cygnea* под действием меди выявлено снижение соотношений 20:0/20:1n-11 и 18:0/18:1n-9, которые косвенно указывают на активацию ферментов, ответственных за синтез ненасыщенных жирных кислот, а именно: дельта 9 (Δ9) десатураз (Turchini, Francis, 2009; Vance, Vance, 2002) в условиях воздействия ионов меди. Ненасыщенные жирные кислоты выполняют защитную роль в составе фосфолипидов мембран (Lesser, 2006; Abele et al., 2011), поэтому усиление их дополнительного синтеза у моллюсков в условиях медь-индуцированных окислительных процессов, вероятно, обеспечивает целостность и проницаемость мембран. Подобные изменения на уровне ПНЖК также отмечены при изучении воздействия меди на амфиподу *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) и брюхоногого моллюска *Helix pomatia* (L., 1758) (Kowalczyk-Pecka et al., 2017, 2018; Maazouzi et al., 2008).

На 3-и сут эксперимента мы отмечали противоположные изменения в жирно-кислотном составе фосфолипидов: повышение насыщенности и снижение ненасыщенности жирных кислот.

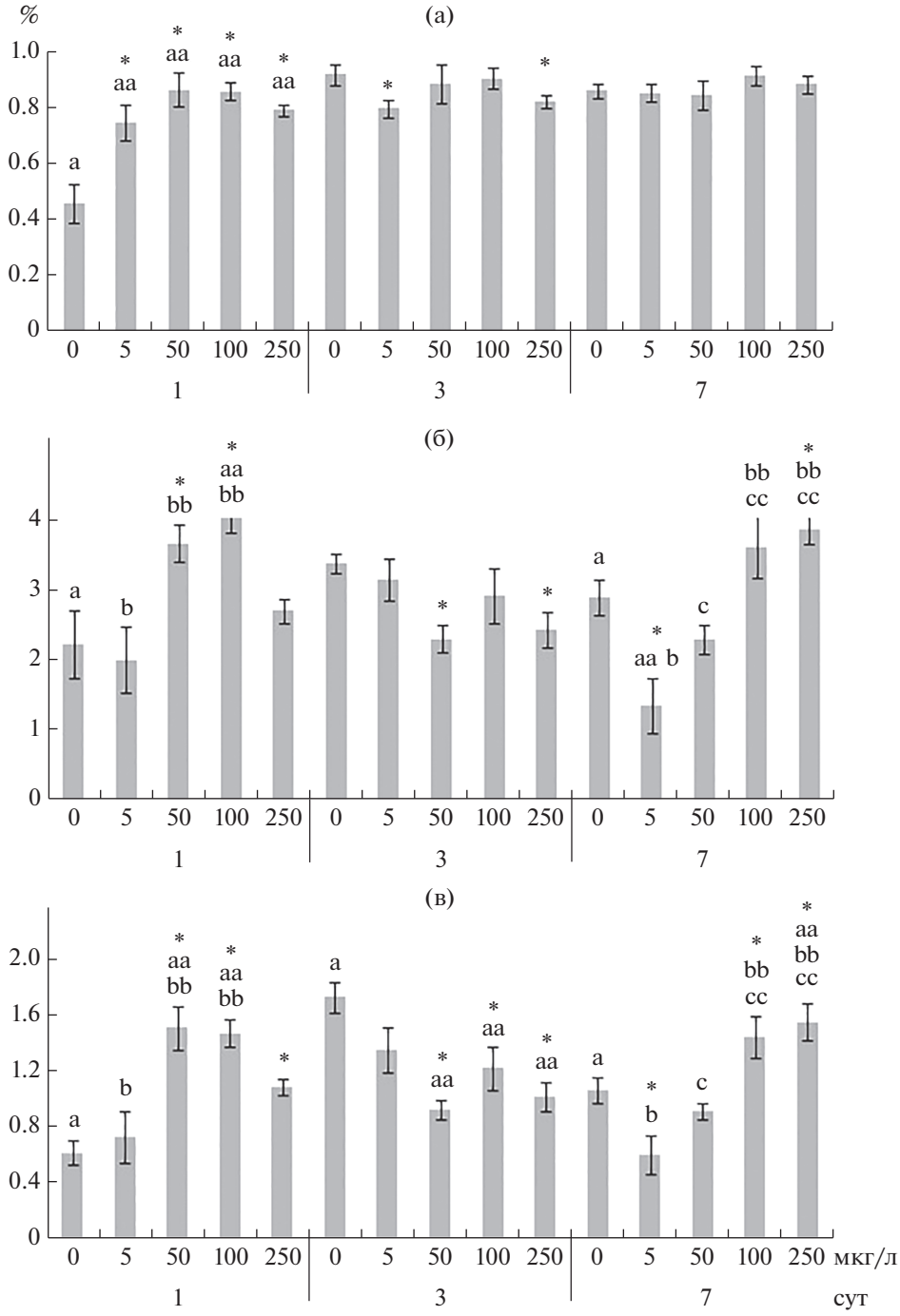

Рис. 4. Содержание альфа-линоленовой 18:3n-3 (а), эйкозапентаеновой 20:5n-3 (б) и докозагексаеновой 22:6n-3 (в) кислот в фосфолипидах жабр *Anodonta cygnea*. По оси ординат – содержание жирных кислот (% суммы жирных кислот), по оси абсцисс – концентрация меди (мкг/л). Остальные обозначения, как на рис. 2.

Повышение соотношений 16:0/16:1n-7 и 18:0/18:1n-9 косвенно указывает на ингибирование процессов синтеза ненасыщенных жирных кислот с участием Δ9 десатураз (Turchini, Francis, 2009; Vance, Vance, 2002). В жабрах происходило снижение содержания общих липидов и их основных фракций (фосфолипидов, ТАГ, стеринов и их эфиров), что свидетельствует о прогрессировании перекисного окисления липидов в условиях воздействия меди на моллюсков. Уменьшение содержания ТАГ также указывает на их гидролиз для получения энергии и/или, вероятно, их мобилизации для восстановления фосфолипидов, поврежденных окислительными процессами, кото-

