

ISSN 1997-1389 (Print)
ISSN 2313-5530 (Online)

**Журнал Сибирского
федерального университета
Биология**

**Journal of Siberian
Federal University
Biology**

2020 13 (4)

ISSN 1997-1389 (Print)
ISSN 2313-5530 (Online)

2020 13(4)

Журнал Сибирского федерального университета Биология

Journal of Siberian Federal University Biology

Издание индексируется Scopus (Elsevier), «Russian Science Citation Index» и «Zoological Record» на платформе «Web of Science» (Clarivate Analytics), Российским индексом научного цитирования (НЭБ), представлено в международных и российских информационных базах: Ulrich's periodicals directory, ProQuest, EBSCO (США), Google Scholar, Centre for Agriculture and Biosciences International (CABI), DOAJ, КиберЛенинка. Включено в список Высшей аттестационной комиссии «Рецензируемые научные издания, входящие в международные реферативные базы данных и системы цитирования».

**Журнал Сибирского федерального университета. Биология.
Journal of Siberian Federal University. Biology.**

Учредитель: Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Сибирский федеральный университет» (СФУ)

Главный редактор: *Е.С.Кравчук*. Редактор *И.А.Вейсиг*. Корректор *С.В.Хазаржан*.
Компьютерная верстка *Е.В. Гревцовой*

№ 4. 30.12.2020. Индекс: 42325. Тираж: 1000 экз.

Свободная цена

Адрес редакции и издательства: 660041 г. Красноярск, пр. Свободный, 79, оф. 32-03.

Отпечатано в типографии Издательства БИК СФУ
660041 г. Красноярск, пр. Свободный, 82а.

*Свидетельство о регистрации СМИ ПИ № ФС 77-28725 от 29.06.2007 г.,
выданное Федеральной службой по надзору в сфере массовых коммуникаций,
связи и охраны культурного наследия.*

<http://journal.sfu-kras.ru>

Подписано в печать 15.12.2020. Формат 84x108/16. Усл. печ. л. 9,8.
Уч.-изд. л. 9,3. Бумага тип. Печать офсетная. Тираж 1000 экз. Заказ № 12746.

Возрастная маркировка в соответствии с Федеральным законом № 436-ФЗ: 16+

CHIEF EDITOR

Michail Gladyshev, Corresponding Member of RAS, Professor, Institute of Biophysics SB RAS, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia.

SCIENCE EDITOR

Elena Kravchuk, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia

EDITORIAL BOARD

- Sergey Bartsev, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Andrey Degermendzhy, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Nikolay Gaevsky, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia
- Joseph Gitelzon, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Viktor Glupov, Corresponding Member of RAS, Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Novosibirsk, Russia
- Malcolm Hughes, University of Arizona, Tucson, USA
- Mikhail Karpinsky, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, Russia
- Valentina Kratasyuk, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia
- John Lee, University of Georgia, Athens, USA
- Elena Muratova, Institute of Forest SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Akira Osawa, Kyoto University, Kyoto, Japan
- Vitaliy Semenchenko, Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources, Minsk, Belarus
- Nadezhda Sushchik, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Sabu Thomas, Mahatma Gandhi University, Kottayam, India
- Aristidis Tsatsakis, University of Crete, Heraklion, Greece
- Eugene Vaganov, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia
- Tatiana Volova, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Egor Zadereev, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia

CONTENTS

Introduction	347
Liudmila I. Litvinenko, Aleksander I. Litvinenko, Elena G. Boyko, Kirill V. Kutsanov and Marina A. Korentovich The Effects of <i>Artemia</i> Cyst Harvesting on the Salt Lake Ecosystem	348
Elena A. Shashulovskaya, Svetlana A. Mosiyash, Inna N. Dalechina, Irina G. Filimonova, Liliya V. Grishina, Elena G. Kuzina and Olga V. Shashulovskaya Assessment of the Trophic State of a Small Plain Reservoir during Different Periods of Its Existence (a Case Study of the Penza Reservoir on the Sura River)	368
Ludmila V. Malakhova, Ekaterina N. Skuratovskaya, Tatiana V. Malakhova and Veronika V. Lobko The Relationship between Integrated Biochemical Index and Content of Organochlorine Xenobiotics in the Liver of the Black Scorpion Fish <i>Scorpaena porcus</i> Linnaeus, 1758, from Sevastopol Bays and Coastal Areas	387
Ekaterina A. Ivanova and Maksim B. Gulin Ecology of Meiobenthos Inhabiting the Local Biotopes of Gas Seeps in Coastal Waters of Crimea: Taxonomic Composition and Distribution in Bottom Sediments	410
Vladimir I. Kolmakov and Anzhelika A. Kolmakova Amino Acids in Prospective Feeds for Fish Aquaculture: a Review of Experimental Data.....	424
Elena B. Fefilova Finding of the Thermophilic Harpacticoid Species <i>Elaphoidella bidens</i> (Schmeil 1893) in the Vycheгда River (Northern Dvina, White Sea Basin)	443
Elena Yu. Naumova and Igor Yu. Zaidykov A Comparative Analysis of the Mouthpart Structures of Two <i>Epischura</i> Species (Copepoda, Calanoida) from Lakes Differing in their Trophic Status	453

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие к тематическому выпуску «Материалы 12-го съезда Гидробиологического общества при РАН».....	347
Л.И. Литвиненко, А.И. Литвиненко, Е.Г. Бойко, К.В. Куцанов, М.А. Корентович Влияние промысла цист артемии на экосистему гипергалинного озера.....	348
Е.А. Шашуловская, С.А. Мосияш, И.Н. Далечина, И.Г. Филимонова, Л.В. Гришина, Е.Г. Кузина, О.В. Шашуловская Динамика трофических показателей малого равнинного водохранилища в разные периоды его существования (на примере Пензенского водохранилища на р. Сура).....	368
Л.В. Малахова, Е.Н. Скуратовская, Т.В. Малахова, В.В. Лобко Связь интегрального биохимического индекса и содержания хлорорганических ксенобиотиков в печени морского ерша <i>Scorpaena porcus</i> Linnaeus, 1758 в севастопольской морской акватории	387
Е.А. Иванова, М.Б. Гулин Экология мейобентоса в локальных биотопах газовых сипов прибрежной акватории Крыма: таксономический состав и распределение в толще осадков.....	410
В.И. Колмаков, А.А. Колмакова Аминокислоты в перспективных кормах для аквакультуры рыб: обзор экспериментальных данных	424
Е.Б. Фефилова Находка теплолюбивого вида гарпактикоиды <i>Elaphoidella bidens</i> (Schmeil 1893) в р. Вычегда (бассейн Северной Двины Белого моря).....	443
Е.Ю. Наумова, И.Ю. Зайдыков Сравнительный анализ строения ротовых конечностей двух видов рода <i>Epischura</i> (Copepoda, Calanoida) из озер с разным трофическим статусом	453

Предисловие к тематическому выпуску «Материалы 12-го съезда Гидробиологического общества при РАН»*

В сентябре 2019 г. на базе Карельского отделения Гидробиологического общества (ГБО РАН) и Карельского научного центра РАН состоялся очередной 12-й съезд ГБО РАН (<http://gboran.ru/12-yj-sezd-gidrobiologicheskogo-obshhestva-pri-ran/>). В нем приняли участие около 200 делегатов, а также гидробиологи из зарубежных стран. В течение четырех дней на съезде было сделано и обсуждено 130 научных докладов по актуальным направлениям гидробиологии: исследованиям структуры и функционирования водных экосистем, популяций и сообществ гидробионтов, разработке научных основ рационального использования биологических ресурсов морей и континентальных водоемов, сохранению биологического разнообразия водных организмов и изучению роли видов-вселенцев, исследованию симбиотических и паразитарных взаимоотношений в водных экосистемах, экологии рыб, разработке методов оценки антропогенной нагрузки и качества вод, водной экотоксикологии. Эти направления гидробиологической науки особенно актуальны в современном мире, когда водные экосистемы испытывают интенсивное воздействие со стороны человеческой цивилизации: от вызванных выбросом парниковых газов изменений климата до антропогенного эвтрофирования и загрязнения водоемов и связанного с глобализацией повсеместного распространения чужеродных видов. Перед российскими гидробиологами, как и гидробиологами всего мира, стоят беспрецедентные по важности задачи по разработке научно обоснованных способов преодоления последствий этих разрушительных воздействий и оптимизации взаимоотношений человека и природы. Как показали представленные на съезде доклады, в этом направлении ими достигнуты значительные успехи, чему в немалой степени способствовало разнообразие природных условий нашей страны, а также применение современных научных подходов и методов исследований.

Руководство Сибирского федерального университета предложило Программному комитету съезда опубликовать в виде тематического выпуска наиболее интересные доклады, заслушанные на 12-м съезде ГБО. В настоящем тематическом выпуске «Журнала СФУ. Биология» публикуются статьи, посвященные биологическим ресурсам соленых озер (Л.И. Литвиненко с соавторами), разработке методов оценки последствий токсического загрязнения водных экосистем (Л.В. Малахова с соавторами) и многолетней динамике процесса эвтрофирования водоемов (Е.А. Шашуловская с соавторами).

Президент ГБО РАН

Член-корреспондент РАН

С.М. Голубков

* Первые три статьи номера подготовлены по материалам 12-го съезда ГБО. Также в номере публикуются работы гидробиологической тематики, которые не были представлены на съезде.

DOI 10.17516/1997-1389-0333

УДК 574.58:639.28

The Effects of *Artemia* Cyst Harvesting on the Salt Lake Ecosystem

Liudmila I. Litvinenko^{a,b,*},

Aleksander I. Litvinenko^b, Elena G. Boyko^b,

Kirill V. Kutsanov^a and Marina A. Korentovich^b

^aTyumen Branch of FSBSI “VNIRO” (“Gosrybcentr”)

Tyumen, Russian Federation

^bState Agrarian University of the Northern-Trans-Urals

Tyumen, Russian Federation

Received 03.11.2019, received in revised form 25.11.2020, accepted 14.12.2020

Abstract. In Russia, the main stocks of *Artemia* cysts and cyst harvesting activities are concentrated in Western Siberia. About 1,100 tons of cysts are harvested annually, including 180 tons in the Kurgan Region and 140 tons from Medvezhye Lake (about 2 % of their world harvest). The purpose of this study was to determine the degree of influence of *Artemia* cyst harvesting on the ecosystem of a salt lake in a case study of Medvezhye Lake. The main trophic components of the ecosystem – phytoplankton, zooplankton, and zoobenthos – were analyzed. The salinity of the brine of Medvezhye Lake varied between 110 and 320 g/dm³ in different years. Phytoplankton in the lake function throughout the year. They are characterized by small cell sizes, low biomass (0.76±0.24 mg/L) and daily production (1.03±0.18 mgO₂/L or 0.3±0.05 gC/m²), and high levels of A/B and P/B coefficients. Zooplankton and zoobenthos are represented mainly by *Artemia*. The biomass of *Artemia* shrimp reached 21.9±3.2 mg/L (219 kg/ha) on average during 1995-2018. During this period, the stock of cysts formed annually in the lake was 114.5±14.3 kg/ha; the harvest was 23.7±3.0 kg/ha (21 % of the stock). The main components of the ecosystem – phytoplankton – *Artemia* shrimp – *Artemia* cysts – were produced annually in the following proportions: 8390:2678:115 kg/ha-year (75:24:1 %). The removal of 23.7 kg/ha of the cysts (0.22 % of the production of all components) from the lake is negligible compared to the other components of the ecosystem. The residual density of cysts after harvesting, which is necessary for the reproduction of the *Artemia* population for the next season during the 1st generation, is 10 kg/ha. Averaged data indicate that the amount of *Artemia* cysts left in the ecosystem of Medvezhye Lake after cyst harvesting is 91 kg/ha, i.e. 9 times greater than the minimum required density. The

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: litvinenko_li@mail.ru

ORCID: 0000-0002-8189-5226 (Litvinenko L.); 0000-0002-0632-9283 (Kutsanov K.); 0000-0002-6524-196X (Boyko E.)

results reported in the present study indicate that the current level of cyst harvesting cannot have any significant impact on the ecosystem of the hypersaline lake.

Keywords: *Artemia*, cysts, brine shrimp, phytoplankton, harvest, salt lakes.

Citation: Litvinenko L.I., Litvinenko A.I., Boyko E.G., Kutsanov K.V., Korentovich M.A. The effects of *Artemia* cyst harvesting on the salt lake ecosystem. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2020, 13(4), 348–367. DOI: 10.17516/1997-1389-0333

Влияние промысла цист артемии на экосистему гипергалинного озера

**Л.И. Литвиненко^{а,б}, А.И. Литвиненко^б,
Е.Г. Бойко^б, К.В. Куцанов^а, М.А. Корентович^б**

^аТюменский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («Госрыбцентр»)

Российская Федерация, Тюмень

^бГосударственный аграрный университет Северного Зауралья

Российская Федерация, Тюмень

Аннотация. В России основные запасы цист артемии и их промысел сосредоточены в Западной Сибири, где, согласно многолетней статистике, в среднем ежегодно добывается около 1100 т цист, из них в Курганской области – 180 т, на оз. Медвежье – 140 т (около 2 % от мирового промысла). Целью этого исследования было определить степень влияния промысла цист артемии на экосистему гипергалинного водоема на примере наиболее изученного оз. Медвежье. В статье проанализированы главные трофические компоненты гипергалинной экосистемы: фитопланктон, зоопланктон и зообентос. Соленость рапы озера в разные годы составляла 110-320 г/дм³. Фитопланктон в озере функционирует круглый год, характеризуется мелкоклеточностью, низкими показателями биомассы (0,76±0,24 мг/л) и суточной продукции (1,03±0,18 мгО₂/л или 0,3±0,05 гС/м²), высокими показателями А/В- и Р/В-коэффициентов. Зоопланктон и зообентос представлены в основном артемией. Биомасса рачков артемии в среднем за 1995-2018 гг. составила 21,9±3,2 мг/л (219 кг/га). За этот период в озере ежегодно формировались запасы цист в среднем в объеме 114,5±14,3 кг/га, вылов составлял 23,7±3,0 кг/га (21 % от запасов). В целом по озеру годовая продукция главных компонент экосистемы фитопланктон – рачки артемии – цисты артемии находилась в следующем соотношении – 8390:2678:115 кг/га·год (75:24:1 %). Изъятие цист из озера в количестве 23,7 кг/га (0,22 % от продукции всех компонентов), ничтожно мало по сравнению с остальными составляющими биоценоза. Остаточная после промысла плотность цист, необходимая для воспроизводства популяции артемии на следующий сезон в период 1-й генерации, составляет 10 кг/га. Усредненные данные показывают, что в биоценозе оз. Медвежье после промысла остается 91 кг/га цист, т.е. в 9 раз больше указанной плотности. Данные, представленные в статье, свидетельствуют об отсутствии

какого-либо значимого влияния на экосистему гипергалинного озера существующего на данный момент уровня промысла цист.

Ключевые слова: артемия, цисты, рачки, фитопланктон, промысел, соленые озера.

Цитирование: Литвиненко, Л.И. Влияние промысла цист артемии на экосистему гипергалинного озера / Л.И. Литвиненко, А.И. Литвиненко, Е.Г. Бойко, К.В. Куцанов, М.А. Корентович // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2020. 13(4). С. 348–367. DOI: 10.17516/1997-1389-0333

Введение

Проблема комплексного устойчивого использования водных ресурсов, в том числе ресурсов гипергалинных водоемов (минеральные соли, лечебные грязи, цисты и рачки артемии, рекреация), актуальна во всем мире (Озеро Медвежье, 2001; Leonova et al., 2007; Belovsky et al., 2011; Оборин и др., 2012; Курочкин и др., 2014 и др.). Основной представитель фауны таких водоемов – жаброногий рачок артемия, приспособившийся к жизни в экстремальных условиях, относится к ценным видам биоресурсов. Цисты этого рачка являются наиболее востребованными для получения стартовых живых кормов для личинок рыб и ракообразных (Чепуркина и др., 2014; Ковачева и др., 2019 и др.).

Согласно официальной статистике, в России ежегодно добывается около 1100 т сырой массы цист, из них в оз. Медвежье в среднем около 140 т, что составляет 2 % от мирового промысла (Litvinenko et al., 2015; Литвиненко и др., 2019).

Организация такого крупномасштабного промысла цист артемии предполагает проведение как комплексных исследований процессов, протекающих в экосистеме озера, так и всесторонней оценки возможных последствий.

Целью исследования было определить степень влияния промысла цист на экосистему гипергалинного озера на примере наиболее изученного оз. Медвежье.

Материал и методы исследований

Исследования проведены на оз. Медвежье (55°20'с.ш., 68°01'в.д.) в 1995-2018 гг. с периодичностью 2-5 экспедиций в год. В 2000-2003 гг. осуществляли круглогодичный мониторинг, при этом частота съемок увеличилась до 7-18 в год. Всего 104 съемки. Видовой и количественный составы фитопланктона были исследованы в 2000-2006 гг. Эксперименты по определению первичной продукции проведены в 2000-2001 гг., результаты которых были опубликованы в печати (Литвиненко и др., 2009). Продукция рачков и цист рассчитана для сезонов 2001-2003 гг.

Озеро Медвежье расположено в Тобол-Ишимском междуречье, в полосе южной лесостепи степной зоны, лесостепной подзоны. Для местности характерна резкая континентальность с преобладанием испаряемости над поступлением осадков.

Озеро состоит из двух частей: Большое Медвежье площадью 38,3 км² и Малое Медвежье площадью 18,1 км², соединенных протокой шириной около 100 м и длиной 1 км, которая в засушливые годы пересыхает (рис. 1). Глубина озера в большинстве мест не превышает 1–1,5 м. В наиболее засушливые годы (2010-2012 гг.) средняя глубина озера составляла 0,4-0,5 м. Дно ровное, плоское, покрытое сильноминерализованными среднесульфидными материковыми иловыми глинами, мощностью до 60-70 см (Курочкин и др., 2014). С 1925 г. на озере проводится организованное

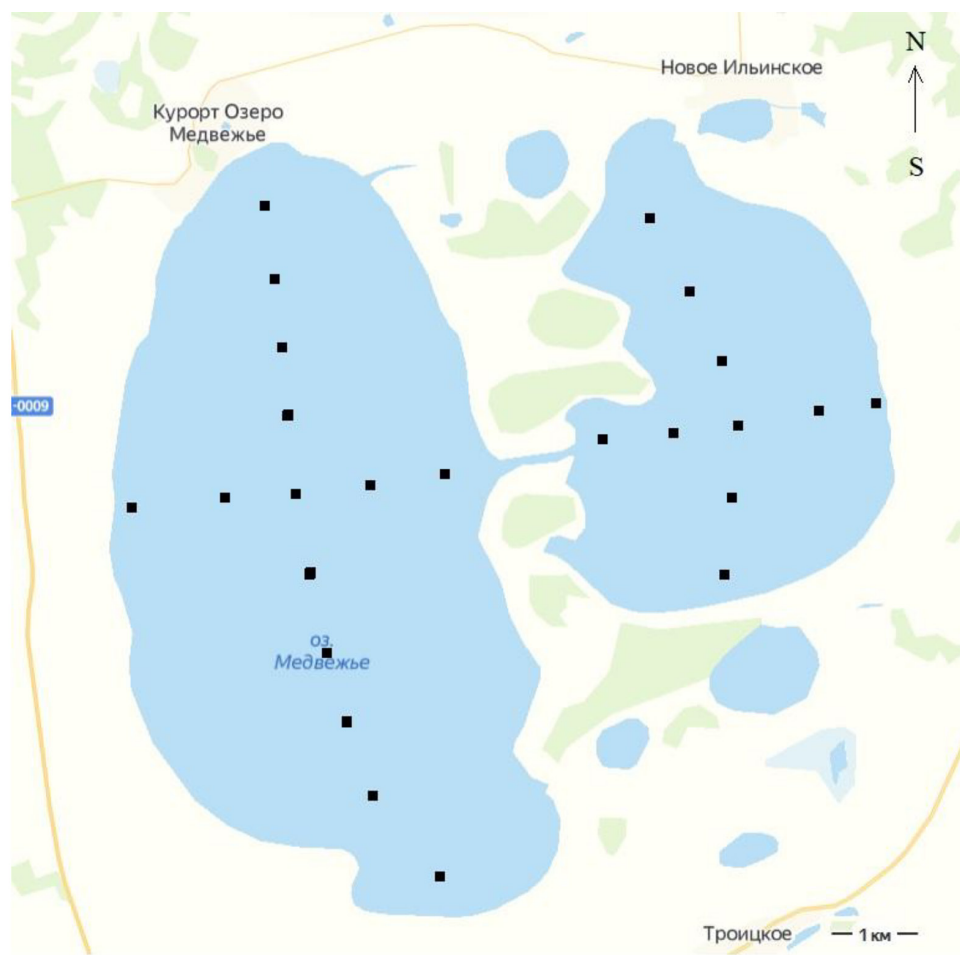


Рис. 1. Озеро Медвежье со станциями отбора проб (Яндекс-карты)

Fig. 1. Medvezh'ye Lake and the sampling stations (Yandex Maps)

санаторно-курортное лечение, с 2014 г. – добыча лечебных грязей (Озеро Медвежье, 2001; Курочкин и др., 2014).

Мониторинг включал исследования температуры и прозрачности воды, растворенного кислорода, отбор проб воды, фитопланктона, зоопланктона и зообентоса. Пробы на химический анализ воды объемом 1,5 л отбирали с глубины 30 см. Обработка проб проводилась в стационарной аккредитованной лаборатории (аттестат № ROCC RU 0001511311) согласно (Руководство по химическому анализу..., 1977; Алекин и др., 1973). Соленость воды определяли в полевых ус-

ловиях при помощи рефрактометра, в лабораторных – по аттестованной методике (РД 52.24.514-2002).

Пробы фитопланктона объемом 1,5-2,0 л концентрировали методом отстаивания до 10 мл. Сбор и обработку проб проводили по общепринятым методикам (Лаврентьева, Бульон, 1981) с использованием микроскопа Микмед-2 (Россия) в камерах Горяева и Фукса-Розенталя.

Интенсивность фотосинтеза фитопланктона изучали с использованием экспозиции кислородных склянок в озере в течение суток (Винберг, 1960; Бульон, 1983). Продукцион-

ные коэффициенты фитопланктона рассчитаны с учетом того, что эффективная продукция составляет 80 % от валовой, при переводных коэффициентах: 0,3 мгС/мгО₂ и 3,38 кал/мгО₂ (Винберг, 1970; Бульон, 1983). Калорийность фитопланктона была принята в зависимости от видового состава фитопланктона и находилась в пределах от 0,6 до 1,0 кал/мг. Наименьшую величину калорийности (0,6 кал/мг сырого вещества) использовали в расчетах, если биомасса диатомовых водорослей составляла 100 % общей. Наибольшую калорийность (1 кал/мг сырого вещества) брали при удельной массе диатомовых менее 40 %. При 85, 70, 55 % содержания диатомей от общей биомассы калорийность принимали соответственно 0,7, 0,8 и 0,9 кал/мг сырого вещества (Михеева, 1970; Терешенкова, 1983). При расчете годовой продукции фитопланктона были использованы среднесезонные показатели валовой продукции, измеренной скляночным способом.

Отбор проб зоопланктона проводили на 10-18 станциях фильтрованием 50 л воды через планктонную сеть Апштейна (размер ячеек 140 мкм). Пробы фиксировали четырехпроцентным раствором формалина. При камеральной обработке рачков просчитывали в камере Богорова под бинокляром МБС-10 (Россия), оборудованным окуляр-микроскопом, разделяя по возрастным группам: цисты, науплиусы, метанауплиусы, ювенильные, предвзрослые, взрослые особи (самцы, самки с цистами и без цист). Численность цист и науплиусов просчитывали в 5-10 мл пробы в 2-3 повторностях с последующим пересчетом на весь объем пробы. Взрослых особей просчитывали в чашках Петри полностью во всей пробе. Индивидуальную массу взрослых рачков определяли прямым взвешиванием на торсионных весах ВТ-500 (Россия). Данные об индивидуальной массе на-

уплиусов взяты из литературных источников (Хмелева, 1968).

Пробы бентоса отбирали при помощи дночерпателя с площадью захвата грунта 0,01 м². Для отмывки пробы от грунта использовали мешок из капронового сита (размер ячеек 160 мкм). Крупные организмы просчитывали и взвешивали по всей пробе. При камеральной обработке объем пробы доводили до 200-500 мл (в зависимости от количества пробы). Численность цист подсчитывали в 2-10 мл в трех повторностях в камере Богорова под бинокляром МБС-10.

Общие запасы цист артемии определяли по методике, разработанной ФГБНУ «Госрыбцентр» (Литвиненко и др., 2002). В расчет взяты цисты, находящиеся в планктоне, бентосе, овисаках самок и береговых выбросах. Методы расчета подробно представлены в предыдущих публикациях (Van Stappen et al., 2009; Литвиненко и др., 2009; Litvinenko et al., 2015; 2016).

Скорость продукции артемии вычисляли по формуле, первоначально представленной в работе Г.А. Печень (1968) и модернизированной позднее М.Б. Ивановой (1985):

$$P'(t) = \sum_{i=1}^n (w_i - w_{i-1})N_i / D_i + w_0 N_0 / D_0,$$

где w_0, w_i – масса яиц и рачков разных возрастных стадий, мг или кал; D_0, D_i – продолжительность развития возрастной стадии, сут; N_0, N_i – численность яиц и рачков разных возрастных стадий, шт/л.

Продукцию за сезон вычисляли по формуле

$$P = P'(t) \cdot t,$$

где t – промежуток времени (сутки, месяц, сезон).

Для расчета были использованы следующие данные:

$D_0, D_1, \dots, D_5 = 7$ сут; $w_0 = 0,01$ мг, $w_1 = 0,02$ мг, $w_2 = 0,2$ мг, $w_3 = 0,6$ мг, $w_4 = 2,0$ мг, $w_5 = 4,0$ мг. Размер кладки 20 яиц. Эти данные взяты из анализа литературных источников (Dutrieu, 1960; Хмелева, 1968; Schrehardt, 1987; Соловов, Студеникина, 1990; Голубев, 2004) и собственных наблюдений. В расчетах было принято, что самки, достигнув взрослой стадии, не увеличивают свою массу.

При расчете продукции артемии были взяты литературные данные (Хмелева, 1968) о том, что в 1 мг сухого вещества содержится 5,2 кал, сырого – 0,518 кал, содержание воды в теле рачков 89 %. Собственные данные: влажность цист 50 %, средняя масса сухих цист 0,005 мг, гидратированных – 0,01 мг, следовательно, калорийность 1 цисты равна 0,026 кал, в 1 мг сухих цист 5,2 кал, сырых цист – 2,6 кал.

Средняя продолжительность сезона развития рачков артемии, на основе собственных мониторинговых данных, принята за 180 сут (в период 15 апреля – 15 октября).

Статистическую обработку данных проводили по Г.Ф. Лакину (1990). При анализе использовали среднюю величину (M), ошибку средней величины (m), величину коэффициента вариации (Cv), стандартное отклонение (SD), коэффициент корреляции (r), выборку (n). Расчет всех числовых показателей произведен в программе Microsoft Excel.

Результаты

Абиотические условия в водоеме

Соленость рапы озера в исследованные годы менялась от 110 до 320 г/дм³ (рис. 2) и зависела от водности года. Основу минерального состава воды составлял хлорид натрия (72–82 % от суммы ионов). Содержание сульфатов в течение сезона колебалось от 1,7 до 25,5 %. Доля их меньше всего в зимнее время (1,7–8,8 %) за счет осаждения мирабилита и самая высокая в апреле – мае (13,3–25,5 %). Доля основных ионов рапы в озере по среднеемноголетним данным представлена на рис. 3.

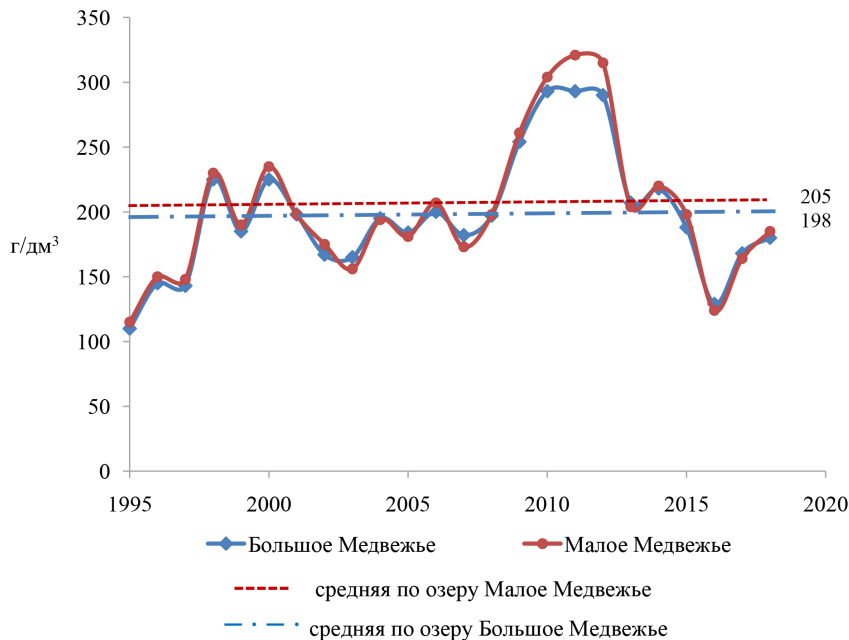


Рис. 2. Многолетняя динамика солености воды в оз. Медвежье

Fig. 2. Long-term dynamics of salinity in Medvezhye Lake

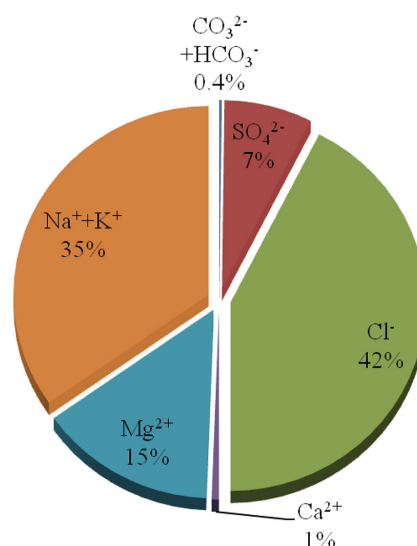


Рис. 3. Химический состав рапы оз. Медвежье

Fig. 3. The chemical composition of the brine of Medvezhye Lake

Среда воды нейтральная и слабощелочная. Перманганатная окисляемость высокая (12,0–92,4 мгО₂/л). БПК₅ в пределах 1,4–4,1 мгО₂/л. Вода жесткая (360–1400 мг-экв/л).

Из-за высокой плотности воды содержание кислорода, как правило, не превышало 6,0 мгО₂/л. При высокой температуре его концентрация опускалась до 0 мгО₂/л, что приводило к массовой гибели рачков артемии. В 2000 г. такая ситуация регистрировалась во многих водоемах Курганской области (Озеро Медвежье, 2001).

Благодаря мелководности (среднегодовая глубина в пределах 40-150 см) в озере наблюдается гомотермия. В годовой динамике температуры были выявлены следующие закономерности:

- в течение года амплитуда колебаний температуры составляла 43-48 °С;

- максимальная летняя температура 36-38 °С, минимальная, равная минус 13 °С, а по литературным данным, и до минус 19 °С (Озеро Медвежье, 2001) наблюдалась в январе – феврале;

- прогрев рапы до 5 °С и выше (сопровожаемый вылуплением науплиусов из перезимовавших цист) зафиксирован в середине апреля, снижение температуры воды до 5 °С и ниже (сопровожаемое гибелью рачков) наблюдалось в конце сентября – октябре;

- температура воды в летний период в основном в пределах оптимума для рачков артемии (20-26 °С).

Прозрачность воды в тихую солнечную погоду, как правило, до дна. При волнении, из-за взмучивания донных (грязевых) отложений, менее 30 см.

Образование льда на озере наблюдалось в конце декабря. Лед рыхлый. При высокой солености (более 300 г/дм³) лед не образовывался. В зимний период лед отсутствовал также на соленых озерах Крыма (Golubkov, 2012), что объясняется изменением температуры замерзания в соленых водах: при концентрации солей >50 ‰ температура замерзания минус 3 °С, при 100 ‰ – минус 7 °С, при 250 ‰ снижается до минус 20 °С (Prokopiev et al., 2010).

Фитопланктон

За весь период исследований в составе фитопланктона озера было выявлено 14 видов и разновидностей, относящихся к трем отделам водорослей. Зеленые были представлены пятью таксонами: *Dunaliella salina* Teod., *Dunaliella viridis* Teod., *Pedinomonas tenuis* Masiuk, *Coelastrum astroideum* DeNotaris, *Chlorella vulgaris* Beijer., диатомовые – четырьмя таксонами: *Melosira varians* Ag., *Amphora coffeaeformis* var. *transcaspica* Boye P., *Nitzschia angustata* (W.Sm.) Grun., *Nitzschia punctata* var. *minutissima* Por., цианобактерии – пятью таксонами: *Lingbya limnetica* Lemm., *Oscillatoria chlorina* (Kutz.) Gom., *Oscillatoria limosa* Ag., *Oscillatoria agardhii* f. *aequicrassa* Elenk., *Synechococcus elongatus* Nag. К доминирующим видам относились *D. salina*, *D. viridis*, *N. angustata*, *L. limnetica*.

Индекс видового разнообразия очень низок и находится в пределах 1,07-1,83 бит/мг. В экологическом отношении фитопланктон представлен в основном солоноватоводным комплексом широко распространенных, ис-

тинно- и факультативно-планктонных видов, относящихся к β -мезосапробам.

В количественном отношении в фитопланктоне преобладают зеленые (в частности, вольвоксовые) и диатомовые водоросли, на третьем месте – цианобактерии (рис. 4).

Фитопланктон озера характеризуется незначительной биомассой, но очень высокими продукционными характеристиками. Так, биомасса в отдельные даты в период 2000-2006 гг. колебалась в пределах 0,01-8,6 мг/л и составляла в среднем $0,75 \pm 0,11$ мг/л ($n = 49$), или 7,5 кг/га. Причем функционирование фитопланктона происходило круглый год, и даже в зимние месяцы биомасса фитопланктона была соизмерима с летними показателями (рис. 5). Так, биомасса фитопланктона в мае-сентябре, в период развития в биоценозе рачков артемии, была в пределах 0,01-8,6 мг/л ($0,77 \pm 0,18$ мг/л, $n = 30$); а в октябре-апреле, при отсутствии активных фильтраторов, составляла 0,01-7,7 мг/л ($0,74 \pm 0,13$ мг/л, $n = 19$).

Относительно низкая биомасса фитопланктона в летний период объясняется тем, что фитопланктон в это время находится под

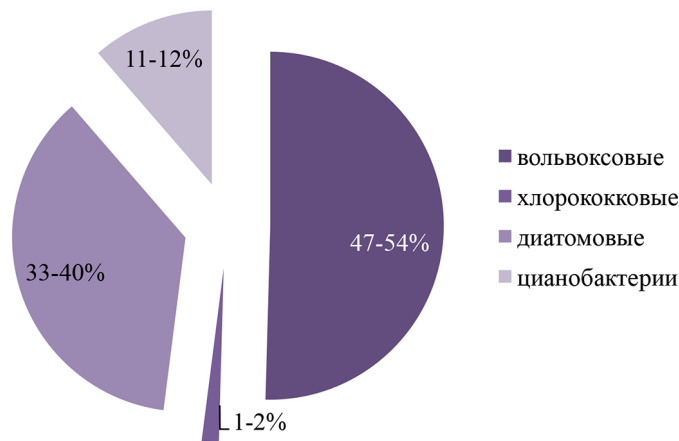


Рис. 4. Доля различных групп водорослей в общей биомассе фитопланктона оз. Медвежье (по многолетним данным)

Fig. 4. Proportions of different groups of algae in the total phytoplankton biomass of Medvezhye Lake (long-term data)

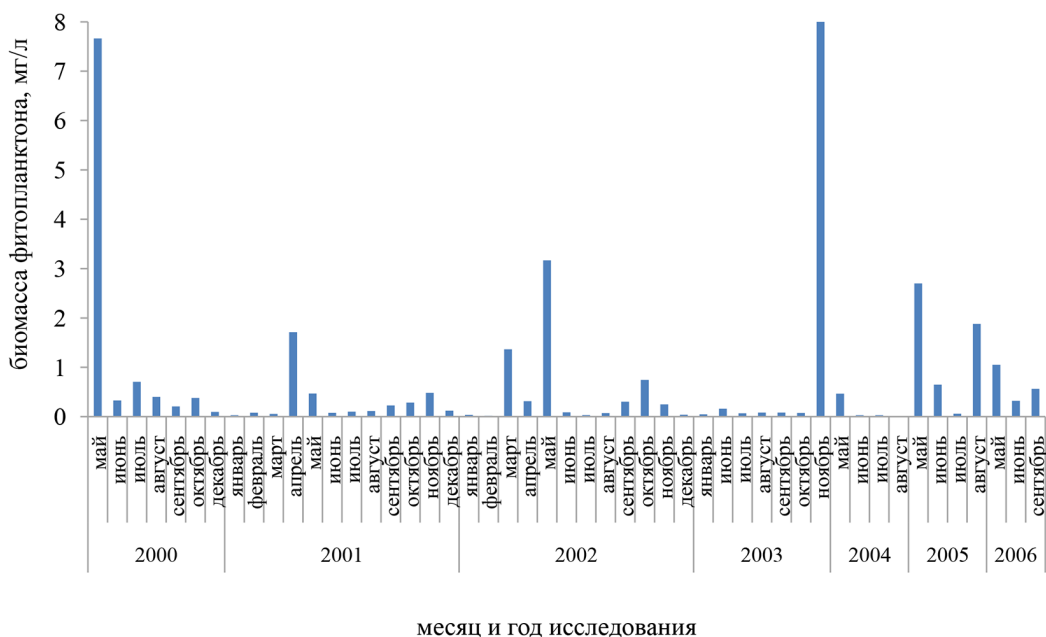


Рис. 5. Динамика среднемесячной биомассы фитопланктона в оз. Медвежье в 2000-2006 гг.

Fig. 5. Dynamics of monthly average phytoplankton biomass in Medvezhye Lake in 2000-2006

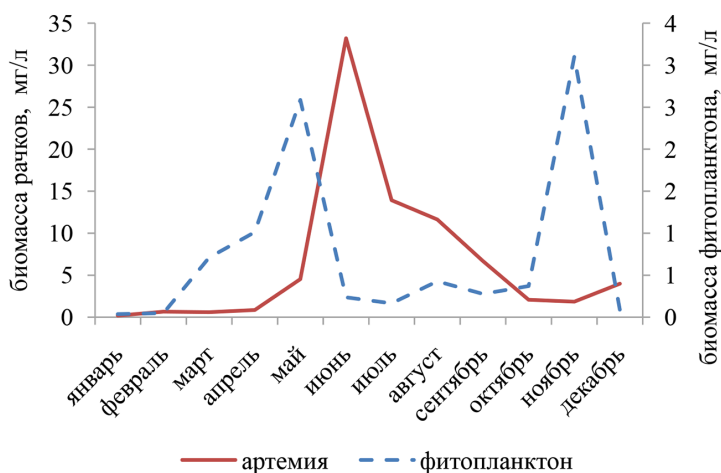


Рис. 6. Годовая динамика фитопланктона и рачков артемии (по усредненным данным по биомассе за 2000-2006 гг.)