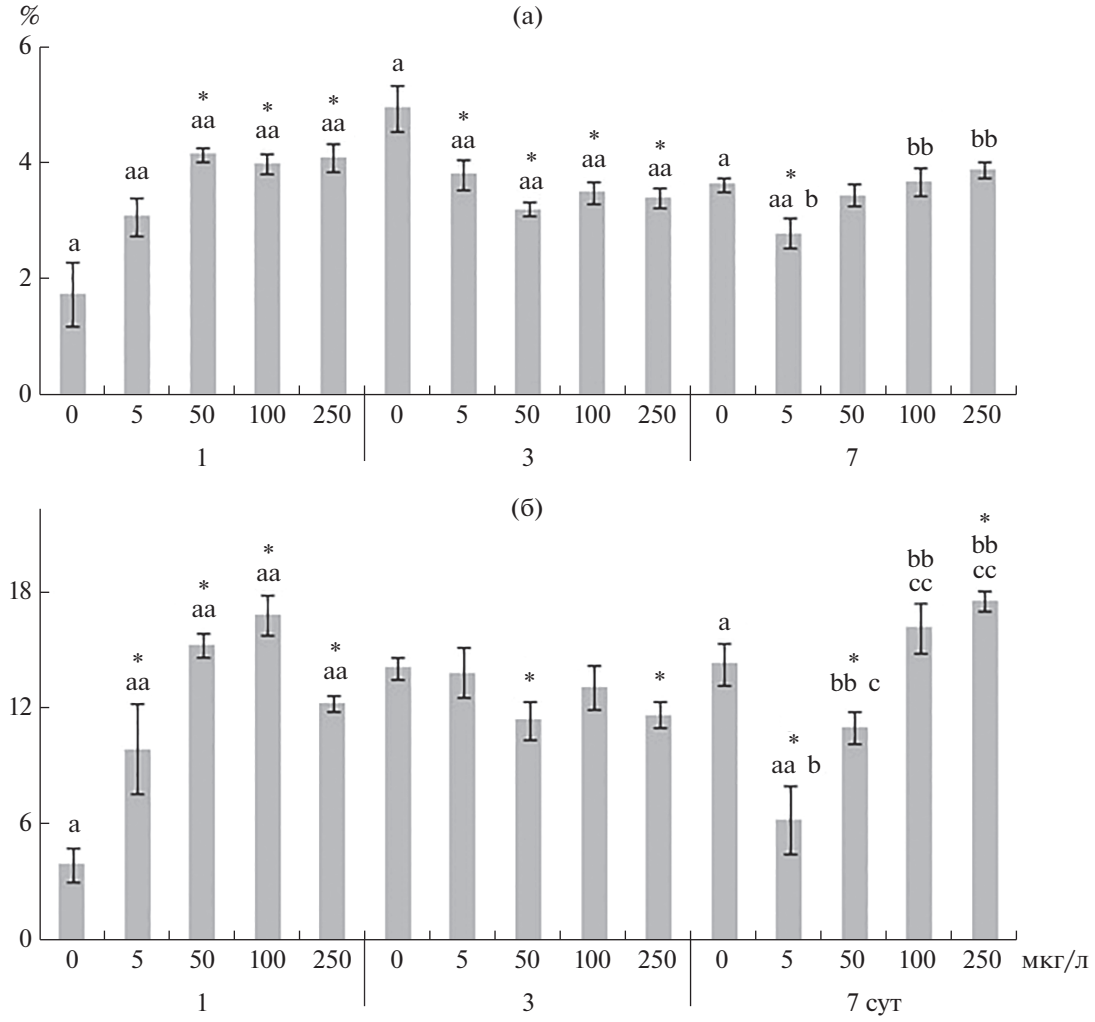

Рис. 5. Содержание линолевой (18:2n-6, а) и арахидоновой (20:4n-6, б) кислот в фосфолипидах жабр *Anodonta cygnea*. По оси ординат – содержание жирных кислот (% суммы жирных кислот), по оси абсцисс – концентрация меди (мкг/л). Остальные обозначения, как на рис. 2.

рые протекают в жабрах моллюсков под действием меди (Chan, Wang, 2018).

Повышение содержания общих липидов, главным образом, мембранных фракций (стеринов и фосфолипидов – ФХ, ФЭА и ФС) на 7-е сут эксперимента связано, вероятно, с интенсивным образованием везикул (металл-обогащенных гранул и аутофагосом), участвующих в компартментализации металлов и их детоксикации у моллюсков (Wang et al., 2011). Известно, что медь выводится (но не полностью) из организма моллюска в течение 10 сут (Nugroho, Frank, 2011). По-видимому, активный синтез мембранных липидов обеспечивает процессы детоксикации меди у моллюсков. Подобный эффект (повышение уровня холестерина – основного стерина в составе мембран двустворчатых моллюсков) выявлен нами у морского моллюска *Mytilus edulis* L. в ответ на действие меди (Fokina et al., 2013). Кроме того, у пресноводной *A. cygnea* к концу эксперимента мы отмечали дозо-зависимый эффект меди на жирно-кислотный состав фосфолипидов. Сравнительно небольшие концентрации меди (5 и 50 мкг/л) вызывали повышение уровня НЖК и соответственно снижение ненасыщенности ЖК за счет эссенциальных (18:2n-6 и 18:3n-6) и длинноцепочечных ПНЖК (20:4n-6, 20:5n-3 и 22:6n-3). Напротив, повышенные концентрации меди (главным образом, 250 мкг/л) способствовали увеличению ненасыщенности фосфолипидов. Возможно, снижение ненасыщенных ЖК происходит не только под действием оксидативных процессов, индуцированных свободными радикалами, но и в результате их ферментативного окисления при синтезе физиологически активных соединений (Harizi et al., 2008). Воспалительный процесс – это защитная реакция организма, направленная на удаление опасного компонента и сохранение внутри-

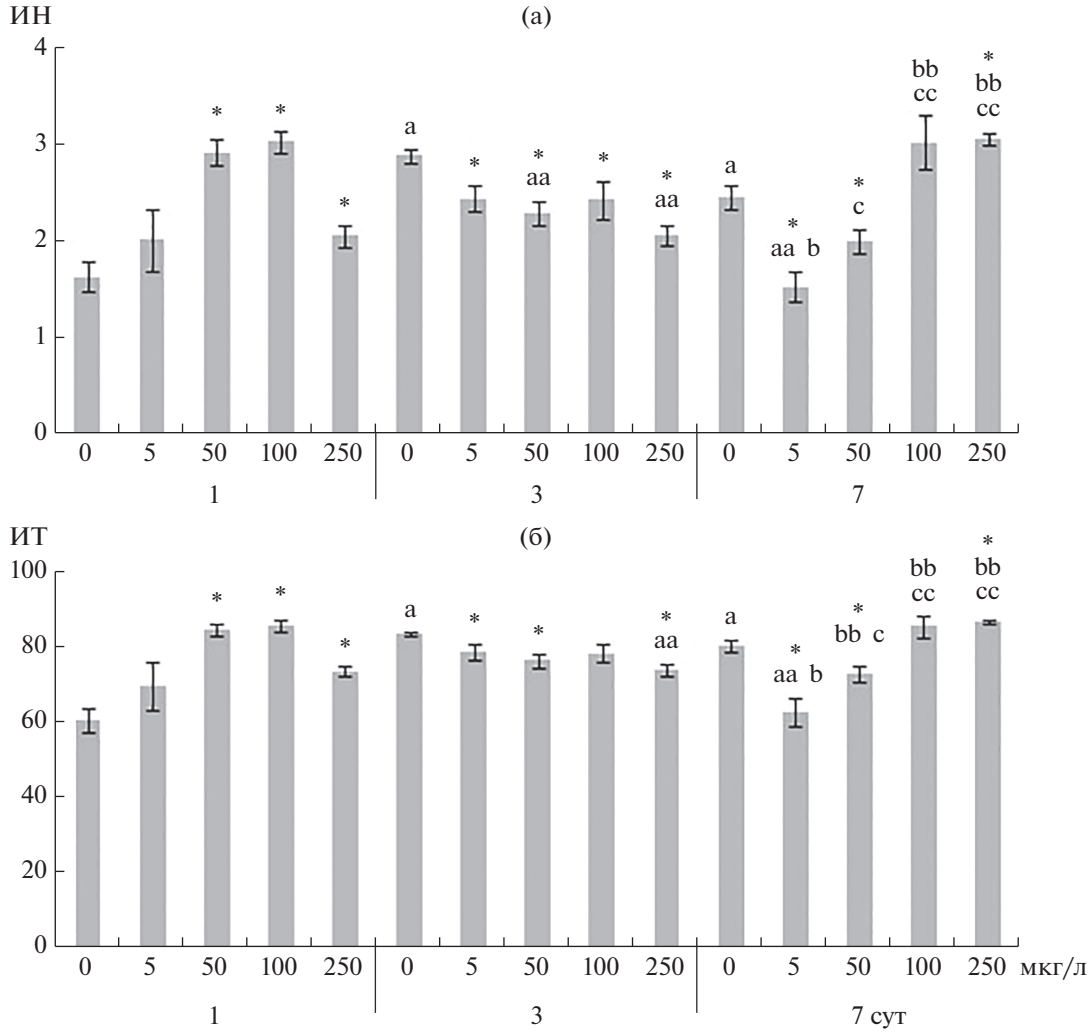

Рис. 6. Индекс ненасыщенности (а) и индекс текучести (б) жирных кислот фосфолипидов жабр *Anodonta cygnea*. По оси ординат – индекс ненасыщенности и индекс текучести, по оси абсцисс – концентрация меди (мкг/л). Остальные обозначения, как на рис. 2.

клеточного гомеостаза. ПНЖК, а именно арахидоновая 20:4n-6 и эйкозапентаеновая 20:5n-3 кислоты, являются предшественниками для синтеза эндогенных регуляторов воспалительного процесса – эйкозаноидов (Harizi et al., 2008; D. Vance, J. Vance, 2002). По-видимому, к концу эксперимента (на 7-е сут) мы отмечали компенсаторные изменения на уровне состава липидов, обусловленные, главным образом, их защитной функцией: участием в компартментализации ксенобиотиков и регуляцией воспалительного процесса.