Fig. 6. Annual dynamics of phytoplankton and *Artemia* shrimp (based on average biomass data for 2000-2006)

сильным прессом таких мощных фильтраторов, как артемия. При отмирании рачков осенью и в начале их развития весной наблюдаются всплески в развитии фитопланктона (рис. 6). Между биомассой фитопланктона и

биомассой рачков артемии установлена слабая отрицательная связь ($r = -0,17, n = 43$).

Величина суточной валовой первичной продукции фитопланктона в озере различалась значительно, от 0,01 до 3,6 мгО₂/л,

и в среднем составила около 1,0 мгО₂/л, или 0,3 гС/м² (табл. 1).

Анализ функционирования фитопланктона по величине удельного фотосинтеза

Таблица 1. Показатели продуцирования фитопланктона в оз. Медвежье

Table 1. Indicators of phytoplankton production in Medvezhye Lake

Дата	№ станции	<i>B</i>	<i>V</i>	<i>A</i>	<i>R</i>	<i>A/R</i>	<i>A/B</i>	<i>P/B</i>	Σи
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
23.05.2000	1	3,82	225	0,71	2,07	0,34	0,19	0,50	196
	3	16,58	443	0,58	0,33	1,76	0,03	0,09	196
	4	9,46	230	1,45	1,40	1,04	0,15	0,41	169
	5	11,98	319	1,24	1,24	1,00	0,10	0,28	169
23.06.2000	1	0,22	335	0,01	0,30	0,03	0,05	0,14	237
06.07.2000	1	0,68	197	2,80	1,84	1,52	4,12	11,15	243
	2	0,53	246	2,04	0,72	2,83	3,84	10,39	243
	4	0,88	249	0,32	2,88	0,11	0,36	0,99	246
	5	1,25	341	3,60	2,40	1,50	2,89	7,82	246
21.07.2000	1	0,36	175	0,90	0,80	1,13	2,47	6,69	225
	2	0,75	172	2,60	1,10	2,36	3,48	9,40	225
	4	0,87	189	2,50	1,60	1,56	2,88	7,80	225
	5	0,59	209	3,01	1,11	2,71	5,12	13,84	225
10.08.2000	1	0,11	225	0,31	1,10	0,28	2,74	9,27	199
	2	0,03	175	0,06	1,02	0,06	1,82	5,46	199
	4	0,55	265	3,21	2,01	1,60	5,79	15,67	215
	5	0,50	295	2,50	1,50	1,67	4,96	13,41	215
05.09.2000	1	0,15	182	0,28	0,17	1,65	1,92	5,19	231
	2	0,22	213	1,81	0,90	2,01	8,38	22,66	231
	4	0,13	209	0,33	1,64	0,20	2,54	6,86	255
	5	0,31	368	1,04	1,71	0,61	3,31	8,96	255
21.09.2000	1	0,58	617	0,16	1,92	0,08	0,28	0,75	245
	2	0,27	223	0,08	2,21	0,04	0,30	0,80	245
	4	0,24	304	0,24	1,60	0,15	1,01	2,73	247
	5	0,56	439	0,26	1,43	0,18	0,47	1,26	247
21.06.2001	5	0,09	94	1,12	1,92	0,58	12,58	7,81	197
11.07.2001	4	0,03	98	0,10	2,60	0,04	2,94	7,95	199
	5	0,05	74	0,01	1,00	0,01	0,20	0,53	199
04.08.2001	1	0,28	118	1,00	2,50	0,40	3,55	11,99	220
	2	0,10	68	0,30	2,30	0,13	2,94	9,94	220
	4	0,02	41	0,08	1,40	0,57	4,71	12,72	210
	5	0,06	94	0,14	4,30	0,03	2,37	6,42	210
23.08.2001	1	0,03	78	0,14	2,24	0,64	5,33	14,42	230
	4	0,01	333	0,01	0,56	0,02	1,11	5,01	236

Продолжение табл. 1

Continuation Table 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
min		0,01	41	0,01	0,17	0,01	0,03	0,09	169
max		16,58	617	3,60	4,30	2,83	12,58	22,66	255
M		1,54	230,7	1,03	1,58	0,85	2,79	7,04	222
m		0,63	21,18	0,19	0,14	0,15	0,46	0,95	3,93
Cv		239	54	107	53	100	96	79	10
SD		3,69	123,51	1,10	0,84	0,85	2,67	5,55	22,90
n		34	34	34	34	34	34	34	34

Примечание: *B* – биомасса фитопланктона, мг/л, *V* – объем клеток водорослей, мкм³, *A* – валовая продукция, мгО₂/л, *R* – деструкция, мгО₂/л, *A/B* и *P/B* – суточные коэффициенты, Σ – соленость воды, г/л.

(*A/B*) показал, что альгоценоз озера ввиду его мелкоклеточности (в среднем 231±21 мкм³), определенного видового состава (особенно наличия вольвоксовых), а также, вероятно, по причине некоторых физиологических особенностей является весьма высокопродуктивным. Так, суточные значения *A/B*-коэффициента фитопланктона озера находились в пределах 0,03-12,58 и в среднем были равны 2,8. При максимальных значениях *A/B*-коэффициентов в планктоне преобладали наннопланктонные формы из вольвоксовых и цианобактерий.

С учетом круглогодичного функционирования фитопланктона в озере его годовая продукция составила 88 гС/м², или 987 ккал/м², что соответствует 8390 кг/га. Этот показатель по шкале трофности соответствует эвтрофному типу озер.

Зоопланктон

Зоопланктон озера очень беден, за весь период исследований было обнаружено только пять видов, принадлежащих в систематическом отношении к двум типам: членистоногие (Arthropoda) и круглые черви (Nematoda). Из членистоногих – два представителя ракообразных (жаброноги – рода *Artemia* Leach, 1819, веслоногие – *Cletocamptus retrogressus*

Schm., 1875) и два вида личинок насекомых (Ephydrae и Chironomidae). Из круглых червей был встречен один вид нематод.

Биомасса зоопланктона (без артемии) находилась в пределах 0-1,5 мг/л (в среднем 0,08±0,02 мг/л, *n* = 195), в пересчете на гектар площади 0,8 кг/га, биомасса рачков артемии – в пределах 0-359,4 мг/л (в среднем 21,9±3,2 мг/л, *n* = 195) или 219 кг/га.

Продукция артемии, рассчитанная в озере в течение трех сезонов (2001-2003 гг.), была в пределах 130-451 ккал/м² и в среднем составила 315 ккал/м² (2678 кг/га·год) (табл. 2), или 150 мгС/м² в сутки. По усредненным данным, сезонный *P/B*-коэффициент равен 12,6±2,4, суточный – 0,07.

Доля суточной продукции артемии от эффективной (чистой) первичной продукции фитопланктона составила 62,5 %.

В планктоне помимо рачков артемии были встречены их цисты в количестве от 0 до 6757 экз/л (в среднем – 237,9 ± 43,6, *n* = 195), в пересчете на биомассу – 2,4 мг/л, или 24 кг/га.

Бентос

Фитобентос в озере отсутствовал. Зообентос представлен личинками мухи-береговушки семейства Ephydriidae и цистами артемии. Личинки рода *Ephydra* Fallen,

Таблица 2. Среднесезонные значения продукции, биомассы рачков и цист в оз. Медвежье

Table 2. Mean seasonal values of *Artemia* production, cyst and shrimp biomass in Medvezhye Lake

Год	Соленость, г/дм ³	Продукция за сезон, ккал/м ²	Среднесезонная биомасса, ккал/м ²		P/B за сезон
			рачков	цист	
2001	198	364,0	9,7	12,6	16,3
2002	167	451,0	16,5	22,4	11,6
2003	165	130,0	5,2	8,1	9,8
M		315,0	10,5	14,4	12,6
SD		166,0	5,7	7,3	3,4
Cv		52,7	54,4	50,9	26,7
m		117,4	4,0	5,2	2,4

1810 наблюдались в каждой третьей пробе в количестве от 10 до 200 экз/м² (в среднем 17,5 экз/м²), при этом биомасса их была незначительной – около 0,12 г/м² (1,2 кг/га).

Донные цисты артемии встречались в озере почти круглый год, их отсутствие было отмечено лишь в отдельных пробах в зимние и весенние месяцы.

Средняя по станциям численность цист была в пределах от 0 до 18,6 млн экз/м², биомасса колебалась от 0 до 186 г/м², составляя в среднем 109,6 кг/га.

Продукция цист

Ежегодная продукция цист за 24 года исследований (рис. 7) была в пределах от 42 кг/га (1999 г.) до 303 кг/га (2002 г.), т.е. различалась в 7 раз. В период 1995-2018 гг. запасы цист в озере составили в среднем 114,5±14,3 кг/га (Cv = 58 %). Средняя продукция за весь период, более 100 кг/га в год, согласно принятой градации (Методические рекомендации..., 2019) характеризует этот водоем как высокопродуктивный.

Промысел цист

Официальный промысел цист артемии ведется на озере Медвежье с 1995 г. До этого

периода он был незначительным ввиду отсутствия источника сбыта. В 1995-2018 гг. вылов составил 23,7±5,8 кг/га (Cv = 60 %).

Анализ возможности влияния промысла на экосистему озера

Каждый год в озере заготавливали в среднем 20 % цист от годовой продукции. Таким образом, значительная часть цист (около 90 кг/га) при такой интенсивности промысла остается в озере и служит источником пополнения численности 1-й генерации рачков в весенний период.

Согласно представленным материалам, в целом по оз. Медвежье главные составляющие экосистемы озера продукция фитопланктона – продукция артемии – продукция цист артемии находятся в следующем соотношении – 8390 : 2678 : 115 кг/га-год. При переводе в процентное соотношение эта пропорция будет выглядеть следующим образом: 75 : 24 : 1 %. Изъятие цист артемии из озера в количестве 24 кг/га составляет лишь 0,22 % от продукции всех рассмотренных компонентов, что ничтожно мало по сравнению с остальными компонентами биоценоза и по этой причине не могло оказывать существенное влияние на экосистему озера.

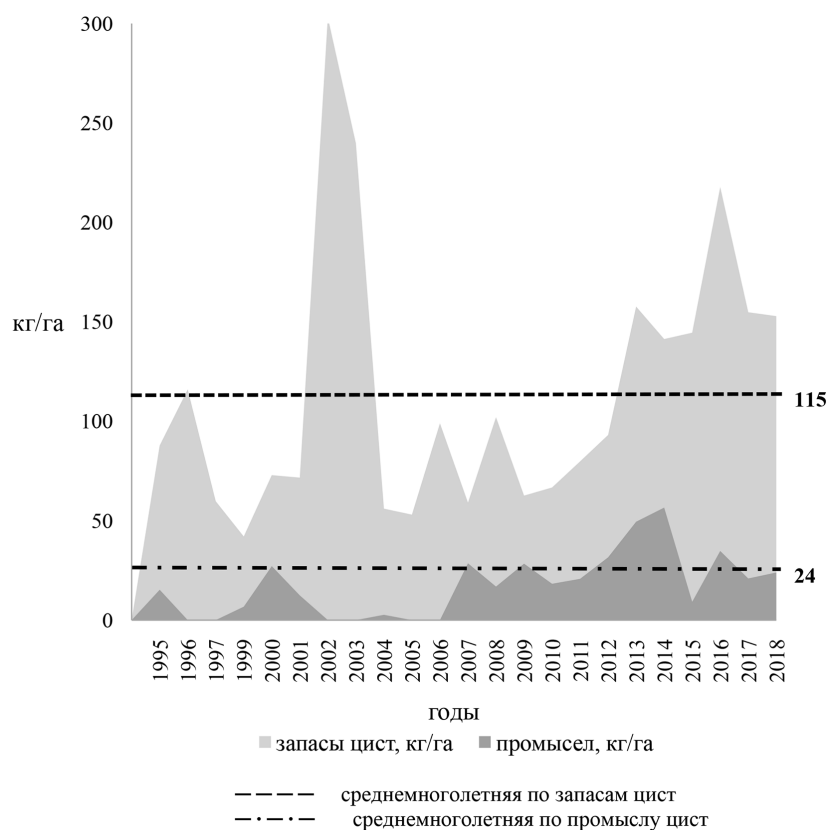


Рис. 7. Многолетняя динамика запасов и промысла цист артемии в оз. Медвежье

Fig. 7. Long-term dynamics of stocks and harvesting of *Artemia* cysts in Medvezhye Lake

Обсуждение

В России более 100 артемиевых озер и только половина из них охвачена промыслом цист, поскольку продуктивность их зависит от солености воды, которая в мелководных озерах значительно колеблется как в течение сезона, так и в межгодовом аспекте. Согласно литературным (Post, Youssef, 1977; De Los Santos et al., 1979; Богатова, 1980; Vanhaecke et al., 1984; Sorgeloos et al., 1986; Bhargava et al., 1987; Wear, Haslett, 1987; Tackaert, Sorgeloos, 1991; Van Stappen et al., 2009; Shadrin, Anufrieva, 2012; Shadrin et al., 2012; 2019) и собственным данным, граница встречаемости рачков находится в пределах солености 30-400 г/л. При солености 70-230 г/л артемия развивается нормально. Соленость в пределах

70-150 г/л оптимальна для продукции рачков, 110-200 г/л – для продукции цист. При солености 30-50 и 250-400 г/л рачки встречаются единично.

В оз. Медвежье соленость в разные годы колебалась в пределах от 110 до 330 г/л, в среднем за весь период исследования около 200 г/л, т.е. была в пределах оптимума для производства цист артемии. Озеро Медвежье можно отнести к типичным промысловым артемиевым водоемам, поэтому полученные нами выводы о влиянии промысла цист на экосистему гипергалинного мелководного водоема являются общими для подобных озер.

Высокая соленость воды гипергалинных водоемов способствует снижению биоразнообразия как фауны, так и флоры, об этом

свидетельствует малое количество видов фитопланктона, зоопланктона и зообентоса в оз. Медвежье. Кроме этого, такая соленость приводила к предельному упрощению трофической планктонной цепи, по сути, до «монокультуры» артемии. В оз. Медвежье не было обнаружено представителей фитобентоса. Объяснение этому дано в работе Е.В. Балускиной с соавторами (2009), которые, исследуя водоемы Крыма, показали, что при солености 100 % первичные продуценты представлены в основном донными макроводорослями, при дальнейшем повышении солености (до 120 % и более) происходит редукция бентосной трофической цепи и упрощение планктонной. С увеличением солености до 184–340 % первичные продуценты представлены исключительно водорослями планктона, трофическая планктонная цепь предельно упрощается, в озерах обитает лишь артемия. При этом в отсутствие пресса хищников и пищевых конкурентов эффективность утилизации энергии первичных продуцентов артемией резко возрастает.

Средние значения годовой первичной продукции, полученные в оз. Медвежье, равные 88 гС/м², очень близки к годовой первичной продукции, рассчитанной В.В. Булыном с соавторами (1989) для озер Крыма (25-110 гС/м²), что служит свидетельством схожести продуктивности сибирских озер, несмотря на их более северное положение, с южными озерами Крыма.

Функционированию фитопланктона в зимнее время в оз. Медвежье способствуют как световые условия (рыхлый тонкий лед либо его отсутствие при высокой солености), видовой состав (диатомовые), так и отсутствие в биоценозе потребителей. Круглогодичное функционирование фитопланктона в оз. Медвежье, показанное нами, также характерно для соленых водоемов Крыма. Так,

в работе (Golubkov, 2012) было отмечено, что в оз. Кояшское именно в зимний период из-за отсутствия непосредственных потребителей фитопланктона в процессе фотосинтеза происходит накопление органических веществ, которые в последующем либо накапливаются в донных отложениях, либо используются биотой в следующий летний сезон.

Значения продукции артемии, рассчитанные в оз. Медвежье по трем сезонам (1105-3834 кг/га-год), были несколько ниже значений продуктивности расположенных южнее пяти мелководных гипергалинных водоемов Северо-Восточного Казахстана: 134-11745 кг/га, в среднем 4142 кг/га (Матмуратов и др., 2004), и соответствовали нижней границе продуктивности глубоководного оз. Great Salt Lake (США, штат Юта), расположенного на широте 41°00'N, годовая продукция артемии в котором оценивалась в пределах от 100 до 200 г/м² сухой массы (Lenz, 1987) или в переводе на сырую около 3000-8000 кг/га.

В связи с упрощенной трофической системой гипергалинного водоема основным консументом произведенной в озере первичной продукции можно считать артемию. В оз. Медвежье доля продукции артемии от чистой первичной продукции фитопланктона составила 62,5 %. Подобные высокие результаты (54-68 %) были получены для оз. Кояшское (Балушкина и др., 2009; Балушкина, 2016) при солености близкой солености оз. Медвежье. Эти результаты свидетельствуют, скорее всего, о неучтенных в данных исследованиях некоторых кормовых ресурсах. Во-первых, это растворенное органическое вещество (РОВ), которое, по литературным данным (Romankevich, Vetrov, 2013), превышает в среднем по соленым водоемам мира взвешенное органическое вещество ВОВ в 2,3 раза. Во-вторых, не учтена продукция

галофильных бактерий, которая, судя по публикациям (Лаптева, Соколова, 2013), может составлять до 50 % от первичной продукции.

Установленная в этом исследовании величина изъятия цист артемии из озера в количестве 24 кг/га, составляющая 0,22 % от биомассы всех рассмотренных компонентов, по сути, еще меньше, если учесть РОВ и продукцию микроорганизмов. Исходя из этого, можно заключить, что при существующих технологиях промысла цист артемии в мелководных водоемах вмешательство в экосистему гипергалинного водоема ничтожно мало.

В предыдущих публикациях (Литвиненко и др., 2009) нами были показаны некоторые закономерности годовой динамики цист и их продуцирования в целом, а именно то, что мощность 1-й генерации не оказывает существенного влияния на численность рачков 3-й генерации, продуцирующей промысловые запасы цист. Наоборот, из-за высокой плотности рачков 1-й генерации подрубается кормовая база для последующих поколений.

Многочисленные данные зарубежных ученых (Sorgeloos et al., 1986; Great Salt Lake, 2002; Belovsky et al., 2011; UT-DWR, 2014 и др.) показали, что оптимальная плотность для первой генерации артемии составляет 5-20 науплиусов/л. Наши исследования (Литвиненко и др., 2009; Litvinenko et al., 2016), результаты которых отражены в новой методике определения запасов цист (Методические рекомендации..., 2019), демонстрируют, что для мелководных водоемов необходимая плотность цист для воспроизводства популяции на следующий сезон, т.е. в период 1-й генерации, составляет 10 кг/га, что соответствует плотности 100 цист/л (25 науплиусов/л с учетом вылупляемости цист в весеннее время). Согласно полученным нами усред-

ненным данным, в биоценозе оз. Медвежье после промысла остается около 90 кг/га цист, т.е. почти в 9 раз больше указанной плотности. При такой остаточной биомассе цист с учетом процентов их вылупления в весеннее время численность науплиусов 1-й генерации в среднем равна 225 экз/л. Исходя из литературных данных по выживаемости рачков 1-й генерации (Литвиненко и др., 2009) было установлено, что при плотности науплиусов 1000-6000, 100-1000 и <100 экз/л выживаемость соответственно равна $2,4 \pm 0,8$, $13,9 \pm 4,4$ и $30,8 \pm 10,3$ %. Таким образом, остаточная после промысла плотность цист выше оптимальной в несколько раз, при этом выживаемость вылупившихся науплиусов низкая. Увеличение интенсивности промысла могло бы повысить выживаемость рачков и в конечном итоге увеличить продукцию цист в водоеме. При данном уровне промысла его роль в экосистеме озера незначительна.

Заключение

Продукция главных составляющих экосистемы гипергалинного оз. Медвежье фитопланктон – рачки артемии – цисты артемии находится в следующем соотношении – 8390 : 2678 : 115 кг/га·год (75 : 24 : 1 %). Изъятие цист артемии из оз. Медвежье в количестве 24 кг/га, составляющее 0,22 % от продукции изученных компонентов биоценоза, не может значительно влиять на экосистему озера. При существующих технологиях из озера изымается только 15 % от общих запасов цист. Остаточная после промысла численность цист является в большинстве случаев избыточной для формирования численности 1-й генерации артемии. Увеличение интенсивности промысла цист артемии позволит снизить численность рачков 1-й генерации, увеличить их выживаемость и сохранить кормовую базу для последующих генераций.

Благодарности / Acknowledgements

Выражаем искреннюю благодарность сотрудникам Тюменского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («Госрыбцентр») А.И. Коваленко за проведение гидрохимических анализов и М.А. Ядуванкиной за помощь в обработке проб фитопланктона за 2004-2006 гг.

We express our sincere gratitude to the employees of the Tyumen branch of FSUE “VNIRO” (“Gosrybtsentr”) A.I. Kovalenko for conducting hydrochemical analyses and M.A. Yaduvankina for her assistance in processing phytoplankton samples of 2004-2006.

Список литературы / References

Алекин О.А., Семенов А.Д., Скопинцев Б.А. (1973) *Руководство по химическому анализу вод суши*. Л., Гидрометеиздат, 271 с. [Alekin O.A., Semenov A.D., Skopintsev B.A. (1973) *Guide to chemical analysis of land waters*. Leningrad, Gidrometeoizdat, 271 p. (in Russian)]

Балушкина Е.В., Голубков С.М., Голубков М.С., Литвинчук Л.Ф., Шадрин Н.В. (2009) Влияние абиотических и биотических факторов на структурно-функциональную организацию экосистем соленых озер Крыма. *Журнал общей биологии*, 70(6): 504–514 [Balushkina E.V., Golubkov S.M., Golubkov M.S., Litvinchuk L.F., Shadrin N.V. (2009) Effect of abiotic and biotic factors on the structural and functional organization of the saline lake ecosystems. *Journal of General Biology* [Zhurnal obshchei biologii], 70(6): 504-514 (in Russian)]

Балушкина Е.В. (2016) Оценка качества воды и состояния водоемов разного типа по характеристикам сообществ донных животных. *Труды Зоологического института РАН*, 320(3): 262-279 [Balushkina E.V. (2016) Assessment of water quality and state of waterbasins of different types from characteristics of benthic animal communities. *Proceedings of the Zoological Institute RAS* [Trudy Zoologicheskogo instituta RAN], 320(3): 262-279 (in Russian)]

Богатова И.Б. (1980) *Рыбоводная гидробиология*. М., Пищевая промышленность, 168 с. [Bogatova I.B. (1980) *Fish Culture Hydrobiology*. Moscow, Pishchevaya promyshlennost', 168 p. (in Russian)]

Бульон В.В. (1983) *Первичная продукция планктона внутренних водоемов*. Л., Наука, 150 с. [Bul'on V.V. (1983) *Primary production of plankton of internal waterbodies*. Leningrad, Nauka, 150 p. (in Russian)]

Бульон В.В., Анохина Л.Е., Араkelова Е.С. (1989) Первичная продукция гипергалинных озер Крыма. *Труды Зоологического института АН СССР*, 205: 14–25 [Bul'on V.V., Anokhina L.E., Arakelova E.S. (1989) Primary production of hypersaline lakes in Crimea. *Proceedings of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences* [Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR], 205: 14-25 (in Russian)]

Винберг Г.Г. (1960) *Первичная продукция водоемов*. Минск, АН БССР, 329 с. [Vinberg G.G. (1960) *Primary production of waterbodies*. Minsk, Byelorussian Academy of Sciences, 329 p. (in Russian)]

Винберг Г.Г. (1970) Общие особенности экологической системы оз. Дривяты. *Биологическая продуктивность эвтрофного озера*. М., Наука, с. 185-196 [Vinberg G.G. (1970) General features of the ecological system of Drivyaty Lake. *Biological productivity of the eutrophic lake*. Moscow, Nauka, p. 185-196 (in Russian)]

Голубев А.П. (2004) Изменчивость количественных параметров роста и воспроизводства у *Artemia* (Crustacea, Anostraca) как фактор адаптации к условиям среды и механизм преобра-

зования жизненных циклов. *Биоразнообразие артемии в странах СНГ: современное состояние ее запасов и их использование*. Тюмень, СибрыбНИИпроект, с. 105-115 [Golubev A.P. (2004) Variability of quantitative parameters of growth and reproduction in *Artemia* (Crustacea, Anostraca) as a factor of adaptation to environmental conditions and a mechanism for transforming life cycles. *Artemia biodiversity in the newly independent states: current global resources and their sustainable exploitation*. Tyumen, Siberian Research Institute of Fisheries (Sibrybniiproekt), p. 105-115 (in Russian)]

Иванова М.Б. (1985) *Производство планктонных ракообразных в пресных водах*. Л., Институт зоологии АН СССР, 220 с. [Ivanova M.B. (1985) *Production of planktonic crustaceans in fresh waters*. Leningrad, Institute of Zoology of the USSR Academy of Sciences, 220 p. (in Russian)]

Ковачева Н.П., Литвиненко Л.И., Саенко Е.М., Жигин А.В., Кряхова Н.В., Семик А.М. (2019) Современное состояние и перспективы развития аквакультуры артемии в России. *Труды ВНИРО*, 178: 150-171 [Kovacheva N.P., Litvinenko L.I., Saenko E.M., Zhigin A.V., Kryahova N.V., Semik A.M. (2019) Current state and prospects of aquaculture artemia in Russia. *Trudy VNIRO*, 178: 150-171 (in Russian)]

Курочкин В.Ю., Федоров А.А., Хорошавина Е.И., Волкова Н.А. (2014) Природные ресурсы озера Медвежье Курганской области, вопросы их формирования, комплексного использования и охраны. *Курортная медицина*, 4: 8-13 [Kurochkin V.Yu., Fedorov A.A., Khoroshavina E.I., Volkova N.A. (2014) Natural resources of Medvezhye Lake in the Kurgan region, their formation, complex use and protection. *Resort Medicine* [Kurortnaya medicina], 4: 8-13 (in Russian)]

Лаврентьева Г.М., Бульон В.В. (1981) *Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоемах. Фитопланктон и его продукция*. Л., Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства, 32 с. [Lavrentieva G.M., Bul'on V.V. (1981) *Methodological recommendations for the collection and processing of materials for hydrobiological studies in fresh water bodies. Phytoplankton and its products*. Leningrad, State Research Institute of Lake and River Fisheries, 32 p. (in Russian)]

Лакин Г.Ф. (1990) *Биометрия. Учебное пособие для биологических специальностей вузов*. М., Высшая школа, 352 с. [Lakin G.F. (1990) *Biometrics. A textbook for biologists*. Moscow, Vysshaya shkola, 352 p. (in Russian)]

Лаптева Н.А., Соколова Е.А. (2013) Структурно-функциональные характеристики сообщества микроорганизмов в гипергалинном оз. Сакское. *Труды зоологического института РАН*, 317(S3): 136-143 [Lapteva N.A., Sokolova E.A. (2013) Structural and functional characteristics of communities of microorganisms in Crimean hyperhaline lake Sakskeye. *Proceedings of the Zoological Institute RAS* [Trudy Zoologicheskogo instituta RAN], 317(S3): 136-143 (in Russian)]

Литвиненко А.И., Литвиненко Л.И., Соловов В.П., Ясюченя Т.Л., Веснина Л.В. (2002) *Методические указания по определению Общих Допустимых Уловов (ОДУ) цист жаброногого рачка Artemia*. Тюмень, СибрыбНИИпроект, 25 с. [Litvinenko A.I., Litvinenko L.I., Solovov V.P., Yasyuchenya T.L., Vesnina L.V. (2002) *Guidelines for determining the Total Allowable Catches (TAC) of cysts of the crustacean Artemia (Branchiopoda)*. Tyumen, Siberian Research Institute of Fisheries (Sibrybniiproekt), 25 p. (in Russian)]

Литвиненко Л.И., Литвиненко А.И., Бойко Е.Г. (2009) *Артемия в озерах Западной Сибири*. Новосибирск, Наука, 304 с. [Litvinenko L.I., Litvinenko A.I., Boyko E.G. (2009) *Artemia in the lakes of Western Siberia*. Novosibirsk, Nauka, 304 p. (in Russian)]

Литвиненко Л.И., Литвиненко А.И., Бойко Е.Г., Куцанов К.В. (2019) Влияние промысла цист артемии на лечебные грязи гипергалинных озер. *XII Съезд Гидробиологического общества при РАН: тезисы докладов*. Петрозаводск, КарНЦ РАН, с. 306-307 [Litvinenko L.I., Litvinenko A.I., Boyko E.G., Kutsanov K.V. (2019) Influence of *Artemia* cyst harvesting on therapeutic mud of hyperhaline lakes. *XII Congress of the Hydrobiological Society of the Russian Academy of Sciences: Abstracts*. Petrozavodsk, KarSC RAS, p. 306-307 (in Russian)]

Методические рекомендации по оценке и прогнозированию рекомендованного объема добычи (вылова) артемии (2019) Литвиненко Л.И., Бизиков В.А., Ковачева Н.П., Саенко Е.М., Веснина Л.В., Куцанов К.В., Семик А.М., Паршин-Чудин А.В. (составители) ВНИРО, 49 с. [Methodological recommendations for evaluating and predicting the recommended volume of production (catch) of *Artemia* (2019) Litvinenko L.I., Bizikov V.A., Kovacheva N.P., Saenko E.M., Vesnina L.V., Kutsanov K.V., Semik A.M., Parshin-Chudin A.V. (compilers) Moscow, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO), 49 p. (in Russian)]

Матмуратов С.А., Стуге Т.С., Лопатин О.Е. (2004) Распространение и развитие артемии в соляных озерах Прииртышья республики Казахстан. *Биоразнообразие артемии в странах СНГ: современное состояние ее запасов и их использование*. Тюмень, СибрыбНИИпроект, с. 41-51 [Matmuratov S.A., Stuge T.S., Lopatin O.E. (2004) Distribution and development of brine shrimp in salt lakes at Pryirtysh region in Kazakhstan Republic. *Artemia biodiversity of in the newly independent states: current global resources and their sustainable exploitation*. Tyumen, Siberian Research Institute of Fisheries (Sibrybniiproekt), p. 41-51 (in Russian)]

Михеева Т.Н. (1970) Оценка продукционных возможностей единицы биомассы фитопланктона. *Биопродуктивность эвтрофного озера*. М., Наука, с. 50-70 [Mikheeva T.N. (1970) Evaluation of the production capacity of a unit of phytoplankton biomass. *Bioproductivity of the eutrophic lake*. Moscow, Nauka, p. 50-70 (in Russian)]

Оборин М.С., Завьялова О.Г., Бакулина Ю.С. (2012) Системно-диалектическая методология как инструмент анализа курортно-рекреационных зон (на примере окрестностей озера Медвежье Курганской области). *Географический вестник*, 2(21): 84-92 [Oborin M.S., Zavylova O.G., Bakulina U.V. (2012) System-dialectic methodology as the tool of the analysis of recreation-resort zones (on the example of vicinities of lake Bear the Kurgan region). *Geographical Bulletin* [Geograficheskii vestnik], 2(21): 84-92 (in Russian)]

Озеро Медвежье: биологическая продуктивность и комплексное использование природных ресурсов гипергалинного озера (2001) Литвиненко А.И. (ред.) Тюмень, СибрыбНИИпроект, 64 с. [Medvezhye Lake: biological productivity and integrated use of natural resources of hypersaline lake. (2001) Litvinenko A.I. (ed.) Tyumen, Siberian Research Institute of Fisheries (Sibrybniiproekt), 64 p. (in Russian)]

Печень Г.А. (1968) Графический метод расчета продукции. *Методы определения продукции водных животных*. Минск, Вышэйшая школа, с. 115-120 [Pechen' G.A. (1968) Graphical method for calculating production. *Methods for determining the production of aquatic animals*. Minsk, Vysheishaya shkola, p. 115-120 (in Russian)]

Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши (1977) Семенов А.Д. (ред.) Л., Гидрометеиздат, 541 с. [Guide to chemical analysis of land surface waters (1977) Semenov A.D. (ed.) Leningrad, Gydrometeoizdat, 541 p. (in Russian)]

Соловов В.П., Студеникина Т.Л. (1990) *Рачок артемия в озерах Западной Сибири: морфология, экология, перспективы хозяйственного использования*. Новосибирск, Наука, 81 с. [Solovov V.P., Studenikina T.L. (1990) *Artemia crustacean in the lakes of Western Siberia: morphology, ecology, prospects for economic use*. Novosibirsk, Nauka, 81 p. (in Russian)]

Терешенкова Т.В. (1983) *Особенности продуцирования фитопланктона малых удобряемых озер Северо-Запада. Автореф. дис...канд. биол. наук*. Л., ГосНИОРХ, 22 с. [Tereshenkova T.V. (1983) *Features of phytoplankton production in small fertilized lakes of the North-West. Abstract of the thesis of the Candidate of Biological Sciences*. Leningrad, State Research Institute of Lake and River Fisheries, 22 p. (in Russian)]

Хмелева Н.Н. (1968) Затраты энергии на дыхание, рост и размножение у *Artemia salina* (L.). *Биология моря*, 15: 71-98 [Khmeleva N.N. (1968) Energy consumption for respiration, growth and reproduction in *Artemia salina* (L.). *Marine Biology* [Biologiya morya], 15: 71-98 (in Russian)]

Чепуркина М.А., Гилева Е.А., Прусинска М., Кольман Р. (2014) Использование метода обогащения науплиусов артемии в осетроводстве. *Вестник рыбохозяйственной науки*, 1(4(4)): 78-90 [Chepurkina M.A., Gilyeva E.A., Prusinska M., Kolman R. (2014) The use of method of live feed enrichment in sturgeon aquaculture. *The Bulletin of Fisheries Science* [Vestnik rybohozyaistvennoi nauki], 1(4(4)): 78-90 (in Russian)]

Belovsky G.E., Stephens D., Perschon C., Birdsey P., Paul D., Naftz D., Baskin R., Larson C., Mellison C., Luft J., Mosley R., Mahon H., Van Leeuwen J., Allen D.V. (2011) The Great Salt Lake ecosystem (Utah, USA): long term data and a structural equation approach. *Ecosphere*, 2(3): 33

Bhargava S.C., Jakher G.R., Saxena M.M., Sinha R.K. (1987) Ecology of *Artemia* in Didwana salt lake (India). *Artemia research and its applications*. Volume 3. Sorgeloos P., Bengtson D.A., Declair W., Jaspers E. (eds.) Belgium, Universa Press, Wetteren, p. 127-133

De Los Santos C.S., Sorgeloos P., Lavina E., Bernardino A. (1979) Successful inoculation of *Artemia* and production of cysts in manmade salterns in the Philippines. *Abstracts of International Symposium on the Brine Shrimp Artemia salina*. Belgium, State University of Ghent, p.47

Dutrieu J. (1960) Observations biochimiques et physiologiques sur le developpement d'*Artemia salina* Leach. *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 99: 1-134

Golubkov M.S. (2012) Primary production of plankton and decomposition of organic matter in saline lakes of the Crimea peninsula. *Inland Water Biology*, 5(4): 322-327

Great Salt Lake. An overview of Change (2002) J. Wallace Gwynn (ed.) Salt Lake City, Utah Department of Natural Resources, 584 p.

Lenz P.H. (1987) Ecological studies on *Artemia*: a review. *Artemia research and its applications*. Volume 3. Sorgeloos P., Bengtson D.A., Declair W., Jaspers E. (eds.) Belgium, Universa Press, Wetteren, p. 5-18

Leonova G.A., Bobrov V.A., Bogush A.A., Bychinskii V.A., Anoshin G.N. (2007) Geochemical characteristics of the modern state of salt lakes in Altai krai. *Geochemistry International*, 45(10): 1025-1039

Litvinenko L.I., Litvinenko A.I., Boiko E.G. (2016) *Brine shrimp Artemia in Western Siberia lakes*. Novosibirsk, Nauka, 295 p.

Litvinenko L.I., Litvinenko A.I., Boiko E.G., Kutsanov K.V. (2015) *Artemia* cyst production in Russia. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 33(6): 1436-1450

Post F.J., Youssef N.N. (1977) A prokaryotic intracellular symbiont of the Great Salt Lake brine shrimp *Artemia salina* (L.). *Canadian Journal of Microbiology*, 23(9): 1232-1236

Prokopiev S.I., Ovchinnikova T.E., Vasiliev O.F. (2010) Thermodynamic characteristics of water in natural water bodies with a high mineralization. *Izvestiya, Atmospheric and Oceanic Physics*, 46(2): 256-260

Romankevich E.A., Vetrov A.A. (2013) Masses of carbon in the Earth's hydrosphere. *Geochemistry International*, 51(6): 431-455

Schrehardt A. (1987) A scanning electron-microscope study of the post-embryonic development of *Artemia*. *Artemia research and its applications*. Volume 1. Sorgeloos P., Bengtson D.A., Decler W., Jaspers E. (eds.) Wetteren, Universa Press, p. 5-33

Shadrin N., Anufrieva E. (2012) Review of the biogeography of *Artemia* Leach, 1819 (Crustacea: Anostraca) in Russia. *International Journal of Artemia Biology*, 2(1): 51-61

Shadrin N., Anufrieva E., Galagovets E. (2012) Distribution and historical biogeography of *Artemia* leach, 1819 (Crustacea: Anostraca) in Ukraine. *International Journal of Artemia Biology*, 2(2): 30-42

Shadrin N., Yakovenko V., Anufrieva E. (2019) Suppression of *Artemia* spp. (Crustacea, Anostraca) populations by predators in the Crimean hypersaline lakes: A review of the evidence. *International Review of Hydrobiology*, 104(1-2): 5-13

Sorgeloos P., Lavens P., Leger Ph., Tackaert W., Versichele D. (1986) *Manual for the culture and use of brine shrimp in aquaculture*. Belgium, State University of Ghent, 319 p.

Tackaert W., Sorgeloos P. (1991) Semi-intensive culturing in fertilized ponds. *Artemia biology*. Browne R.A., Sorgeloos P., Trotman C.N.A. (eds.) CRC Press, p. 287-315

UT-DWR (2014) *Great Salt Lake Ecosystem Project: Historical brine shrimp harvest data*. http://wildlife.utah.gov/gsl/harvest/historic_harvest_data.php.

Vanhaecke P., Siddall S.E., Sorgeloos P. (1984) International study on *Artemia*. XXXII. Combined effects of temperature and salinity on the survival of *Artemia* of various geographical origins. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 80(3): 259-275

Van Stappen G., Litvinenko L., Litvinenko A., Boyko E., Marden B., Sorgeloos P. (2009) A survey of *Artemia* resources of Southwest Siberia (Russian Federation). *Reviews in Fisheries Science*, 17(1): 117-148

Wear R.G., Haslett S.J. (1987) Studies on the biology and ecology of *Artemia* from Lake Grassmere, New Zealand. *Artemia research and its applications*. Volume 3. Sorgeloos P., Bengtson D.A., Decler W., Jaspers E. (eds.) Belgium, Universa Press, Wetteren, p. 101-126

DOI 10.17516/1997-1389-0334

УДК 504.45.058

**Assessment of the Trophic State
of a Small Plain Reservoir
during Different Periods of Its Existence
(a Case Study of the Penza Reservoir on the Sura River)**

Elena A. Shashulovskaya*,
Svetlana A. Mosiyash, Inna N. Dalechina,
Irina G. Filimonova, Liliya V. Grishina,
Elena G. Kuzina and Olga V. Shashulovskaya
*Saratov Branch of Russian Federal Research Institute
of Fisheries and Oceanography
Saratov, Russian Federation*

Received 11.10.2019, received in revised form 20.11.2020, accepted 14.12.2020

Abstract. The present study provides comparative characterization of the contents of nutrients and organic matter and quantitative parameters of phytoplankton of the Sura (Penza) reservoir during 1984–1992 and 2016–2019. At present, the content of phosphates has increased by 3 times while the concentration of mineral nitrogen has remained unchanged. The seasonal dynamics of phosphorus and mineral nitrogen are different: the maximum phosphate concentrations are observed in summer and autumn, but nitrogen is the highest during the flood period. At the present time, phosphorus is mainly generated in intra-reservoir processes. Nitrates were the predominant form of mineral nitrogen in 2016–2019, and their spring maximum suggests predominant intake with the flood flow. The ratio of the mineral forms of nitrogen and phosphorus indicates that, at the present time, phosphorus is not the element that limits the development of algae. In certain periods (summer 2017–2018), a significant negative relationship was observed between the algal biomass and the total iron content in water ($r = -0.81$, $p = 0.016$). No Cyanoprocaryota “blooms” have been observed in recent years. In 2019, the abundance of Cyanoprocaryota increased, but in some regions, biomass was no more than 2.18–2.42 mg/dm³. In 2019, the dominant Cyanoprocaryota group did not contain *Microcystis aeruginosa* (Kütz.), but a new species was identified – *Planktothrix agardhii* (Gom.) Anagn. et Kom., which is resistant to low light and the low nitrogen to phosphorus ratio. The proportion of readily oxidized organic matter in the total organic matter, both at the end of the 20th century and recently, characterizes

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: shash.elena2010@yandex.ru

ORCID: 0000-0003-1072-7046 (Shashulovskaya E.); 0000-0003-0875-6358 (Mosiyash S.)

the reservoir as stably eutrophic, although the quantitative characteristics of phytoplankton in recent years indicate declining trophic status.

Keywords: Sura (Penza) reservoir, organic matter, mineral forms of nitrogen and phosphorus, total iron, phytoplankton, plasticity.

Citation: Shashulovskaya E.A., Mosiyash S.A., Dalechina I.N., Filimonova I.G., Grishina L.V., Kuzina E.G., Shashulovskaya O.V. Assessment of the trophic state of a small plain reservoir during different periods of its existence (a case study of the Penza reservoir on the Sura River). J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2020, 13(4), 368–386. DOI: 10.17516/1997-1389-0334

Динамика трофических показателей малого равнинного водохранилища в разные периоды его существования (на примере Пензенского водохранилища на р. Сура)

**Е.А. Шашуловская, С.А. Мосияш,
И.Н. Далечина, И.Г. Филимонова,
Л.В. Гришина, Е.Г. Кузина, О.В. Шашуловская**
*Саратовский филиал ФГБНУ
«Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии»
Российская Федерация, Саратов*

Аннотация. Представлена сравнительная характеристика содержания биогенных элементов и органического вещества, а также количественных показателей фитопланктона Пензенского (Сурского) водохранилища в периоды 1984–1992 и 2016–2019 гг. В настоящее время содержание фосфатов увеличилось в 3 раза, концентрация минерального азота осталась на прежнем уровне. Сезонная динамика фосфора и минерального азота различалась: максимальные концентрации фосфатов наблюдали летом и осенью, а азота – в паводковый период. Доминирующим источником генезиса фосфора сейчас являются, вероятно, внутриводоемные процессы. Преобладающей формой минерального азота в 2016–2019 гг. стали нитраты, весенний максимум которых свидетельствует о преимущественном поступлении с паводковым стоком. Соотношение минеральных форм N и P указывает на то, что фосфор не лимитирует развитие водорослей. В отдельные периоды (лето 2017–2018 гг.) наблюдали достоверную отрицательную связь между величиной биомассы водорослей и содержанием общего железа в воде ($r = -0,81$, $p = 0,016$). «Цветения» воды в течение последних лет не отмечалось. В 2019 г. численность *Suaenodiscus* возросла, но биомасса их на отдельных участках не превышала 2,18–2,42 мг/дм³. В доминирующем комплексе цианопрокариот в 2019 г. практически отсутствовал *Microcystis aeruginosa* (Kütz.), но появился *Planktothrix agardhii* (Gom.) Anagn. et Kom., устойчивый к малой освещенности и низкому соотношению азота и фосфора. Доля легкоокисляемого

органического вещества в общем органическом веществе как в конце XX в., так и в последнее время характеризует водохранилище как стабильно эвтрофное, тем не менее количественные характеристики фитопланктона в последние годы свидетельствуют об уменьшении трофности.

Ключевые слова: Пензенское (Сурское) водохранилище, органическое вещество, минеральные формы азота и фосфора, железо общее, фитопланктон, пластичность.

Цитирование: Шашуловская, Е.А. Динамика трофических показателей малого равнинного водохранилища в разные периоды его существования (на примере Пензенского водохранилища на р. Сура) / Е.А. Шашуловская, С.А. Мосияш, И.Н. Далечина, И.Г. Филимонова, Л.В. Гришина, Е.Г. Кузина, О.В. Шашуловская // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2020. 13(4). С. 368–386. DOI: 10.17516/1997-1389-0334

Введение

Создание водохранилищ с целью водообеспечения крупных населенных пунктов изменяет гидрологические и гидрохимические характеристики образующих их рек. Поступление загрязняющих веществ со сточными водами и неорганизованный поверхностный сток приводят к эвтрофикации и токсификации водохранилищ, к нарушению равновесия и сложившихся связей между составляющими биоты.

Негативные последствия процесса эвтрофирования обычно связывают с избыточным развитием фитопланктона и, прежде всего, цианобактерий, вызывающих массовое «цветение» воды, в результате постепенного обогащения водоема биогенными элементами, в первую очередь азотом и фосфором.

«Цветение» водоемов отрицательно влияет на качество воды, заметно снижая ее водохозяйственную ценность. По степени опасности от антропогенного воздействия на окружающую среду процесс эвтрофирования пресноводных водоемов занимает одно из первых мест.

Несмотря на значительные успехи в исследовании механизма и количественного описания этого процесса, проблема далека от окончательного решения (Йоргенсен, 1985; Хендерсон – Селлерс, 1987; Хендерсон –

Селлерс, Маркленд, 1990; Даценко, 2007; Schindler et al., 2016). К примеру, до сих пор нет полной ясности и единого мнения о роли внешней биогенной нагрузки и влиянии сообщества гидробионтов на поступление и круговорот фосфора в водоеме (Alimov, Golubkov, 2014). Положение усугубляется неблагоприятным изменением климата, приводящим к увеличению стока биогенных элементов за счет изменения характера гидрологических циклов и повышения термического режима (Binzer et al., 2016; Golubkov, Golubkov, 2018; Drizo, 2020).

Главная опасность эвтрофирования состоит в том, что оно труднообратимо, поскольку приводит к внутренним, коренным изменениям в экосистеме водоема. Причины и особенности развития процесса эвтрофирования в различных водных объектах разнообразны.

В небольших водохранилищах с замедленным водообменом эвтрофирование идет гораздо быстрее, поэтому их можно использовать в качестве модели для оценки темпов этих процессов. Таким модельным водоемом может служить Пензенское (Сурское) водохранилище, созданное в 1979 г. для обеспечения водой населения г. Пензы, промышленных и сельскохозяйственных нужд, а также в рыбохозяйственных целях.

Сурское водохранилище (52°55'–53°05' с.ш., 45°06'–45°27' в.д.) расположено на слиянии рек Суры и Узы. Площадь водоема при нормальном подпорном уровне (НПУ) составляет 11 тыс. га, объем – 560 млн м³. Верховья водохранилища разделены на два залива: в правый впадает р. Сура, в левый – р. Уза. Общая площадь водосбора составляет 13800 км². Наибольшая длина водохранилища 32 км, ширина – 4 км, средняя глубина 5 м, максимальная – 15 м.

Сложная конфигурация, низкий водообмен (около 2,5 раз в год) и интенсивное хозяйственное освоение водосборной территории за 40-летний период существования водохранилища способствовали аккумуляции большого спектра загрязняющих веществ, в первую очередь биогенных элементов и органического вещества (ОВ). Эти компоненты водной среды тесно связаны с организмами различного трофического уровня, прежде всего с количественными характеристиками фитопланктона, и подвержены существенным пространственно-временным изменениям.

Исследования Сурского водохранилища проводились в 1980–2006 гг. различными научными организациями, каждая из которых решала определенные задачи (Богданов, 2007; Осипов и др., 2007). Саратовским отделением ГосНИОРХ в 1992 г. (с привлечением многолетних данных Пензенского областного комитета охраны природы) осуществлено детальное исследование гидрохимического и гидробиологического режима водохранилища (Разработка рекомендаций..., 1992). Цель нашей работы – оценка произошедших изменений в режиме органического вещества, биогенных элементов, а также в структурных и количественных характеристиках фитопланктона в настоящее время по сравнению с начальным периодом существования водоема (1984–1992 гг.).

Материалы и методы

Материалом для настоящей работы послужили исследования Сурского водохранилища 2016–2019 гг., проводимые в рамках Государственного мониторинга водных биологических ресурсов и среды их обитания, и фондовые материалы 1984–1992 гг. (Разработка рекомендаций..., 1992).

В 2016–2019 гг. работы на водохранилище осуществляли по мониторинговым разрезам: в заливах – Сурском (I) и Узаевском (II), а также центре водоема и приплотинной части (III) (рис. 1). Гидрохимический материал и пробы фитопланктона отбирали синхронно на русловых и литоральных участках с учетом вегетационного сезона: весной (май), летом (июль или август) и осенью (октябрь) согласно (ГОСТ Р 31861–2012) с помощью батометра Рутнера. Пробы воды отбирали с поверхностного (точки 2, 5, 7, 9 по руслу и точки 1, 3, 4, 6, 8, 10 в литорали) и придонного (0,5 м от дна) (точки 2d, 5d, 7d и 9d по руслу) горизонтов.

Гидрохимический анализ включал показатели кислородного режима, реакции среды (рН), органического вещества и биогенных элементов (Руководство по химическому анализу..., 1977). Содержание кислорода измеряли йодометрическим методом, рН – с помощью портативного рН метра HI 83141 (Hanna, Германия). Динамику органического вещества в воде водохранилища оценивали по показателям цветности, перманганатной (ПО) и бихроматной (ХПК) окисляемости, БПК₅. Цветность измеряли фотометрически по (ГОСТ Р 31868-2012), показатель ПО – титриметрическим методом окисления перманганатом калия в кислой среде, ХПК – окислением K₂Cr₂O₇. Скорость биохимического потребления кислорода (БПК₅) определяли по убыли растворенного кислорода при 5-суточной инкубации природной воды в термостате при 20±1 °С. Определение трех форм

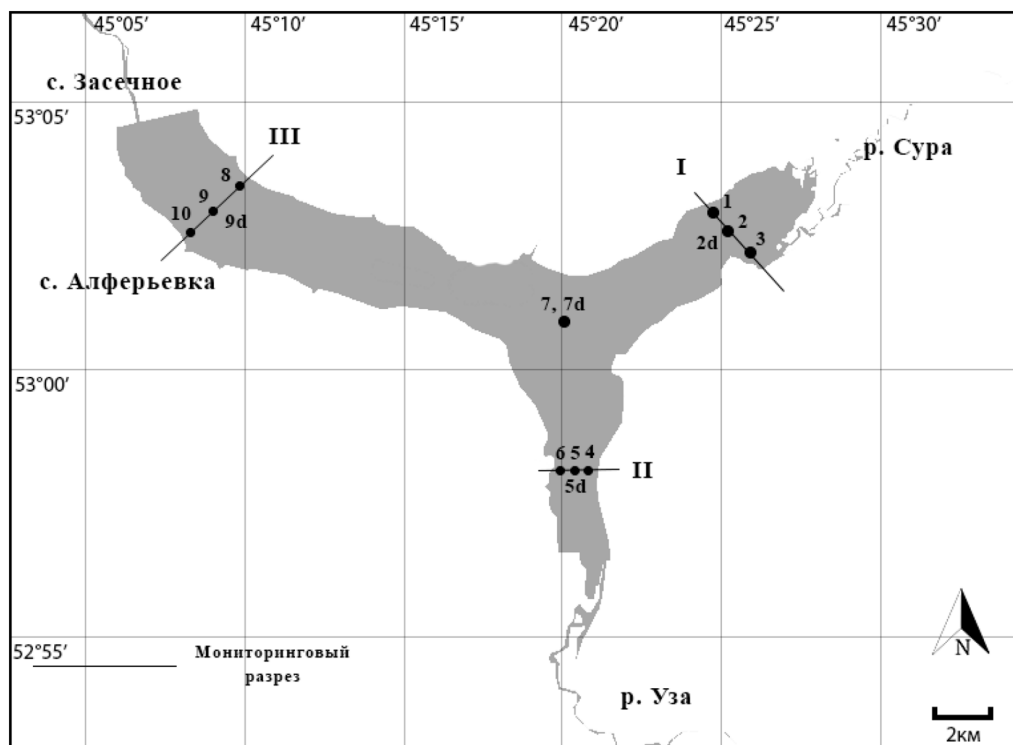


Рис. 1. Карта-схема Сурского водохранилища

Fig. 1. Map of the Sura reservoir

минерального азота, минерального фосфора, железа общего и кремния проводили фотометрическими методами на спектрофотометре UV 1800 (Shimadzu, Япония): азота аммония – с реактивом Несслера, нитритов – с реактивом Грисса, нитратов – с салициловой кислотой, фосфатов – со смешанным молибденовым реактивом и аскорбиновой кислотой в качестве восстановителя, кремния – в виде желтой формы молибдокремниевой кислоты, железа общего – с сульфосалициловой кислотой. Прозрачность измеряли по стандартному белому диску Секки.

Фитопланктон собирали в поверхностном слое русловых и литоральных участков, фиксацию проб (объемом 0,5 дм³) проводили раствором Утермеля с добавлением формалина; камеральную обработку осуществляли общепринятым методом (Методические...,

1984). Учет водорослей проводили под микроскопом «Микромед-3» в счетной камере «Учинская – 2». Биомассу определяли счетно-весовым методом. К доминирующим отнесены виды, биомасса которых была $\geq 10\%$ общей.

В 2016–2019 гг. отобрано и обработано 168 гидрохимических проб и 120 проб фитопланктона.

Для количественной оценки произошедших изменений в режиме органического вещества и биогенных элементов Сурского водохранилища в разные периоды существования применили показатель надежности связи (ϕ), который численно равен усредненному модулю $|r|$ коэффициентов корреляции ее параметров и может быть интерпретирован как пластичность системы (Михайловский, 1978; Шашуловский, Мосияш, 2010):

$$\varphi = \left| \overline{r_i} \right|$$

где r_i – коэффициент корреляции i -й пары параметров системы. Для расчета применяли непараметрические коэффициенты ранговой корреляции Спирмена. Пластичности (упругости) системы соответствует ее способность сохранять свои внутренние взаимосвязи при возмущении состояния (Holling, 1969, 1973).

Данные по притоку воды в Сурское водохранилище были получены из материалов открытого доступа (сайт филиала «Сурской гидроузла» ФГБВУ «Центррегионводхоз», <http://gidrouzel-pnz.ru>, дата обращения 16.10.2020).

Статистическую обработку данных выполняли по общепринятым методам с использованием специализированного пакета программ SPSS 13.0 (Apache Software Foundation, 2004). Нормальность распределения была проверена с помощью теста Колмогорова–Смирнова. Для удовлетворения предположения о нормальности данные были преобразованы путем логарифмирования. Различия между выборками определяли с 95%-ной доверительной вероятностью.

Для анализа результатов использовали средние концентрации гидрохимических компонентов и структурных характеристик фитопланктона (численность, биомасса, количество видов).

Результаты и обсуждение

По результатам исследований 2016–2019 гг. прозрачность воды Сурского водохранилища невысокая, от 0,4 до 1 м. Самое низкое среднее значение показателя наблюдалось весной в Сурском заливе, наибольшее – на приплотинном участке в осенний период. Реакция среды (pH) изменялась в диапазоне 6,8–9,0. Содержание кислорода в Сурском водохранилище в весенний и осенний периоды колебалось в близких интервалах:

6,6–13,0 и 7,0–12,4 мг/дм³ соответственно. Стратификация не выражена. Летом диапазон колебания этого показателя расширился до 3,7–11,6 мг/дм³, при отсутствии ветрового перемешивания наблюдались существенные пространственные вариации содержания O₂. Минимальные значения 3,7–4,0 мг/дм³ обнаруживались в придонных горизонтах центра водохранилища и приплотинного участка. В этих же районах содержание O₂ у поверхности было в среднем на 0,6–1,9 мг/дм³ выше.

Цветность и перманганатная окисляемость характеризуют, главным образом, концентрацию в воде окрашенных гуминовых веществ аллохтонного происхождения. Максимальные значения этих показателей отмечали весной (табл. 1). В летне-осеннюю межень при значительном сокращении поверхностно-склонового стока их величины уменьшались.

Величина цветности воды Сурского водохранилища варьировала в широких пределах: от 12 до 120 град. На рис. 2а показана синхронность колебания величины цветности и притока воды в водохранилище ($r = 0,83, p = 0,001$). В 2017–2018 гг. максимальные количества аллохтонного ОВ поступали с паводковым весенним притоком. В 2019 г., когда приток воды в водохранилище за вегетационный сезон снизился в 1,3–1,8 раза, увеличилась, вероятно, роль дождевых паводков и сезонное распределение величины показателя цветности изменилось.

Особенностью гидрохимического режима рассматриваемого водоема является отсутствие корреляционной связи между значениями цветности и перманганатной окисляемости, которая обычна для нижеволжских водохранилищ (Шашуловская и др., 2019). Цветность поверхностных вод, кроме гумусовых веществ, может быть связана с присутствием растворенных неорга-

Таблица 1. Содержание органического вещества в воде Сурского водохранилища за вегетационный сезон 2016-2019 гг. (над чертой даны пределы колебания показателя, под чертой – среднее значение и его ошибка)

Table 1. The content of organic matter in the water of the Sura reservoir for the 2016-2019 growing seasons (above the line – the limits of fluctuation of the parameter, below the line – the average value and standard error)

Показатели/Сезон	Весна	Лето	Осень
Цветность, град	$\frac{15,9 - 120}{55,0 \pm 4,9}$	$\frac{12,0 - 45,6}{27,9 \pm 1,2}$	$\frac{12,9 - 40,3}{23,1 \pm 0,8}$
ПО, мг/дм ³	$\frac{3,1 - 13,6}{6,6 \pm 0,3}$	$\frac{3,7 - 8,8}{6,6 \pm 0,2}$	$\frac{3,0 - 6,7}{4,6 \pm 0,1}$
ХПК, мгО/дм ³	$\frac{14 - 31}{22 \pm 1}$	$\frac{11 - 35}{20 \pm 1}$	$\frac{9 - 28}{21 \pm 1}$
БПК ₅ , мгО ₂ /дм ³	$\frac{2,2 - 4,8}{3,3 \pm 0,3}$	$\frac{1,4 - 10,0}{4,6 \pm 0,4}$	$\frac{1,1 - 3,8}{2,6 \pm 0,2}$



Рис. 2. Изменение цветности с притоком воды (А) и содержанием общего растворенного железа (В) в Сурском водохранилище в период 2016-2019 гг. (1 – весна, 2 – лето, 3 – осень)

Fig. 2. Changes of the color with the influx of water (A) and the content of total dissolved iron (B) at the Sura reservoir during 2016-2019 (1 – spring, 2 – summer, 3 – autumn)

нических соединений некоторых металлов не только природного, но и антропогенного происхождения (Руководство по химическому анализу..., 1977). В настоящем исследовании отмечена высокая корреляционная связь величины цветности и содержания железа ($r = 0,88$, $p = 0,001$) (рис. 2в), количественные показатели которого будут рассмотрены ниже. Наиболее высокие значения цветности (до 120 град.) за исследованный период отмечены весной 2018 г., когда величина паводко-

вого притока воды в водохранилище почти в 3 раза превысила среднемноголетний показатель.

Количество легкоокисляемого ОВ (по БПК₅) в Сурском водохранилище значительно во все сезоны (табл. 1) и характеризовалось большой пространственной гетерогенностью. Так, в летний период 2019 г. в левобережье Сурского залива величина показателя составила 3,0 мгО₂/дм³, а в русловых пробах середины водохранилища – 8,1–8,6 мгО₂/дм³.

Очевидно, в связи с низким водообменом содержание ингредиентов в отдельных зонах определяется их поступлением из соответствующих притоков и уровнем биопродукционных процессов внутри водоема. В условиях пониженного содержания кислорода величина БПК₅ по участкам водохранилища изменялась синхронно с концентрацией кислорода (рис. 3). Возможно, интенсивность минерализации ОВ определялась содержанием в воде О₂, поступающего за счет процессов фотосинтеза.

Содержание общего ОВ (по ХПК) в исследуемый период колебалось практически в одном интервале – 9–35 мг/дм³, сезонная динамика показателя не выражена (табл.1).

Преобладающей формой соединений минерального азота в водохранилище в настоящее время являются нитраты, сезонная динамика которых выражается в максимальных концентрациях в весенний период и существенном снижении (до <0,02 мг/дм³) в летний (табл. 2). Летом при максимальном прогреве водоема усиливаются минерализа-

ционные процессы и доминирующей формой азотистых соединений становится аммоний. Весной между показателем цветности и содержанием азота аммония наблюдалась высокая корреляционная связь ($r = 0,79-0,85$ при $p < 0,05$). Возможно, в весенний паводковый период значительные количества ионов NH₄⁺ могли поступать с водосбора. Содержание нитритов характеризовалось низкими значениями и колебалось в интервале <0,006–0,057 мгN/дм³.

Распределение соединений минерального азота, как и легкоокисляемой органики, по акватории водохранилища характеризовалось высокой пространственной неоднородностью в летне-осенний сезон в отличие от весеннего, когда происходит наполнение водохранилища паводковыми водами.

Содержание фосфора минерального в 2016–2019 гг. изменялось в диапазоне 0,02–0,29 мг/дм³ (табл. 2). Минимальные концентрации отмечены весной в период наполнения водохранилища паводковыми водами, максимальные (0,26–0,28 мгP/дм³), как прави-

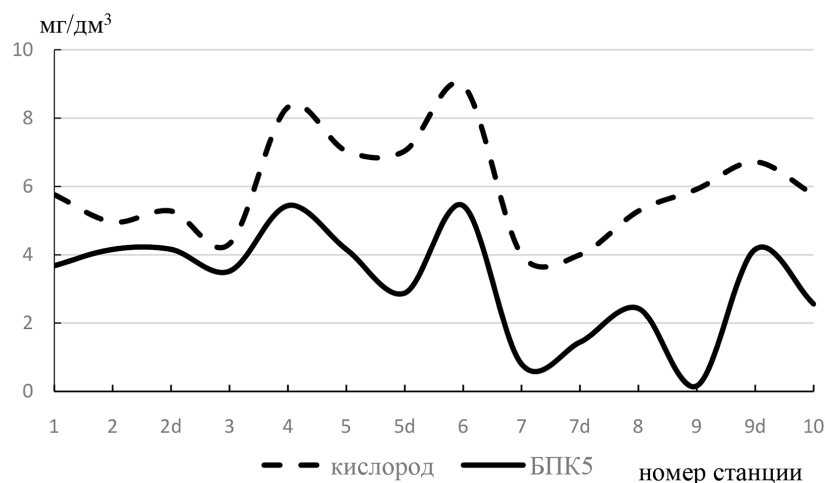


Рис. 3. Изменения величины БПК₅ и содержания кислорода летом 2017 г. на разных станциях Сурского водохранилища: 1-3 – Сурский залив; 4-6 – Узаевский залив; 7-7d – центр; 8-10 – приплотинный участок

Fig. 3. Changes in the BOD₅ value and oxygen content in the summer of 2017 at different stations of the Sura reservoir: 1-3 – Surskoy Bay, 4-6 – Uzaevsky Bay, 7-7d – center, 8-10 – dam section

Таблица 2. Содержание биогенных элементов в воде Сурского водохранилища в вегетационный сезон 2016-2019 гг. (над чертой даны пределы колебания показателя, под чертой – среднее значение и его ошибка)

Table 2. The content of nutrients in the water of the Sura reservoir in the 2016-2019 growing seasons (above the line – the limits of fluctuation of the parameter, below the line – the average value and standard error)

Сезон/Показатели	Весна	Лето	Осень
Азот аммония, мг/дм ³	$\frac{0,02 - 0,50}{0,27 \pm 0,02}$	$\frac{< 0,04 - 0,57}{0,15 \pm 0,02}$	$\frac{< 0,04 - 0,24}{0,11 \pm 0,01}$
Азот нитратов, мг/дм ³	$\frac{0,02 - 1,43}{0,73 \pm 0,06}$	$\frac{< 0,02 - 0,27}{0,10 \pm 0,01}$	$\frac{0,02 - 1,04}{0,20 \pm 0,03}$
Фосфор фосфатов, мг/дм ³	$\frac{0,02 - 0,18}{0,09 \pm 0,01}$	$\frac{0,06 - 0,28}{0,20 \pm 0,01}$	$\frac{0,10 - 0,29}{0,16 \pm 0,01}$
Кремний, мг/дм ³	$\frac{3,1 - 9,6}{7,9 \pm 0,3}$	$\frac{4,9 - 12,0}{8,6 \pm 0,3}$	$\frac{7,0 - 12,9}{10,1 \pm 0,2}$
Железо, мг/дм ³	$\frac{0,22 - 1,96}{0,80 \pm 0,05}$	$\frac{0,19 - 0,81}{0,41 \pm 0,02}$	$\frac{0,07 - 0,99}{0,34 \pm 0,02}$

ло, летом. В период летней интенсификации биопродукционных процессов и увеличения потребления биогенных элементов следовало бы ожидать снижения концентраций фосфатов аналогично динамике минерального азота. Тем не менее именно летом содержание фосфора повышалось и регистрировались его максимальные концентрации. Главной причиной увеличения внутренней фосфорной нагрузки в эвтрофном водоеме некоторые исследователи считают рост анаэробных отложений, из которых высвобождаются фосфаты, в том числе и сорбированные соединениями железа в аэробных условиях (Kamp-Nielsen et al., 1985; Golubkov et al., 2019). В Сурском водохранилище в условиях пониженного содержания кислорода (до 3,7–4,0 мг/дм³) также возможно поступление некоторого количества фосфатов из донных отложений.

С.М. Голубков с соавторами (Golubkov et al., 2019) указывает и на значительную роль биоты в круговороте фосфатов в эвтрофных водохранилищах. Так, организмами планктона за вегетационный сезон в мелководном

водохранилище Сестрорецкий Разлив регенерировалось в 1,5 раза больше фосфора, чем внешняя нагрузка этого элемента за год (Golubkov et al., 2019). Вероятно, в Сурском водохранилище происходят аналогичные процессы, обуславливающие повышение концентрации фосфора в летний период.

А.И. Иванов с соавторами в исследовании (Иванов и др., 2014) связывает повышенный уровень фосфора в воде Сурского водохранилища с характером подстилающих пород с большим содержанием фосфоритов. В других исследованиях (Holman et al., 2008) на примере водоемов Северо-Западной Европы показано, что концентрация фосфора в подземных водах может внести существенный вклад в процессы эвтрофирования.

К биогенным элементам также относятся железо и кремний. Последний необходим, в первую очередь, диатомовым водорослям. Концентрация кремния в 2016–2019 гг. колебалась в пределах 3,1–12,9 мг/дм³ (табл. 2). В сезонной динамике элемента отмечаются максимальные значения в осенний период

Таблица 3. Содержание биогенных элементов и органического вещества (средняя концентрация и ее ошибка) в приплотинной части Сурского водохранилища в различные периоды наблюдения

Table 3. The contents of nutrients and organic matter (average concentration and its error) in the dam part of the Sura reservoir in different observation periods

Год наблюдения	Азот минеральный, мгN/дм ³	Фосфор минеральный, мгP/дм ³	ХПК, мгО/дм ³	БПК ₅ , мгО ₂ /дм ³	БПК ₅ /ХПК, %
1984	0,44±0,08	0,025±0,003	16±1	3,42±0,36	21
1985	0,44±0,09	0,070±0,008	16±2	3,40±0,31	21
1986	0,38±0,08	0,050±0,006	16±1	3,31±0,42	21
1987	0,60±0,10	0,070±0,007	18±2	3,62±0,35	20
1988	0,53±0,12	0,020±0,003	20±2	3,29±0,37	16
1989	0,68±0,10	0,034±0,003	25±2	3,46±0,38	14
1990	0,35±0,07	0,057±0,006	26±3	3,20±0,40	12
1991	0,38±0,07	0,034±0,003	26±3	3,43±0,37	13
1992	0,74±0,15	0,047±0,005	-	3,14±0,36	-
2016	0,26±0,06	0,12±0,01	20±2	2,59±0,42	13
2017	0,55±0,12	0,13±0,02	17±2	2,84±0,64	17
2018	0,70±0,18	0,15±0,01	20±1	3,12±0,31	16
2019	0,31±0,06	0,13±0,02	18±3	4,51±0,76	25

Примечание: прочерк « - » означает отсутствие данных.

при понижении температуры и уменьшении численности и биомассы фитопланктона.

Сурское водохранилище характеризуется повышенным содержанием железа, концентрации которого колебались в пределах 0,07–1,96 мг/дм³. Весной, в период наполнения паводковыми водами, железо может обуславливать, как было сказано выше, высокую цветность воды. Коэффициент корреляции r между этими показателями составляет 0,87 при $p < 0,05$ (рис. 2в). Летом и осенью содержание железа снижалось, но оставалось на довольно высоком уровне (табл. 2).

В качестве ретроспективы рассмотрим особенности режима биогенных элементов и органического вещества в конце XX в. на приплотинном участке Сурского водохранилища, представляющего собой наиболее глубокую расширенную часть водоема. По сравнению с настоящим временем динамика этих показателей имела некоторые особенности.

Межгодовые изменения содержания общего и легкоокисляемого органического вещества в конце XX в. составили 16–26 мгО/дм³ и 3,14–3,62 мгО₂/дм³ соответственно (табл. 3). В настоящее время колебания этих показателей происходили в интервалах 17–20 мгО/дм³ и 2,59–4,51 мгО₂/дм³.

Известно, что доля легкоокисляемого органического вещества в общем ОВ зависит от уровня трофности водоема (Скопинцев, Харкевич, 1983). Так, отношение (БПК₅/ХПК)·100 %, равное 12–34 %, характерно для эвтрофных водоемов, при меньшей трофности оно обычно не больше 10 %. В 1984–1992 гг. данный индекс колебался в пределах 12–21 %, в настоящее время – от 13 до 25 %, то есть практически в тех же пределах, характеризуя водохранилище как стабильно эвтрофное.

Преобладающей формой минерального азота в 1984–1992 гг. в воде водохранилища был аммоний, максимальные концентрации

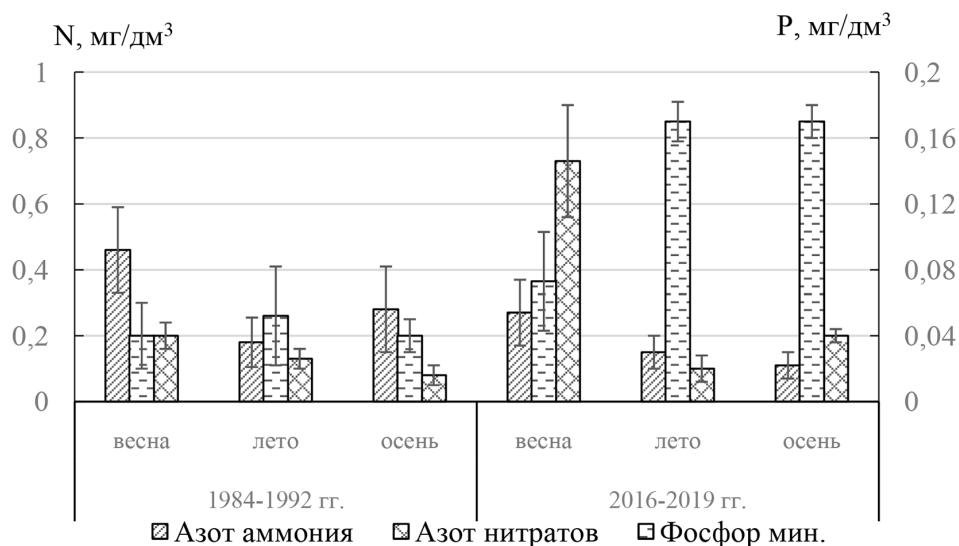


Рис. 4. Содержание (среднее в 95 % доверительном интервале) соединений минерального азота и фосфора в воде приплотинного участка Сурского водохранилища в различные периоды наблюдения

Fig. 4. The content (average in the 95 % confidence interval) of mineral nitrogen and phosphorus compounds in the water of the dam section of the Sura reservoir in different observation periods

которого отмечены весной, что указывает на доминирующую роль поверхностного стока в его динамике (рис. 4). Концентрация нитратов невелика, в отдельные годы осенью наблюдалось ее снижение до аналитического нуля ($<0,02$ мгN/дм³). В настоящее время высокое содержание нитратов в весенний период не вносит существенного вклада в общий баланс минерального азота, среднее содержание этого биогенного элемента на уровне $0,46 \pm 0,10$ мгN/дм³ практически не отличается от содержания периода 1984–1992 гг. ($0,50 \pm 0,05$ мгN/дм³).

Количество нитритного азота в конце XX в. на приплотинном участке колебалось в интервале $<0,006$ – $0,12$ мгN/дм³. Сейчас снижены максимальные концентрации, поэтому среднесезонное содержание на уровне $0,012 \pm 0,001$ мгN/дм³ было в 3 раза ниже, чем в 1984–1992 гг. ($0,038 \pm 0,003$ мгN/дм³).

Диапазон колебания фосфора минерального в период 1984–1992 гг. составил от $<0,02$ до $0,11$ мгP/дм³ при среднесезонной концен-

трации $0,045 \pm 0,010$ мгP/дм³. В настоящее время содержание фосфора увеличилось в 3 раза. В сезонной динамике фосфатов в конце XX в. и теперь максимальные концентрации наблюдали в летний и осенний периоды (рис. 4).

Из результатов лабораторного моделирования на природном фитопланктоне известно, что развитие водорослей лимитируется минеральным фосфором при соотношении $N : P > 5$, минеральным азотом – при $N : P < 5$ (Левич, Булгаков, 1995). В конце XX в. соотношение минеральных форм N и P в основном колебалось в интервале 7,6–20,0, а в настоящее время снизилось до 2,2–4,7. Очевидно, в 2016–2019 гг. в Сурском водохранилище фосфор не являлся элементом, лимитирующим развитие водорослей.

В вегетационный период 1992 г. содержание железа общего в воде Сурского водохранилища было более низким и колебалось в интервале $<0,05$ – $0,39$ мг/дм³ при среднесезонном значении $0,18 \pm 0,03$ мг/дм³. Минимальные концентрации $<0,05$ – $0,12$ мг/дм³ отмечали ле-

том, когда фитопланктонное сообщество достигало пика своего развития. Следует отметить, что сейчас среднесезонное количество железа в воде возросло до $0,48 \pm 0,02$ мг/дм³. Увеличение содержания этого элемента за последние десятилетия в ряде северных пресных водоемов некоторые исследователи (Björnerås et al., 2017) объясняют повышением уровня грунтовых вод в связи с климатическими изменениями.

Материальной и энергетической основой всех процессов, происходящих в водных экосистемах, является фонд первичной продукции, создаваемый организмами фитопланктона. Как начальное звено в трофической цепи водоросли первыми реагируют на изменение гидрохимического режима. При сравнении характеристик фитопланктона, исследованного в 1992 и 2016–2019 гг., видны некоторые различия.

За вегетационный период 1992 г. в воде Сурского водохранилища было встречено 122 таксона водорослей рангом ниже рода, в том числе 46 видов диатомовых, 35 – зеленых, 16 – цианопрокариот, 13 – эвгленовых, 2 – пиррофитовых, 5 – желтозеленых и 5 – золотистых. Весной во время паводка численность фитопланктона была невысокой – 0,5 млн кл./дм³, биомасса – 0,25 мг/дм³. В межень при достижении температуры воды 20 °С в конце июня – начале июля приходился первый пик развития водорослей, в основном за счет цианопрокариот, средняя численность которых в этот период составила 469 млн кл./дм³, средняя биомасса – 40,5 мг/дм³. Более 90 % от общего количества приходилось на Cyanoprocarota, представленные *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs в сопровождении *Microcystis aeruginosa* (Kütz.), *Anabaena flos-aqua* (Lyngb.) Breb. in Breb. et Godey и *Phormidium frigidum* F.E.Fritsch. Довольно часто встречался так-

же представитель вольвоксовых *Pandorina morum* (Müll.) Vogt. В конце июля с понижением температуры воды до 16–17 °С на спаде численности цианопрокариот произошел второй подъем в развитии фитопланктона, вызванный ростом числа динофлагеллят. При относительно небольшой численности этих водорослей общая биомасса составила в среднем 55,8 мг/дм³.

Средневегетационная численность водорослей в 1992 г. равнялась 129,14 млн кл./дм³, биомасса – 27,0 мг/дм³. По показателям численности и биомассы фитопланктона, согласно классификации (Жукинский и др., 1976; Китаев, 2007), Сурское водохранилище относилось к эвтрофному водоему.

В настоящее время видовой состав фитопланктона насчитывает 122–180 таксонов. Наибольшим числом видов представлены, как и прежде, диатомовые водоросли. Средневегетационная численность фитопланктона в 2016–2019 гг. колебалась от 1,18 до 12,57 млн кл./дм³, биомасса – от 1,39 до 2,97 мг/дм³ (табл. 4). Наибольшую численность в 2016 г. составляли диатомовые, в 2017–2019 гг. – цианопрокариоты. По биомассе доминировали в 2016 г. диатомовые и динофитовые, в 2017 г. криптофитовые, в 2018 г. диатомовые и криптофитовые, в 2019 г. Cyanoprocarota. Более подробные данные по исследованию фитопланктона в 2016–2017 гг. приведены в работах (Малинина и др., 2017; Далечина, 2018).