Выводы. Исследование ответной реакции на уровне состава липидов жабр пресноводного моллюска *A. cygnea* при действии меди в различных концентрациях выявило модификации мембранных липидов (фосфолипидов и жирных кислот), отражающие медь-индуцированные оксидативные повреждения структуры и функции мембран, а также участие данных липидов в защитных реакциях организма на действие ксенобиотиков (компартментализации и регуляции воспалительного процесса). Перестройка структурной организации мембранных липидов и их жирных кислот у *A. cygnea* в условиях воздействия меди осуществляется посредством использования внутренних резервов (триацилглицеринов) и дополнительного синтеза ненасыщенных жирных кислот (в частности, с участием ферментов десатураз). Модификации на уровне мембранных липидов определяются продолжительностью воздействия меди и ее концентрацией. Изменения на уровне ненасыщенных жирных кислот указывают на важную защитную функцию ПНЖК в условиях накопления металла в тканях моллюска. Выявленные изменения на уровне липидного состава жабр *A. cygnea* затронули основные классы липидов (фосфолипиды, триацилглицерины и стери-

ны) и доминирующие насыщенные и ненасыщенные жирные кислоты. Модификации состава запасных и мембранных липидов свидетельствуют о развитии компенсаторных метаболических перестроек, направленных на поддержание оптимального физиологического состояния моллюсков при накоплении ксенобиотиков в их тканях.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

Дополнительный материал (табл. S1–S4) публикуется только в электронном виде на сайте https://link.springer.com (для англоязычной версии статьи) и https://elibrary.ru (для русскоязычной версии статьи).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Государственного задания № 0218-2019-0076 (№ АААА-А17-117031710039-3) и при финансовой поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований № 17-04-01431_а.

Таблица S1. Гидрохимическая характеристика аквариумной воды.

Таблица S2. Состав липидов жабр A. cygnea под действием меди в различных концентрациях (продолжительность воздействия 1 сут).

Таблица S3. Состав липидов жабр A. cygnea под действием меди в различных концентрациях (продолжительность воздействия 3 сут).

Таблица S4. Состав липидов жабр A. cygnea под действием меди в различных концентрациях (продолжительность воздействия 7 сут).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Сидоров В.С., Лизенко Е.И., Болгова О.М., Нефедова З.А. 1972. Липиды рыб. 1. Методы анализа // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Вып. 1. Экология. Паразитофауна. Биохимия. Петрозаводск: КФАН СССР. С. 150.

Abele D., Vazquez-Medina J.P., Zenteno-Savin T. 2011. Oxidative stress in aquatic ecosystems. London: John Wiley & Sons.

Arduini A., Peschechera A., Dottori S. et al. 1996. High performance liquid chromatography of long-chain acylcarnitine and phospholipids in fatty acid turnover studies // J. Lipid Res. V. 37(3). P. 684.

Burkhead J.L., Lutsenko S. 2013. The role of copper as a modifier of lipid metabolism // Lipid metabolism. Croatia: IntechOpen.

Chan C.Y., Wang W.X. 2018. A lipidomic approach to understand copper resilience in oyster *Crassostrea hongkongensis* // Aquat. Toxicol. V. 204. P. 160. https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2018.09.011

Company R., Serafim A., Cosson R.P. et al. 2008. Antioxidant biochemical responses to long-term copper exposure in *Bathymodiolus azoricus* from Menez-Gwen hydrothermal vent // Sci. Total Environ. V. 389(2–3). P. 407. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2007.08.056

Duffus J.H. 2002. "Heavy metals" a meaningless term? (IUPAC Technical Report) // Pure and Applied Chemistry. V. 74(5). P. 793. https://doi.org/10.1351/pac200274050793

Engelbrecht F.M., Mari F., Anderson J.T. 1974. Cholesterol determination in serum: a rapid direction method // S. Afr. Med. J. V. 48(7). P. 250.

Fokina N.N., Ruokolainen T.R., Nemova N.N., Bakhmet I.N. 2013. Changes of blue mussels *Mytilus edulis* L. lipid composition under cadmium and copper toxic effect // Biol. Trace Elem. Res. V. 154(2). P. 217. https://doi.org/10.1007/s12011-013-9727-3

Folch J., Lees M., Sloane Stanley G.H. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues // J. Biol. Chem. V. 226(1). P. 497.

Harizi H., Corcuff J.B., Gualde N. 2008. Arachidonic-acid-derived eicosanoids: roles in biology and immunopathology // Trends Mol. Med. V. 14. № 10. P. 461. https://doi.org/10.1016/j.molmed.2008.08.005

Kelly J.R., Scheibling R.E. 2012. Fatty acids as dietary tracers in benthic food webs // Mar. Ecol.: Prog. Ser. V. 446. P. 1. https://doi.org/10.3354/meps09559

Kowalczyk-Pecka D., Kowalczuk-Vasilev E., Pecka S. 2017. The effect of heterogeneous copper micro-supplementation on fatty acid profiles in the tissues of snails *Helix pomatia* (Gastropoda Pulmonata) // Ecol. Indic. V. 76. P. 335. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.01.031

Kowalczyk-Pecka D., Kowalczuk-Vasilev E., Puchalski A., Klebaniuk R. 2018. Peroxidation and unsaturation indices as potential biomarkers of multifarious zinc and copper micro-supplementation in *Helix pomatia* L. // Ecotoxic. Environ. Saf. V. 148. P. 713. https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2017.11.051

Lesser M.P. 2006. Oxidative stress in marine environments: biochemistry and physiological ecology // Annu. Rev. Physiol. V. 68. P. 253. https://doi.org/10.1146/annurev.physiol.68.040104.110001

Maazouzi C., Masson G., Izquierdo M. S., Pihan J.C. 2008. Chronic copper exposure and fatty acid composition of the amphipod *Dikerogammarus villosus*: results from a field study // Environ. Pollut. V. 156(1). P. 221. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2007.12.010

Momcilovic B. 2004. Copper // Elements and their Compounds in the Environment. Weinheim: Wiley-VHC. P. 731.

Najimi S., Bouhaimi A., Daubeze M. et al. 1997. Use of acetylcholinesterase in *Perna perna* and *Mytilus galloprovincialis* as a biomarker of pollution in Agadir Marine Bay (South of Morocco) // Bull. Environ. Contam. Toxicol. V. 58(6). P. 901. https://doi.org/10.1007/s001289900419

Napolitano G.E. 1999. Fatty acids as trophic and chemical markers in freshwater ecosystems // Lipids in freshwater ecosystems. New York: Springer. P. 21. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-0547-0_3

Nath R. 1997. Copper deficiency and heart disease: molecular basis, recent advances and current concepts // The Internat. J. Biochem. Cell Biol. V. 29. № 11. P. 1245. https://doi.org/10.1016/S1357-2725(97)00060-5

Nugroho A.P., Frank H. 2011. Uptake, distribution, and bioaccumulation of copper in the freshwater mussel *Ano-*

donta anatina // Toxicol. Environ. Chem. V. 93. № 9. P. 1838. https://doi.org/10.1080/02772248.2011.582989

Rajalakshmi S., Mohandas A. 2005. Copper-induced changes in tissue enzyme activity in a freshwater mussel // Ecotoxicol. Environ. Saf. V. 62. № 1. P. 140. https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2005.01.003

Santini O., Chahbane N., Vasseur P., Frank H. 2011. Effects of low-level copper exposure on Ca^{2+}-ATPase and carbonic anhydrase in the freshwater bivalve *Anodonta anatina* // Toxicol. Environ. Chem. V. 93(9). P. 1826. https://doi.org/10.1080/02772240903217598

Smolders A.J.P., Lock R.A.C., Van der Velde G. et al. 2003. Effects of mining activities on heavy metal concentrations in water, sediment, and macroinvertebrates in different reaches of the Pilcomayo River, South America // Arch. Environ. Contam. Toxicol. V. 44(3). P. 314. https://doi.org/10.1007/s00244-002-2042-1

Turchini G.M., Francis D.S. 2009. Fatty acid metabolism (desaturation, elongation and β-oxidation) in rainbow trout fed fish oil-or linseed oil-based diets // British Journal of Nutrition. V. 102. № 1. P. 69. https://doi.org/10.1017/S0007114508137874

Vance D.E., Vance J.E. 2002. Biochemistry of Lipids, Lipoproteins and Membranes. Amsterdam: Elsevier.