В сезонной динамике наибольшая биомасса фитопланктона отмечалась в летний и раннеосенний период. Основу биомассы весной создавали обычно диатомовые и криптофитовые. В летний период 2016 г. доминировали диатомовые и зеленые, в 2017 г. – криптофитовые, в 2018 г. – динофитовые, в 2019 г. – цианопрокариоты (рис. 5). По численности в весенний период преобладали

Таблица 4. Средневегетационные показатели количественного развития фитопланктона в 2016 – 2019 гг.
Table 4. Average vegetation parameters of the quantitative development of phytoplankton in 2016 – 2019

Отделы водорослей	Численность, млн кл/дм ³				Биомасса, мг/дм ³			
	2016 г.	2017 г.	2018 г.	2019 г.	2016 г.	2017 г.	2018 г.	2019 г.
Диатомовые	0,813	0,598	0,217	0,508	0,518	0,597	1,000	0,399
Цианопрокариоты	0,232	1,281	0,659	11,559	0,040	0,040	0,055	0,947
Зеленые	0,255	0,389	0,080	0,219	0,102	0,236	0,046	0,081
Эвгленовые	0,019	0,016	0,024	0,026	0,039	0,076	0,140	0,121
Криптофитовые	0,097	0,548	0,200	0,256	0,131	1,948	0,222	0,286
Динофитовые	0,030	0,005	0,004	0,003	0,561	0,072	0,102	0,116
Всего	1,450	2,850	1,184	12,571	1,390	2,969	1,565	1,950

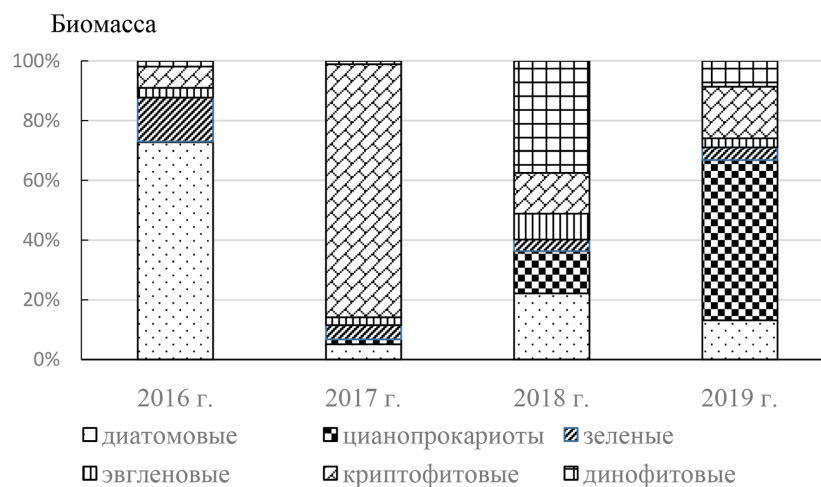


Рис. 5. Соотношение биомассы основных таксономических групп (отделов) фитопланктона Сурского водохранилища в летний период 2016 – 2019 гг.

Fig. 5. The proportions of biomass of the main taxonomic groups (divisions) of phytoplankton of the Sura reservoir in the summers of 2016 – 2019

обычно диатомовые и криптофитовые, в летний и осенний периоды – Цианопrocaryota.

Весной из диатомовых чаще других встречались *Stephanodiscus hantzschii* Grun. in. Cl. Grun., *Melosira varians* Ag., в летний период – *Aulacoseira italica* (Ehr.) Sim., *A. granulata* (Ehr.) Sim., осенью – *S. hantzschii* и *Cyclotella* sp.

Из цианопрокариот доминировали *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena flos-aquae*, а в 2019 г. и *Planktothrix agardhii* (Gom.) Anagn. et Kom. Динофитовые были пред-

ставлены в основном *Ceratium hirundinella* (O.F.M.) Bergh. и *Staurastrum planctonica* Teiling, криптофитовые – видами *Cryptomonas* sp., *Rhodomonas lens* Pascher & Ruttner и *Chroomonas acuta* Uterm.

Во все годы исследования наблюдалась существенная пространственная гетерогенность в распределении фитопланктона, обусловленная сложной конфигурацией водоема и наличием притоков рек Суры и Узы. Так, в летний период 2017 г. максимальная концентрация фитопланктона 14,89 мг/дм³ наблю-

далась в центре, а минимальная – на уровне 0,12 мг/дм³ в приплотинной части. По количественному развитию фитопланктона Сурское водохранилище в 2016–2019 гг. относилось к мезотрофному типу.

Количественные показатели развития фитопланктона в последние годы по сравнению с 1992 г. существенно снизились. «Цветения» воды в течение последних лет не отмечалось. В 2019 г. численность *Cyanoptychota* возросла, но биомасса их на отдельных участках не превышала 2,18–2,42 мг/дм³. В доминирующем комплексе цианопрокариот в 2019 г. практически отсутствовал *Microcystis aeruginosa*, но появился *Planktothrix agardhii*, устойчивый к малой освещенности (Scheffer et al., 1997; Bonilla et al., 2012) и низкому соотношению азота и фосфора (Rücker et al., 1997). Одновременно уменьшилось количество динофитовых водорослей, но появились и стали входить в число доминантов криптофитовые, адаптированные к высокому содержанию легкоусвояемого органического вещества (Корнева, 2009).

Снижение количества фитопланктона в водохранилище, возможно, связано с неблагоприятными условиями, складывающимися в водоеме. Ограничение проникновения света в толщу воды в результате низкой прозрачности отрицательно влияет на жизнедеятельность фитопланктона. В отдельные периоды (лето 2017–2018 гг.) наблюдали достоверную отрицательную связь между величиной общей биомассы водорослей и содержанием общего железа в воде ($r = -0,81$, $p = 0,016$). Возможно, на развитие фитопланктона, в том числе и цианопрокариот, оказывает влияние повышенное содержание Fe. Ингибирующее влияние этого элемента на фитопланктон отмечала ранее А.Д. Приймаченко (1981). В целом, роль железа в жизнедеятельности пресноводного фитопланктона неоднознач-

на и весьма переменна. Fe может являться элементом, лимитирующим рост, особенно у *Cyanoptychota*, в связи с его непосредственным участием в дыхании, фиксации азота и фотосинтезе (Facey et al., 2019). С другой стороны, этот металл может уменьшить рост водорослей путем осаждения и связывания фосфора в донных отложениях (Orihel et al., 2016). Искусственное добавление Fe было использовано в качестве меры восстановления на озерах, подверженных эвтрофикации (Bakker et al., 2016).

Известно, что обилие цианопрокариот обычно увеличивается с ростом температуры воды (Корнева и др., 2019). Однако существует некий оптимальный температурный диапазон, повышение которого ограничивает развитие фитопланктона. Нами отмечена отрицательная достоверная связь между летней биомассой *Cyanoptychota* и температурой воды ($r = -0,72$, $p = 0,008$). Снижение температуры летом 2019 г. до 20,9–21,7 °С могло привести к увеличению обилия цианопрокариот по сравнению с аналогичным периодом 2016–2018 гг., когда вода водохранилища прогрелась до 25,6–27,7 °С.

Колебания абиотических параметров являются причинами циклических изменений биопродукционных процессов, обеспечивающих устойчивое функционирование экосистем водохранилищ (Корнева, 2009; Корнева и др., 2019; Шашуловская и др., 2019), первичным свойством которых признана их способность противостоять внешним возмущающим факторам среды и сохранять свои внутренние взаимосвязи на протяжении некоторого отрезка времени. В «Экологическом энциклопедическом словаре» эта формулировка обозначает термин «устойчивость» (Дедю, 1990). По мнению Г.Е. Михайловского (1988), усредненный модуль коэффициентов корреляции параметров экосистемы, соот-

ветствующий средней силе корреляционных связей в ней, можно интерпретировать как ее пластичность (надежность) и считать этот показатель мерой устойчивости экосистемы. В 1992 г. значение среднесезонного показателя пластичности, рассчитанного по гидрохимическим параметрам, составило 0,20, в 2016–2019 гг. колебание показателя в зависимости от сезона происходило в диапазоне 0,28–0,44 при среднесезонном значении индекса 0,35, что свидетельствует о повышении устойчивости водной экосистемы Сурского водохранилища.

Заключение

Таким образом, в режиме биогенных элементов, органического вещества и структуре фитопланктонного сообщества Сурского водохранилища за последние три десятилетия зарегистрированы следующие изменения:

1. Концентрация минерального азота осталась на прежнем уровне, содержание минерального фосфора увеличилось в 3 раза. Вероятно, доминирующим источником генезиса фосфора в настоящее время являются внутриводоемные процессы. Преобладающей формой минерального азота весной и осенью стали нитраты. Наибольшее их содержание в весенний период свидетель-

ствует о преимущественном поступлении с паводковым стоком. Соотношение минеральных форм N и P указывает на то, что фосфор не лимитирует развитие водорослей. Установлена достоверная корреляционная связь между содержанием Fe и показателем цветности воды.

2. Количественные показатели развития фитопланктона в последние годы по сравнению с 1992 г. существенно снизились. «Цветения» воды в течение последних лет не отмечалось. В 2019 г. численность *Synoprocaragota* возросла, но биомасса их на отдельных участках не превышала 2,18–2,42 мг/дм³. В доминирующем комплексе этой группы практически отсутствовал *Microcystis aeruginosa*, но появился *Planktothrix agardhii*, устойчивый к малой освещенности и низкому соотношению азота и фосфора. В отдельные периоды наблюдали достоверную отрицательную связь между величиной биомассы водорослей и содержанием общего железа в воде ($r = -0,81$, $p = 0,016$).

3. Доля легкоокисляемого органического вещества в общем ОВ как в 1984–1992 гг., так и в настоящее время характеризует водохранилище как стабильно эвтрофное, тем не менее количественные характеристики фитопланктона в последние годы свидетельствуют об уменьшении трофности.

Список литературы / References

- Богданов Н.И. (2007) *Биологические основы предотвращения «цветения» Пензенского водохранилища синезелеными водорослями*. Пенза, РИО ПГСХА, 76 с. [Bogdanov N.I. (2007) *Biological basis for preventing blue-green algal "bloom" of the Penza reservoir*. Penza, RIO PGSKhA, 76 p. (in Russian)]
- ГОСТ Р 31861-2012 (2013) *Вода. Общие требования к отбору проб*. М., Стандартинформ, 31 с. [GOST R 31861-2012 (2013) *Water. General sampling requirements*. Moscow, Standartinform, 31 p. (in Russian)]
- ГОСТ Р 31868-2012 (2013) *Вода. Методы определения цветности*. М., Стандартинформ, 15 с. [GOST R 31868-2012 (2013) *Water. Methods for determining color*. Moscow, Standartinform, 15 p. (in Russian)]

Далечина И.Н. (2018) Фитопланктон Сурского водохранилища в 2017 г. *Рыбохозяйственные водоемы: фундаментальные и прикладные исследования*. Санкт-Петербург, с. 151–155 [Dalechina I.N. (2018) Phytoplankton of the Sura reservoir in 2017. *Fishery ponds: fundamental and applied research*. St. Petersburg, p. 151–155 (in Russian)]

Даценко Ю.С. (2007) *Эвтрофирование водохранилищ. Гидролого-гидрохимические аспекты*. М., ГЕОС, 252 с. [Datsenko Yu.S. (2007) *Eutrophication of reservoirs. Hydrological and hydrochemical aspects*. Moscow, GEOS, 252 p. (in Russian)]

Дедю И.И. (1990) *Экологический энциклопедический словарь*. Кишинев, МСЭ, 408 с. [Dedyu I.I. (1990) *Ecological encyclopedic dictionary*. Chisinau, ITU, 408 p. (in Russian)]

Жукинский В.Н., Оксийук 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. *Гидробиологический журнал*, 12(6): 103–111 [Zhukinskii V.N., Oksiyuk O.P., Tseeb Ya.Ya., Georgievskii V.B. (1976) Design of a unified system for characterizing continental water bodies and streams and its application for water quality analysis. *Hydrobiological Journal* [Gidrobiologicheskii zhurnal], 12(6): 103–111 (in Russian)]

Иванов А.И., Вихрева В.А., Дудкин Е.А. (2014) Гидрохимическая ситуация в бассейне реки Суры в пределах Пензенской области. *Труды конгресса международного научно-промышленного форума «Великие реки 2014»*. Нижний Новгород, ННГАСУ, с. 109–112 [Ivanov A.I., Vikhreva V.A., Dudkin E.A. (2014) Hydrochemical situation in the Sura River basin within the Penza Region. *Proceedings of the Congress of the International Scientific and Industrial Forum “Great Rivers 2014”*. Nizhny Novgorod, NNGASU, p. 109–112 (in Russian)]

Йоргенсен С.Е. (1985) *Управление озерными экосистемами*. М., Агропромиздат, 160 с. [Jorgensen S.E. (1985) *Management of lake ecosystems*. Moscow, Agropromizdat, 160 p. (in Russian)]

Китаев С.П. (2007) *Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов*. Петрозаводск, КарНЦ РАН, 395 с. [Kitaev S.P. (2007) *Basics of limnology for hydrobiologists and ichthyologists*. Petrozavodsk, KarRC RAS, 395 p. (in Russian)]

Корнева Л.Г. (2009) *Формирование фитопланктона водоемов бассейна Волги под влиянием природных и антропогенных факторов. Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук*. Санкт – Петербург, 47 с. [Korneva L.G. (2009) *The formation of phytoplankton in the Volga basin under the influence of natural and anthropogenic factors. Abstract of Doctor of Sciences Dissertation*. St. Petersburg, 47 p. (in Russian)]

Корнева Л.Г., Лазарева В.И., Минеева Н.М., Сигарева Л.Е., Соколова Е.А., Тимофеева Н.А., Митропольская И.В., Соловьева В.В. (2019) Состояние и динамика биологических сообществ Рыбинского водохранилища в условиях изменения климата. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 12(2): 160–179 [Korneva L.G., Lazareva V.I., Mineeva N.M., Sigareva L.E., Sokolova E.A., Timofeeva N.A., Mitropol'skaya I.V., Solovyeva V.V. (2019) The state and dynamics of biological communities in the Rybinsk Reservoir under climate changes. *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 12(2): 160–179 (in Russian)]

Левич А.П., Булгаков И.Г. (1995) Биогенные элементы в среде и фитопланктон: отношение азота к фосфору как самостоятельный регулирующий фактор. *Успехи современной биологии*, 15(1): 13–23 [Levich A.P., Bulgakov I.G. (1995) Biogenic elements in the environment and phytoplankton: the ratio of nitrogen to phosphorus as an independent regulatory factor. *Advances in Modern Biology* [Uspekhi sovremennoi biologii], 15(1): 13–23 (in Russian)]

Малинина Ю.А., Филинова Е.И., Далечина И.Н., Мелешин Д.И. (2017) Трансформация водных сообществ на зарегулированном плотиной участке р. Суры. *Тр. VI Междунар. науч.-практ. конф. «Современные проблемы водохранилищ и их водосборов»*. Зиновьев Е.А., Китаев А.Б. (ред.) Пермь, с. 65–70 [Malinina Yu.A., Filinova E.I., Dalechina I.N., Meleshin D.I. (2017) Transformation of water communities in the regulated section of the Sura River. *Proceedings of VI International scientific-practical conference “Modern problems of reservoirs and their catchments”*. Zinoviev E.A., Kitaev A.B. (ed.) Perm, p. 65–70 (in Russian)]

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоемах: Фитопланктон и его продукция (1984) Л., ГосНИОРХ, 32 с. [*Guidelines for the collection and processing of materials during hydrobiological studies in fresh water: Phytoplankton and their products* (1984) Leningrad, GosNIORH, 32 p. (in Russian)]

Михайловский Г.Е. (1978) Термодинамические аспекты системного подхода к экологии. *Человек и биосфера. Вып. 2*. М., Изд-во МГУ, с. 103–123 [Mikhailovskii G.E. (1978) Thermodynamic aspects of a systems approach to ecology. *Man and the biosphere. Issue 2*. Moscow, Moscow State University, p. 103–123 (in Russian)]

Михайловский Г.Е. (1988) *Описание и оценка состояния планктонных сообществ*. М., Наука, 214 с. [Mikhailovskii G.E. (1988) *Description and assessment of planktonic communities*. Moscow, Nauka, 214 p. (in Russian)]

Осипов В.В., Янкин А.В., Ильин В.Ю. (2007) Современное состояние рыбного населения Пензенского водохранилища. *Поволжский экологический журнал*, 4: 321–329 [Osipov V.V., Yankin A.V., Il'in V.Yu. (2007) Current status of fish population in Penza reservoir. *Povolzhskiy Journal of Ecology* [Povolzhskii ekologicheskii zhurnal], 4: 321–329 (in Russian)]

Приймаченко А.Д. (1981) *Фитопланктон и первичная продукция Днепра и Днепровских водохранилищ*. Киев, Наукова Думка, 276 с. [Priimachenko A.D. (1981) *Phytoplankton and primary production of the Dnieper and Dnieper reservoirs*. Kiev, Naukova Dumka, 276 p. (in Russian)]

Разработка рекомендаций по оздоровлению экологической обстановки на Сурском водохранилище (1992) Отчет Саратов. отд-ния ГосНИОРХ, рук. Далечина И.Н. Саратов, 59 с. [*Development of recommendations for improving the environmental situation at the Sura reservoir* (1992) Report of Saratov Department at GosNIORH, Dalechina I.N. (head) Saratov, 59 p. (in Russian)]

Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши (1977) Л., Гидрометеоздат, 541 с. [*Guidelines for the chemical analysis of land surface waters* (1977) Leningrad, Gidrometeoizdat, 541 p. (in Russian)]

Скопинцев Б.А., Харкевич Н.С. (1983) Оценка относительного содержания лабильного органического вещества в природных водах. *Тезисы докладов IV Всесоюз. симпозиума «Органическое вещество и биогенные элементы во внутренних водоемах»*. Петрозаводск, с. 115–116 [Skopintsev B.A., Kharkevich N.S. (1983) Estimation of the relative content of labile organic matter in natural waters. *Abstracts IV All-Union Symposium “Organic matter and nutrients in inland waters”*. Petrozavodsk, p. 115–116 (in Russian)]

Хендерсон – Селлерс Б. (1987) *Инженерная лимнология*. Л., Гидрометеоздат, 335 с. [Henderson – Sellers B. (1987) *Engineering Limnology*. Leningrad, Hydrometeoizdat, 335 p. (in Russian)]

Хендерсон – Селлерс Б., Маркленд Х.Р. (1990) *Умирающие озера. Причины и контроль антропогенного эвтрофирования*. Л., Гидрометеиздат, 279 с. [Henderson –Sellers B., Markland H.R. (1990) *Decaying lakes. The origins and control of cultural eutrophication*. Leningrad, Gidrometeoizdat, 279 p. (in Russian)]

Шашуловская Е.А., Мосияш С.А., Филимонова И.Г., Гришина Л.В., Кузина Е.Г., Шашуловская О.В. (2019) Особенности многолетней динамики гидрохимических показателей водохранилищ Нижней Волги и реки Урал (на примере Саратовского, Волгоградского и Ириклинского водохранилищ). *Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление*, 3: 72–93 [Shashulovskaya E.A., Mosiyash S.A., Filimonova I.G., Grishina L.V., Kuzina E.G., Shashulovskaya O.V. (2019) Features of the long-term dynamics of hydrochemical indicators of the lower Volga reservoirs and the Ural river (on the example of the Saratov, Volgograd, Iriklin'sky reservoirs). *Water Sector of Russia: Problems, Technologies, Management* [Vodnoe hozyaistvo Rossii: problemy, tekhnologii, upravlenie], 3: 72–93 (in Russian)]

Шашуловский В.А., Мосияш С.С. (2010) *Формирование биологических ресурсов Волгоградского водохранилища в ходе сукцессии его экосистемы*. М., Товарищество научных изданий КМК, 250 с. [Shashulovskiy V.A., Mosiyash S.S. (2010) *The formation of biological resources of the Volgograd reservoir during the succession of its ecosystem*. Moscow, KMK, 250 p. (in Russian)]

Alimov A.F., Golubkov M.S. (2014) Lake eutrophication and community structure. *Inland Water Biology*, 7(3): 185–191

Bakker E.S., Van Donk E., Immers A.K. (2016) Lake restoration by in-lake iron addition: a synopsis of iron impact on aquatic organisms and shallow lake ecosystems. *Aquatic Ecology*, 50(1): 121–135

Binzer A., Guill C., Rall B.C., Brose U. (2016) Interactive effects of warming, eutrophication and size structure: impacts on biodiversity and food-web structure. *Global Change Biology*, 22(1): 220–227

Bjorneras C., Weyhenmeyer G.A., Evans C.D., Gessner M.O., Grossart H.-P., Kangur K., Kokorite I., Kortelainen P., Laudon H., Lehtoranta J., Lottig N., Monteith D.T., Noges P., Noges T., Oulehle F., Riise G., Rusak J.A., Raike A., Sire J., Sterling S., Kritzberg E.S. (2017) Widespread increases in iron concentration in European and North American freshwaters. *Global Biogeochemical Cycles*, 31(10): 1488–1500

Bonilla S., Aubriot L., Soares M.C.S., González-Piana M., Fabre A., Huszar V.L.M., Lürling M., Antoniadou D., Padisák J., Kruk C. (2012) What drives the distribution of the bloom-forming cyanobacteria *Planktothrix agardhii* and *Cylindrospermopsis raciborskii*? *FEMS Microbiology Ecology*, 79(3): 594–607

Drizo A. (2020) *Phosphorus pollution control – policies and strategies*. Hoboken, NJ, John Wiley & Sons, 155 p.

Facey J.A., Apte S.C., Mitrovic S.M. (2019) A review of the effect of trace metals on freshwater cyanobacterial growth and toxin production. *Toxins*, 11(11): 643

Golubkov S.M., Belyakov V.P., Golubkov M.S., Litvinchuk L.F., Petukhov V.A., Gubelit Yu.I. (2019) Energy flows and phosphorus turnover in the system of shallow reservoir under anthropogenic stress. *Russian Journal of Ecology*, 50(6): 560–566

Golubkov M.S., Golubkov S.M. (2018) The effect of weather conditions on eutrophication in the Neva River estuary. *Doklady Biological Sciences*, 480(1): 110–113

Holling C.S. (1969) Stability in ecological and social systems. *Brookhaven Symposia in Biology*, 22: 128–141

Holling C.S. (1973) Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 1–23

Holman I.P., Whelan M.J., Howden N.J.K., Bellamy P.H., Willby N.J., Rivas-Casado M. (2008) Phosphorus in groundwater – an overlooked contributor to eutrophication? *Hydrological Processes*, 22(26): 5121–5127

Kamp-Nielsen L., Gevy P., Rasmussen E.K., Krarup H. (1985) Modelling the recovery and internal loading of lake Hald. *Proceedings of 13th Nordic Symposium on sediments*. Aneboda, p. 74–106

Orihel D.M., Schindler D.W., Ballard N.C., Wilson L.R., Vinebrooke R.D. (2016) Experimental iron amendment suppresses toxic cyanobacteria in a hypereutrophic lake. *Ecological Applications*, 26(5): 1517–1534

Rücker J., Wiedner C., Zippel P. (1997) Factors controlling the dominance of *Planktothrix agardhii* and *Limnothrix redekei* in eutrophic shallow lakes. *Hydrobiologia*, 342/343: 107–115

Scheffer M., Rinaldi S., Gragnani A., Mur L.R., van Nes E.H. (1997) On the dominance of filamentous cyanobacteria in shallow, turbid lakes. *Ecology*, 78(1): 272–282

Schindler D.W., Carpenter S.R., Chapra S.C., Hecky R.E., Orihel D.M. (2016) Reducing phosphorus to curb lake eutrophication is a success. *Environmental Science & Technology*, 50(17): 8923–8929

DOI 10.17516/1997-1389-0335

УДК 563.95:591.436.2:661.723

The Relationship between Integrated Biochemical Index and Content of Organochlorine Xenobiotics in the Liver of the Black Scorpion Fish *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758, from Sevastopol Bays and Coastal Areas

Ludmila V. Malakhova*, Ekaterina N. Skuratovskaya,
Tatiana V. Malakhova and Veronika V. Lobko
*A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS
Sevastopol, Russian Federation*

Received 01.02.2020, received in revised form 12.08.2020, accepted 28.10.2020

Abstract. Despite the ban on the use of organochlorine compounds (OCs), they are still widely distributed in various components of the Black Sea ecosystem, including fish. Sevastopol marine area, as a region of active economic use, is subject to significant anthropogenic impact. To assess the condition of the Black Sea scorpion fish *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758, from Sevastopol bays (Aleksandrovskaya, Streletskaya, Balaklavskaya, and Kazach'ia) and coastal areas (Laspi bay and Lyubimovka region), the liver of fish was analyzed to compare integrated biomarker response (IBR) and the concentrations of OCs: six indicator congeners of polychlorinated biphenyls ($\sum\text{PCB}_6$) and organochlorine pesticides – p,p'-DDT and its metabolites p,p'-DDE and p,p'-DDD ($\sum\text{DDT}$). High concentrations of PCBs and DDTs were found in fish liver from Alexandrovskaya and Streletskaya bays, which are subject to significant anthropogenic impact: 2044 and 2019 ng/g wet weight for $\sum\text{PCB}_6$ and 162 and 319 ng/g wet weight for $\sum\text{DDT}$, respectively. To determine the response of scorpion fish to the level of pollution, the liver of fish was analyzed to measure such biochemical markers as cholinesterase and catalase activities, albumin content, and the levels of oxidized proteins and lipid peroxidation. The set of these biochemical markers was used to calculate IBR. IBR correlated well with the $\sum\text{PCB}_6$ concentration in sediments and liver of scorpion fish ($r=0.95$, $p<0.05$). The maximum IBR was determined in the most polluted Alexandrovskaya and Streletskaya bays, where it was two orders of magnitude higher than the IBR in Laspi bay. Based on IBR values, the fish from Laspi and Kazach'ia bays and from the coastal area of Lyubimovka were in better

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: malakh2003@list.ru

ORCID: 0000-0001-8810-7264 (Malakhova L.); 0000-0003-4501-5065 (Skuratovskaya E.); 0000-0002-9653-7341 (Malakhova T.); 0000-0001-9993-3764 (Lobko V.)

condition than the fish from Alexandrovskaya, Streletskaya, and Balaklavskaya bays in summer seasons of 2016-2018.

Keywords: *Scorpaena porcus*, polychlorinated biphenyls, DDTs, biomarkers, integrated biochemical response, Sevastopol marine area, the Black Sea.

Citation: Malakhova L.V., Skuratovskaya E.N., Malakhova T.V., Lobko V.V. The relationship between integrated biochemical index and content of organochlorine xenobiotics in the liver of the black scorpion fish *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758, from Sevastopol bays and coastal areas. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2020, 13(4), 387–409. DOI: 10.17516/1997-1389-0335

Связь интегрального биохимического индекса и содержания хлорорганических ксенобиотиков в печени морского ерша *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758 в севастопольской морской акватории

**Л.В. Малахова, Е.Н. Скуратовская,
Т.В. Малахова, В.В. Лобко**
*Институт биологии южных морей
им. А.О. Ковалевского РАН
Российская Федерация, Севастополь*

Аннотация. Несмотря на запрет применения хлорорганических соединений (ХОС), они до настоящего времени аккумулируются в различных абиотических и биотических компонентах экосистемы Черного моря, в том числе и в рыбах, вызывая негативные изменения в их метаболизме. Для оценки состояния морского ерша (скорпены) *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758 сопоставлены значения интегрального биохимического индекса (ИБХИ), рассчитанного по биохимическим показателям, и концентрации шести индикаторных конгенов полихлорбифенилов (Σ ПХБ₆) и хлорорганических пестицидов группы п,п'-ДДТ, п,п'-ДДЭ и п,п'-ДДД (Σ ДДТ) в печени рыб из бухт (Александровская, Стрелецкая, Балаклавская и Казачья) и открытых районов севастопольской морской акватории (бухта Ласпи и побережье микрорайона Любимовка). В бухтах Александровская и Стрелецкая, подверженных значительному антропогенному влиянию, обнаружены высокие концентрации ХОС в печени, составляющие для Σ ПХБ₆ 2044 и 2019 и для Σ ДДТ 162 и 319 нг/г сырой массы соответственно. Для определения отклика организма на уровень загрязнения в печени ерша исследовали комплекс таких биохимических маркеров, как активность холинэстеразы, каталазы, содержание альбумина, уровень окислительной модификации белков и продуктов перекисного окисления липидов. Выявлены статистически достоверные корреляционные связи между значениями ИБХИ, рассчитанного по комплексу этих биохимических показателей, и концентрацией Σ ПХБ₆ в печени ерша и в донных отложениях ($r=0,95$, $p<0,05$). Максимальные значения ИБХИ соответствовали наиболее загрязненным бухтам Александровская и Стрелецкая, в которых

они на два порядка превышали величины ИБХИ в бухте Ласпи. По показателям ИБХИ рыбы в районах бухт Ласпи, Казачья и в открытой акватории Любимовки в летние сезоны 2016-2018 гг. находились в более благоприятном состоянии, чем в полужакрытых бухтах Александровская, Стрелецкая и Балаклавская.

Ключевые слова: *Scorpaena porcus*, полихлорированные бифенилы, ДДТ, биомаркеры, интегральный биохимический индекс, севавтопольская морская акватория, Черное море.

Цитирование: Малахова, Л.В. Связь интегрального биохимического индекса и содержания хлорорганических ксенобиотиков в печени морского ерша *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758 в севавтопольской морской акватории / Л.В. Малахова, Е.Н. Скуратовская, Т.В. Малахова, В.В. Лобко // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2020. 13(4). С. 387–409. DOI: 10.17516/1997-1389-0335

Введение

Севавтопольская морская акватория на протяжении многих десятилетий является районом активного хозяйственного использования, подвергающимся значительному техногенному воздействию. К наиболее опасным загрязняющим веществам антропогенного происхождения, поступающим из различных источников в прибрежные морские районы Севавтополя, относятся такие хлорорганические соединения (ХОС), как полихлорированные бифенилы (ПХБ) и хлорорганический пестицид 1,1,1-трихлор-2,2-бис(4-хлорфенил)этан (далее – ДДТ) (Малахова, 2005; Малахова и др., 2019). В течение нескольких десятилетий во всем мире, в том числе в странах причерноморского региона, ПХБ экстенсивно использовались как диэлектрики, теплоносители, добавки к клеям, маслам, лакам и др., а ДДТ – для борьбы с возбудителями малярии и энцефалита и как инсектицид на сельскохозяйственных угодьях (Трегер, Розанов, 2000; Li et al., 2006; Reddy et al., 2019). В 1980-1990-х гг. загрязненность черноморской акватории Крыма была настолько высока, что ХОС обнаруживали во всех без исключения ее компонентах: планктоне, водорослях-макрофитах, моллюсках, рыбе и донных осадках. Высокая концентрация ПХБ (в эквиваленте Ароклор 1254) была выявлена в пелагических видах рыб *Trachurus*

mediterraneus, *Lisa aurata*, *Odontogadus merlangus luxinus*, составляла 454, 240 и 560, а также в донных видах *Psetta maxima maeotica* и *Neogobius kessleri kessleri* – 105 и 232 нг/г сырой массы соответственно (Поликарпов, Жерко, 1996). В последние годы содержание ХОС в гидробионтах в этих районах изменялось от $n \cdot 10^{-2}$ до $n \cdot 10^2$ нг/г сырой массы (Малахова и др., 2019). А в так называемых критических органах гидробионтов, функции которых среди прочих заключаются в выведении токсикантов из организмов (гепатопанкреас у моллюсков, печень у рыб и млекопитающих), концентрация ХОС достигала $n \cdot 10^3 - 10^5$ нг/г сырой массы (Логоминова и др., 2018; Malakhova et al., 2014). В последние годы нами была выявлена положительная корреляционная связь содержания ХОС в воде и смертности пелагической икры и отрицательная – с численностью личинок рыб на ранних этапах постэмбрионального развития (Klimova et al., 2014).

В настоящее время большое внимание уделяется поиску видов-индикаторов загрязнения морской среды различными токсикантами. Одним из таких гидробионтов является морской ерш (скорпена) *Scorpaena porcus* (L.), широко распространенный вид для донной прибрежной ихтиофауны Черного моря, ведущий малоподвижный оседлый образ жизни в конкретных участках моря. Биохимические

показатели морского ерша нашли широкое применение в биоиндикации состояния сева-стопольских бухт (Rudneva et al., 2016).

Для оценки воздействия токсикантов и ответных реакций морских животных на загрязненность среды обитания часто используют биохимические показатели, позволяющие выявить механизмы воздействия комплекса негативных факторов среды на конкретные звенья метаболизма, определить основную стратегию и особенности структурно-функциональных изменений в организме при адаптации к неблагоприятным условиям обитания. В качестве таких биомаркеров широко используют параметры прооксидантно-антиоксидантной системы, активность холинэстеразы, концентрацию белков, включая альбумин (Пашина, Золотавина, 2014; Van der Oos et al., 2003; Tierney et al., 2003; Michelis et al., 2010; Rudneva et al., 2016; Luk'yanova, Korchagin, 2017). В современных программах мониторинга для интерпретации суммарного отклика нескольких молекулярных биомаркеров применяют интегральные биохимические индексы состояния организмов. Такие индексы позволяют снизить сложность и неопределенность многомерных данных путем вычисления универсального обобщающего показателя и сравнить состояние организмов из акваторий с различным уровнем загрязнения (Beliaeff, Burgeot, 2002; Leiniö, Lehtonen, 2005; Vieira et al., 2016; Giltrap et al., 2017; Luk'yanova, Korchagin, 2017).

Целью работы стало выявление связи содержания ХОС и интегрального индекса биохимических показателей в печени скорпены в бухтах и открытой морской акватории Севастополя.

Материалы и методы

Рыб отлавливали в летние периоды с 2016 по 2018 г. в различных по размерам, степени

изолированности от моря и уровню загрязненности четырех севастопольских бухтах, имеющих ограниченный водообмен с открытым морем: Александровской, Стрелецкой, Балаклавской и Казачьей, а также в открытых районах моря – бухте Ласпи и прибрежной зоне микрорайона Любимовка. Бухты перечислены в порядке уменьшения антропогенной нагрузки на их акватории: по объемам сбросов промышленно-бытовых и ливневых стоков, урбанизации их берегов, базированию флота, судоходству, препятствующим водообмену гидротехническим сооружениям (Овсяный и др., 2001). Бухта Ласпи по морфологии относится к морскому заливу и, как открытая прибрежная зона микрорайона Любимовка, имеет свободный водообмен с шельфовой зоной Крыма.

Даты отлова рыбы и отбора проб донных отложений, координаты и описание районов и вероятных источников загрязнения указаны в табл. 1.

Для определения индивидуальных особенностей в накоплении ХОС и биологических откликов на уровень загрязненности в каждом районе были отобраны пробы печени от 7 до 9 самцов и самок ерша, имевших стандартную длину в пределах 16-17 см. После полного биологического анализа особей и отбора проб для биохимических исследований печень рыб упаковывали в фольгу и до анализа на ХОС хранили в морозильной камере при минус 20 °С. Пробоподготовку и определение ХОС в печени проводили в соответствии с руководством (МВИ МН 2352–2005). Для анализа брали размороженные образцы печени от индивидуальных особей. Печень у ерша длиной 16-17 см является крупным органом. Аликвоты гомогенизированной печени (по 0,5 г сырой массы) в двух повторностях смешивали с безводным сульфатом натрия и экстрагировали ХОС смесью неполярного

Таблица 1. Даты, координаты и описание районов отлова рыб и отбора проб донных отложений

Table 1. Dates, geographic coordinates and description of the fish and bottom sediment sampling sites

Дата отбора	Район отбора проб	Описание района	Источники загрязнения	Координаты	
				с.ш.	в.д.
23.05.2016; 28.06.2017	Бухта Александровская	Часть большой Севастопольской бухты, отделенная от открытых районов моря молом	Старейший в г. Севастополе яхт-клуб	44°37'01"	33°30'49"
12.05.2017; 07.06.2017	Бухта Стрелецкая	Глубоко вдается в сушу, с искусственной насыпью для причалов судов	Сброс стоков КОС, яхтинг, причалы судов, ливневый сток	44°36'17"	33°28'08"
21.05.2016; 12.06.2017	Бухта Балаклавская	Полузамкнутая с ограниченным водообменом с открытым морем	Яхтинг, стоки бытовых вод, сток реки Балаклавки	44°29'42"	33°35'39"
01.06.2016; 24.06.2017	Бухта Казачья	Глубоковрезанная в сушу бухта со свободным водообменом с открытым морем	Нефтяной терминал «Югторсан», аварийные выходы сточных вод	44°34'30"	33°24'45"
04.06.2017	Бухта Ласпи	Открытая морская бухта	Рекреационная нагрузка, сброс вод с очистных сооружений	44°25'07"	33°42'20"
06.07.2017; 25.07.2018	Акватория Любимовки	Открытое море	Рекреационная нагрузка, устье реки Бельбек	44°40'10"	33°32'25"

гексана (фирмы Fluka) и полярного ацетона (фирмы Lab-Scan) в соотношении 3:1 в аппарате Сокслета в течение 4 ч. Затем отгоняли растворители на лабораторном роторном испарителе Laborota 4000 (Heidolph, Германия) при температуре 40 °С и для выявления влияния фактора жирности печени на накопление ХОС определяли экстрагированные липиды гравиметрическим методом (ГОСТ 7636–85). Очистку экстрактов от мешающего влияния соэкстрагировавшихся веществ проводили на колонках с флорисилом (фирма Merk, Германия). Для оценки возможного загрязнения в ходе пробоподготовки, а также для оценки чистоты реактивов и оборудования определяли ХОС в холостых пробах тем же методом, что и отобранные пробы.

Интенсивность антропогенной нагрузки в районах отлова рыб устанавливали по уров-

ню содержания ПХБ и ДДТ и его метаболитов в донных осадках. Донные осадки отбирали гравиметрической трубкой диаметром 6 см в трех точках каждого района обитания ершей. Для усреднения пробы верхние слои (0–2 см) этих кернов были смешаны, гомогенизированы и высушены при температуре 40–50 °С. Подготовка и анализ проб донных осадков осуществляли в соответствии с ГОСТ Р 53217-2008. Удаление элементарной серы из экстрактов донных отложений проводили с помощью активированной металлической меди.

Анализ ХОС осуществляли в ЦКП «Спектрометрия и Хроматография» ФИЦ ИнБИОМ на газовом хроматографе Хроматэк Кристалл 5000 (Россия) с микродетектором электронного захвата и капиллярной колонкой (30 м*0,32 мм*0,25 мкм) с непод-

вижной фазой CR-5. Условия, обеспечивающие разделение при совместном присутствии шести конгенов ПХБ, ДДТ и его метаболитов 1,1-дихлор-2,2-бис-(4-хлорфенил)этилена (далее – ДДЭ) и 1,1-дихлор-2,2-бис-(4-хлорфенил)этана (далее – ДДД), были следующими: температура испарителя 280 °С, начальная температура термостата колонки 150 °С (0 мин), далее нагрев 5°/мин до 220 °С (2 мин), далее 2°/мин до 240 °С (2 мин), далее 5°/мин до 290 °С (10 мин), температура ЭЗД 300 °С, газ-носитель – азот, делитель потока 1:20, постоянный поток 2 мл/мин, начальная скорость через колонку 40 см/с.

В пробах печени и донных осадков была измерена концентрация ДДТ и его метаболитов ДДЭ и ДДД, а также шести индикаторных конгенов ПХБ (номера даны по номенклатуре IUPAC): трихлорбифенила (ХБ) 28, тетраХБ 52, пентаХБ 101, гексаХБ 138, 153 и гептаХБ 180. Стандартные образцы конгенов ПХБ, ДДТ, ДДЭ и ДДД приобретали в компании «Sigma-Aldrich». Концентрация токсикантов представлена в виде суммы ДДТ и его метаболитов (ΣДДТ) и суммы индикаторных конгенов ПХБ (ΣПХБ₆), выраженной в нг/г сырой массы в печени ерша и в нг/г сухой массы в донных отложениях. Ошибка определения ХОС не превышала 20 %. Для внутреннего контроля качества проводимых анализов использовали сертифицированные стандартные образцы гидробионтов (гомогената тунца IAEA-435 (IAEA, Monaco). Полученные концентрации в данном образце показали хорошую сходимость с рекомендованными значениями и были равны: для п,п'-ДДЭ – 81,95 (рекомендованный интервал равен 91 +/- 58); ПХБ 52 – 8,22 (4,4 +/- 4,6); ПХБ 101 – 27,97 (23 +/- 10); ПХБ 153 – 87,50 (81 +/- 37); ПХБ 138 – 64,18 (70 +/- 32); ПХБ 180 – 39,14 (32 +/- 13) нг/г сухой массы.

Отклик организмов рыб на загрязненность окружающей среды определяли по изменению биохимических параметров печени: концентрации альбумина (Алб), активности холинэстеразы (ХЭ), показателей прооксидантно-антиоксидантной системы (активность каталазы (Кат), уровень окислительной модификации белков (ОМБ) и перекисного окисления липидов (ПОЛ)).

Образцы ткани печени несколько раз промывали холодным физраствором, гомогенизировали, центрифугировали в лабораторной рефрижераторной центрифуге MPW-352R (Польша) 15 мин с ускорением 10000 g. Для дальнейшего анализа использовали супернатант.

Концентрацию альбумина определяли с применением стандартного набора реагентов «ОЛЬВЕКС ДИАГНОСТИКУМ» (Россия). Активность ХЭ анализировали с помощью ацетилхолинхлорида в качестве субстрата (Каталог инструкций, 2005). Активность Кат регистрировали по реакции взаимодействия перекиси водорода с молибдатом аммония (Королук и др., 1988). Уровень ОМБ выявляли по реакции взаимодействия окисленных аминокислотных остатков белков с 2,4-динитрофенилгидразином. Оптическую плотность образовавшихся 2,4-динитрофенилгидразонов регистрировали при следующих длинах волн: 346 и 370 нм (альдегидные и кетонные продукты окислительной модификации нейтрального характера), 430 нм (альдегидные продукты окислительной модификации основного характера) (Дубинина и др., 1995). Для расчета интегрального биохимического индекса (ИБХИ) использовали суммарное значение трех показателей ОМБ. Уровень ПОЛ регистрировали по реакции с тиобарбитуровой кислотой (Стальная, Гаришвили, 1977). Биохимические показатели пересчитывали на белок сырой массы ткани, концентра-

цию которого определяли с использованием стандартного набора реагентов «ОЛЬВЕКС ДИАГНОСТИКУМ». Измерения проводили на спектрофотометре СФ-2000 (Россия).

Для оценки ИБХИ проводили расчеты, представленные в (Beliaeff, Burgeot, 2002), в которых использовали среднее значение биомаркеров (X) на станции, среднее значение по всей выборке данных (m), его стандартное квадратичное отклонение (s), параметр $Y = (X - m)/s$, который представляет собой стандартизованное среднее X , параметр Z , равный Y или $-Y$, если биологический эффект соответственно активировался или ингибировался, минимальное значение для каждого биомаркера для всех станций (\min) и значение S , рассчитанное как $S = Z + |\min|$.

ИБХИ определяли по площади многоугольников, полученных на лепестковых диаграммах. Пример диаграммы ИБХИ для печени ершей из бухты Александровской показан на рис. 1.

Площадь пятиугольника АБВГД, очерченного на диаграмме, где на радиальных осях отложены стандартизованные значения биохимических маркеров S , рассчитывали по формуле (1) как сумму площадей (Δ) пяти треугольников, с общей вершиной в точке O :

$$\Delta_{\text{АБВГД}} = \Delta_{\text{АОБ}} + \Delta_{\text{БОВ}} + \Delta_{\text{ВОГ}} + \Delta_{\text{ГОД}} + \Delta_{\text{ДОА}}. \quad (1)$$

Площади треугольников рассчитаны через две стороны, которыми являются показатели биохимического отклика S и синус угла между ними, равного $2\pi/5$. Приведем пример расчета площади $\Delta_{\text{АОБ}}$:

$$\Delta_{\text{АОБ}} = (1/2)AO \cdot BO \cdot \sin(2\pi/5). \quad (2)$$

Достоверность различий уровней концентрации ХОС оценена с помощью U -критерия Манна-Уитни. Статистическая надежность уравнений нелинейной регрессии оценена с помощью F -статистики распределения Фишера. Оценку значимости коэффициента корреляционной связи (r) концентрации ХОС в печени ершей, донных отложений и ИБХИ проводили с использованием t -критерия Стьюдента. Статистическая обработка и графическое оформление полученных результатов выполнены с помощью пакета прикладных программ R, MS Excel 2016, «Гидролог» (Belokopytov, 1998).

Результаты

В донных отложениях во всех районах обнаружены следующие пять индикаторных

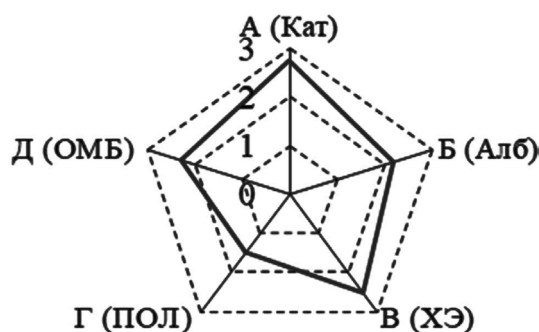


Рис. 1. Лепестковая диаграмма биохимических маркеров из бухты Александровской. Кат – активность каталазы, Алб – содержание альбумина, ХЭ – активность холинэстеразы, ПОЛ – уровень перекисного окисления липидов и окислительной модификации белков (ОМБ)

Fig. 1. A biomarker radar chart for the station in Alexandrovskaya Bay. Cat: catalase activity, Alb: albumin content, ChE: cholinesterase activity, LP: lipid peroxidation, OP: level of oxidized proteins

конгенов ПХБ: 52, 101, 138, 153 и 180. В бухтах Александровская и Стрелецкая, которые наиболее подвержены антропогенному прессу, донные отложения были представлены илами, концентрация $\Sigma\text{ПХБ}_5$ в них составила в среднем 110 и 121, а $\Sigma\text{ДДТ}$ – 35 и 51 нг/г соответственно. В бухте Балаклавской содержание $\Sigma\text{ПХБ}_5$ в грунтах равнялось 59, $\Sigma\text{ДДТ}$ – 36 нг/г. В Казачьей бухте в районе вылова ершей дно образовано крупной заиленной галькой, где загрязняющие вещества группы ДДТ не накапливались, концентрация ПХБ по сравнению с другими исследованными бухтами была минимальной – 9 нг/г (рис. 2).

Акватории Любимовки и бухты Ласпи относятся к открытым прибрежным участкам моря, где грунт состоит в основном из песка,

слабо сорбирующего гидрофобные загрязняющие вещества. Содержание $\Sigma\text{ПХБ}_5$ в этих районах было меньше, чем в бухтах, и составляло 4 и 6 нг/г соответственно, а концентрация $\Sigma\text{ДДТ}$ была практически равной – 1 нг/г.

Показатель жирности печени рыб изменялся в интервале от 13 до 32 %, в среднем составил 24 ± 6 % на сырую массу (результаты представлены в виде среднее значение \pm стандартное отклонение, табл. 2). Достоверной разницы показателей жирности печени ерша между бухтами и открытыми районами не выявлено.

Во всех пробах печени обнаружены шесть индикаторных конгенов ПХБ, а также метаболиты ДДТ: ДДЭ и ДДД (кроме бухты Казачьей, где ДДД не обнаружен).

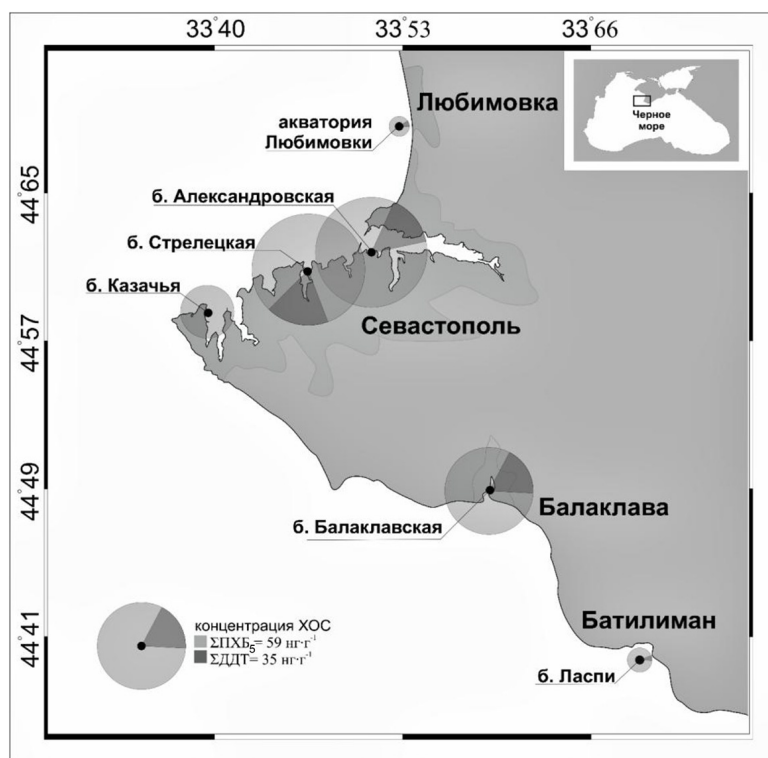


Рис. 2. Средняя концентрация ХОС в донных отложениях в районах отлова морского ерша в севаستопольской морской акватории в 2016–2017 гг. (Малахова и др., 2018) и в 2018 г.

Fig. 2. Mean OC concentration in the bottom sediments at scorpion fish catch stations in the Sevastopol marine area in 2016–2017 (Malakhova et al., 2018) and in 2018

Таблица 2. Среднее содержание липидов (+/- СКО, % сырой массы), средняя концентрация п,п'-ДДТ и его метаболитов п,п'-ДДЭ и п,п'-ДДД и конгенов ПХБ (+/- СКО, нг/г сырой массы) в печени ерша *Scorpaena porcus* в бухтах и открытых районах морской акватории Севастополя

Table 2. Mean fat content (+/- SD, % wet weight), mean concentration of p,p'-DDT and its metabolites p,p'-DDE and p,p'-DDD and of six PCB congeners (+/- SD, ng/g wet weight) in the liver of *Scorpaena porcus* from Sevastopol bays and the offshore area

Район	Количество особей	Липиды	п,п'- ДДЭ	п,п'- ДДД	п,п'- ДДТ	ПХБ 28	ПХБ 52	ПХБ 101	ПХБ 153	ПХБ 138	ПХБ 180
Бухта Александров- ская	9	23 +/- 1	116 +/- 67	24 +/- 9	22 +/- 3	21 +/- 5	215 +/- 104	81 +/- 7	796 +/- 209	780 +/- 204	151 +/- 25
Бухта Стрелецкая	7	18 +/- 9	278 +/- 230	23 +/- 18	18 +/- 10	10 +/- 3	429 +/- 192	169 +/- 132	618 +/- 475	604 +/- 481	189 +/- 148
Бухта Балаклавская	9	30 +/- 5	299 +/- 64	22 +/- 12	15 +/- 9	15 +/- 13	131 +/- 118	76 +/- 75	468 +/- 250	348 +/- 158	138 +/- 52
Бухта Казачья	8	20 +/- 1	42 +/- 6	н.обн.	2 +/- 1	2 +/- 1	33 +/- 17	13 +/- 4	253 +/- 54	257 +/- 96	63 +/- 8
Акватория Любимовки	9	28 +/- 6	119 +/- 66	5 +/- 2	7 +/- 5	0,8 +/- 0,6	77 +/- 26	25 +/- 7	142 +/- 20	158 +/- 19	44 +/- 19
Бухта Ласпи	9	22 +/- 4	88 +/- 36	15 +/- 11	10 +/- 3	2 +/- 1	40 +/- 38	37 +/- 23	24 +/- 17	28 +/- 23	8 +/- 4

Обозначение: н.обн. – не обнаружено.

В 83 % образцов определен также исходный пестицид ДДТ. Анализ содержания ХОС показал многократные достоверные различия ($p < 0,05$) между исследованными станциями (табл. 2). Наиболее высокая концентрация пестицидов группы ДДТ определена в бухтах Балаклавской и Стрелецкой, наименьшая – в бухте Казачья. Несмотря на более чем сорока-пятнадцатилетний запрет применения ДДТ, соединения этой группы составляли от 7 до 45 % в сумме концентрации обнаруженных ХОС. Максимальное относительное количество Σ ДДТ обнаружено у ершей в бухте Ласпи, где общий уровень содержания ХОС в печени был наименьшим, минимальное – в бухте Казачьей.

Преобладающим метаболитом ДДТ в пробах печени ерша был ДДЭ, содержание

которого в Σ ДДТ составляло в среднем 89 %, что свидетельствовало о том, что исходный пестицид ДДТ в последнее время не поступал в организмы ерша. Однако в пробах наблюдалось некоторое остаточное количество ДДТ, так как метаболизм ранее накопившегося пестицида не успел пройти полностью, поскольку время полного исчезновения ДДТ для различных климатических зон, а также в зависимости от природы матрицы, где он был аккумулирован, составляет от 240 до 3850 сут. (Исидоров, 1999).

В полузакрытых севастопольских бухтах и акватории Любимовки основная доля обнаруженных ХОС в печени ерша была представлена ПХБ, концентрация суммы которых в среднем в 8,8 и 3,4 раза соответственно превышала содержание суммы ДДТ

и его метаболитов. В бухте Ласпи такого превышения промышленных токсикантов над загрязнителями сельскохозяйственного назначения не наблюдали. Максимальное содержание Σ ПХБ₆, составляющее в среднем 2044 и 2019 нг/г, обнаружено в печени ершей в бухтах Александровской и Стрелецкой, минимальное – 139 нг/г – в бухте Ласпи (табл. 2).

Доминирующими конгенерами в пробах печени ерша были гексахлорбифенилы 138 и 153 (рис. 3). Максимальное относительное содержание ПХБ 138 и 153 определено в бухте Казачьей, 40 и 43 % соответственно, минимальное – в бухте Ласпи, равное 14 и 25 % соответственно.

Суммарное содержание Σ ПХБ₆ и Σ ДДТ не превышало нормативов, установленных в России для печени рыбы, составляло 5000 и 3000 нг/г сырой массы соответственно (Гигиенические требования ..., 2002).

Сравнительный анализ молекулярных биомаркеров показал, что активность каталазы, содержание альбумина, уровень ОМБ и ПОЛ в печени рыб из бухт Александровской и Стрелецкой превышали соответствующие значения в других акваториях. Напротив, активность холинэстеразы в этих наиболее

загрязненных районах была в 1,5 раза ниже, чем в более чистой бухте Ласпи и акватории Любимовки (табл. 3).

Для значений ИБХИ, рассчитанного на основании статистических параметров биохимических маркеров в печени рыб, наблюдались очевидные различия между исследованными районами. В Александровской и Стрелецкой бухтах он был многократно выше, чем в других районах, и составлял 10,87 и 13,03 соответственно. Минимальный индекс, равный 0,01, определен в бухте Ласпи (рис. 4). В целом значения ИБХИ ранжировались по убыванию в ряду: Стрелецкая бухта > Александровская бухта >> Балаклавская бухта > Казачья бухта >> акватория Любимовки >> бухта Ласпи.

Обсуждение результатов

Степень загрязнения донных отложений ХОС изучается во многих районах Мирового океана. Сравнение результатов, полученных в настоящей работе, с литературными данными по уровню содержания ХОС в морях средиземноморского бассейна показало (табл. 4), что концентрации ПХБ в донных осадках полузакрытых бухт Севастополя сопостави-

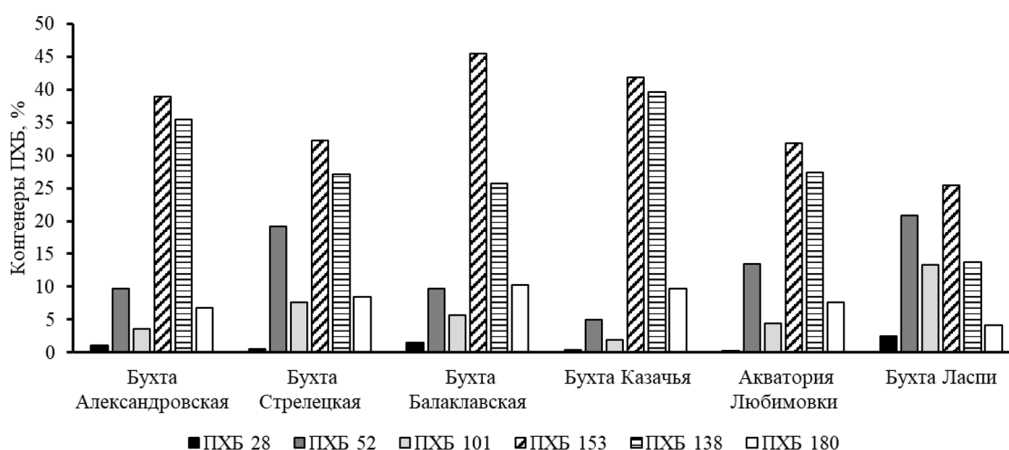


Рис. 3. Соотношение конгенов ПХБ (%) в печени морского ерша

Fig. 3. Proportions of PCB congeners (%) in the liver of the black scorpion fish

Таблица 3. Статистические параметры молекулярных биомаркеров для печени морского ерша *Scorpaena porcus* из различных по загрязненности морских районов СевастополяTable 3. Statistical parameters of molecular biomarkers of the liver of black scorpionfish *Scorpaena porcus* from differently-polluted sea areas near Sevastopol

Район	БХМ	X	m	s	Y	Z	min	S
Б. Александровская, n = 9	Кат	3,43	2,55	0,62	1,42	1,42	-1,34	2,76
	Алб	499,55	340,85	133,70	1,19	1,19	-1,01	2,20
	ХЭ	0,95	1,28	0,22	-1,50	1,50	-1,00	2,50
	ПОЛ	6,28	5,85	1,41	0,30	0,30	-1,19	1,49
	ОМБ	154,01	98,25	39,68	1,41	1,41	-0,90	2,31
Б. Стрелецкая, n = 7	Кат	3,11	2,55	0,62	0,90	0,90	-1,34	2,24
	Алб	518,58	340,85	133,70	1,33	1,33	-1,01	2,34
	ХЭ	1,09	1,28	0,22	-0,86	0,86	-1,00	1,86
	ПОЛ	8,26	5,85	1,41	1,71	1,71	-1,19	2,90
	ОМБ	143,41	98,25	39,68	1,14	1,14	-0,90	2,04
Б. Балаклавская, n = 9	Кат	2,50	2,55	0,62	-0,08	-0,08	-1,34	1,26
	Алб	297,85	340,85	133,70	-0,32	-0,32	-1,01	0,69
	ХЭ	1,31	1,28	0,22	0,14	-0,14	-1,00	0,86
	ПОЛ	5,92	5,85	1,41	0,05	0,05	-1,19	1,14
	ОМБ	76,07	98,25	39,68	-0,56	-0,56	-0,90	0,34
Б. Казачья, n = 8	Кат	2,22	2,55	0,62	-0,53	-0,53	-1,34	0,81
	Алб	259,10	340,85	133,70	-0,61	-0,61	-1,01	0,40
	ХЭ	1,32	1,28	0,22	0,18	-0,18	-1,00	0,82
	ПОЛ	5,69	5,85	1,41	-0,11	-0,11	-1,19	1,08
	ОМБ	80,68	98,25	39,68	-0,44	-0,44	-0,90	0,46
Акватория Любимовки, n = 9	КАТ	2,32	2,55	0,62	-0,37	-0,37	-1,34	0,97
	Алб	263,91	340,85	133,70	-0,58	-0,58	-1,01	0,43
	ХЭ	1,50	1,28	0,22	1,00	-1,00	-1,00	0,00
	ПОЛ	4,17	5,85	1,41	-1,19	-1,19	-1,19	0,00
	ОМБ	72,81	98,25	39,68	-0,64	-0,64	-0,90	0,26
Б. Ласпи, n = 9	Кат	1,72	2,55	0,62	-1,34	-1,34	-1,34	0,00
	Алб	206,11	340,85	133,70	-1,01	-1,01	-1,01	0,00
	ХЭ	1,49	1,28	0,22	0,95	-0,95	-1,00	0,05
	ПОЛ	4,75	5,85	1,41	-0,78	-0,78	-1,19	0,41
	ОМБ	62,51	98,25	39,68	-0,90	-0,90	-0,90	0,00

Примечание: n – количество проанализированных особей; БХМ – биохимический маркер; Кат – каталаза, $\mu\text{кат}/\text{мг}$ белка; Алб – альбумин, $\text{мг}/\text{г}$ белка; ХЭ – холинэстераза, $\text{мкмоль}/\text{г}$ белка $\cdot\text{с}$; ПОЛ – перекисное окисление липидов, $\text{нмоль}/\text{мг}$ белка; ОМБ – окислительная модификация белков, $\text{ед. опт. плотности}/\text{г}$ белка; X – среднее значение биомаркера на станции; m – среднее значение по всей выборке данных; s – стандартное квадратичное отклонение m; параметр Y – стандартизованное среднее X; параметр Z, равный Y или -Y, если биологический эффект соответственно активировался или ингибировался; min – минимальное значение для всех станций; S – стандартизованное значение биохимических маркеров.

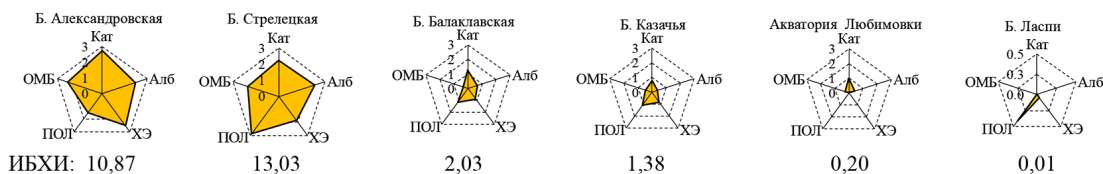


Рис. 4. Показатель ИБХИ для печени морского ерша *Scorpaena porcus* из различных по загрязненности морских районов Севастополя

Fig. 4. IBR of the liver of black scorpionfish *Scorpaena porcus* from differently-polluted sea areas near Sevastopol

Таблица 4. Концентрация Σ ПХБ (от 5 до 20 конгенов) и Σ ДДТ в донных осадках из различных районов морей средиземноморского бассейна

Table 4. PCB (from 5 to 20 congeners) and DDT concentrations in bottom sediments from various regions of the Mediterranean seas

Район	Год	Σ ПХБ ₅₋₂₀ , нг/г сухой массы	Σ ДДТ (п,п'-ДДТ+ п,п'-ДДЭ + п,п'-ДДД), нг/г сухой массы	Источник
Севастопольская морская акватория	2016-2018	Σ ПХБ ₅ : 1 – 121	н.обн.* – 51	данное исследование
Бухта Влера (Адриатическое море)	2008	Σ ПХБ ₇ : 1,55 – 72,27	среднее 21,11	(Nuro et al., 2009)
Пролив Босфор	2007	Σ ПХБ ₁₈ : 0,179 – 539,746	-**	(Okay et al., 2009)
Лагуна (канал) Берри, юг Франции	С 01.2008 по 05.2010	Σ ПХБ ₇ : 468,8 – 541,4	н. обн. – 1,09	(Kanzari et al., 2012)
Устьевой район реки Гвадалquivир (юг Испании)	Январь 2001	Σ ПХБ ₂₀ : 3,55 – 92,55	12,44 – 58,80	(Fernandes et al., 2002)
Заливы Салернский и Неапольский (Тирренское море)	Май 2000	-	0,04 – 91,7	(Qu et al., 2018)
Средиземное море, прибрежные воды Египта	2005	-	0,07 – 81,5***	(Barakat et al., 2013)

* – не обнаружено; ** – нет данных; *** – сумма концентрации п,п'-ДДТ и его метаболитов п,п'-ДДЭ и п,п'-ДДД, а также о,п'-ДДТ и его метаболитов о,п'-ДДЭ и о,п'-ДДД.

мы со значениями, обнаруженными в подверженных интенсивному промышленному воздействию бухтах и заливах на юге Испании (Fernandes et al., 2002) и в Адриатическом море (Nuro et al., 2009), но были ниже, чем максимальные значения загрязнения ПХБ в проливе Босфор (Okay et al., 2009) и на юге Франции (Kanzari et al., 2012). Сравнение диапазонов концентрации Σ ДДТ выявило, что уровень загрязненности донных отложений в

севастопольской акватории был выше, чем в канале Берри на юге Франции (Kanzari et al., 2012), но несколько ниже, чем в других районах Средиземного моря (Fernandes et al., 2002; Qu et al., 2018; Barakat et al., 2013) (табл. 4).

Загрязненные донные отложения могут составлять серьезную угрозу для фито- и зообентосных организмов, а через пищевую цепь также оказывать влияние на демерсальных рыб, к которым относится изученный вид.

Экологическую оценку уровней загрязненности грунтов проводят сравнением с определенными нормами. В Российской Федерации такие нормы для морских донных осадков не установлены. Известные рекомендованные критерии экологического качества морских осадков рассчитаны на основании пороговой концентрации (threshold effect concentration – ТЕС), ниже которой неблагоприятные воздействия маловероятны, вероятной концентрации (probable effect concentration – РЕС), при которой возможны негативные эффекты, и предельной концентрации (extreme effect concentration – ЕЕС), воздействие которой приводит к ухудшению в состоянии гидробионтов (Gómez-Gutiérrez et al., 2007). В работе (Gómez-Gutiérrez et al., 2007) для суммы ПХБ указаны уровни ТЕС, РЕС и ЕЕС, равные 29, 274 и 3490 соответственно, для суммы ДДТ, ДДЭ и ДДД – 5,5, 77 и 703 нг/г сухой массы соответственно. Сравнение концентрации ХОС в донных отложениях с этими критериями представлено на рис. 5.

Согласно этим нормам концентрация как $\Sigma\text{ПХБ}_5$, так и $\Sigma\text{ДДТ}$ в донных осадках в бухтах Александровской, Стрелецкой и Балаклавской находилась на уровне, при котором

возможны неблагоприятные воздействия на биоту, а в бухтах Казачьей, Ласпи и в акватории Любимовки отрицательные эффекты от воздействия токсикантов на биоту маловероятны.

В печени рыб максимальное накопление ХОС так же, как в донных отложениях, было обнаружено в полузакрытых бухтах. Соотношение уровней загрязненности донных осадков исследованных акваторий и показателей содержания ХОС в печени ерша показаны на рис. 6.

Статистическая надежность уравнений регрессии на рис. 6 оценена с помощью F-статистики распределения Фишера. В результате расчетов было установлено, что коэффициенты детерминации уравнения зависимости $\Sigma\text{ПХБ}_6$ в печени от $\Sigma\text{ПХБ}_5$ в грунтах статистически значимы и уравнение регрессии статистически надежно ($\alpha = 0,05$), чем подтверждается предположение о влиянии уровня загрязненности среды обитания ерша в изученных полигонах на содержание $\Sigma\text{ПХБ}_6$ в печени скорпены.

Статистическая значимость функциональной зависимости $\Sigma\text{ДДТ}$ в печени от $\Sigma\text{ДДТ}$ в донных осадках не подтверждена.

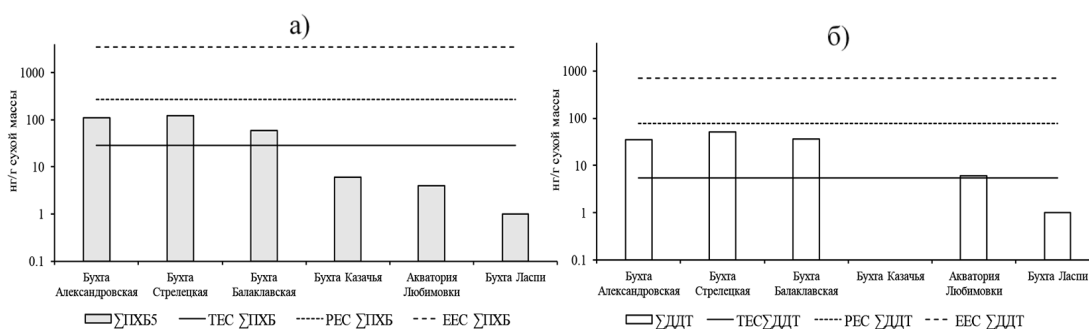


Рис. 5. Концентрация $\Sigma\text{ПХБ}_5$ (а) и $\Sigma\text{ДДТ}$ (б) в исследованных донных осадках и их пороговая концентрация (ТЕС), вероятная концентрация (РЕС) и предельная концентрация (ЕЕС) в донных осадках (Gómez-Gutiérrez et al., 2007)

Fig. 5. ΣPCB_5 (a) and ΣDDT (b) concentrations in the sediments and their threshold effect concentrations (ТЕС), probable effect concentrations (РЕС) and extreme effect concentrations (ЕЕС) in bottom sediments (Gómez-Gutiérrez et al., 2007)

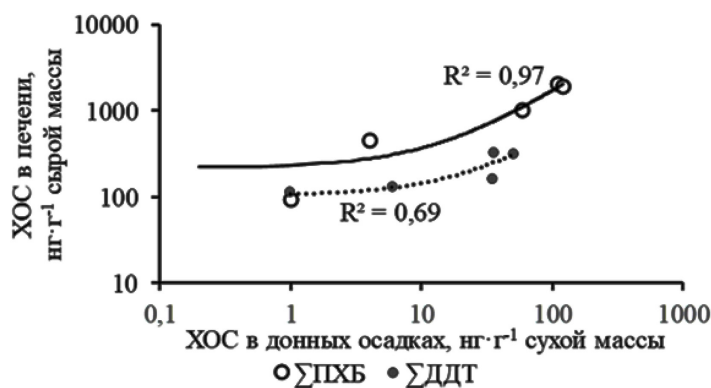


Рис. 6. Соотношение между содержанием ХОС в донных отложениях и печени морского ерша в севастопольской акватории

Fig. 6. Correlation of the OC content in liver of scorpion fish and in bottom sediments in the Sevastopol coastal areas

Сравнительная оценка выявленных концентраций в печени ерша с опубликованными данными затруднена из-за отсутствия единого образца в представлении данных: в публикациях концентрации представлены как на сухую, так и на сырую и липидную массу проб, количество обнаруженных конгенов ПХБ варьирует в широких диапазонах от 6-7 маркерных до 40 индивидуальных соединений, а сумма метаболитов ДДТ – от двух до шести. Несмотря на это, проведенный литературный поиск показал, что в различных акваториях Мирового океана имеются районы, где в печени рыб обнаруживались более высокие концентрации пестицидов группы ДДТ, чем в севастопольской акватории. Так, в Азовском море концентрация в печени бычка-кругляка достигала 936 нг/г (Короткова и др., 2019) (табл. 5). На шельфе Сан-Диего в печени скорпены *Scorpaena guttata* концентрация ΣДДТ в 2000 г. составляла в среднем 363 нг/г (Grose et al., 2005), что в полтора раза выше, чем средняя концентрация ΣДДТ в севастопольском регионе, где в среднем она была равна 212 нг/г (табл. 5). Концентрации ΣДДТ в печени придонных видов рыб в северных морях Баренцевом (Плотицына, Зимовейскова, 2016) и

Ирландском (Giltrap et al., 2017) во втором десятилетии XXI в. оказались более низкими, чем обнаруженное содержание ΣДДТ в печени ерша в данном исследовании.

В отличие от ΣДДТ концентрация ΣПХБ в печени проанализированных рыб оказалась выше, чем в большинстве соответствующих опубликованных данных (табл. 5).

Соотношение конгенов ПХБ в печени рыб дает информацию о связи между структурой ПХБ, их распространенностью в окружающей среде и потенциальной токсичностью и является характеристикой изменения изначального состава смеси ПХБ (Бродский и др., 2012). В пробах печени ерша из всех районов, кроме бухты Ласпи, доминирующими конгенерами были высокохлорированные гексахлорбифенилы 138 и 153 (см. рис. 3). Такое избирательное накопление гексахлорбифенилов, с одной стороны, может быть связано с потерей низкохлорированных конгенов благодаря их селективной биотрансформации по мере включения ПХБ в пищевые цепи (Клюев, Бродский, 2000). Кроме этого, повышение доли высокохлорированных бифенилов может быть связано со снижением содержания низкохлорированных конгенов

Таблица 5. Концентрация ПХБ и ДДТ и его метаболитов в печени рыб из различных морских регионов
 Table 5. The concentration of PCBs and DDT and its metabolites in the liver of fish from various marine areas

Район	Год	Вид	Σ ПХБ, нг/г сырой массы	Σ (п,п'-ДДТ + + п,п'-ДДЭ + + п,п'-ДДД), нг/г сырой массы	Источник
Севастопольская прибрежная акватория (Черное море)	2016-2018	морской ерш <i>Scorpaena porcus</i>	94 – 2044 ¹ среднее – 1016	37 – 326 среднее – 212	данное исследование
Баренцево море	август- сентябрь 2015	черный палтус <i>Reinhardtius</i> sp.	– ²	142	(Плотицына, Зимовейскова, 2016)
		камбала-ерш <i>Pleuronectidae</i> sp.	7,23 +/- 1,51 ³	15,8	
		треска <i>Gadus</i> sp.	84,4 +/- 55,0 макс. – 222 ³	–	
Азовское море	2011-2018	бычок-кругляк <i>Neogobius melanostomus</i>	4,8 – 257,0 ¹	7,4 – 936,0	(Короткова и др., 2019)
Шельф г. Сан-Диего, Калифорния	Июль 2000	скорпена <i>Scorpaena guttata</i>	46 – 381 ⁴	207 – 628, среднее 363 ⁵	(Groce et al., 2005)
Дублинский залив (Ирландское море)	2010	камбала <i>Pleuronectes platessa</i>	7,33 – 28,966 ⁶	2,56 – 9,55	(Giltrap et al., 2017)

¹ – сумма концентрации шести конгенов ПХБ (по IUPAC): 28, 52, 101, 138, 153, 180; ² – нет данных; ³ – сумма концентрации 11 конгенов ПХБ по IUPAC: 28, 31, 52, 99, 101, 105, 118, 138, 153, 156, 180 +/- СКО; ⁴ – сумма концентрации 5 конгенов ПХБ (по IUPAC): 118, 138, 153, 180, 187; ⁵ – сумма концентрации п,п'-ДДТ и его метаболитов п,п'-ДДЭ и п,п'-ДДД, а также о,п'-ДДТ и его метаболитов о,п'-ДДЭ и о,п'-ДДД; ⁶ – сумма концентрации 7 конгенов ПХБ (по IUPAC): 28, 52, 101, 118, 138, 153, 180.

в среде обитания рыб, так как известно, что в загрязненных ПХБ биотопах в микробном сообществе формируются бактерии, способные разрушать полихлорбифенилы (Vasilyeva, Strijakova, 2007). В то же время, в экологически чистых районах активные штаммы деструкторов токсичных соединений выявлены не были (Егорова и др., 2014). В бухте Ласпи не наблюдалось значительного превышения гексахлорированных бифенилов над тетра- и пентахлорированными конгенерами, что, возможно, связано с невысоким уровнем загрязненности ХОС ее акватории, близким в последние годы к таковому в глубоководной части Черного моря (Петренко и др., 2015).

Воздействие высоких концентраций хлорорганических ксенобиотиков на биоту

может вызвать множество специфичных ответных реакций, которые определяют перестройки на разных уровнях – от биохимических процессов в клетках до популяционных изменений, и оказать влияние на многие метаболические процессы в организме, в том числе на процессы фотосинтеза у первичных продуцентов (Егоров и др., 2012), антиоксидантной системы – у консументов (Малахова и др., 2018).

Для оценки воздействия токсикантов используют молекулярные биомаркеры как ранние прогностические показатели. Универсальным показателем окислительного стресса при действии отдельных токсикантов и комплексном загрязнении акваторий является повышение в тканях гидробионтов со-

держания продуктов ПОЛ и ОМБ (Napierska et al., 2009; Rudneva et al., 2016; de Moura et al., 2017). В данном исследовании увеличение уровня ОМБ и ПОЛ в печени ершей из наиболее загрязненных районов (бухты Стрелецкая и Александровская) свидетельствует о смещении прооксидантно-антиоксидантного равновесия в сторону интенсификации процессов свободнорадикального окисления белков и липидов и развитии окислительного стресса. В то же время, увеличение активности каталазы у рыб из бухт Стрелецкой и Александровской является адаптивной ответной реакцией фермента на загрязнение и отражает способность активно противостоять последствиям окислительного стресса. Ранее также было отмечено, что при адаптации к условиям загрязнения среды обитания гидробионты усиливали антиоксидантную защиту, при этом реакцией на действие ПХБ было повышение активности ферментов супероксиддисмутазы, каталазы и пероксидазы (Schlezingner et al., 2000).

Определение концентрации альбумина в печени и сыворотке крови рыб является важнейшим диагностическим инструментом, отражающим функции печени, метаболический статус, стрессовые условия и качество среды обитания. Альбумин участвует в процессах детоксикации и обладает высокой антиоксидантной активностью (Пашина, Золотавина, 2014; Michelis et al., 2010). Увеличение концентрации альбумина в печени ершей из бухт Александровской и Стрелецкой по сравнению со значениями у рыб из других акваторий может быть следствием его интенсивного синтеза для транспорта и обезвреживания ксенобиотиков, поступающих в организм.