Viarengo A. 1989. Heavy metals in marine invertebrates: mechanisms of regulation and toxicity at the cellular level // Rev. Aquat. Sci. V. 1. № 2. P. 295.

Wang W.X., Yang Y., Guo X. et al. 2011. Copper and zinc contamination in oysters: subcellular distribution and detoxification // Environ. Toxicol. Chem. V. 30(8). P. 1767. https://doi.org/10.1002/etc.571

Zorita I., Ortiz-Zarragoitia M., Soto M., Cajaraville M.P. 2006. Biomarkers in mussels from a copper site gradient (Visnes, Norway): an integrated biochemical, histochemical and histological study // Aquat. Toxicol. V. 78. P. 109.

Changes in the Gill Lipid Composition of Freshwater Mussels *Anodonta cygnea* under the Influence of Copper in Various Concentrations

N. N. Fokina[1, *], I. V. Sukhovskaja[1], O. B. Vasil'eva[1], and N. N. Nemova[1]

[1]*Institute of Biology, Karelian Research Centre of Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia*

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

Changes in the composition of storage and membrane lipids in the gills of freshwater mussels *Anodonta cygnea* L., 1758 in response to the influence of copper in various concentrations (5, 50, 100 and 250 μg/L) were studied. Modifications in the content of phospholipids and their fatty acids composition depended on the duration of copper effect. On the first day of copper exposure, an increase in the phospholipids fatty acids unsaturation was noted, while on the third day, on the contrary, its decrease. By the end of the experiment (on the seventh day), changes in the lipid composition were determined by the copper concentration: low copper concentrations (5 and 50 μg/L) caused a decrease in the phospholipids fatty acids unsaturation, while high copper concentration (250 μg/L) on the contrary contributed to its increase. Under copper effect the remodeling of the membrane lipids and their fatty acids composition in *Anodonta cygnea* gills provided by storage lipids (mainly triacylglycerols) and additional synthesis of unsaturated fatty acids was observed.

Keywords: unsaturated fatty acids, phospholipids, toxicity, copper, bivalve mollusks

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2020, № 5, с. 513–519

ВОДНАЯ ТОКСИКОЛОГИЯ

УДК 546.49:595.762.16/763.1

СОДЕРЖАНИЕ РТУТИ В ВОДНЫХ ЖУКАХ (Coleoptera: Dytiscidae, Hydrophilidae) РАЗНЫХ РАЗМЕРНЫХ КЛАССОВ

© 2020 г. Ю. Г. Удоденко[a, b, *], А. А. Прокин[a, b], Д. Г. Селезнев[a], А. С. Сажнев[a], Е. С. Иванова[b]

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

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

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

Поступила в редакцию 20.12.2019 г.
После доработки 27.02.2020 г.
Принята к публикации 13.03.2020 г.

Определено содержание ртути в имаго водных жуков, обитающих в бобровых прудах Полистово-Ловатской системы верховых болот (Новгородская обл.). Исследована 201 особь из девяти видов сем. Dytiscidae и одного вида сем. Hydrophilidae, относящихся к II и III размерным классам. Установлено, что в жуках II размерного класса содержание ртути достоверно различается между видами ($\chi^2 = 32.93$, $p << 0.01$). Максимальные концентрации выявлены у *Graphoderus cinereus* (0.259 ± 0.091 мкг/г сухой массы), минимальные – у *Hydrochara caraboides* (0.091± 0.020 мкг/г сухой массы). Для жуков III размерного класса (более крупных) достоверных различий в содержании ртути между видами не обнаружено. У жуков II размерного класса с увеличением массы тела уменьшается концентрация ртути в организме (ранговый коэффициент Кендалла $\tau = -0.31$, $p < 0.01$). Содержание ртути в отделах тела жуков рода *Dytiscus* увеличивается в ряду: надкрылья и крылья–ноги–голова и грудь–брюшко.

Ключевые слова: ртуть, бобровые пруды, водные жуки, Полистово-Ловатская система верховых болот, Рдейский заповедник

DOI: 10.31857/S0320965220050149

ВВЕДЕНИЕ

Ртуть – повсеместно распространенный токсичный элемент, поступающий в окружающую среду из естественных (извержения вулканов, дегазация с поверхности Мирового океана) и антропогенных (добыча золота, черная и цветная металлургия, сжигание ископаемого топлива и т.д.) источников (Driscoll et al., 2013; UN..., 2019). Накопление ртути зависит от трофического статуса и типа диеты (Wiener et al., 2002). Содержание ее в организме животных увеличивается с ростом их положения в трофической сети – максимальные значения отмечаются у хищных видов (Комов и др., 2017; Lobus, Komov, 2016). Наибольшие концентрации ртути среди гидробионтов пресных водоемов в умеренных широтах зарегистрированы у хищных видов рыб, занимающих наиболее высокие уровни в локальной трофической сети (Buck et al., 2019). Накопление соединений ртути в органах и тканях животных, в том числе человека, приводит к развитию негативных биологических эффектов – изменению нормального гормонального фона и нарушению функционирования нервной, сердечно-сосудистой и репродуктивной систем (Немова, 2004; Scheuhammer et al., 2015).

Водные экосистемы играют одну из ключевых ролей в биогеохимическом цикле ртути, поступающей сюда в результате прямого осаждения из атмосферы и миграции с латеральным стоком из автономных геохимических ландшафтов (Selin, 2009). В водоемах под воздействием микроорганизмов ртуть переходит в биодоступную форму и вовлекается в пищевые цепи (Haynes et al., 2017). С увеличением заболоченности территории водосборного бассейна водоема возрастают уровни содержания ртути в мышцах обитающих в нем рыб (Greenfield et al., 2001).

Полистово-Ловатская болотная система, расположенная на северо-западе Российской Федерации, считается одним из наиболее крупных массивов верховых болот в Европе. Ее водные экосистемы значительно модифицированы в результате жизнедеятельности обыкновенного бобра (*Castor fiber* L., 1758) (Завьялов, 2015). Благодаря бобровым плотинам стабилизируется уровень воды, и накапливаются органические осадки, вовлекаемые в трофические сети (Collen, Gibson, 2000). В засуху пруды, созданные бобром, выступают в роли рефугиумов для водных обитателей, в том числе водных жесткокрылых (Сажнев, Завьялов, 2018). В бобровых прудах могут ускоряться процессы метелирования ртути, что способствует ее поступлению в локальную пищевую сеть (Roy et al., 2009). Многие бобровые пруды в пределах Полистово-Ловатской системы безрыбны, тогда позицию верховных хищников в структуре локальных пищевых сетей могут занимать хищные водные жесткокрылые (Arnot et al., 2006).

К настоящему времени исследовано содержание ртути в органах и тканях окуня (*Perca fluviatilis* L., 1758) – наиболее массового вида рыб в озерах Полистово-Ловатской системы болот (Камшилова и др.,