Определение активности ХЭ и ее ингибирование при различных воздействиях является удобным, быстрым и адаптивным тестом оценки токсичности многих химических сое-

динений (Gad, 2009; Rudneva et al., 2016). Снижение активности ХЭ в печени ершей из наиболее загрязненных бухт (Александровской и Стрелецкой), вероятно, обусловлено ингибирующим действием высоких концентраций токсикантов. Имеющиеся в литературе данные также свидетельствуют о снижении холинэстеразной активности в тканях рыб из районов с высоким уровнем загрязнения в результате ингибирования фермента токсикантами (Gad, 2009; Rudneva et al., 2016).

Общей оценкой влияния загрязняющих веществ на ершей может быть величина рассчитанных ИБХИ, для которых наблюдались очевидные различия между исследованными районами (рис. 4). Для Александровской и Стрелецкой бухт величина ИБХИ была многократно выше, чем для других районов, и составляла 10,87 и 13,03.

Значительное увеличение ИБХИ у рыб в двух бухтах, очевидно, связано с внешним негативным воздействием на исследованные особи в этих районах. Анализ связи значений ИБХИ с уровнями накопления ХОС в печени рыб (рис. 7а) и в донных отложениях (рис. 7б) показал, что значительные коэффициенты корреляции при высоком уровне значимости характеризуют тесную прямую связь между ИБХИ и содержанием Σ ПХБ₅ в донных отложениях ($r = 0,95$, $p \leq 0,05$) и Σ ПХБ₆ – в печени ($r = 0,95$, $p \leq 0,05$). Видимо, изученные биохимические параметры могут быть приоритетными маркерами для обнаружения откликов организмов на воздействие данных токсикантов.

Интегральные биохимические индексы нашли широкое применение в мониторинге состояния водных организмов. ИБХИ могут рассчитываться на основе различного количества биохимических параметров, в некоторых работах их количество достигает сотни (Немова, Высоцкая, 2004). Также показано,

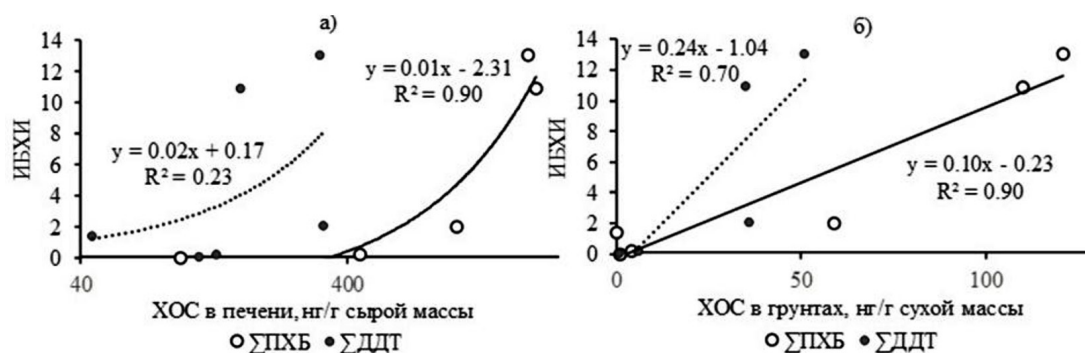


Рис. 7. Соотношение между средней концентрацией ХОС в печени морского ерша (а) и донных отложениях (б) в исследуемых районах сева­стопольской морской акватории и ИБХИ, рассчитанного по биохимическим показателям печени ерша

Fig. 7. Correlation between the OC mean concentration in the liver of scorpion fish (a) and in sediments (б) in the Sevastopol coastal area and the IBR in the liver of scorpion fish

что индексы могут быть рассчитаны на основе измерения небольшого числа показателей (Beliaeff, Burgeot, 2002; Luk'yanova, Korchagin, 2017). В работе (Beliaeff, Burgeot, 2002) был рассчитан ИБХИ на основе измерений активности этокси­резоруфин-О-де­тилазы, ацетилхолинэстеразы и содержания ДНК-аддуктов в печени камбалы *Platichthys flesus* из четырех районов в заливе Сены (Ла-Манш). Авторы данного исследования сравнивали ИБХИ с содержанием полициклических ароматических углеводородов (ПАУ) и ПХБ в печени рыб. Ими установлено увеличение значения ИБХИ в районах с высоким уровнем комплексного загрязнения среды обитания рыб, при этом значения ИБХИ прямо коррелировали с содержанием ПАУ и ПХБ в их печени (Beliaeff, Burgeot, 2002).

С использованием молекулярных биомаркеров – активности каталазы, глутатион-S-трансферазы, уровня ПОЛ и концентрации глутатиона – оценено состояние морских и эстуарных организмов, обитающих в загрязненной прибрежной зоне зал. Петра Великого Японского моря. С помощью статистической обработки результатов рассчитаны и графически

представлены интегральные биохимические индексы для мидий *Crenomytilus grayanus*, собранных на морских станциях с разным уровнем загрязнения, и мохнаторуко­го краба *Eriocheir japonica* из эстуариев рек, впадающих в зал. Петра Великого. Отмечено, что значения индексов соответствовали степени загрязнения районов отбора животных (Luk'yanova, Korchagin, 2017).

Заключение

Сравнительное исследование содержания ХОС в донных отложениях районов отлова морского ерша в сева­стопольской морской акватории с экологическими нормами показало, что в бухтах Александровской, Стрелецкой и Балаклавской уровень загрязнения ПХБ и ДДТ может привести к неблагоприятным воздействиям на биоту, а в бухтах Казачья, Ласпи и в акватории Любимовки отрицательные эффекты от воздействия токсикантов маловероятны.

Концентрация ХОС в печени ерша в бухтах Александровская и Стрелецкая, составляющая для ΣПХБ, 2044 и 2019 и для ΣДДТ 162 и 319 нг/г сырой массы, была выше в десятки раз, чем в открытых акваториях, и положи-

тельно коррелировала с количеством накопленных поллютантов в донных осадках.

Для определения отклика организма на уровень загрязнения в печени ерша исследовали активность холинэстеразы, каталазы, содержание альбумина, уровень окислительной модификации белков и продуктов перекисного окисления липидов. Общая оценка влияния загрязняющих веществ на ершей проведена при помощи сравнения величин ИБХИ, рассчитанных по комплексу этих биохимических маркеров. Диапазон величины ИБХИ изменялся от 0,01 в бухте Ласпи до

13,03 в бухте Стрелецкой. Выявлены статистически достоверные корреляционные связи между значениями ИБХИ и концентрацией ПХБ в печени ерша и в донных отложениях ($r=0,95$, $p<0,05$), следовательно, значительная вариабельность ИБХИ определяется уровнем загрязненности среды обитания и печени ерша. По показателям ИБХИ рыбы в районах бухт Ласпи, Казачьей и в открытой акватории Любимовки в летние сезоны 2016-2018 гг. находились в более благоприятном состоянии, чем в полузакрытых бухтах Александровской, Стрелецкой и Балаклавской.

Благодарности / Acknowledgements

Работа выполнена по темам государственных заданий ФИЦ ИнБЮМ «Молисмологические и биогеохимические основы гомеостаза морских экосистем», регистрационный номер АААА-А18-118020890090-2, и «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана», регистрационный номер АААА-А18-118020890074-2.

The study was performed to fulfil State Assignments to FRC IBSS “Molismological and biogeochemical basis of homeostasis of marine ecosystems”, No. АААА-А18-118020890090-2, and “Formation and anthropogenic transformation of biodiversity and bioresources in the Azov-Black Sea basin and other regions of the Global Ocean, No. АААА-А18-118020890074-2.

Список литературы / References

Бродский Е.С., Шелепчиков А.А., Фешин Д.Б., Ефименко Е.С., Агапкина Г.И. (2012) Профиль конгенов полихлорированных бифенилов в почвах Москвы. *Вестник Московского университета. Серия 17: Почвоведение*, 2: 35–40 [Brodskiy E.S., Shelepchikov A.A., Feshin D.B., Efimenko E.S., Agapkina G.I. (2012) Profile of congeners of polychlorinated biphenyls in soils of Moscow-City. *Bulletin of Moscow University. Series 17: Soil Science* [Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 17: Pochvovedenie], 2: 35–40 (in Russian)]

Гигиенические требования безопасности и пищевой ценности пищевых продуктов (Сан-ПиН 2.3.2.1078-01) (2002) М., Минздрав РФ, 164 с. [Hygienic requirements for food safety and nutritional value (San-PiN 2.3.2.1078-01) (2002) Moscow, Ministry of Health of the Russian Federation, 164 p. (in Russian)]

ГОСТ 7636-85. Рыба, морские млекопитающие, морские беспозвоночные и продукты их переработки. Методы анализа (2003) М., ИПК Стандартов, 23 с. [GOST 7636-85. Fish, marine mammals, marine invertebrates and products of their processing. Analysis methods (2003) Moscow, IPK Standards, 23 p. (in Russian)]

ГОСТ Р. 53217-2008. Качество почвы. Определение содержания хлорорганических пестицидов и полихлорированных бифенилов. Газохроматографический метод с электрозахватом

ным детектором (2008) М., Стандартиформ [GOST R. 53217-2008. Soil quality. Determination of the content of organochlorine pesticides and polychlorinated biphenyls. Gas chromatographic method with an electron capture detector (2008) Moscow, Standartinform (in Russian)]

Дубинина Е.Е., Бурмистров С.О., Ходов Д.А., Поротов И.Г. (1995) Окислительная модификация белков сыворотки крови человека, метод ее определения. *Вопросы медицинской химии*, 41(1): 24–26 [Dubinina E.E., Burmistrov S.O., Khodov D.A., Porotov I.G. (1995) Oxidative modification of human serum proteins. A method of determining it. *Issues of Medical Chemistry* [Voprosy meditsinskoi khimii], 41(1): 24–26 (in Russian)]

Егоров В.Н., Малахова Л.В., Малахова Т.В., Тодоренко Д.А. (2012) Адаптационные характеристики черноморской зеленой водоросли *Ulva rigida* Ag. при хроническом и импактном воздействии полихлорбифенилов. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, 32: 12–18 [Egorov V.N., Malakhova L.V., Malakhova T.V., Todorenko D.A. (2012) Adaptable characteristics of the Black Sea green algae *Ulva rigida* Ag. under chronic and impact influence of polychlorinated biphenyls. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology* [Naukoviy visnik Uzhgorods'kogo universitetu. Seriya Biologiya], 32: 12–18 (in Russian)]

Егорова Д.О., Шестакова Е.А., Первова М.Г., Плотникова Е.Г. (2014) Бактерии-деструкторы полихлорированных бифенилов из почв с различным уровнем загрязнения. *Вестник Пермского университета. Серия: Биология*, 4: 64–72 [Egorova D.O., Shestakova E.A., Pervova M.G., Plotnikova E.G. (2014) Bacteria destructors of polychlorinated biphenyls from the soil with various level of pollution. *Bulletin of Perm University. Biology* [Vestnik Permskogo universiteta. Seriya: Biologiya], 4: 66–72 (in Russian)]

Исидоров В.А. (1999) *Введение в химическую экотоксикологию*. СПб., Химиздат, 144 с. [Isidorov V.A. (1999) *Introduction to chemical ecotoxicology*. St. Petersburg, Khimizdat, 144 p. (in Russian)]

Каталог инструкций. Диагностические наборы реактивов для клинических, биохимических и микробиологических исследований (2005) Днепропетровск, Филисит-диагностика, 199 с. [Catalog of instructions. Diagnostic reagent kits for clinical, biochemical and microbiological studies (2005) Dnepropetrovsk, Filisit-diagnostika, 199 p. (in Russian)]

Королюк М.А., Иванова Л.И., Майорова И.Г., Токарев В.Е. (1988) Метод определения активности каталазы. *Лабораторное дело*, 1: 16–19 [Korolyuk M.A., Ivanova L.I., Mayorova I.G., Tokarev V.E. (1988) Method for determination of catalase activity. *Laboratory Work* [Laboratornoe delo], 1: 16–19 (in Russian)]

Клюев Н.А., Бродский Е.С. (2000) Определение полихлорированных бифенилов в окружающей среде и биоте. *Полихлорированные бифенилы. Супертоксиканты XXI века. Информационный выпуск № 5*. М., ВИНТИ, с. 31–63 [Klyuev N.A., Brodsky E.S. (2000) Determination of polychlorinated biphenyls in the environment and biota. *Polychlorinated biphenyls. Supertoxicants of the 21st century. News release No. 5*. Moscow, VINITI, p. 31–63 (in Russian)]

Короткова Л.И., Кораблина И.В., Барабашин Т.О. (2019) Аккумуляция приоритетных поллютантов в рыбах Азовского моря за последнее десятилетие. *Водные биоресурсы и среда обитания*, 2(3): 20–32 [Korotkova L.I., Korablina I.V., Varabashin T.O. (2019) Accumulation of priority pollutants in the fish of the Azov sea over the last decade. *Aquatic Bioresources & Environment* [Vodnye bioresursy i sreda obitaniya], 2(3): 20–32 (in Russian)]

Логоминова И.В., Малахова Л.В., Малахова Т.В., Артов А.М., Коростелева А.В., Постникова А.Н. (2018) Новые данные о хлорорганических поллютантах в подкожном жире черноморских китообразных. *Труды Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского – природного заповедника РАН*, 4(8): 16–25 [Logomonova I.V., Malachova L.V., Malachova T.V., Artov A.M., Korosteleva A.V., Postnikova A.N. (2018) New data on organochlorine pollutants in the subcutaneous fat of the Black Sea cetaceans. *Proceedings of the T.I. Vyazemsky Karadag scientific station – Nature Reserve of the RAS* [Trudy Karadagskoy nauchnoy stancii im. T.I. Vyazemskogo – prirodnogo zapovednika RAN], 4(8): 16–25 (in Russian)]

Малахова Л.В. (2005) Распределение полихлорированных бифенилов в поверхностном слое донных осадков Севастопольской бухты (Черное море). *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*, 12: 268–272 [Malakhova L.V. (2005) Distribution of polychlorinated biphenyls in the surface sediments of Sevastopol Bay (the Black Sea). *Ecological Safety of Coastal and Shelf Zones and Multiple Use of Shelf Resources* [Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoy i shel'fovoy zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa], 12: 268–272 (in Russian)]

Малахова Л.В., Егоров В.Н., Малахова Т.В. (2019) Хлорорганические соединения в компонентах экосистем Севастопольских бухт, морской акватории природного заповедника «Мыс Мартьян» и Ялтинского порта. *Вода: химия и экология*, 1-2: 57–62 [Malakhova L.V., Egorov V.N., Malakhova T.V. (2019) Organochlorine compounds in components of Sevastopol Bays, Cape Martyan Nature Reserve marine area and Yalta port ecosystems. *Water: Chemistry and Ecology* [Voda: khimiya i ekologiya], 1-2: 57–62 (in Russian)]

Малахова Л.В., Скуратовская Е.Н., Малахова Т.В., Болтачев А.Р., Лобко В.В. (2018) Хлорорганические соединения в ерше *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758 в акватории Севастополя (Черное море): пространственное распределение и биологический отклик на уровень накопления загрязнителей. *Морской биологический журнал*, 3(4): 51–63 [Malakhova L.V., Skuratovskaya E.N., Malakhova T.V., Boltachev A.R., Lobko V.V. (2018) Organochlorine compounds in scorpion fish *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758 in the Sevastopol marine area (Black sea): spatial distribution and biological response. *Marine Biological Journal* [Morskoy biologicheskij zhurnal], 3(4): 51–63 (in Russian)]

МВИ М.Н. 2352–2005. Методика одновременного определения остаточных количеств полихлорированных бифенилов и хлорорганических пестицидов в рыбе и рыбной продукции с помощью газожидкостной хроматографии (2005) Минск, ГУ «РНПЦ гигиены» МЗ РБ. [GIN M.N. 2352–2005. Method for the simultaneous determination of residual amounts of polychlorinated biphenyls and organochlorine pesticides in fish and fish products using gas-liquid chromatography (2005) Minsk, GU “RNPZ gigieny” of the Ministry of Health of the Republic of Belarus (in Russian)]

Немова Н.Н., Высоцкая Р.У. (2004) *Биохимическая индикация состояния рыб*. М., Наука, 215 с. [Nemova N.N., Vysotskaya R.U. (2004) *Biochemical indication of the state of fish*. Moscow, Nauka, 215 p. (in Russian)]

Овсяный Е.И., Романов А.С., Миньковская Р.Я., Красновид И.И., Озюменко Б.А., Цымбал И.М. (2001) Основные источники загрязнения морской среды Севастопольского региона. *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование*

ресурсов шельфа, 2: 138–152 [Ovsyany E.I., Romanov A.S., Minkovskaya R.Ya., Krasnovid I.I., Ozyumenko B.A., Tsybal I.M. (2001) The main sources of marine pollution in the Sevastopol region. *Ecological Safety of Coastal and Shelf Zones and Multiple Use of Shelf Resources* [Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoy i shel'fovoy zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa], 2: 138–152 (in Russian)]

Пашина Е.В., Золотавина М.Л. (2014) Альбумин в оценке эндогенной интоксикации. *Наука и современность*, 33: 23–28 [Pashina E.V., Zolotavina M.L. (2014) Albumin in the assessment of endogenous intoxication. *Science and Modernity* [Nauka i sovremennost'], 33: 23–28 (in Russian)]

Петренко О.А., Жугайло С.С., Авдеева Т.М. (2015) Результаты многолетних исследований уровня загрязнения морской среды Азово-Черноморского рыбохозяйственного бассейна. *Труды Южного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*, 53: 4–18 [Petrenko O.A., Zhugaylo S.S., Avdeeva T.M. (2015) Results of long-term investigations on the contamination level in the Azov and Black Sea fishery basin marine environment. *Proceedings of the Southern Research Institute of Fisheries and Oceanography* [Trudy Yuzhnogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo hozyajstva i okeanografii], 53: 4–18 (in Russian)]

Плотицына Н.Ф., Зимовейскова Т.А. (2016) Накопление хлорированных углеводородов в промысловых рыбах Баренцева моря. *Морские биологические исследования: достижения и перспективы*. Севастополь, Экокси-Гидрофизика, с. 176–180 [Plotitsyna N.F., Zimoveyskova T.A. (2016) Accumulation of chlorinated hydrocarbons in commercial fish of the Barents Sea. *Marine biological research: achievements and prospects*. Sevastopol, Ekosi-Gidrofizika, p. 176–180 (in Russian)]

Поликарпов Г.Г., Жерко Н.В. (1996) Экологические аспекты изучения загрязнения Черного моря хлорорганическими ксенобиотиками. *Экология моря*, 45: 92–100 [Polikarpov G.G., Zherko N.V. (1996) Ecological aspects of studying of pollution of the Black sea by organochlorine xenobiotics. *Ecology of the Sea* [Ekologiya morya], 45: 92–100 (in Russian)]

Стальная И.Д., Гаришвили Т.Г. (1977) Метод определения малонового диальдегида с помощью тиобарбитуровой кислоты. *Современные методы в биохимии*. М., Медицина, с. 66–68 [Stal'naya I.D., Garishvili T.G. (1977) Method for determination of malondialdehyde using thiobarbituric acid. *Modern Methods in Biochemistry*. Moscow, Medicina, p. 66–68 (in Russian)]

Трегер Ю.А., Розанов В.Н. (2000) Производство и потребление полихлорбифенилов в России. *Полихлорированные бифенилы. Супертоксиранты XXI века. Информационный выпуск № 5*. М., ВИНТИ, с. 64–70 [Treger Yu.A., Rozanov V.N. (2000) Production and consumption of polychlorbiphenyls in Russia. *Polychlorinated biphenyls. Supertoxicants of the 21st century. News release No. 5*. Moscow, VINI, p. 64–70 (in Russian)]

Barakat A.O., Mostafa A., Wade T.L., Sweet S.T., El Sayed N.B. (2013) Distribution and ecological risk of organochlorine pesticides and polychlorinated biphenyls in sediments from the Mediterranean coastal environment of Egypt. *Chemosphere*, 93(3): 545–554

Beliaeff B., Burgeot T. (2002) Integrated biomarker response: A useful tool for ecological risk assessment. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 21(6): 1316–1322

Belokopytov V.N. (1998) "Oceanographer": applied software for oceanographic surveys. *Abstracts of International Symposium on Information Technology in Oceanography (ITO-98, October, 1998)*. Goa, India, p. 79

De Moura F.R., Brentegani K.R., Gemelli A., Sinhoro A.P., Sinhoro V.D.G. (2017) Oxidative stress in the hybrid fish jundiara (*Leiarius marmoratus* × *Pseudoplatystoma reticulatum*) exposed to Roundup Original. *Chemosphere*, 185: 445–451

Gad N.S. (2009) Determination of glutathione related enzymes and cholinesterase activities in *Oreochromis niloticus* and *Clarias gariepinus* as bioindicator for pollution in Lake Manzala. *Global Veterinaria*, 3(1): 37–44

Giltrap M., Ronan J., Bignell J.P., Lyons B.P., Collins E., Rochford H., McHugh B., McGovern E., Bull L., Wilson J. (2017) Integration of biological effects, fish histopathology and contaminant measurements for the assessment of fish health: A pilot application in Irish marine waters. *Marine Environmental Research*, 129: 113–132

Gómez-Gutiérrez A., Garnacho E., Bayona J.M., Albaigés J. (2007) Screening ecological risk assessment of persistent organic pollutants in Mediterranean sea sediments. *Environment International*, 33(7): 867–876

Groce A.K., Allen M.J., Bolkhovitinov A. (2005) Relationships among organochlorines and lipid classes in two demersal fish species from southern California. *Southern California Coastal Water Research Project. Annual report. Issue 2003*. p. 172–177

Kanzari F., Syakti A.D., Asia L., Malleret L., Mille G., Jamoussi B., Abderrabba M., Doumenq P. (2012) Aliphatic hydrocarbons, polycyclic aromatic hydrocarbons, polychlorinated biphenyls, organochlorine, and organophosphorous pesticides in surface sediments from the Arc river and the Berre lagoon, France. *Environmental Science and Pollution Research*, 19(2): 559–576

Klimova T.N., Vdodovich I.V., Zagorodnyaya Yu.A., Ignatyev S.M., Malakhova L.V., Dotsenko V.S. (2014) Ichthyoplankton in the plankton community of the Crimean Peninsula shelf zone (Black Sea) in July 2010. *Journal of Ichthyology*, 54(6): 409–421

Leiniö S., Lehtonen K.K. (2005) Seasonal variability in biomarkers in the bivalves *Mytilus edulis* and *Macoma balthica* from the northern Baltic Sea. *Comparative Biochemistry and Physiology – Part C: Toxicology & Pharmacology*, 140(3-4): 408–421

Li Y.F., Zhulidov A.V., Robarts R.D., Korotova L.G., Zhulidov D.A., Gurtovaya T.Yu., Ge L.P. (2006) Dichlorodiphenyltrichloroethane usage in the former Soviet Union. *Science of the Total Environment*, 357(1-3): 138–145

Luk'yanova O.N., Korchagin V.P. (2017) Integral biochemical index of the state of aquatic organisms under polluted conditions. *Biology Bulletin*, 4(2): 203–209

Malakhova L., Giragosov V., Khanaychenko A., Malakhova T., Egorov V., Smirnov V. (2014) Partitioning and level of organochlorine compounds in the tissues of the Black Sea Turbot at the South-Western Shelf of Crimea. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 14: 993–1000

Michelis R., Kristal B., Snitkovsky T., Sela S. (2010) Oxidative modifications impair albumin quantification. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 401(1): 137–142

Napierska D., Barsiene J., Mulkiewicz E., Podolska M., Rybakovas A. (2009) Biomarker responses in flounder *Platichthys flesus* from the Polish coastal area of the Baltic Sea and applications in biomonitoring. *Ecotoxicology*, 18(7): 846–859

Nuro A., Marku E., Bishyti D., Haxhij B., Bregasi I., Koni B. (2009) Organochlorine pesticides and polychlorinated biphenyls levels in biota and sediment samples of Vlora Bay. *Journal of Environmental Protection and Ecology*, 10(4): 986–998

Okay O.S., Karacik B., Başak S., Henkelmann B., Bernhöft S., Schramm K.W. (2009) PCB and PCDD/F in sediments and mussels of the Istanbul strait (Turkey). *Chemosphere*, 76(2): 159–166

Qu C., Sun Y., Albanese S., Lima A., Sun W., Di Bonito M., Qi S., De Vivo B. (2018) Organochlorine pesticides in sediments from Gulfs of Naples and Salerno, Southern Italy. *Journal of Geochemical Exploration*, 195: 87–96

Reddy A.V.B., Moniruzzaman M., Aminabhavi T.M. (2019) Polychlorinated biphenyls (PCBs) in the environment: Recent updates on sampling, pretreatment, cleanup technologies and their analysis. *Chemical Engineering Journal*, 358: 1186–1207

Rudneva I.I., Skuratovskaya E.N., Chesnokova I.I., Shaida V.G., Kovyrshina T.B. (2016) Biomarker response of Black Sea scorpion fish *Scorpaena porcus* to anthropogenic impact. *Advances in Marine Biology. Volume 1*. Kovács A., Nagy P. (eds.) Nova Science Publishers, p. 119–145

Schlezing J.J., Keller J., Verbrugge L.A., Stegeman J.J. (2000) 3,3',4,4'-Tetrachlorobiphenyl oxidation in fish, bird and reptile species: relationship to cytochrome P450 1A inactivation and reactive oxygen production. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Pharmacology, Toxicology and Endocrinology*, 125(3): 273–286

Tierney K., Casselman M., Takeda S., Farrell T., Kennedy C. (2007) The relationship between cholinesterase inhibition and two types of swimming performance in chlorpyrifos-exposed coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Environmental Toxicology and Chemistry*, 26(5): 998–1004

Van der Oost R., Beyer J., Vermeulen N.P.E. (2003) Fish bioaccumulation and biomarkers in environmental risk assessment: a review. *Environmental Toxicology and Pharmacology*, 13(2): 57–149

Vasilyeva G.K., Strijakova E.R. (2007) Bioremediation of soils and sediments contaminated by polychlorinated biphenyls. *Microbiology*, 76(6): 639–653

Vieira C.E.D., Costa P.G., Lunardelli B., de Oliveira L.F., da Costa Cabrera L., Risso W.E., Primel E.G., Meletti P.C., Fillmann G., Bueno dos Reis Martinez C. (2016) Multiple biomarker responses in *Prochilodus lineatus* subjected to short-term in situ exposure to streams from agricultural areas in Southern Brazil. *Science of the Total Environment*, 542: 44–56

DOI 10.17516/1997-1389-0337

УДК 574.587(262.5):543456

Ecology of Meiobenthos Inhabiting the Local Biotopes of Gas Seeps in Coastal Waters of Crimea: Taxonomic Composition and Distribution in Bottom Sediments

Ekaterina A. Ivanova* and Maksim B. Gulin

*A.O. Kovalevsky Institute of Biology
of the Southern Seas of RAS
Sevastopol, Russian Federation*

Received 02.11.2019, received in revised form 24.11.2020, accepted 14.12.2020

Abstract. The present study reports results of investigation of meiobenthos from shallow-water gas seeps of Cape Tarkhankut (North-Western Crimea). The meiobenthic communities at the gas seeps have been found to be suppressed and less abundant than the zoobenthos in the surrounding seabed substrates. The density peaks of seep meiofauna are confined to the upper 0–3 cm layer, in contrast to the surrounding sands, where much more abundant meiofauna is located deeper in the sediment layer. Dominant and subdominant meiobenthic taxa are Nematoda, Foraminifera (Allogromiida), and Polychaeta. It is highly likely that among the meiofauna that was found in the seep marine sediments, there was a significant percentage of dead bodies from the surface layers, trapped inside the microbial mat because of the high growth rate of the bacterial substrate. Sulfidic seep sediments reduce the concentration of oxygen within the 1.5 m near-bottom layer. Seep sediments form specific “extreme” biotopes, where the environment rich in organic matter is combined with high concentrations of hydrogen sulfide and lack (or complete absence) of oxygen.

Keywords: meiobenthos, shallow gas seeps, hypoxia, hydrogen sulfide contamination, the Black Sea.

Citation: Ivanova E.A., Gulin M.B. Ecology of meiobenthos inhabiting the local biotopes of gas seeps in coastal waters of Crimea: taxonomic composition and distribution in bottom sediments. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2020, 13(4), 410–423. DOI: 10.17516/1997-1389-0337

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: katya.iva@mail.ru

ORCID: 0000-0002-3644-4362 (Gulin M.)

Экология мейобентоса в локальных биотопах газовых сипов прибрежной акватории Крыма: таксономический состав и распределение в толще осадков

Е.А. Иванова, М.Б. Гулин
*Институт биологии южных морей
им. А.О. Ковалевского РАН
Российская Федерация, Севастополь*

Аннотация. Представлены результаты исследований мейобентоса из мелководных газовых сипов мыса Тарханкут (Северо-Западный Крым). Показано, что мейобентосные сообщества сипов угнетены, что отражается в снижении их численности в сравнении с окружающими их донными субстратами. Пики численности мейофауны сипов приурочены к верхнему слою (0–3 см) микробного мата в отличие от окружающих песчаных грунтов, где гораздо более обильная бентосная фауна проникает глубже в донные осадки. Доминирующими и субдоминирующими таксонами мейобентоса являются Nematoda, Foraminifera (Allogromiida) и Polychaeta. Вероятно, значительная доля мейофауны, обнаруженной в сипах, – это погибшие особи из поверхностных слоев, оказавшиеся в толще микробного мата вследствие высокой скорости нарастания бактериального субстрата. Сульфидные сиповые осадки снижают концентрацию кислорода в придонном слое водной толщи на расстоянии до 1,5 м от поверхности дна. В сиповых осадках формируется «экстремальный» биотоп, где обилие органических веществ сочетается с присутствием сероводорода в критической для организмов концентрации и недостатком (либо полным отсутствием) кислорода.

Ключевые слова: мейобентос, мелководные газовые сипы, гипоксия, сероводородное заражение, Черное море.

Цитирование: Иванова, Е.А. Экология мейобентоса в локальных биотопах газовых сипов прибрежной акватории Крыма: таксономический состав и распределение в толще осадков / Е.А. Иванова, М.Б. Гулин // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2020. 13(4). С. 410–423. DOI: 10.17516/1997-1389-0337

Введение

Дегазация донных осадков в Мировом океане имеет почти повсеместный характер (Skarke et al., 2014). Для биогеохимической трансформации захороненного в осадочных породах органического вещества и газообразования (в основном метана) необходимы лишь условия аноксии и низкого содержания сульфатов в поровой воде. Вместе с тем рас-

сеянные спорадические газовые выбросы из морского дна не способны оказывать какое-либо существенное влияние на экологию придонного слоя и водной толщи в целом. Значительный интерес представляют лишь те локальные участки дна, в которых эмиссия газов проявляется как активный и длительный фактор (Молисмология Черного моря, 1992).

Ранее в результате целенаправленных поисковых работ было установлено, что в прибрежной зоне южного сектора полуострова Тарханкут, составляющего северо-западную часть Крыма, располагается поле активных выделений газообразного метана из донных отложений (Gulin, 2004). Первые наблюдения указанных природных объектов – холодных газовых сипов (cold gas seeps) – Тарханкута были сделаны летом 1980 г., что позволяет отнести данную находку к одной из первых в целом для Мирового океана (Гулин и др., 2010).

Макрофауна специфических сиповых биотопов в крымском побережье изучалась в районе мыса Тарханкут в 2009 г. (Гулин и др., 2010). В нашем исследовании внимание акцентируется на мейобентосе – экологической группе донных животных, размер тела которых не превышает 1 мм. Помимо исследований в настоящей работе, изучение мейобентоса прибрежных метановых сипов мыса Тарханкут проводилось в кооперации с другими авторами (Sergeeva et al., 2005; Сергеева и др., 2006; Колесникова, Сергеева, 2011), а также в Двужорной бухте (Восточный Крым) в 2013 г. (Иванова, 2017). Согласно полученным данным, сообщества морского мейобентоса в местах выхода газов со дна находятся в более угнетенном состоянии, чем мейобентос окружающих чистых песков. Таксономический состав поселений донной фауны также различен.

Целью данной работы является определение особенностей таксономического состава и пространственного распределения мейофауны в толще донных осадков, формирующихся непосредственно вблизи мест высачиваний газов на мелководных участках черноморского шельфа. Также рассматриваются вопросы формирования экстремальных условий существования биоты в осадках газовых сипов.

Целесообразность отдельного рассмотрения экологии таких природных объектов морской бентали, как газовыделения из морского дна на малых глубинах, обусловлена тем, что прибрежные районы с расположенными в них газовыми сипами наиболее подвержены неблагоприятным гидрометеорологическим воздействиям (штормá, ливневые сбросы взвесей с береговых склонов и проч.), чего не наблюдается в глубоководных районах моря.

Материалы и методы

Сборы проб донных осадков проводились в районе мыса Тарханкут (рис. 1) в период 2004–2017 гг. между с. Марьино и с. Окуневка, непосредственно в сульфуреттах мелководных газовых сипов и в окружающих осадках чистого песка (фон). В данной местности находится локальное поле высачиваний пузырьковых струй газов со дна, преимущественно метана (Gulin, 2004; Tarnovetskii et al., 2018). В масштабе всей северо-западной части Черного моря этот участок является фрагментом пояса газовых сипов, пролегающего от главного поля газовыделений в Днепровском каньоне вдоль Каламитской складчатой структуры и разделяющего Каркинитскую и Альминскую депрессии.

В непосредственной близости от береговой черты был найден локальный участок дна с многочисленными струйными газовыделениями из осадочных пород. Эти газовые сипы имели различную интенсивность, к тому же значительно варьирующую в разные периоды наблюдений. В целом, площадка указанного скопления сипов имеет форму вытянутого эллипса, начинающегося примерно в 100 м от берега и залегающего почти параллельно ему в направлении восток–юго-восток. Наибольшая протяженность поля сипов составляет около 200 м, а ширина – до



Рис. 1. Район исследований (1) на мысе Тарханкут (Северо-Западный Крым) в 2004–2017 гг.

Fig. 1. Study area (1) at Cape Tarkhankut (North-Western Crimea) during 2004–2017

25 м. Участок дна в пределах данного поля, характеризующийся наиболее активным газопроявлением, располагается на глубинах 3,5–6,3 м, координаты точек его наибольшего протяжения: 45.355641° с.ш., 32.730627° в.д. – 45.355483° с.ш., 32.731504° в.д. На этой площадке и производили отбор проб, измерения параметров среды и визуальные наблюдения.

Сиповые донные отложения отличались от фоновых песков наличием черного слоя бактериальных матов, сильным запахом сероводорода и периодическими выбросами пузырьков газа разной интенсивности. В 2004 г. интенсивность потока газообразного метана из дна составляла 2 л/м²·сут в пересчете на так называемое нормальное атмосферное давление (Gulin, 2004).

Сопряженный с полем сипов участок дна для фоновых исследований представлял собой песчаную поляну типичных нормоксических осадков, тянущуюся параллельно по-

лосе сиповых осадков, с координатами центра 45.356009° с.ш., 32.730134° в.д.

Даты и глубины отбора проб и проведения измерений за весь период исследований представлены в табл. 1.

В 2004–2006 гг. отбор проб грунта для мейобентосных исследований в различных местах высачивания газа проводили водолазы с использованием пластиковой трубки площадью 37,4 см², а в 2014–2017 гг. – пластиковым шприцем диаметром 40 мм. Пробы фиксировали 76%-ным раствором этанола, в 2014 г. – 4%-ным раствором формалина. Затем образцы осадка промывали через сито с диаметром ячеек 30 мкм, окрашивали красителем «Бенгальский розовый». Для сравнительного анализа численности мейобентоса и структуры его сообществ использованы данные за 2004 г. из предыдущей нашей работы (Sergeeva et al., 2005). В 2014 г. для послойного изучения распределения мейобентоса в толще осадка отбор проб произведен пластиковым

Таблица 1. Даты и глубины отбора проб и характеристика донных осадков в местах отбора (ОВП – окислительно-восстановительный потенциал в слое 0–5 см, ОБ – содержание общего органического вещества в осадках (среднее±SE, n=3))

Table 1. Sampling dates and depths and characteristics of bottom sediments at the sampling sites (ОВП – redox potential in the 0-5 cm layer, mV; ОБ – total organic matter content in sediments, mg/g dw (mean±SE, n=3))

Тип местообитания	Дата	Глубина, м	ОВП, мВ	ОБ, мг/г сухого вещества
Сип 1	Сентябрь 2004	4,8	-	-
Сип 2	Сентябрь 2004	4,8	-	-
Сип	Сентябрь 2006	6,3	-	336,10 ± 5,34
Сип	Август 2008	3,5	-385	280,56 ± 13,03
Сип	Сентябрь 2009	3,5	-	247,63 ± 3,31
Сип	Август 2010	3,5	-	151,90 ± 3,20
Сип	Сентябрь 2014	3,5	-281	265,01 ± 35,00
Сип	Май 2016	6,3	-	-
Сип	Сентябрь 2017	3,5	-	-
Фон	Сентябрь 2004	4,8	-	-
Фон	Сентябрь 2006	6,0	-	-
Фон	Август 2008	3,5	-178	26,26 ± 1,37
Фон	Сентябрь 2009	3,5	-	36,40 ± 3,31
Фон	Сентябрь 2014	3,5	-	56,67 ± 3,33
Фон	Май 2016	6,0	-	-

Примечание: вариации по глубине отбора проб донных осадков обусловлены уклоном дна в пределах сульфуретты сипа, а также периодическим наносом или, наоборот, смывом песчаных отложений при сильных штормах.

шприцем диаметром 40 мм с послойным делением грунта по 1 см до глубины 12 см. Извлечение из грунта и идентификацию организмов проводили с помощью бинокулярного микроскопа. Одновременно отбирали пробы грунта для измерения содержания органического вещества по (Hewitt, Mudge, 2004) методом учета потери веса при прокаливании.

Для определения окислительно-восстановительных условий в осадках тарханкутских сипов в местах отбора биологических образцов производили измерения редокс-потенциала (ОВП или Eh, мВ). Использовалась стандартная потенциометрическая аппаратура: универсальный иономер РН150М и ЭВ-74 (ГЗИП, Беларусь) в комплекте с платиновым измерительным электродом (Corning Glass Works, Корнинг – Нью-Йорк, США) и встро-

енным в него хлорсеребряным электродом сравнения либо мультиметр «Hach-Sension-1» (Hach, США). Следует отметить, что редокс-потенциал в микробных матах измеряли сразу же после доставки проб на берег, чтобы сохранить свойства осадков, близкие к таковым *in situ*.

Измерения концентрации растворенного кислорода и температуры в водной толще и непосредственно на границе “вода – донные осадки” осуществляли *in situ* с применением оксиметра HQ40d (Hach, США), снабженного погружным блоком сенсоров на кабель-тросе – оптодом оксиметра и термистором.

Результаты и обсуждение

Окислительно-восстановительный потенциал (ОВП) в слое осадка 0–5 см достигал

значительных отрицательных величин, что свидетельствует о формировании кислород-дефицитных условий среды (табл. 1).

Сравнительная оценка численности крупных таксонов в период 2004–2017 гг. показывает, что мейобентосные сообщества сипов заметно угнетены в сравнении с поселениями зообентоса в прилегающих донных субстратах (табл. 2, 3). Общая численность мейофауны сиповых осадков на Тарханкуте достоверно ниже по сравнению с окружающими песками, не подвергающимися процессам микробиологического разложения метана с образованием токсичных условий среды – гипоксии и присутствием сероводорода. В соответствии с данными табл. 2

средняя плотность поселений в сипах равна 865 ± 295 , тогда как в фоновых точках она составляла 12221 ± 2744 экз/0,01 м² (экз/0,01 м², ± стандартная ошибка среднего).

Анализ таксономического состава сообществ мейобентоса установил, что доминирующими группами в сентябре 2004 г. в сипе являлись круглые черви – нематоды, а на фоновых участках дна – нематоды и гарпактикоиды (субдоминанты). В сентябре 2006 г. в осадках сипов также доминировали нематоды, однако в меньшей степени. Для фоновых донных отложений оказалось характерным преобладание многощетинковых червей – полихет. В 2014 г. на контрольных станциях в сообществах преобладали нематоды, тогда

Таблица 2. Встречаемость (D, %) и численность (N, экз/0,01 м²) таксонов сообщества мейобентоса в слое грунта 0–5 см в 2004 и 2006 гг.

Table 2. Percentage (D, %) and density (N, ind./0.01 m²) of taxa in meiobenthic communities in the sediment 0-5 cm layer in 2004 and 2006

Таксон	Сентябрь 2004						Сентябрь 2006			
	Сип1*	фон*	Сип1*	фон*	Сип2	Сип2	сип	фон	сип	фон
	D		N		D	N	D		N	
Acarina	-	-	-	-	-	-	3,4	0,3	31	13
Amphipoda	1,4	-	5	-	-	-	-	-	-	-
Bivalvia juv	0,7	0,1	3	19	0,8	3	20,7	-	192	-
Ciliata	-	1,5	-	187	-	-	-	-	-	-
Decapoda juv.	-	0,2	-	21	-	-	-	-	-	-
Foraminifera	0,7	1,5	3	192	0,8	3	10,3	23,8	96	1069
Gastropoda	-	0,1	-	11	-	-	-	-	-	-
Harpacticoida	2,9	31,1	11	3952	3,0	11	10,3	8,8	96	393
Nematoda	87,8	64	326	8133	91,9	326	45	23,1	419	1037
Nemertini	2,2	-	8	-	-	-	-	-	-	-
Oligochaeta	-	0,1	-	13	-	-	-	-	-	-
Ostracoda	0,7	-	3	-	-	-	-	0,3	-	16
Polychaeta	3,6	0,8	13	96	3,8	13	-	43,6	-	1955
Tardigrada	-	-	-	-	-	-	10,3	-	96	-
Turbellaria	-	0,6	-	80	-	-	-	-	-	-
Всего	100	100	371	12704	100	355	100	100	931	4482

Примечание: жирным шрифтом выделены доминанты и субдоминанты мейобентосных сообществ; * – данные из нашей работы (Sergeeva et al., 2005).

Таблица 3. Встречаемость (D, %) и численность (N, экз/0,01 м²) таксонов сообществ мейобентоса в слое грунта 0–5 см в 2014-2017 гг.Table 3. Percentage (D, %) and density (N, ind./0.01 m²) of taxa in meiobenthic communities in the sediment 0-5 cm layer in 2014-2017

Таксон	Сентябрь 2014				Май 2016				Сентябрь 2017	
	сип*	фон	сип*	фон	сип	фон	сип	фон	сип	сип
	D		N		D		N		D	N
Acarina	12	0,05	68	8	2	-	42	-	8	52
Bivalvia juv.	1	-	8	-	2	0,7	37	102	-	-
Ciliata	13	7,6	78	1309	-	0,8	-	116	35	234
Cirripedia juv.	1	-	8	-	-	-	-	-	2	15,6
Decapoda juv.	-	0,6	-	100	-	0,6	9	92	-	-
Foraminifera	24	0,7	143	115	63	8,2	1428	1192	4	26
Gastropoda	-	-	-	-	-	-	9	-	-	-
Gromia	-	-	-	-	-	-	-	-	1	5,2
Haracticoida	5	7,9	32	1365	3	31,3	74	4523	22	145,6
Isopoda	-	-	-	-	-	0,2	-	32	-	-
Nematoda	6	78,7	34	13576	28	45	647	6500	8	52
Nemertini	-	1,1	-	191	-	-	-	-	-	-
Oligochaeta	-	1,5	-	263	-	-	-	-	-	-
Ostracoda	3	0,1	16	12	1	8,3	28	1201	-	-
Polychaeta	34	1,8	202	306	-	4,1	-	591	20	135,2
Tardigrada	-	-	-	-	-	0,3	-	37	1	5,2
Turbellaria	-	-	-	-	-	0,4	-	65	-	-
Всего	100	100	589	17245	100	100	2273	14451	100	670,8

Примечание: жирным шрифтом выделены доминанты и субдоминанты мейобентосных сообществ; * – средние значения по трем повторностям.

как в местах выхода газов субдоминантами были многощетинковые черви (Polychaeta) и одноклеточные Foraminifera. В мае 2016 г. в наиболее интенсивном сипе отмечено доминирование представителей мягкораквинных фораминифер отряда Allogromiida, а также нематод и гарпактикоид в качестве доминантов и субдоминантов на фоновых точках. В сентябре 2017 г. сообщества сиповых осадков были представлены инфузориями, а также гарпактикоидами и полихетами. Таким образом, в разные годы доминирование в сообществе мейофауны приходилось на различные таксоны.

Интересным индикатором степени потревоженности сообщества (уровень стрес-

совости сообщества) может являться численность чувствительных к неблагоприятным факторам среды и устойчивых к ним таксономических групп мейобентоса. Свободноживущие морские нематоды – круглые черви – широко известны своей устойчивостью к самым различным стрессорам (гипоксии, высокой концентрации сероводорода, значительным колебаниям температуры и солености воды) (Platt, Warwick, 1983). Явное преобладание нематод как в сипе, так и в фоновых осадках отмечено только в сентябре 2004 г. Напротив, веслоногие ракообразные Sorperoda, в том числе представители отряда Harpacticoida, достаточно чувствительная к органическому

загрязнению группа животных (McLachlan, Brown, 2006). На фоновых точках в 2004 и 2016 гг. гарпактикоиды отмечены нами как субдоминирующая и доминирующая группы, что, как правило, служит показателем чистых незагрязненных осадков. В то же время доля гарпактикоидных копепод в микробных матах сипов за все время исследований была мала, оставаясь на уровне второстепенных или малочисленных таксономических групп, что может говорить о токсичности для них среды обитания в сипе. Морские тихоходки *Tardigrada* представлены видом *Batillipes mirus* Richters, 1909.

В сентябре 2014 г. мы изучили послойное распределение численности мейобентоса и его таксономическую структуру в местах интенсивных выходов газа (рис. 2). Наибольшая плотность поселений и вертикальные градиенты численности мейофауны приурочены к верхнему (0–3 см) слою микробного мата. В поверхностном слое мата в мейобентосном сообществе преобладали многощетинковые черви – полихеты. В слое 1–2 см в сообществе субдоминировали полихеты, морские клещи

Acarina и мягкоракотинные фораминиферы Allogromiida, которые встречались во всех 0–5 см слоях грунта. Гарпактикоиды обнаружены только на глубине до 3 см микробного мата (рис. 2).

Следует отметить, что на фоновых точках – песчаных полянах – характер вертикального распределения мейофауны в толще грунта заметно отличался от такового в микробном мате сипа. В верхнем слое 0–1 см грунта были обнаружены минимальные значения численности животных (1242 экз/0,01 м²), тогда как их основное скопление найдено в слое 3–4 см (12227 экз/0,01 м²). Глубже численность мейобентоса снижалась и в слое 4–5 см составляла лишь 8724 экз/0,01 м². Нематоды проникали вглубь песка на фоновой точке на большую глубину и в гораздо большем количестве. Гарпактикоиды, как и в сипе, не отмечены глубже 3 см грунта.

В целом, распределение животных внутри осадков метановых сипов соответствует классическим представлениям о распределении фауны в толщах илистых донных отложений (Мокиевский, 2009). Так, численность

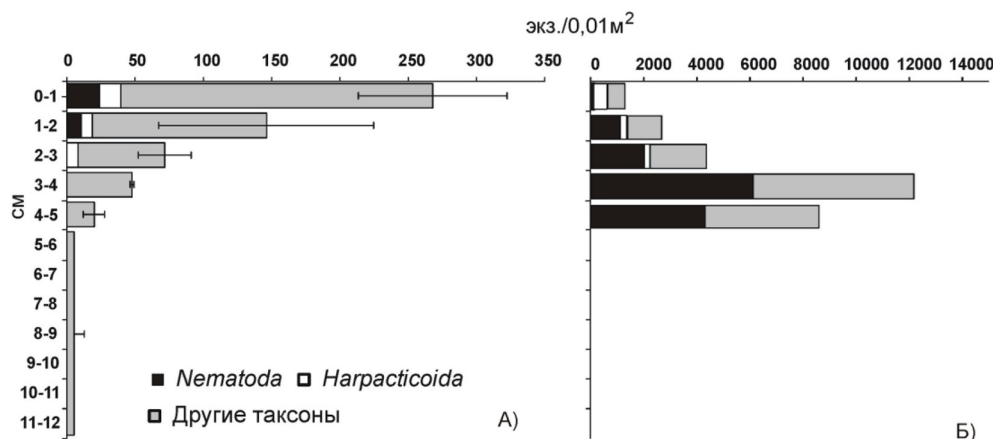


Рис. 2. Численность мейобентоса (экз/0,01 м²), его таксономическая структура и послойное распределение в колонке грунта в сентябре 2014 г.: А – сип (n=3, со стандартным отклонением); Б – фон

Fig. 2. The abundance of meiobenthos (ind./0.01 m²), its taxonomic structure and stratified distribution in the sediment cores in September 2014, А – seep (n=3, with standard deviation as error bars), Б – reference point

мейобентоса уменьшалась в глубине микробного мата, где, по данным (Орехова и др., 2013), производившим измерения в 2009 г. в месте нашего отбора проб, кислород присутствует только в поверхностных нескольких миллиметрах субстрата, а концентрация сероводорода достигает более 1500 мкМ/л уже в слое 0–1 см.

Содержание органического вещества (ОВ) в сульфуреттах сипов значительно выше, чем на фоновых точках (табл. 1). В летний период 2009 г., т.е. в сезон наибольшей стагнации водных масс и максимальной активности микробных процессов, в бактериальных матах были обнаружены чрезвычайно высокие уровни содержания ОВ, превышающие аналогичные показатели на прилегающих фоновых станциях в 6,8 раз.

Среднее значение содержания ОВ в сипе в период 2004–2017 гг. нами определено как $256,24 \pm 30,01$ мг/г, тогда как в фоне – $39,78 \pm 8,94$ мг/г (табл. 1). Органическое вещество в донных отложениях служит питательной средой для биоты, и, вероятно, его повышенное содержание в сипе является фактором, способным привлекать зообентос. Однако высокая концентрация токсичного сероводорода в сочетании с недостатком кислорода (и его отсутствием в более глубоких слоях осадка) ограничивает развитие макро- и мейофауны.

Таким образом, можно заключить, что в донных отложениях непосредственно у очагов газовой выделений формируется своеобразный «экстремальный» биотоп с критическими условиями для существования биоты – острой гипоксией (и даже аноксией в толще мата) и присутствием токсичного сероводорода. Вполне вероятно, высокая трофность микробиотопов газовых сипов – главная причина присутствия здесь зообентосных организмов, но лишь тех, которые адаптированы к гипоксии в совокупности с экстремально высокой концентрацией H_2S .

Кроме того, в 2014 г. нами проводились наблюдения физиологического состояния мейобентоса из сиповых осадков методом прямого микроскопирования (Иванова, 2017). Было обнаружено, что живые подвижные мейобентосные животные в сипе обитали только в верхнем 0,5 см слое осадка и составляли около 3 % от общей численности мейобентоса, находящегося в пробе. Можно предположить, что большинство животных, обнаруженных в пробах грунта из сипов, погибают в условиях отсутствия кислорода и отравления сероводородом. Логично допустить, что подвижный мейобентос стремится избегать таких экстремальных местообитаний.

Как уже отмечалось, в сентябре 2014 г. основные скопления мейобентоса обнаруживались в верхних 3 см осадков. Интересной особенностью фауны сипов оказалось то, что нематоды здесь практически отсутствовали, их единичные экземпляры обнаружены только в верхних 0–2 см осадка, в то время как, по литературным данным (Platt, Warwick, 1983), нематоды способны существовать в крайне неблагоприятных условиях среды и указаны как доминанты в глубоководных сиповых осадках Черного моря (Sergeeva, Gulin, 2007).

Нами также отмечено отсутствие гарпактикоид в бактериальном мате сипа в глубине осадка ниже 3 см, тогда как ранее регистрировали пики скопления гарпактикоид *Darcythompsonia fairlensis* T. Scott, 1899 (Copepoda: Harpacticoida) в слое 4–5 см микробного мата (Колесникова, Сергеева, 2011). К сожалению, указанными авторами не описана методика отбора проб осадков и невозможно однозначно заключить, шла ли речь о живых экземплярах либо это погибшие особи из поверхностных слоев, оказавшиеся в толще мата вследствие высокой скорости нарастания бактериального субстрата.

Редокс-потенциал среды (Eh, мВ) как интегральный показатель выражает соотношение окисленных и восстановленных форм, прежде всего, кислорода и сульфидов внутри донных осадков. Диаграмма рассеяния (scatter plot) значений численности мейобентоса (зафиксированных в сентябре 2014 г. для различных слоев грунта) и значений для этих же слоев осадка Eh показывает функциональную зависимость, выражающуюся в предпочтении мейофауной более окисленных поверхностных грунтов (рис. 3).

Наибольшие скопления мейобентоса в толще осадка соответствуют нормокислеч-

ским условиям (при Eh около 0 мВ), минимальные численности инфауны наблюдаются в нижних слоях грунта при значениях Eh ниже – 280 мВ, указывающих на сильно восстановленную среду.

Для определения воздействия на кислородный режим водной толщи над полем сипов у побережья мыса Тарханкут в сентябре и ноябре 2009 г. были проведены измерения концентрации кислорода (табл. 4). Результаты вертикального зондирования показывают, что осадки сипа на глубине 3,5 м, образующие очаг сероводородного заражения, способны снижать концентрацию кислорода в

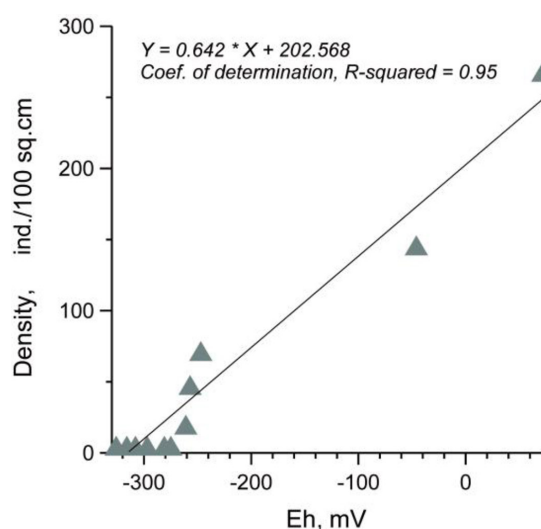


Рис. 3. Диаграмма рассеяния (scatter plot) общей численности мейофауны (экз/100 см²) vs. окислительно-восстановительного потенциала (мВ) в сипе (сентябрь 2014 г.)

Fig. 3. Scatter plot of total meifauna density (ind./100 cm²) vs. redox potential (mV) in the seep sediments (September 2014)

Таблица 4. Концентрация кислорода O₂ (мг/л) в водной толще над сипом, расположенным на глубине 3,5 м
Table 4. Oxygen concentration O₂ (mg/L) in the water column above the seep, located at a depth of 3.5 m

Глубина, м	[O ₂] Сентябрь 2009	[O ₂] Ноябрь 2009	[O ₂] Сентябрь 2014
0,3	8,26	8,83	9,27
1	8,18	8,77	-
2	8,06	3,20	-
3	7,43	2,71	7,72

придонном слое воды на расстоянии не менее 1,5 м от дна.

В течение длительного периода наблюдений установлено, что после воздействия сильных штормов время восстановления экотопа тарханкутских сипов и, вероятно, бактериоценоза составляет один-полтора месяца. Можно предположить, что это важное свойство прибрежных местообитаний является одним из ключевых в динамике количественных показателей и состава донной фауны поля газовых сипов у мыса Тарханкут.

Таким образом, образующийся в результате микробиального окисления метана избыток органического вещества в грунте формирует специфическую донную среду. Повышенное содержание органики воздействует на бентосную фауну по-разному. С одной стороны, обогащенные органическим веществом донные осадки привлекательны для бентосных животных как источник пищи и могут стимулировать рост и разнообразие бентосных популяций (Austen, Widdicombe, 2006). С другой стороны, микробиальные процессы, связанные с разложением накопленного органического вещества, приводят к образованию больших концентраций сероводорода, токсичного для биоты, и критическому снижению кислорода в донной среде (Гулин и др., 2010). В результате взаимодействия ограничивающих и привлекающих факторов среды образуется так называемая зона экологического компромисса, в которой способны обитать лишь те представители донной фауны, которые обладают соответствующими биохимическими, физиологическими либо функциональными адаптациями.

В толще донных осадков с высоким содержанием органического вещества могут формироваться даже условия аноксии (Giere, 2009; Орехова и др., 2013) в глубоко лежащих слоях, куда не проникает обогащенная кис-

лородом поровая морская вода. В этом случае с учетом того, что присутствие кислорода – первичная необходимость для дыхания донных гидробионтов-эукариот, насыщение грунтов органическим веществом, вероятно, способно оказывать губительный эффект для инфауны. Подобное явление «экологического компромисса» отмечалось нами ранее также для глубоководных мейобентосных сообществ Черного моря, ассоциированных с зонами газовой выделений (Sergeeva, Gulin, 2007; Ivanova et al., 2012), и в газоносных осадках атлантической лагуны Риа Формоза (Южная Португалия) (Ivanova, 2014).

Заключение

Прибрежные метановые сипы формируют специфические условия среды морского дна, не оказывающие критического влияния на толщу покрывающих их вод, вместе с тем заметно изменяющие свойства донного грунта непосредственно в местах выхода газов. При этом некоторое снижение концентрации кислорода в водной толще непосредственно над сипом отмечено и в придонном слое толщиной до 1,5 м от дна.

Мейобентосные сообщества сипов находятся в угнетенном состоянии в сравнении с сообществами окружающих их донных субстратов, что отражается в снижении их численности. Пики плотности мейофауны сипов приурочены к верхнему 0–3 см слою микробного мата в отличие от окружающих песчаных грунтов, где гораздо более обильная мейофауна располагается глубже в слоях осадка. Доминирующими и субдоминирующими таксонами мейобентоса являются Nematoda, Foraminifera (Allogromiida) и Polychaeta.

Биотопы сипов характеризуются так называемой зоной «экологического компромисса» для бентосной биоты, образующейся в результате взаимодействия ограничивающих

и привлекающих факторов среды, где обилие питательных органических веществ сочетается с присутствием критических для организмов концентрацией сероводорода и недостатком (либо полным отсутствием) кислорода. Так, например, в верхнем слое донных осадков формируется среда с крайне низкими величинами окислительно-восстановительного потенциала. ОВП в верхнем слое сульфуретт в непосредственной близости от выходов газов достигал -385 мВ, тогда как на прилегающих участках дна без газовой выделений данный показатель имел положительные значения, типичные для шельфа Черного моря. Очевидно, что обитатели такого биотопа должны быть хорошо адаптированы к жизни в условиях токсического воздействия сероводорода, а также крайне острого дефицита кислорода.

Поскольку визуальные наблюдения, проведенные нами в пробах из сиповых отложений, показали, что только 3 % от общей численности мейофауны проявляют признаки

активной жизнедеятельности (Иванова, 2017), то вероятно, что значительная доля мейофауны, обнаруженной в сипах, – это погибшие особи из поверхностных слоев, оказавшиеся в толще мата вследствие высокой скорости нарастания бактериального субстрата, восстанавливающегося в промежутках между разрушительным воздействием сильным штормов.

В целом, респираторный режим и уровень трофности изученных экстремальных местообитаний служат в совокупности ключевыми факторами, определяющими экологическое состояние обитателей дна. Генеральным средообразующим фактором служит, вероятно, активность присутствующих в сипах сообществ метаногенных и метанотрофных микроорганизмов, формирующих экстремальные биоценозы, где сосуществуют про- и эукариотические организмы, энергетической базой которых является метан, а не солнечная радиация (Michaelis et al., 2002).

Благодарности / Acknowledgements

Исследование проведено по теме государственного задания ФГБУН ИМБИ «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом», номер государственной регистрации НИОКТР АААА-А18-118021490093-4, а также при поддержке гранта РФФИ № 17-04-00023А. Авторы глубоко признательны Н.В. Пименову (ФИЦ Биотехнологии РАН, г. Москва) за плодотворное сотрудничество при проведении исследований, а также В.А. Тимофееву, В.П. Чекалову и И.Н. Аннинской (ИМБИ РАН, Севастополь) за помощь при проведении полевых и лабораторных работ.

The study was carried out to fulfil the state assignment to the A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS on the subject “Functional, metabolic and toxicological aspects of the existence of aquatic organisms and their populations in biotopes with different physicochemical regimes”, state registration number АААА-А18-118021490093-4; it was also supported by the Russian Foundation for Basic Research, project no. 17-04-00023A. The authors are deeply grateful to N.V. Pimenov (Federal Research Center of Biotechnology RAS, Moscow) for fruitful cooperation in research, as well as V.A. Timofeev, V.P. Chekalov and I.N. Anninskaya (IMBI RAS, Sevastopol) for assistance in field and laboratory work.

Список литературы / References

Гулин М.Б., Тимофеев В.А., Бондаренко Л.В. (2010) Зообентос в микробиотопах метановых сипов шельфовой зоны Крымского побережья. *Системы контроля окружающей среды*, 14: 225–229 [Gulin M.B., Timofeev V.A., Bondarenko L.V. (2010) Zoobenthos in the micro-biotopes of methane gas seeps within the Crimean coastal zone. *Monitoring Systems of Environment* [Systemy kontrolya okruzhayushchei sredy], 14: 225–229 (in Russian)]

Иванова Е.А. (2017) Экология мейобентоса метановых сипов Черного моря: фаунистические характеристики и результаты наблюдений физиологического состояния методом прямого микрофотографирования. *Экосистемы*, 10: 28–34 [Ivanova E.A. (2017) Meiobenthos ecology within the methane seeps of the Black Sea: results of taxonomical study and direct microscopic. *Ecosystems* [Ekosistemy], 10: 28–34 (in Russian)]

Колесникова Е.А., Сергеева Н.Г. (2011) Первая находка вида *Darcythompsonia fairlensis* (T. Scott, 1899) (Copepoda, Harpacticoida) в Черном море. *Морской экологический журнал*, 10(1): 72 [Kolesnikova E.A., Sergeeva N.G. (2011) A new record of the species *Darcythompsonia fairlensis* (T. Scott, 1899) (Copepoda, Harpacticoida) from the Black Sea. *Marine Ecological Journal* [Morskoi Ekologicheskii Zhurnal], 10(1): 72 (in Russian)]

Мокиевский В.О. (2009) *Экология морского мейобентоса*. М., Товарищество научных изданий КМК, 286 с. [Mokievsky V.O. (2009) *Ecology of marine meiobenthos*. Moscow, KMK Scientific Press, 286 p. (in Russian)]

Молисмология Черного моря (1992) Поликарпов Г.Г. (отв. ред.) Киев, Наукова думка, 304 с. [*Black Sea molismology* (1992) Polikarpov G.G. (ed.) Kiev, Naukova Dumka, 304 p. (in Russian)]

Орехова Н.А., Коновалов С.К., Овсяный Е.И. (2013) Изменение геохимических характеристик в донных осадках Крымского побережья. *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Сборник научных трудов. Вып. 27*. Севастополь, НАН Украины, МГИ, ИГН, ОФ ИнБИОМ, с. 284–288 [Orekhova N.A., Kononov S.K., Ovsjanyj E.I. (2013) Changes in geochemical characteristics in bottom sediments of the Crimean coast. *Ecological safety of coastal and shelf zones and multiple use of shelf resources. Collected scientific papers. Issue 27*. Sevastopol, National Academy of Science of Ukraine, Marine Hydrophysical Institute, Institute of Geological Science, Odessa Branch of Institute of Biology of the Southern Seas, p. 284–288 (in Russian)]

Сергеева Н.Г., Иванова Е.А., Лысых Н.М. (2006) Тихоходки (Tardigrada) прибрежной акватории Крыма (западный сектор Черного моря). *Экология моря*, 72: 57–64 [Sergeeva N.G., Ivanova E.A., Lysykh N.M. (2006) Bear animalcules (Tardigrada) from coastal region of Crimea (the western Black Sea). *Marine Ecology* [Ekologiya morya], 72: 57–64 (in Russian)]

Austen M.C., Widdicombe S. (2006) Comparison of the response of meio- and macrobenthos to disturbance and organic enrichment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 330(1): 96–104

Giere O. (2009) *Meiobenthology – the microscopic motile fauna of aquatic sediments*. Berlin, Heidelberg, Springer – Verlag, 527 p.

Gulin M.B. (2004) Dependence of location and intensity of the methane cold seeps on geophysical factors: the Black Sea near-shore shallow-water seeps, underwater video materials. *Geophysical Research Abstracts*, 6: 05394

Hewitt E., Mudge S. (2004) Detecting anthropogenic stress in an ecosystem: 1. meiofauna in a sewage gradient. *Environmental Forensics*, 5(3): 155 – 170

Michaelis W., Seifert R., Nauhaus K., Treude T., Thiel V., Blumenberg M., Knittel K., Gieseke A., Peterknecht K., Pape T., Boetius A., Amann R., Jorgensen B.B., Widdel F., Peckmann J., Pimenov N.V., Gulin M.B. (2002) Microbial reefs in the Black Sea fueled by anaerobic oxidation of methane. *Science*, 297(5583): 1013-1015

Ivanova K., Gulin M., Timofeev V. (2012) Black Sea Holocene gas seeps as hot-spot environments with opposing natural properties: Zoobenthos high-activity and strong hypoxia coupled by H₂S contamination sea. *Effects of Climate Change on the World's Oceans: Materials of International Symposium (Yeosu, Korea, May 13–20 2012)*. p. 251

Ivanova K. (2014) Case study on Nematoda taxocenosis under variety of waste stress for four stations of Ria Formosa lagoon, Portugal. *Marine Ecological Journal* [Morskoi Ekologicheskii Zhurnal], 13(4): 5-13

McLachlan A., Brown A.C. (2006) *The ecology of sandy shores*. Burlington, Academic Press, 373 p.

Platt H.M., Warwick R.M. (1983) *Free-living marine nematodes. Part I. British Enoplids*. Cambridge, Cambridge University Press, 278 p.

Sergeeva N.G., Gulin M.B. (2007) Meiobenthos from an active methane seepage area in the NW Black Sea. *Marine Ecology*, 28(1): 152–159

Sergeeva N.G., Gulin M.B., Ivanova E.A. (2005) Methane seeps and associated benthos fauna in the NW Black sea, data from METROL expeditions. *Materials of VIII International Conference on Gas in Marine Sediments, Vigo – Spain, September 5–10, 6/9*: 1–8

Skarke A., Ruppel C., Kodis M., Brothers D., Lobecker E. (2014) Widespread methane leakage from the sea floor on the northern US Atlantic margin. *Nature Geoscience*, 7(9): 657–661

Tarnovetskii I.Yu., Merkel A.Yu., Kanapatskiy T.A., Ivanova E.A., Gulin M.B., Toshchakov S., Pimenov N.V. (2018) Decoupling between sulfate reduction and the anaerobic oxidation of methane in the shallow methane seep of the Black Sea. *FEMS Microbiology Letters*, 365(21): fny235

DOI 10.17516/1997-1389-0332

УДК 639.3.043.2

Amino Acids in Prospective Feeds for Fish Aquaculture: a Review of Experimental Data

Vladimir I. Kolmakov^{a,b*} and Anzhelika A. Kolmakova^a

*^aInstitute of Biophysics SB RAS
FRC “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”
Krasnoyarsk, Russian Federation
^bSiberian Federal University
Krasnoyarsk, Russian Federation*

Received 12.05.2020, received in revised form 15.09.2020, accepted 28.09.2020, published online 26.11.2020

Abstract. Total dependence of aquaculture on imports of feeds can significantly compromise Russia’s food supply security; hence the task of designing new domestic feeds is of primary importance. A major challenge of world aquaculture is providing fish with a balanced diet, in particular, with a well-balanced composition of amino acids. In this review, we analyze international publications on the composition of amino acids in fish feed over the last two years. We summarize the data on the amino acid composition of prospective food sources for fish aquaculture: agricultural crops, insects, annelids, higher crustaceans, animal waste, phytoplankton, zooplankton, macrophytes, and microorganisms. We performed a comparative analysis of the composition of amino acids in promising aquafeed sources and fish flour traditionally used for fish feeding. Based on the results, we conclude that each of the examined food sources can be used as a component of fish nutrition and offers realistic prospects for production of alternative feeds. To ensure high quality of fish aquaculture products, the priority should be given to development of technologies which allow to control amino acid feed composition during the production process with respect to fish species-specific needs. It is hoped that this review will be useful to researchers and practitioners involved in designing and producing new domestic aquafeed for fish.

Keywords: amino acids, fish feed, fishmeal, diet, aquaculture.

Citation: Kolmakov V.I., Kolmakova A.A. Amino acids in prospective feeds for fish aquaculture: a review of experimental data. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2020, 13(4), 424–442. DOI: 10.17516/1997-1389-0332

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: vkolmakov@sfu-kras.ru

Аминокислоты в перспективных кормах для аквакультуры рыб: обзор экспериментальных данных

В.И. Колмаков^{а,б}, А.А. Колмакова^а

*^аИнститут биофизики
ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН»
Российская Федерация, Красноярск
^бСибирский федеральный университет
Российская Федерация, Красноярск*

Аннотация. Тотальная зависимость от импорта кормов для аквакультуры может стать причиной потери продовольственной безопасности России, поэтому первоочередной задачей является разработка отечественных кормов. Одна из главных проблем мировой аквакультуры – обеспечение рыб рациональным питанием, имеющим сбалансированный состав аминокислот. В настоящем обзоре проведен анализ литературы по составу аминокислот в кормах для рыб, опубликованной в международных журналах по аквакультуре за последние два года. Представлены данные о составе аминокислот в перспективных кормовых объектах для искусственного разведения рыб: сельскохозяйственные растения, насекомые, кольчатые черви, высшие раки, отходы животного производства, фитопланктон, зоопланктон, макрофиты, микроорганизмы. Проведен сравнительный анализ состава аминокислот в перспективных кормах и рыбной муке, традиционно применяемой для рационального кормления рыб. Сделан вывод, что каждый из рассмотренных кормовых объектов по составу аминокислот может быть компонентом питания рыб и представляет собой потенциал для производства альтернативных кормов. Однако для создания качественной товарной рыбопродукции дополнительные преимущества на рынке получают корма, составом аминокислот которых можно управлять при их производстве с учетом видоспецифических потребностей рыб. Предполагается, что вся эта информация будет полезна для разработки и производства новых отечественных кормов для рыб.

Ключевые слова: аминокислоты, корм для рыб, рыбная мука, рацион питания, аквакультура.

Цитирование: Колмаков, В.И. Аминокислоты в перспективных кормах для аквакультуры рыб: обзор экспериментальных данных / В.И. Колмаков, А.А. Колмакова // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2020. 13(4). С. 424–442. DOI: 10.17516/1997-1389-0332

Введение

Общеизвестно, что рыба является важным и необходимым для здоровья человека продуктом питания, имеющим сбалансированный состав аминокислот (АК). По данным Продовольственной и сельскохозяйственной

организации ООН (FAO, 2018), на долю рыбы приходится 17 % общемирового потребления животного белка населением планеты. Очевидно, что продолжающийся рост населения и повышение благосостояния людей в некоторых крупных азиатских странах (Китай,

Индия, Индонезия) приводят к формированию устойчивого спроса на рыбу, особенно ценных видов. При этом основные надежды на решение проблемы снабжения человека полноценной рыбной пищей связаны с увеличением продукции аквакультуры (Kwasek et al., 2020). Сейчас ее мировое производство примерно сравнялось с продукцией рыб, выловленных во внутренних водоемах и морях (FAO, 2018). В дальнейшем доля аквакультуры будет расти, так как промысел рыб уже достиг верхнего предела, превышение которого (т.е. перелов) может привести к катастрофическому истощению важнейшего биологического ресурса.

Обеспечение рыб рациональным питанием, имеющим сбалансированный состав АК, одна из главных проблем мировой аквакультуры (Li, Wu, 2020). Для нашей страны данная проблема особенно актуальна. Тотальная зависимость от импорта кормов не позволяет развиваться современному отечественному рыбоводству и может привести к потере продовольственной, а значит, и национальной безопасности. И это в стране, где в 1970-1980-х гг. товарное выращивание рыб было одной из самых передовых и бурно развивающихся отраслей производства. Поэтому в данном обзоре была поставлена задача: познакомить российских рыбоводов, практиков и производителей кормов с результатами исследований состава аминокислот в перспективных кормовых объектах для искусственного разведения рыб, опубликованных в иностранных журналах по аквакультуре за последние два года. Предполагается, что изложенная информация будет востребована практическими специалистами при создании современных отечественных кормов.

В теории “идеальный” рацион по составу АК должен быть аналогичен (или близок) той пище, которую потребляют рыбы в естествен-

ных условиях. Однако на практике реализовать это сложно, поэтому длительное время в качестве основного кормового компонента используется рыбная мука (РМ), получаемая после сушки и измельчения рыб или отходов рыбного производства. Было принято, что состав АК в корме должен соответствовать составу АК тела рыб, этим кормом питающихся (Mambrini, Kaushik, 1995). Под составом АК традиционно понимают “процентный состав”, где содержание каждой АК приводится в процентах от суммарного содержания АК.

Как правило, РМ производится путем переработки мелких промысловых пелагических рыб и доля такой “кормовой” рыбы уже превышает 10 % от общего мирового вылова. Так как РМ в большом количестве используется в аквакультуре, а также для кормления сельскохозяйственных (куры, свиньи) и домашних животных (кошки, собаки), то цены на нее постоянно растут (Hodar et al., 2020). Очевидно, что дальнейший рост товарного производства рыбы возможен только за счет замещения РМ альтернативными кормовыми компонентами. В первую очередь к таковым следует отнести сельскохозяйственные растения, насекомых, кольчатых червей, высших раков, отходы животного производства (внутренности, перья, кровь и т.д.), фитопланктон, зоопланктон, высшую водную растительность, гетеротрофные и автотрофные микроорганизмы (Hua et al., 2019). Цель обзора – провести сравнительный анализ состава аминокислот в перспективных кормовых объектах для товарного выращивания рыб и рыбной муке.

Аминокислоты в питании рыб

Аминокислоты в онтогенезе рыб являются основными субстратами для синтеза белков и биологически активных веществ, а на ранних стадиях развития рыб – основными

источниками энергии. Потребность в белке у морских рыб составляет 40–55 % от сухой массы кормов, у большинства пресноводных рыб – 28–40 % (Henry et al., 2015). Однако количество белка в корме важное, но недостаточное условие эффективного питания. В аквакультуре принята концепция “идеального” кормового белка, согласно которой идеальным считается белок со сбалансированным составом АК, наиболее полно соответствующим потребностям питающегося организма. При этом рекомендуется особо учитывать потребности в составе незаменимых АК, т.е. не синтезируемых рыбами. К незаменимым АК

у рыб относятся аргинин, гистидин, изолейцин, лейцин, лизин, метионин, фенилаланин, треонин, триптофан и валин. Исследователи выделяют цистеин и тирозин как условно незаменимые, которые могут быть синтезированы соответственно из метионина и фенилаланина. К условно незаменимым АК у рыб относится и серосодержащий таурин, не входящий в белок и образующийся из цистеина. Полный перечень протеиногенных АК (+ таурин) представлен в таблице.

Незаменимая и условно незаменимая АК, которая присутствует в рационе в наименьшем количестве относительно потреб-

Таблица. Состав аминокислот (среднее \pm SD, % от суммы) рыбной муки и перспективных кормов рыб
Table. Amino acid composition (mean \pm SD, % of total) of fish meal and promising fish feed

	Рыбная мука* (n=10)	Соевая мука** (n=6)	Личинки мучного хрущака*** (n=6)	Личинки черной львинки**** (n=6)
Аргинин	6,52 \pm 0,62	7,47 \pm 0,27	5,20 \pm 1,45	6,32 \pm 1,94
Гистидин	3,17 \pm 0,98	2,88 \pm 0,50	3,93 \pm 0,90	3,21 \pm 0,46
Изолейцин	4,28 \pm 0,42	4,66 \pm 0,34	4,97 \pm 0,38	4,88 \pm 1,07
Лейцин	8,16 \pm 1,21	7,88 \pm 0,28	8,63 \pm 1,93	7,26 \pm 1,32
Лизин	7,75 \pm 1,27	6,70 \pm 0,15	5,81 \pm 0,94	5,99 \pm 1,26
Метионин	3,31 \pm 1,15	1,29 \pm 0,17	1,51 \pm 0,48	2,36 \pm 0,87
Фенилаланин	4,44 \pm 0,50	5,21 \pm 0,19	3,96 \pm 0,58	4,59 \pm 0,55
Треонин	4,51 \pm 0,49	4,12 \pm 0,22	4,02 \pm 0,41	4,37 \pm 0,81
Триптофан	0,91 \pm 0,10	1,29 \pm 0,16	1,06 \pm 1,06	1,04 \pm 0,56
Валин	5,06 \pm 0,60	4,83 \pm 0,48	6,54 \pm 0,94	6,60 \pm 0,89
Таурин	0,54 \pm 0,47	0,32 \pm 0,14	н.д.	н.д.
Аланин	6,68 \pm 0,87	4,50 \pm 0,14	8,75 \pm 2,10	7,69 \pm 1,18
Аспарагин	9,81 \pm 1,39	11,80 \pm 0,38	8,54 \pm 0,31	9,77 \pm 0,80
Цистеин	1,39 \pm 1,13	1,13 \pm 0,52	1,25 \pm 0,91	0,99 \pm 1,33
Глутаминовая к-та	15,55 \pm 2,64	19,96 \pm 1,46	12,46 \pm 0,68	12,82 \pm 3,53
Глицин	6,17 \pm 1,58	4,45 \pm 0,11	6,49 \pm 2,06	5,96 \pm 0,95
Пролин	5,35 \pm 1,38	4,91 \pm 0,57	6,93 \pm 0,55	6,95 \pm 1,83
Серин	4,78 \pm 0,96	5,24 \pm 0,38	4,50 \pm 0,53	4,66 \pm 1,24
Тирозин	3,42 \pm 0,50	3,36 \pm 0,48	6,52 \pm 1,39	6,23 \pm 1,23

Источники: * (Bauer et al., 2012; Barnes et al., 2013; Ma et al., 2014; Ding et al., 2015; Riche, 2015; Xie et al., 2016; Belghit et al., 2019; Terova et al., 2019; Hoffmann et al., 2020; Psoufakis et al., 2020); ** (Yamamoto et al., 2010; Ma et al., 2014; Ding et al., 2015; Xie et al., 2016; Fisher et al., 2020; Kumar et al., 2020); *** (De Marco et al., 2015; Vrabec et al., 2015; Iaconisi et al., 2019; Nekrasov et al., 2019; Basto et al., 2020; Hoffmann et al., 2020); **** (De Marco et al., 2015; Vrabec et al., 2015; Basto et al., 2020; Renna et al., 2017; Onsongo et al., 2018; Fisher et al., 2020).