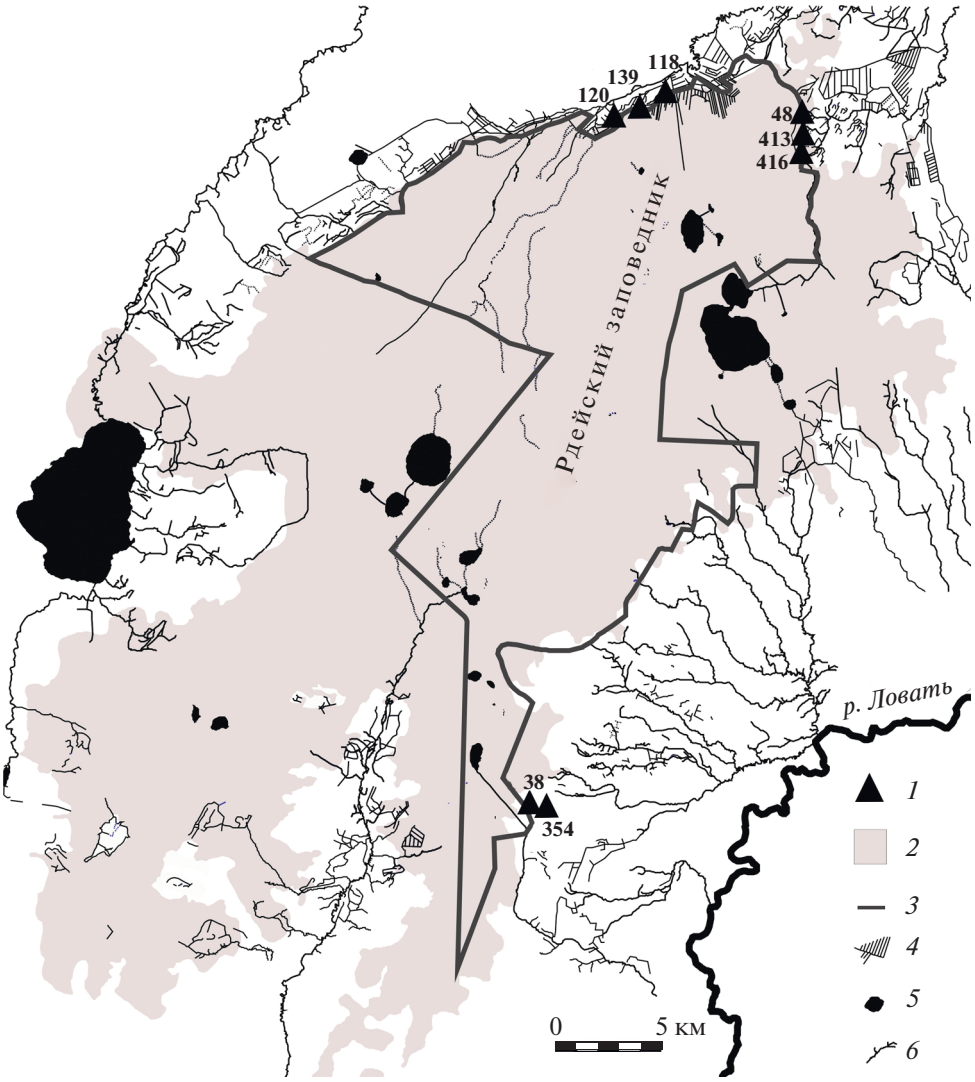

Рис. 1. Места сбора проб в бобровых поселениях на территории Рдейского заповедника и его охранной зоны. *1* – обследованные бобровые поселения (пронумерованы), *2* – Полистово-Ловатская болотная система, *3* – границы заповедника, *4* – мелиоративные каналы, *5* – озера, *6* – реки и ручьи.

2013). Однако остаются неизвестными уровни накопления ртути водными жуками, занимающими в безрыбных бобровых прудах верхние уровни в локальных пищевых сетях.

Цель работы – изучить особенности накопления ртути у водных жуков, обитающих в безрыбных бобровых прудах в пределах Полистово-Ловатской системы верховых болот.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом послужили сборы водных жесткокрылых в бобровых прудах, расположенных в пределах охранной зоны и на территории заповедника “Рдейский” (Новгородская обл.), занимающего восточную часть Полистово-Ловатской болотной системы (рис. 1).

В весенне-раннелетний период 2016 г. (с 27 апреля по 2 мая и с 6 по 14 июня) обследовано восемь поселений обыкновенного бобра (в мелиоративных каналах и мелиорированных малых реках). Эти временные рамки сопоставимы с периодами активности жуков имагинальной стадии, по которой можно точно идентифицировать виды большинства водных жесткокрылых. Для обозначения прудов использована нумерация, принятая в работе Сажнева, Завьялова (2018).

Бобровые пруды № 48, 413 и 416 относятся к бассейну малой р. Редья, они образованы на мелиоративных каналах, выходящих из болота. Пруды № 118, 120 и 139 относятся к системе р. Порусья, среди них пруд № 118 находится ниже по течению, на стыке основного русла реки и крупного магистрального канала, выходящего из болота. Бобровый пруд № 38 напрямую не связан с речными системами. Он рас-

Таблица 1. Объем (экз.) исследованного материала

Вид	Номер пруда							
	38	48	118	120	139	354	413	416
	II размерный класс							
Acilius canaliculatus (Nicolai, 1822)	5	11	1	0	0	10	0	3
A. sulcatus (L., 1758)	0	2	0	0	1	9	0	2
Graphoderus cinereus (L., 1758)	0	0	7	0	6	0	0	0
Hydaticus aruspex Clark, 1864	5	0	3	0	6	3	0	0
H. seminiger (De Geer, 1774)	7	0	3	0	4	9	0	3
H. transversalis (Pontoppidan, 1763)	0	0	5	0	0	8	0	5
Hydrochara caraboides (L., 1758)	0	9	1	0	3	10	0	0
	III размерный класс							
Dytiscus circumcinctus Ahrens, 1811	0	0	4	2	3	1	3	3
D. dimidiatus Bersträsser, 1778	0	0	3	3	3	0	2	1
D. marginalis L., 1758	0	0	3	3	3	3	6	14
Всего	17	22	30	8	29	53	11	31

положен на сети каналов в границах краевой топи болота и наиболее близок к болотному массиву. Пруд № 354 образован на основе временного водотока вне болотной системы и наиболее удален от болотного массива. Все изученные пруды безрыбные, и можно предположить, что хищные жесткокрылые занимают в них высшие позиции в структуре локальной пищевой сети.

Исследовано 10 видов водных жесткокрылых (табл. 1) из 63, известных для заповедника (Дядичко, 2013; Сажнев, Завьялов, 2018): девять видов сем. Dytiscidae, относящихся к хищникам на стадиях личинки и имаго, и один вид сем. Hydrophilidae (*Hydrochara caraboide*s (L., 1758)), личинки которого ведут хищный образ жизни, а имаго питаются преимущественно растительными остатками (Archangelsky et al., 2016). Исследованные виды по классификации Петрова (2004) отнесены к II (средняя длина тела 7–18 мм) и III (26–41 мм) размерным классам, различающимся по экологическим и поведенческим параметрам.

Содержание ртути в жуках определяли на атомно-абсорбционном спектрометре с зеемановской коррекцией РА–915+, оборудованном пиролитической приставкой ПИРО (“Люмэкс”, Россия). У жуков II размерного класса содержание ртути определяли индивидуально во всем организме, у жуков III размерного класса (род *Dytiscus*) – в следующих отделах тела: голове и груди (вместе), ногах, крыльях и надкрыльях (вместе), брюшке. Всего исследован 201 экз. жуков (табл. 1).

Точность выполнения анализа контролировали с помощью сертифицированного материала DOLT-1 (Hg = 0.080 ± 0.011 мкг/г сухой массы) и DOLT-2 (Hg = 0.693 ± 0.053 мкг/г сухой массы) (NRC, Канада).

При статистическом анализе для определения зависимости накопления ртути от видовой принадлежности жуков, отдела их тела и местонахождения пруда применяли асимптотический перестановочный тест Фишера–Питмана. Апостериорное сравнение групп проводили с помощью HSD-теста Тьюки. Зависимость накопления ртути от массы тела определяли с помощью рангового коэффициента корреляции Кендалла (τ). Расчеты выполнены в среде статистического анализа R 3.5 с использованием пакета “coin”.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Уровни содержания ртути достоверно различались между видами жуков II размерного класса ($\chi^2 = 32.93$, $p < 0.01$) (рис. 2). У *Hydrochara caraboides* (сем. Hydrophilidae) выявлено минимальное среднее содержание ртути по сравнению с видами сем. Dytiscidae. Среди Dytiscidae II размерного класса максимальная средняя концентрация ртути отмечена у *Graphoderus cinereus* (L., 1758), минимальная – у *Acilius sulcatu*s (L., 1758).

У жуков II размерного класса зарегистрирована общая закономерность в изменении уровня содержания ртути у экземпляров из разных прудов (табл. 2). Максимальные концентрации отмечены у жуков из прудов № 38 и 118, минимальные – из пруда № 354. Промежуточное между предельными значениями содержание ртути выявлено у жуков из прудов № 48, 139 и 416. Исключение составляют *Acilius sulcatus* и *Hydaticus seminiger* (De Geer, 1774), у которых различия между особями из разных прудов по содержанию ртути не достоверны.

Между видами рода *Dytiscus* (III размерный класс) из одного пруда достоверных различий по содержанию ртути не было обнаружено ($\chi^2 = 2.07$, $p = 0.355$). Концентрация ртути в отделах тела у *D. circumcinctus* Ahrens, 1811 и *D. marginalis* L., 1758 увеличивалась в ряду: крылья + надкрылья–ноги–голова + грудь–брюшко (табл. 3). Причем, концентрации ртути в крыльях + надкрылья и ногах была достоверно ниже, чем в голове + грудь и брюшке. У *D. dimidiatus* Bersträsser, 1778, напротив, концентрация ртути в голове + + грудь выше, чем в брюшке, и значения ртути во всех отделах тела достоверно различаются между собой.

Содержание ртути у трех видов рода *Dytiscus* из разных прудов также достоверно различалось ($\chi^2 = 33.7$, $p < 0.05$), хотя и в меньшей степени, чем у

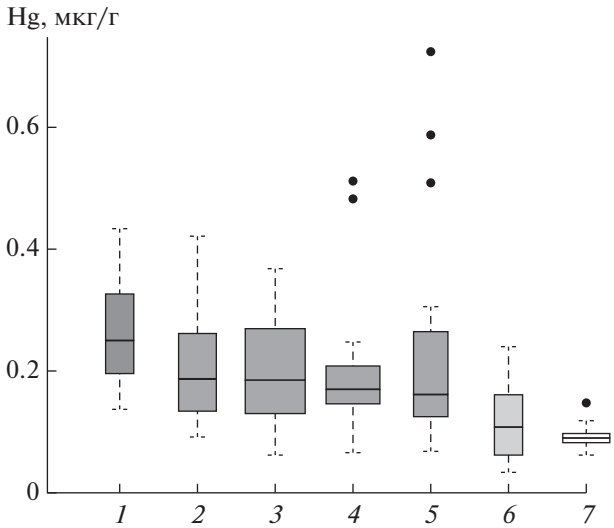

Рис. 2. Накопление ртути у жуков различных видов: средняя линия – медиана, верхняя и нижняя границы "ящика" – первый (Q1) и третий (Q3) квартиль, "усы" – наблюдаемые минимум (Q1–1.5 (Q3–Q1)) и максимум (Q3 + 1.5 (Q3–Q1)), точки – выбросы. Ширина "ящика" пропорциональна объему выборки. *1* – *Graphoderus cinereus*, *2* – *Hydaticus transversalis*, *3* – *Acilius canaliculatus*, *4* – *Hydaticus seminiger*, *5* – *Hydaticus aruspex*, *6* – *A. sulcatus*, *7* – *Hydrochara caraboides*.

жуков II размерного класса. Максимальные показатели были зарегистрированы в пруду № 118, минимальные – в пруду № 354 (табл. 2). Среди остальных прудов по убыванию накопления ртути в жуках выделены две группы: № 416, 120 и № 139, 413.

Концентрация ртути в жуках II размерного класса отрицательно коррелирует с сухой массой тела ($\tau = -5.7$, $p < 0.05$) (рис. 3). Достоверная связь сухой массы тела с концентрацией ртути у жуков рода *Dytiscus* не выявлена ($\tau = 0.019$, $p = 0.98$), однако, паттерны зависимости между этими показателями различаются между видами (рис. 4). Вид *D. circumcinctus* характеризуется наиболее широким размахом между предельными концентрациями ртути по сравнению с другими видами рода. Максимальная сухая масса зарегистрирована у *D. dimidiatus*.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученное среднее содержание ртути в расчете на сухую массу водных жуков из безрыбных бобровых прудов оказалось в 1.5–3 раза ниже такового в мышцах окуня из большинства исследованных озер Полистово-Ловатской системы болот (Камшилова и др., 2013). Максимальная концентрация ртути у отдельных экземпляров жуков, сопоставима с минимальной индивидуальной концентрацией ртути у окуня.

Расположение водоема в каскадной структуре местных геохимических ландшафтов определяет уровень содержания ртути в жуках из разных бобровых прудов Рдейского заповедника. Максимальные значения содержания ртути у жуков II размерного класса в пруду № 38, вероятно, обусловлены его наиболее близким расположением к болотному массиву, откуда с поверхностным стоком поступает больше растворенных органических соединений, и реакция среды смещена в кислую сторону. Отдаленное расположение пруда № 354 от болотного массива, наоборот, приводит к минимальному накоплению ртути в организме обитающих здесь жуков. Наиболее богатый, по сравнению с другими прудами, видовой состав водных жуков (39 видов), также свидетельствует о наличии в этом водоеме более благоприятных условий для данной группы насекомых (Сажнев, Завьялов, 2018).

Повышенные концентрации ртути в жуках из пруда № 118, возможно, связаны с его подчиненным положением в местных ландшафтах. Это предположение согласуется с результатами исследований накопления ртути беспозвоночными бобровых прудов на юге Канады, где было показано,

Таблица 2. Содержание ртути (мкг/г сухой массы) у жуков II размерного класса различных видов из отдельных бобровых прудов

Вид	Номер пруда							
	38	48	120	118	139	354	413	416
Acilius canaliculatus	0.272^{a}	0.208^{ab}	–	0.320^{a}	–	0.129^{ab}	–	0.215^{ab}
A. sulcatus	–	0.157^{a}	–	–	0.151^{a}	0.089^{a}	–	0.169^{a}
Graphoderus cinereus	–	–	–	0.320^{a}	0.188^{b}	–	–	–
Hydaticus aruspex	0.438^{a}	–	–	0.267^{ab}	0.151^{b}	0.091^{b}	–	–
H. seminiger	0.155^{a}	–	–	0.205^{a}	0.195^{a}	0.208^{a}	–	0.193^{a}
H. transversalis	–	–	–	0.309^{a}	–	0.153^{b}	–	0.212^{ab}
Hydrochara caraboides	0.153^{a}	0.101^{b}	–	–	0.086^{bc}	0.076^{c}	–	–
Dytiscus circumcinctus	–	–	0.173^{a}	0.262^{a}	0.209^{a}	0.141^{a}	0.19^{a}	0.229^{a}
D. dimidiatus	–	–	0.155^{a}	0.229^{a}	0.144^{a}	–	0.197^{a}	0.162^{a}
D. marginalis	–	–	0.224^{ab}	0.279^{a}	0.171^{ab}	0.101^{b}	0.192^{ab}	0.228^{ab}

Примечание. Значения с разными буквенными надстрочными индексами достоверно различаются у одного вида в разных водоемах (в строках).

Таблица 3. Содержание ртути (мкг/г сухой массы) в отделах тела жуков рода *Dytiscus* (III размерный класс)

Вид	Отдел тела			
	брюшко	голова+грудь	ноги	крылья+надкрылья
D. circumcinctus	0.256[a]	0.235[a]	0.147[b]	0.091[b]
D. dimidiatus	0.199[ab]	0.231[a]	0.127[bc]	0.101[c]
D. marginalis	0.249[a]	0.236[a]	0.136[b]	0.093[b]

Примечание. Значения с разными буквенными надстрочными индексами в отделах тела одного вида достоверно различаются (в строках).

что содержание ртути в животных, отловленных в нижнем течении от бобрового пруда, достоверно выше, чем у животных, обитающих в верхнем течении (Painter et al., 2015; Roy et al., 2009).

Тип питания у членистоногих из одних и тех же местообитаний определяет уровень накопления ртути в организме. Хищные и всеядные виды накапливают достоверно больше ртути, по сравнению с растительноядными (Razavi et al., 2019). Поэтому минимальное накопление металла имаго *Hydrochara caraboides* (Hydrophilidae), по сравнению с жуками сем. Dytiscidae, обусловлено тем, что вид хищничает на стадии личинки, а имаго питается преимущественно растительными остатками (Archangelsky et al., 2016). Рассмотренные виды жесткокрылых сем. Dytiscidae ведут хищный образ жизни и на стадии личинки, и на стадии имаго.

Установлено, что в исследованных прудах близкие виды – представители одного из родов *Acilius* и *Hydaticus* – с разной интенсивностью накапливают металл. Это свидетельствует о принципиальных различиях в их питании, что, вероятно, обеспечивает возможность синтопного обитания. Наибольший размах концентрации ртути у *Dytiscus circumcinctus*, по сравнению с другими видами рода, по-видимому, обусловлен более широким спектром питания, поскольку известно, что содержание ртути у животных одного вида разнится в большом диапазоне из-за разнообразного рациона (Rodenhouse et al., 2019; Wu et al., 2019).

Представители сем. Dytiscidae II размерного класса с относительно меньшей массой тела интенсивнее накапливают ртуть, чем более крупные представители этой размерной группы. Такие результаты согласуются с полученными при изучении прибрежных пауков на северо-востоке США, когда более крупные экземпляры накапливали достоверно меньше ртути, по сравнению с мелкими (Pennuto, Smith, 2015). Наблюдаемая тенденция может быть следствием более высокой скорости метаболизма у видов мелких размеров, требующей употребления большего количество пищи, по сравнению с крупными жуками (Culler et al., 2014). При одинаковом количестве потребленной пищи более высокие значения концентрации ртути у мелких жуков могут быть обусловлены поступлением большего количества ртути на единицу массы тела, в то время как у более крупных видов жуков отмечается эффект биологического разбавления, ранее описанный у рыб (Depew et al., 2013).

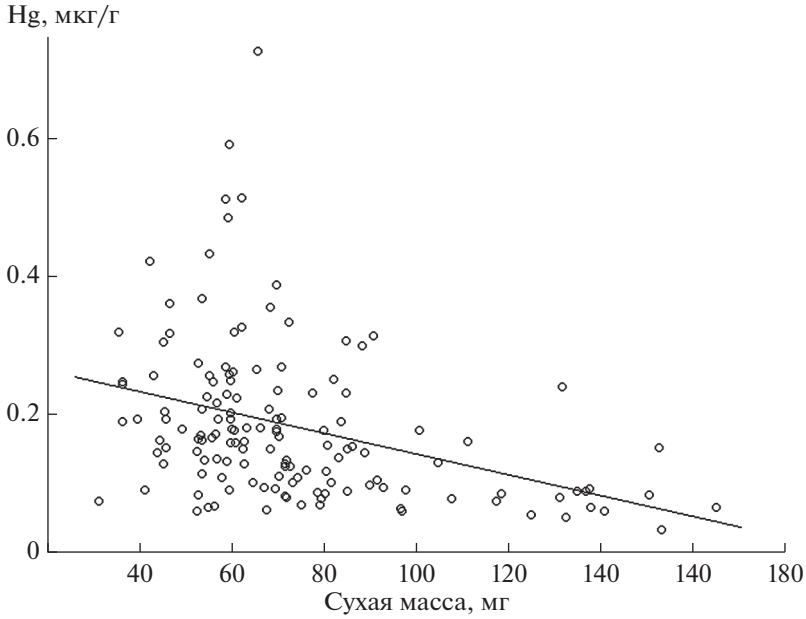

Рис. 3. Связь сухой массы тела с концентрацией ртути в организме у жуков II размерного класса.

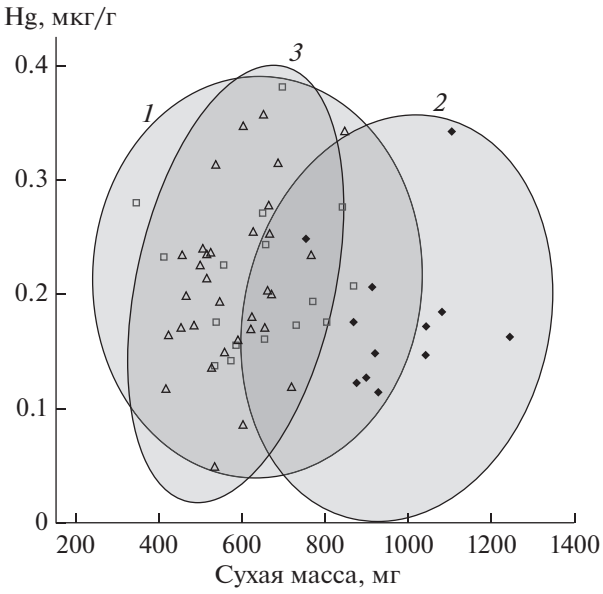

Рис. 4. Распределение концентрации ртути в зависимости от массы тела у представителей рода *Dytiscus*: *1 – D. circumcinctus*, *2 – D. dimidiatus*, *3 – D. marginalis*. В границы эллипсов попадает 95% наблюдений.

Неоднородное накопление ртути разными отделами тела у жуков рода *Dytiscus* характерно для большинства беспозвоночных и позвоночных животных. Исследования *Dytiscus* и *Cybister* из водоема Липецкой обл. показали сходные результаты – в брюшке отмечены достоверно большие концентрации, по сравнению с остальными отделами тела (Udodenko et al., 2019). Неравномерная аккумуляция ртути разными отделами тела ранее зарегистрирована у нехищных насекомых. Так, у перелетной саранчи (*Locusta migratoria* L., 1758) концентрация ртути в брюшке превышала таковую в голове и груди в 1.5–2 раза (Zheng et al., 2008). Меньшие значения концентрации ртути, отмеченные в тканях ног, надкрыльев и крыльев жуков обусловлены большей долей в этих отделах хитинизированных тканей, слабо аккумулирующих ртуть (Clarkson, Magos, 2006), в то время, как в состав тканей головы, груди и брюшка входят белки, содержащие сульфигидрильные группы и аминогруппы, с которыми ртуть способна образовывать ковалентные связи (Немова, 2004).

Выводы. Концентрации ртути в имаго исследованных видов водных жуков, обитающих в бобровых прудах Полистово-Ловатской системы болот, варьируют в широких пределах и ниже, чем в мышцах окуня. Минимальная концентрация отмечена у *Hydrochara caraboides* (Hydrophilidae), питающегося на стадии имаго растительными остатками, у девяти видов Dytiscidae, ведущих хищнический образ жизни на стадиях личинки и имаго, среднее содержание ртути в 1.5–2.5 раза выше. Виды Dytiscidae II размерного класса различались по уровню содержания ртути, у видов рода *Dytiscus* более крупного III размерного класса такие различия не обнаружены. У жуков II размерного класса выявлена связь между массой тела и содержанием в нем ртути – с увеличением массы концентрация ртути в организме уменьшается. Содержание ртути в различных отделах тела у жуков рода *Dytiscus* неоднородно, низкие концентрации отмечены в отделах тела с высокой долей хитина в составе тканей – ногах, крыльях и надкрыльях, более высокие – в брюшке или голове с грудью, в составе которых помимо хитина присутствуют белки.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено в рамках государственных заданий АААА-А18-118012690123-4 и АААА-А18-118012690105-0 и при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках научного проекта № 18-34-00569.

БЛАГОДАРНОСТИ

За помощь в проведении полевых работ и сбор материала авторы искренне благодарны Н.А. Завьялову (Государственный природный заповедник “Рдейский”, г. Холм, Новгородская обл.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дядичко В.Г. 2013. Водные жуки подотряда Adephaga (Coleoptera) Полистово-Ловатской болотной системы: видовой состав, биотопическое распределение, особенности биологии // Тр. Гос. природ. заповед. “Рдейский”. Вып. 2. Великий Новгород: Типография “Виконт”. С. 69.

Завьялов Н.А. 2015. Средообразующая деятельность бобра (*Castor fiber* L.) в европейской части России // Тр. Гос. природ. заповед. “Рдейский”. Вып. 3. Великий Новгород: Типография “Виконт”.

Камшилова Т.Б., Комов В.Т., Гремячих В.А. 2013. Накопление ртути в мышцах и темпы роста окуня (*Perca fluviatilis*) из озер Полистово-Ловатского верхового болотного массива // Вода: химия и экология. № 12. С. 58.

Комов В.Т., Гремячих В.А., Удоденко Ю.Г. и др. 2017. Ртуть в абиотических и биотических компонентах водных и наземных экосистем посёлка городского типа на берегу Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биол. внутр. вод РАН. № 77(80). С. 34.

Немова Н.Н. 2004. Биохимические эффекты накопления ртути в рыбе. Москва: Наука.

Петров П.Н. 2004. Водные жесткокрылые подотряда Adephaga (Coleoptera) Урала и Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва.

Сажнев А.С., Завьялов Н.А. 2018. Фауна и экология водных жесткокрылых бобровых прудов Рдейского заповедника // Бобры в заповедниках европейской части России // Тр. Гос. природ. заповед. “Рдейский”. Т. 4. Великие Луки: Великолукская типография. С. 423.

Archangelsky M., Beutel R.B., Komarek A. 2016. Hydrophilidae (Chapter 12.1) // Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles. V. 1. Berlin: De Gryuter. P. 236.

Arnott S.E., Jackson A., Alarie Y. 2006. The distribution and potential effects of water beetles in lakes recovering from acidification // J. North Am. Bentholog. Soc. V. 25. № 4. P. 811.

Buck D.G., Evers D.C., Adams E. et al. 2019. A global-scale assessment of fish mercury concentrations and the identification of biological hotspots // Sci. Total Envi-

ron. № 687. P. 956.
https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.06.159

Clarkson T.W., Magos L. 2006. The toxicology of mercury and its chemical compounds // Crit. Rev. Toxicol. V. 36. P. 609.
https://doi.org/10.1080/10408440600845619

Collen P., Gibson R.J. 2000. The general ecology of beavers (Castor spp.), as related to their influence on stream ecosystems and riparian habitats, and subsequent effects on fish – a review // Rev. Fish Biol. Fishery. V. 10. P. 439.
https://doi.org/10.1023/A:1012262217012

Culler L.E., Shin-ya O., Crumrine P. 2014. Predator-prey interactions of Dytiscids (Chapter 8) // Ecology, systematics, and the natural history of predaceous diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae). Dordrecht: Springer. P. 363.

Depew D.C., Burgess N.M., Anderson M.R. et al. 2013. An overview of mercury concentrations in freshwater fish species: a nationalfish mercury dataset for Canada // Can. J. Fish Aquat. Sci. № 70. P. 436.
https://doi.org/10.1139/cjfas-2012-0338

Driscoll C.T., Mason R.P., Chan H.M. et al. 2013. Mercury as a global pollutant: sources, pathways, and effects // Environ. Sci. Technol. V. 47. P. 4967.
https://doi.org/10.1021/es305071v

Greenfield B.K., Hrabik T.R., Harvey C.J., Carpenter S.R. 2001. Predicting mercury levels in yellow perch: use of water chemistry, trophic ecology, and spatial traits // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 58. № 7. P. 1419.
https://doi.org/10.1139/f01-088

Haynes K.M., Kane E.S., Potvin L. et al. 2017. Mobility and transport of mercury and methylmercury in peat as a function of changes in water table regime and plant functional groups // Global Biogeochem. Cycles. V. 31. № 2. P. 233.

Lobus, N.V., Komov, V.T. 2016. Mercury in the muscle tissue of fish in the Central and South Vietnam // Inland Water Biol. V. 9. № 3. P. 319–328.
https://doi.org/10.1134/S1995082916030159

Painter K.J., Westbrook C.J., Hall B.D. et al. 2015. Effects of in channel beaver impoundments on mercury bioaccumulation in Rocky Mountain stream food webs // Ecosphere. V. 6. № 10. P. 1.
https://doi.org/10.1890/ES15-00167.1

Pennuto C.M., Smith M. 2015. From Midges to Spiders: Mercury Biotransport in Riparian Zones Near the Buffalo River Area of Concern (AOC), USA // Bull. Environ. Contamin. Toxicol. V. 95. № 6. P. 701.
https://doi.org/10.1007/s00128-015-1658-6

Razavi N.R., Cushman S.F., Halfman J.D. 2019. Mercury bioaccumulation in stream food webs of the Finger Lakes in central New York State, USA // Ecotoxicol. Environ. Saf. № 172. P. 265.
https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2019.01.060

Rodenhouse N.L., Lowe W.H., Gebauer R.L. 2019. Mercury bioaccumulation in temperate forest food webs associated with headwater streams // Sci. Total Environ. V. 665. P. 1125.
https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.02.151

Roy V., Amyot M., Carignan R. 2009. Beaver ponds increase methylmercury concentrations in Canadian shield streams along vegetation and pond-age gradients // Environ. Sci. Technol. V. 43. № 15. P. 5605.
https://doi.org/10.1021/es901193x

Scheuhammer A., Braune B., Chan H.M. et al. 2015. Recent progress on our understanding of the biological effects of mercury in fish and wildlife in the Canadian Arctic // Sci. Total Environ. V. 509–510. P. 91.
https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.05.142

Selin N.E. 2009. Global Biogeochemical Cycling of Mercury: A Review // Ann. Rev. Environ. Res. № 34. P. 43.
https://doi.org/10.1146/annurev.environ.051308.084314

Udodenko Yu.G., Seleznev D.G., Prokin A.A. et al. 2019. Mercury accumulation in adults of two large species of diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae) // Russ. Entomol. J. V. 28. № 1. P. 23.
https://doi.org/10.15298/rusentj.28.1.04

UN Environment. 2019. Global Mercury Assessment 2018. UN Environment Programme, Chemicals and Health Branch Geneva, Switzerland.

Wiener J.G., Krabbenhoft D.P., Heinz G.H., Scheuhammer A.M. 2002. Ecotoxicology of mercury // Handbook of Ecotoxicology. FL: CRC Press, Boca Raton. P. 409.

Wu P., Kainz M., Åkerblom S. et al. 2019. Terrestrial diet influences mercury bioaccumulation in zooplankton and macroinvertebrates in lakes with differing dissolved organic carbon concentrations // Sci. Total Environ. V. 669. P. 821.
https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.03.171

Zheng D.-M., Wang Q.-C., Zhang Z.-S. et al. 2008. Bioaccumulation of Total and Methyl Mercury by Arthropods // Bull. Environ. Contam. Toxicol. № 81. P. 95.
https://doi.org/10.1007/s00128-008-9393-x

Mercury in Water Beetles (Coleoptera: Dytiscidae, Hydrophilidae) of Different Size Classes

Yu. G. Udodenko[1, 2, *], A. A. Prokin[1, 2], D. G. Seleznev[1], A. S. Sazhnev[1], and E. S. Ivanova[2]

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

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

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

Mercury content in imago of water beetles is studied in beaver ponds situated in the Polist-Lovat Swamp System (Novgorod Oblast', Russia). 201 individuals of 10 species of II and III size classes from families Dytiscidae and Hydrophilidae were observed. It was found that the mercury content in beetles of size class II significantly differs depending on the species ($\chi^2 = 32.93$, $p < 0.01$). The maximum concentrations were found in *Graphoderus cinereus* – 0.259 ± 0.091 μg/g of dry weight, the minimum concentrations in *Hydrochara caraboides* – 0.091 ± 0.020 μg/g of dry weight. There were no significant differences between the species of beetles of size class III. In beetles of size class II with increasing body weight the concentration of mercury in the body decreases ($\tau = -0.31$, $p < 0.01$). It is shown that the mercury content in the body parts of the beetles of the genus *Dytiscus* increased in order: elytra and wings–legs–head, thorax and abdomen.

Keywords: mercury, beaver ponds, aquatic beetles, Polist-Lovat swamp system, Rdeysky Nature Reserve

ОПЕЧАТКА

DOI: 10.31857/S0320965220100010

К статье *Н. М. Минеева, Л. Е. Сигарева, Н. А. Тимофеева, И. В. Семадени*

“Растительные пигменты в воде и донных отложениях гиперэвтрофного Цимлянского водохранилища в период сезонного максимума продуктивности”, опубликованной в № 4, 2020 г.

На рис. 1 географические названия следует читать как показано ниже:

Рис. 1. Распределение пигментов в воде (а) и донных отложениях (б) Цимлянского водохранилища. *1* – хлорофилл, *2* – феопигменты.