ностей рыб, считается “лимитирующей” рост и развитие. Недостаток АК в рационе может нарушать в организме рыб обмен веществ, гомеостаз, воспроизведение, поведение, снижать иммунитет и устойчивость к болезням. Поэтому для выращивания рыб в аквакультуре необходимо знать их видоспецифичные потребности в АК (Kasozi et al., 2019; Nascimento et al., 2020). При разработке кормов важно учитывать доступность АК для усвоения, а также вкусовые предпочтения и стадию развития рыб (Pfeuti et al., 2019; Feng et al., 2020).

Однако Хоу, Ву и Ли (Hou, Wu, 2017; Li, Wu, 2018) критикуют традиционное разделение АК на незаменимые и заменимые в питании животных, в том числе и в аквакультуре. По их мнению, во-первых, функции заменимых АК в организме животного не менее важны, чем незаменимых. Во-вторых, сбалансированное содержание заменимых аминокислот в питании снижает затраты незаменимых АК на синтез *de novo* заменимых АК в клетках. То есть животным энергетически более выгодно получать заменимые АК с пищей, чем запускать их собственный синтез. Поэтому предлагается изменить диетические требования к заменимым АК и пересмотреть концепцию “идеального” белка (Hou, Wu, 2017).

Информация о роли отдельных АК в питании рыб постоянно дополняется (Liu et al., 2019). Например, недавно доказано инсулинотропное воздействие аргинина у рыб сразу после приема пищи (Hoseini et al., 2020). Также установлено, что потребность в таурине значительно возрастает при недостатке в пище метионина (Candebat et al., 2020). Несомненно, новые знания о роли АК в питании рыб должны быть использованы при поиске перспективных кормов и составлении рационов.

Сельскохозяйственные растения

В настоящее время корма растительного происхождения (КРП) из урожая или отходов зерновых, бобовых или масличных растений являются наиболее распространенными среди альтернативных в аквакультуре рыб. В качестве замены традиционной РМ предлагается применять муку из сои, хлопка, пшеницы, гороха, картофеля, конопли, подсолнечника, кунжута и др. (Takakuwa et al., 2020; Mo et al., 2020; Mohammadi et al., 2020; Saleh, 2020). Из всех КРП наиболее соответствующей потребностям большинства видов рыб по составу АК принято считать соевую муку (СМ). Поиск эффективных рационов на основе СМ был предпринят для ценных видов из отряда Salmoniformes: радужной форели *Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792, атлантического лосося *Salmo salar* Linnaeus, 1758, северной мальмы *Salvelinus malma* Walbaum, 1792 (Choi et al., 2020; Kroghdahe et al., 2020; Meng et al., 2020). Как правило, для лососообразных авторы рекомендуют не полную, а частичную замену РМ на СМ.

В таблице, составленной по литературным данным, представлен АК-состав рыбной муки и перспективных кормов. Из этих данных следует, что состав АК СМ близок РМ. Однако у СМ, по сравнению с РМ, содержится достоверно ($p \leq 0,01$) больше аргинина, фенилаланина и аспарагиновой кислоты, но меньше аланина и метионина. Заключение о недостаточном содержании в СМ некоторых АК сделано и в других работах (Zhou et al., 2020). Более того, эксперименты по кормлению СМ радужной форели показали, что в организме рыб снижалось содержание изолейцина, лейцина и валина, хотя в рационе этих АК было достаточно (Kumar et al., 2020).

В целом, согласно данным Ли и Ву (Li, Wu, 2020), КРП отличаются от РМ пониженным содержанием глицина, пролина, глута-

миновой кислоты, лейцина, лизина и аргинина. Считается, что наиболее чувствителен для рыб в КРП недостаток лизина, который резко снижает показатели роста и размножения (Lee et al., 2020). Как правило, у КРП с дефицитом лизина содержится избыток метионина. И наоборот, при дефиците метионина – избыток лизина. Это позволяет создавать комбинацию растительных компонентов для обеспечения сбалансированного состава метионина и лизина в кормах для рыб. Поэтому получение информации о содержании лизина и метионина в КРП и потребности в этих АК для культивируемых видов рыб являются критически важным условием при разработке эффективных кормов.

Следует указать на существенные ограничения для применения КРП. Во-первых, некоторые КРП могут содержать высокоактивные химические соединения – ингибиторы активности ферментов или различные классы токсинов (Pietsch, 2020). Так, в хлопковой муке присутствует госсипол, блокирующий активность ряда ферментов и препятствующий нормальному синтезу АК у рыб (Wang et al., 2019b). Во-вторых, на состав АК отходов из масличных, бобовых и зерновых культур может негативно влиять способ их промышленной переработки. В-третьих, выращивание сельскохозяйственных растений в будущем потребует расширения пахотных площадей, недостаток которых уже сейчас стал мировой проблемой. В-четвертых, цена и спрос на многие растения (пшеница, кукуруза, хлопок, горох и др.) в качестве продукта питания человека постоянно растут и их применение для корма рыб может стать экономически невыгодным.

Общепризнано, что растительный корм обладает более низким качеством по соотношению протеиногенных АК и худшей усвояемостью, чем корм животного происхож-

дения (Hou et al., 2019). Поэтому внимание исследователей все чаще обращается на корм животного происхождения, в первую очередь на беспозвоночных животных, как часть естественного рациона многих видов рыб.

Насекомые

Из-за высокого содержания белка и сбалансированного состава АК насекомых считают одним из самых перспективных компонентов корма для рыб (Nogales-Merida et al., 2019; Basto et al., 2020). Известно, что состав АК насекомых может изменяться в зависимости от стадии развития: личинка, куколка, нимфа или имаго (Tang et al., 2019). Для аквакультуры особый интерес представляют питающиеся стадии насекомых, чаще всего личинки, обладающие благоприятным для развития рыб составом АК и имеющие быстрый рост для разведения в промышленных масштабах. Из отряда Diptera это такие распространенные виды, как черная львинка *Hermetia illucens* Linnaeus, 1758, ильница обыкновенная *Eristalis tenax* Linnaeus, 1758, комнатная муха *Musca domestica* Linnaeus, 1758, комарзвонец *Chironomus* sp. (Cappelozza et al., 2019; Guerreiro et al., 2020). Из отряда Coleoptera – личинки мучного хрущака *Tenebrio molitor* Linnaeus, 1758 и чернотелки *Zophobas morio* Fabricius, 1776 (Nogales-Merida et al., 2019; Hoffmann et al., 2020).

Среди отдельных видов наиболее близкий к РМ состав АК имеют личинки черной львинки и мучного хрущака (таблица). Различия заключаются только в повышенном содержании у насекомых валина и тирозина ($p \leq 0,01$). Это согласуется с данными исследований, в которых на примере атлантического лосося была показана возможность замены РМ на личинок черной львинки (Belghit et al., 2019; Fisher et al., 2020; Li et al., 2020). Не было обнаружено негативного влияния

на показатели роста и развития обыкновенного лаврака *Dicentrarchus labrax* Linnaeus, 1758 при частичной замене в питании РМ на личинок черной львинки (Abdel-Tawwab et al., 2020). Кроме того, установлено, что при кормлении личинками черной львинки радужной форели происходит обогащение кишечника рыб полезными бактериями (Tegova et al., 2019). В статье Иакониси с соавторами (Iaconisi et al., 2019) показано, что по составу АК личинки мучного хрущака соответствовали пищевым потребностям золотистого спара *Sparus aurata* Linnaeus, 1758 и радужной форели.

Перспективный для аквакультуры рыб состав АК имеют куколки одомашненных шелковичных червей *Bombyx mori* Linnaeus, 1758 из отряда Lepidoptera (Karthick et al., 2019). Они выделяются высокой питательной ценностью (от 52 до 72 % сырого белка) и повышенным по сравнению с РМ содержанием незаменимых АК: валина, фенилаланина и серосодержащих метионина и цистеина (Hodar et al., 2020). Личинки другого представителя отряда Lepidoptera *Imbrasia belina* (Westwood, 1849) также имеют близкий к РМ состав АК с повышенным содержанием валина, треонина, триптофана, фенилаланина и серосодержащих аминокислот (Moюo et al., 2019). Отдельные авторы (Jozefiak et al., 2019) считают возможным по составу АК использовать в питании рыб представителя отряда Blattoidea таракана *Blatta lateralis* Walker, 1868. В частности, он рекомендован для замещения РМ в питании радужной форели. Не исключается использование для питания рыб имаго и нимф отряда прямокрылых (Orthoptera): кузнечики, саранча, сверчки (Tang et al., 2019). Однако прямокрылые имеют недостаточное для рыб содержание лизина и метионина, что сближает их с КРП. Препятствием для широкого применения прямокрылых в качестве

корма является слабое развитие способов их сбора и технологий выращивания в промышленных масштабах.

В целом, состав АК голометаболических насекомых (подвергаются полной метаморфозе в своем развитии, например Lepidoptera) отличается от такового гемиметаболических насекомых (подвергаются неполной метаморфозе, например, Ephemeroptera) содержанием треонина, фенилаланина, пролина и тирозина. Вероятно, это отличие может быть объяснено морфологическими и физиологическими изменениями у насекомых, происходящими при окукливании или развитии нимфы (Dwyer et al., 2018). Можно предположить, что голометаболические насекомые по составу АК лучше соответствуют пищевым потребностям рыб, чем гемиметаболические.

Составом АК личинок насекомых можно управлять посредством варьирования их пищи и условий выращивания. В экспериментах было показано, что при кормлении личинок черной львинки пищей, обогащенной бурой водорослью *Ascophyllum nodosum* Le Jolis, 1863, в теле насекомых изменялось содержание незаменимых (лизин, метионин, фенилаланин), условно заменимых (тирозин) и заменимых (аспарагиновая кислота, глутаминовая кислота) АК (Liland et al., 2017). Особый интерес вызывает разведение питающихся стадий насекомых на побочных продуктах промышленного или сельскохозяйственного производства или даже на пищевых отходах человека. Недавно в Китае запущены в эксплуатацию заводы по переработке городских пищевых отходов колониями черной львинки (г. Сиань) и тараканов (г. Цзинань). Перерабатывая отходы от нескольких миллионов человек, насекомые сами воспроизводятся в больших масштабах и становятся кормовыми объектами, способными полностью обеспечить потребности аквакультуры.

Кольчатые черви и высшие раки

Земляные (дождевые), навозные черви и трубочники, относящиеся к классу малощетинковых червей (*Oligochaeta*), а также полихеты (класс *Polychaeta*) применяются в кормлении рыб и имеют близкий к РМ состав АК (Bhuvaneshwaran et al., 2019; Hasan et al., 2019; Krishna, Prabhavathi, 2019; Musyoka et al., 2020; Pombo et al., 2020). В экспериментах по кормлению мальков каспийской воблы *Rutilus caspicus* Yakovlev, 1870 экстрактом из навозных червей *Eisenia foetida* Savigny, 1826 была показана достаточность состава АК в пище для нормального роста и развития рыб (Rufchaei et al., 2019). Исследование состава АК полихет *Hediste diversicolor* OF Müller, 1776 показало, что они имели относительно высокое содержание глицина, пролина, аланина и глутаминовой кислоты (Wang et al., 2019a). Суммарно на эти четыре АК приходилось около 38 % от общего состава АК, при этом они эффективно функционировали в качестве кормовых аттрактантов и повышали обонятельную чувствительность у рыб. Культивирование водных полихет и олигохет возможно на отходах аквакультурных ферм, что способствует более эффективному использованию ограниченных кормовых ресурсов и приближает состав АК кольчатых червей к потребностям рыб.

Среди представителей отряда высших раков (*Decapoda*) в пищу рыбам наиболее часто используют креветок, речных раков, бокоплавов в живом или сушеном виде (Salas-Leiton et al., 2020). Несмотря на подходящий для рыб состав АК, чаще всего они только частично (от 10 до 20 %) заменяют РМ (Harlioglu, Farhadi, 2018). Это связано с относительно высокой ценой на выращенную или промысловую продукцию высших раков. Иногда содержание отдельных незаменимых АК у высших раков не соответ-

ствует потребностям рыб. Анализ состава АК пресноводного рака *Aegla uruguayana* Schmitt, 1942 показал недостаток метионина, лизина и аргинина (Musin et al., 2020). Наряду с насекомыми конкурентное преимущество кормов из кольчатых червей и высших раков – это возможность их выращивания с заданным составом АК в зависимости от видоспецифичных потребностей рыб.

Корм из отходов животного производства

Для кормления рыб применяются разнообразные переработанные отходы животного производства, в том числе аквакультуры (Bae et al., 2019; Palupi et al., 2020). Как правило, это мясокостная мука (МКМ) из побочных продуктов переработки птицы и сельскохозяйственных животных: костей, внутренностей, головы, перьев, крови и т.д. Очевидно, что МКМ по составу АК имеет высокое соответствие РМ. Однако некоторые авторы (Dawood et al., 2020a) экспериментально показали, что содержание лизина и метионина в МКМ недостаточно для рыб. С другой стороны, в литературе имеется информация о повышенном содержании в МКМ глицина, пролина, лейцина, аргинина и таурина (Li, Wu, 2020) – жизненно необходимых АК, которые выполняют многие важные функции у рыб, в том числе участвуют в регуляции экспрессии генов, клеточной сигнализации и антиоксидантных реакций. Очень ценной по составу АК считается кровяная мука, получаемая как побочный продукт на скотобойнях. Она имеет повышенное содержание лизина и гистидина (Hodag et al., 2020). В целом, МКМ – это экономически и экологически выгодный источник АК, поэтому ее следует рассматривать как рентабельный альтернативный ингредиент при составлении кормов для рыб.

Фитопланктон и зоопланктон

Для создания сбалансированного состава АК в рационе при искусственном выращивании планктоядных и всеядных рыб, особенно их молоди, рекомендуется в качестве основного или дополнительного ингредиента применять фито- и (или) зоопланктонные организмы в сухом или живом виде (Sarker et al., 2020). В первую очередь, это массовые виды фитопланктона (*Chlorella* sp., *Spirulina* sp., *Dunaliella* sp.) и зоопланктона (Rotifera, Cladocera и Copepoda), для которых разработаны технологии культивирования в промышленных масштабах или массового отлова из искусственных или естественных водоемов (Radhakrishnan et al., 2020; Raji et al., 2020). Состав АК некоторых массовых видов пресноводного планктона представлен в обзорной работе (Kolmakova, Kolmakov, 2019). В пределах вида состав АК зоопланктона зависит от стадии развития, размножения, среды обитания, пищи и сезона (Thera et al., 2020). Считается, что растительный зоопланктон имеет, как правило, больше пролина, серина и треонина, чем хищный.

По составу АК эффективным кормом для рыб является промысловый морской криль (сообщество мелких планктонных рачков). Из-за высокой рыночной цены криль не может рассматриваться как заменитель РМ, но рекомендуется как добавка в корм для повышения у рыб эффективности роста, усвояемости рациона, устойчивости к болезням (Tharaka et al., 2020). В литературе особое внимание как к кормовому объекту личинок рыб отводится рачкам артемиям: *Artemia salina* Linnaeus, 1758 и *Artemia franciscana* Kellog, 1906 (El-Gamal et al., 2020; Radhakrishnan et al., 2020). Благодаря высокому содержанию белка и сбалансированному составу АК цисты и науплии артемий являются одним из лучших кормов для личинок рыб и производятся в мире в

промышленных масштабах (Van Stappen et al., 2020). Важно, что составом АК артемий, как и другого культивируемого растительноядного зоопланктона, можно управлять путем изменения их микроводородослевого питания (Balachandar, Rajaram, 2019).

В литературе последних двух лет приведено много экспериментальных данных по искусственному кормлению рыб фитопланктоном. Даже такие виды рыб, как атлантический лосось и молодь желтого окуня *Perca flavescens* Mitchell, 1814, нормально развивались, когда основным компонентом их пищи были зеленые микроводоросли *Scenedesmus* sp. и *Haematococcus pluvialis* Flotow, 1844 соответственно (Gong et al., 2019; Jiang et al., 2019). Можно сделать предположение, что в будущем фитопланктон будет широко применяться как компонент для балансировки состава АК в кормах для рыб.

Макрофиты

В настоящее время пресноводная растительность все чаще применяется как кормовой объект аквакультуры рыб. Например, ряска *Spirodela polyrhiza* L. Schleiden, водяной латук *Pistia stratiotes* L., водный папоротник *Salvinia molesta* D.S. Mitch. (Goswami et al., 2020). Очень перспективной считается ряска, преимущество которой заключается, во-первых, в высокой доле лейцина, изолейцина, валина (более 50 % от всех незаменимых АК), лимитирующих рост и развитие рыб, во-вторых, в относительно высокой доле незаменимых АК (около 37 %) (Sharma et al., 2019). В качестве пищевых добавок в рационах рыб используются морские макроводоросли: красные Rhodophyta (*Eucheuma* sp., *Gracilaria* sp., *Porphyra* sp.), бурые Phaeophyta (*Laminaria japonica* Aresch., *Laminaria saccharina* Lamour) и зеленые Chlorophyta (*Ulva ohnoi* Hiraoka & Shimada) (Vega et al., 2020). Состав АК макро-

водорослей видоспецифичен, зависит от вегетационного сезона и условий окружающей среды. Хотя для макроводорослей характерно относительно невысокое содержание белков (от 10 до 30 % в сухой биомассе), но они обладают повышенным содержанием незаменимых АК по сравнению с КРП и РМ (Overland et al., 2019). Следовательно, морская и пресноводная растительность, которую можно выращивать в промышленных масштабах или получать в виде урожая после укоса дикоросов, – перспективный корм для рыб.

Микроорганизмы

Бактерии и дрожжи имеют относительно высокое содержание белка (от 45 до 65 %), подходящий для рыб состав АК и большую скорость размножения, что и определило их широкое применение в качестве компонентов корма для рыб (Gamboa-Delgado, Marquez-Reyes, 2018; Wang et al., 2020; Jones et al., 2020). В экспериментах с молодь белого морского окуня *Lates calcarifer* Bloch, 1790 была показана возможность частичной замены корма из РМ на искусственно выращенную биомассу фиолетовых фототрофных бактерий, подходящую для рыб по составу АК (Delamare-Deboutteville et al., 2019). Также установлено, что дрожжи *Saccharomyces cerevisiae* Meyen, 1838, *Candida utilis* Henneberg, 1926 и *Kluyveromyces marxianus* Hansen, 1888 обладают соответствующим составом АК для их включения в рацион таких ценных видов рыб, как атлантический лосось и радужная форель (Overland, Skrede, 2017). Важно, что состав АК микроорганизмов можно изменять в зависимости от потребности рыб путем изменения условий выращивания и (или) состава питательных сред даже при крупномасштабном производстве. В литературе особо отмечается экономическая и экологическая выгода применения микроорганизмов при производстве

кормов для рыб (Hua et al., 2019). Благодаря жизнедеятельности микроорганизмов возможна переработка и преобразование питательных веществ из фекалий, остатков мертвых тел, непригодных продуктов животного происхождения (перья, кожа) в биомассу, которая будет иметь сбалансированный состав АК для питания рыб.

Смешанные корма

Существует значительный интерес к разработке рационов, основанных на смешанных кормах, которые поддерживают показатели роста рыб на необходимом уровне (Doughty et al., 2019; Nguyen et al., 2020). Личинки черной львинки и мучного хрущака в сравнении с СМ содержат больше валина, аланина, тирозина, но меньше аспарагиновой кислоты ($p < 0,01$) (таблица). Комбинирование в рационе СМ и насекомых позволяет приблизить состав АК к оптимальному для конкретного вида рыб. При составлении рационов часто комбинируют три компонента: РМ, МКМ и КРП. Например, смешанные корма со сбалансированным составом АК были рекомендованы для атлантического лосося и молоди гибридного группера *Epinephelus fuscoguttatus* ♀ Forsskal, 1775 × *Epinephelus lanceolatus* ♂ Bloch, 1790 (Fisher et al., 2020; Zhou et al., 2020). Следует отметить, что все чаще РМ отводится роль не основного, а только дополнительного компонента корма.

Иногда для снятия дефицита некоторых незаменимых АК предлагается добавлять в питание рыб синтетические аминокислоты в виде кристаллов (Martins et al., 2020; Nguyen et al., 2020). Главным образом, это относится к метионину и лизину. Поэтому при выращивании молоди рыб, особенно лососевых и карповых рыб на КРП, рекомендуется обогащать их питание синтетическим лизином и метионином. В качестве обогатителя кормов

также полезно применять специальные пищевые добавки, способствующие регенерации и повышению доступности АК (Liu et al., 2020; Volatiana et al., 2020). Не исключается использование в кормах компонентов из генетически модифицированных организмов (ГМО) с заданным составом АК, особенно в странах, где нет законодательных запретов для применения ГМО в пищу человека.

В настоящее время в качестве корма рыб применяют микробно-животные или микробно-растительные смеси (компосты) (Dawood et al., 2020b). Показано, что при длительном приеме таких компостов у рыб происходит накопление отдельных АК, особенно в мышцах. Все чаще на аквафермах внедряются замкнутые технологии, способные одновременно очищать сточные воды аквакультуры и производить корм для рыб (Durigon et al., 2020; Silva et al., 2020). Такой корм (biofloc meal) по составу АК соответствует потребностям рыб и представляет собой смесь водных организмов (микроводоросли, нематоды, копеподы и др.), используемых для очистки сточных вод. Считается, что выращенная на смешанных кормах рыба по составу АК более соответствует пищевым потребностям человека, чем выращенная на монокормах.

Заключение

В настоящее время сбалансированный состав АК (особенно незаменимых) в корме рыб – обязательное условие при выходе коммерческого кормового продукта на рынок. Каждый из рассмотренных кормовых объектов (сельскохозяйственные растения, беспозвоночные, отходы переработки животных, фито- и зоопланктон, высшая водная растительность, микроорганизмы) по составу АК может быть пищей для рыб и представляет собой огромный потенциал для производства альтернативных кормов. Однако для созда-

ния качественной товарной рыбопродукции дополнительные конкурентные преимущества на рынке получают корма, имеющие сбалансированный состав АК с учетом видоспецифичных потребностей рыб. Во-первых, это смешанные корма, представляющие собой комплекс растительных, животных и микробных ингредиентов. Во-вторых, монокорма из беспозвоночных или микроорганизмов, состав АК которых можно совершенствовать при их воспроизводстве. Это не исключает продолжение поиска в природе отдельных организмов, которые универсально соответствуют пищевым потребностям конкретного вида рыб.

Полный цикл от научной разработки до промышленного производства новых кормов для рыб должен проводиться с учетом экономической рентабельности аквакультуры и включать применение экологически безопасных технологий. Для этого требуется системный междисциплинарный подход и объединение усилий исследователей и практиков различных областей, таких как биотехнология, биохимия, ихтиология и рыбоводство. По нашему мнению, в будущем РМ не должна быть единственным эталоном для создания новых кормов. Состав АК рациона отдельных видов рыб, выращиваемых в искусственных условиях, следует приближать к составу АК их традиционных кормов в естественных условиях, а не к составу АК тел рыб.

В литературе большое количество статей посвящено изучению состава АК в кормах и его влиянию на улучшение роста и развития рыб. При этом почти нет работ, направленных на исследование влияния модификации состава АК в рыбных кормах на здоровье людей, потребляющих рыбу. Эта тема требует неотложного внимания, так как главная цель аквакультуры рыб – обеспечение качественной пищей человека.

Благодарности / Acknowledgements

Работа поддержана Государственным заданием в рамках программы фундаментальных исследований РФ, тема № 51.1.1.

This research was funded by the State Assignment within the framework of the fundamental research program of the Russian Federation, topic No. 51.1.1.

Список литературы / References

Abdel-Tawwab M., Khalil R.H., Metwally A.A., Shakweer M.S., Khallaf M.A., Abdel-Latif H.M.R. (2020) Effects of black soldier fly (*Hermetia illucens* L.) larvae meal on growth performance, organs-somatic indices, body composition, and hemato-biochemical variables of European sea bass, *Dicentrarchus labrax*. *Aquaculture*, 522: 735136

Bae J.B., Azad A.K., Won S., Hamidoghli A., Seong M., Bai S.C. (2019) Effects of enzymatically hydrolyzed fish by-products in diet of juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Fisheries and Aquatic Sciences*, 22: 1

Balachandar S., Rajaram R. (2019) Influence of different diets on the growth, survival, fecundity and proximate composition of brine shrimp *Artemia franciscana* (Kellog, 1906). *Aquaculture Research*, 50(2): 376–389

Barnes M.E., Brown M.L., Rosentrater K.A., Sewell J.R. (2013) Preliminary evaluation of rainbow trout diets containing PepSoyGen, a fermented soybean meal product, and additional amino acids. *The Open Fish Science Journal*, 6: 19-27

Basto A., Matos E., Valente L.M.P. (2020) Nutritional value of different insect larvae meals as protein sources for European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) juveniles. *Aquaculture*, 521: 735085

Bauer W., Prentice-Hernaudez C., Tesser M.B., Wasielesky W., Poersch L.H.S. (2012) Substitution of fishmeal with microbial floc meal and soy protein concentrate in diets for the pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*. *Aquaculture*, 342-343: 112-116

Belghit I., Liland N.S., Gjesdal P., Biancarosa I., Menchetti E., Li Y., Waagbø R., Krogdahl A., Lock E.-J. (2019) Black soldier fly larvae meal can replace fish meal in diets of sea-water phase Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture*, 503: 609-619

Bhuvaneshwaran T., Sanjay G., Jayakumar N., Ahilan B., Felix N., Prabu E. (2019) Potentiality of earthworm as a replacement for fish meal and its role in aquaculture. *Journal of Aquaculture in the Tropics*, 34: 115-127

Candebat C.L., Booth M., Codabaccus M.B., Pirozzi I. (2020) Dietary methionine spares the requirement for taurine in juvenile Yellowtail Kingfish (*Seriola lalandi*). *Aquaculture*, 522: 735090

Cappellozza S., Leonardi M.G., Savoldelli S., Carminati D., Rizzolo A., Cortellino G., Terova G., Moretto E., Badaile A., Concheri G., Saviane A., Bruno D., Bonelli M., Caccia S., Casartelli M., Tettamanti G. (2019) A first attempt to produce proteins from insects by means of a circular economy. *Animals*, 9(5): 278

Choi D.G., He M., Fang H., Wang X.L., Li X.Q., Leng X.J. (2020) Replacement of fish meal with two fermented soybean meals in diets for rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture Nutrition*, 26(1): 37–46

- Dawood M.A.O., Magouz F.I., Essa M., Mansour M. (2020a) Impact of yeast fermented poultry by-product meal on growth, digestive enzyme activities, intestinal morphometry and immune response traits of common carp (*Cyprinus carpio*). *Annals of Animal Science*, 20(3): 939-959
- Dawood M.A.O., Magouz F.I., Mansour M., Saleh A.A., El Asely A.M., Fadl S.E., Ahmed H.A., Al-Ghanim K.A., Mahboob S., Al-Misned F. (2020b) Evaluation of yeast fermented poultry by-product meal in Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*) feed: Effects on growth performance, digestive enzymes activity, innate immunity, and antioxidant capacity. *Frontiers in Veterinary Science*, 6: 516
- Delamare-Deboutteville J., Batstone D.J., Kawasaki M., Stegman S., Salini M., Tabrett S., Smullen R., Barnes A.C., Hulsen T. (2019) Mixed culture purple phototrophic bacteria is an effective fishmeal replacement in aquaculture. *Water Research X*, 4: 100031
- De Marco M., Martinez S., Hernandez F., Madrid J., Gai F., Rotolo L., Belforti M., Bergero D., Katz H., Dabbou S., Kovitvadhi A., Zoccarato I., Gasco L., Schiavone A. (2015) Nutritional value of two insect larval meals (*Tenebrio molitor* and *Hermetia illucens*) for broiler chickens: Apparent nutrient digestibility, apparent ileal amino acid digestibility and apparent metabolizable energy. *Animal Feed Science and Technology*, 209: 211-218
- Ding Z., Zhang Y., Ye J., Du Z., Kong Y. (2015) An evaluation of replacing fish meal with fermented soybean meal in the diet of *Macrobrachium nipponense*: Growth, nonspecific immunity, and resistance to *Aeromonas hydrophila*. *Fish & Shellfish Immunology*, 44(1): 295-301
- Doughty K.H., Garner S.R., Bernards M.A., Heath J.W., Neff B.D. (2019) Effects of dietary fishmeal substitution with corn gluten meal and poultry meal on growth rate and flesh characteristics of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *International Aquatic Research*, 11(4): 325–334
- Durigon E.G., Lazzari R., Uczay J., Lopes D.L.A., Jeronimo G.T., Sgnaulin T., Emerenciano M.G.C. (2020) Biofloc technology (BFT): Adjusting the levels of digestible protein and digestible energy in diets of Nile tilapia juveniles raised in brackish water. *Aquaculture and Fisheries*, 5(1): 42-51
- Dwyer G.K., Stoffels R.J., Rees G.N., Shackleton M.E., Silvester E. (2018) A predicted change in the amino acid landscapes available to freshwater carnivores. *Freshwater Science*, 37(1): 108-120
- El-Gamal M.M., Othman S.I., Ab-del-Rahim M.M., Mansour A.T., Alsaqufi A.S., El Atafy M.M., Mona M.H., Allam A.A. (2020) Palaemon and artemia supplemented diet enhances sea bass, *Dicentrarchus labrax*, broodstock reproductive performance and egg quality. *Aquaculture Reports*, 16: 100290
- FAO (Food and Agriculture Organization) (2018) *The state of world fisheries and aquaculture: Meeting the sustainable development goals*. Rome, 210 p.
- Feng H., Yi K., Qian X., Niu X., Sun Y., Ye J. (2020) Growth and metabolic responses of juvenile grouper (*Epinephelus coioides*) to dietary methionine/cystine ratio at constant sulfur amino acid levels. *Aquaculture*, 518: 734869
- Fisher H.J., Collins S.A., Hanson C., Mason B., Colombo S.M., Anderson D.M. (2020) Black soldier fly larvae meal as a protein source in low fish meal diets for Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture*, 521: 734978
- Gamboa-Delgado J., Marquez-Reyes J.M. (2018) Potential of microbial-derived nutrients for aquaculture development. *Reviews in Aquaculture*, 10(1): 224–246
- Gong Y., Bandara T., Huntley M., Johnson Z.I., Dias J., Dahle D., Sørensen M., Kiron V. (2019) Microalgae *Scenedesmus* sp. as a potential ingredient in low fishmeal diets for Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture*, 501: 455-464

- Goswami R.K., Shrivastav A.K., Sharma J.G., Tocher D.R., Chakrabarti R. (2020) Growth and digestive enzyme activities of rohu labeo rohita fed diets containing macrophytes and almond oil-cake. *Animal Feed Science and Technology*, 263: 114456
- Guerreiro I., Castro C., Antunes B., Coutinho F., Rangel F., Couto A., Serra C.R., Peres H., Pousao-Ferreira P., Matos E., Gasco L., Gai F., Corraze G., Oliva-Teles A., Enes P. (2020) Catching black soldier fly for meagre: Growth, whole-body fatty acid profile and metabolic responses. *Aquaculture*, 516: 734613
- Harlioglu M.M., Farhadi A. (2018) Importance of *Gammarus* in aquaculture. *Aquaculture International*, 26(6): 1327–1338
- Hasan M., Haque M.I., Akter N., Rahman M.S., Eti A.S. (2019) Effects of wetting media cattle blood, rice gruel and water on the yield and amino acid composition of tubificid worms. *Journal of the Asiatic Society of Bangladesh, Science*, 45(2): 229-239
- Henry M., Gasco L., Piccolo G., Fountoulaki E. (2015) Review on the use of insects in the diet of farmed fish: past and future. *Animal Feed Science and Technology*, 203: 1-22
- Hodar A.R., Vasava R.J., Mahavadiya D.R., Joshi N.H. (2020) Fish meal and fish oil replacement for aqua feed formulation by using alternative sources: a review. *Journal of Experimental Zoology India*, 23(1): 13-21
- Hoffmann L., Rawski M., Nogales-Merida S., Mazurkiewicz J. (2020) Dietary inclusion of *Tenebrio molitor* meal in sea trout larvae rearing: effects on fish growth performance, survival, condition, and GIT and liver enzymatic activity. *Annals of Animal Science*, 20(2): 579-598
- Hoseini S.M., Khan M.A., Yousefi M., Costas B. (2020) Roles of arginine in fish nutrition and health: insights for future researches. *Reviews in Aquaculture*, 12(4): 2091-2108
- Hou Y., He W., Hu S., Wu G. (2019) Composition of polyamines and amino acids in plant-source foods for human consumption. *Amino Acids*, 51(8): 1153–1165
- Hou Y., Wu G. (2017) Nutritionally nonessential amino acids: a misnomer in nutritional sciences. *Advances in Nutrition*, 8(1): 137-139
- Hua K., Cobcroft J.M., Cole A., Condon K., Jerry D.R., Mangott A., Praeger Ch., Vucko M.J., Zeng Ch., Zenger K., Strugnell J.M. (2019) The future of aquatic protein: Implications for protein sources in aquaculture diets. *One Earth*, 1(3): 316-329
- Iaconisi V., Secci G., Sabatino G., Piccolo G., Gasco L., Papini A.M., Parisi G. (2019) Effect of mealworm (*Tenebrio molitor* L.) larvae meal on amino acid composition of gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* W.) fillets. *Aquaculture*, 513: 734403
- Jiang M., Zhao H.H., Zai S.W., Shepherd B., Wen H., Deng D.F. (2019) A defatted microalgae meal (*Haematococcus pluvialis*) as a partial protein source to replace fishmeal for feeding juvenile yellow perch *Perca flavescens*. *Journal of Applied Phycology*, 31(2): 1197–1205
- Jones S.W., Karpol A., Friedman S., Maru B.T., Tracy B.P. (2020) Recent advances in single cell protein use as a feed ingredient in aquaculture. *Current Opinion in Biotechnology*, 61: 189–197
- Jozefiak A., Nogales-Merida S., Mikolajczak Z., Rawski M., Kieronczyk B., Mazurkiewicz J. (2019) The utilization of full-fat insect meal in rainbow (*Oncorhynchus mykiss*) nutrition: the effects on growth performance, intestinal microbiota and gastrointestinal tract histomorphology. *Annals of Animal Science*, 19(3): 747-765

- Karthick Raja P., Aanand S., Stephen Sampathkumar J., Padmavathy P. (2019) Silkworm pupae meal as alternative source of protein in fish feed. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 7(4): 78–85
- Kasozi N., Iwe G., Sadik K., Asizua D., Namulawa V.T. (2019) Dietary amino acid requirements of pebbly fish, *Alestes baremoze* (Joannis, 1835) based on whole body amino acid composition. *Aquaculture Reports*, 14: 100197
- Kolmakova A.A., Kolmakov V.I. (2019) Amino acid composition of green microalgae and diatoms, cyanobacteria, and zooplankton (review). *Inland Water Biology*, 12(4): 452-461
- Krishna P.V., Prabhavathi K. (2019) Efficacy and suitability of earth worm *Megascolex* sps as supplementary feed for cat fish *Pangasius hypophthalmus* in response to different animal protein sources. *International Journal of Fisheries and Aquatic Studies*, 7(1): 160-165
- Krogdahl A., Kortner T.M., Jaramillo-Torres A., Gamil A.A.A., Chikwati E., Li Y., Schmidt M., Herman E., Hymowitz T., Teimouri S., Storebakken T. (2020) Removal of three proteinaceous antinutrients from soybean does not mitigate soybean-induced enteritis in Atlantic salmon (*Salmo salar*, L). *Aquaculture*, 514: 734495
- Kumar V., Lee S., Cleveland B.M., Romano N., Lalgudi R.S., Benito M.R., McGraw B., Hardy R.W. (2020) Comparative evaluation of processed soybean meal (EnzoMeal™) vs. regular soybean meal as a fishmeal replacement in diets of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): Effects on growth performance and growth-related genes. *Aquaculture*, 516: 734652
- Kwasek K., Thorne-Lyman A.L., Phillips M. (2020) Can human nutrition be improved through better fish feeding practices? A review paper. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 60(22): 3822-3835
- Lee S., Small B.C., Patro B., Overturf K., Hardy R.W. (2020) The dietary lysine requirement for optimum protein retention differs with rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum) strain. *Aquaculture*, 514: 734483
- Li P., Wu G. (2018) Roles of dietary glycine, proline, and hydroxyproline in collagen synthesis and animal growth. *Amino Acids*, 50(1): 29-38
- Li P., Wu G. (2020) Composition of amino acids and related nitrogenous nutrients in feedstuffs for animal diets. *Amino Acids*, 52(4): 523-542
- Li Y., Kortner T.M., Chikwati E.M., Belghit I., Lock E.-J., Krogdahl A. (2020) Total replacement of fish meal with black soldier fly (*Hermetia illucens*) larvae meal does not compromise the gut health of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture*, 520: 734967
- Liland N.S., Biancarosa I., Araujo P., Biemans D., Bruckner C.G., Waagbo R., Torstensen B.E., Lock E.-J. (2017) Modulation of nutrient composition of black soldier fly (*Hermetia illucens*) larvae by feeding seaweed-enriched media. *PLOS ONE*, 12(8): e0183188
- Liu C., Wang X., Zhou H., Mai K., He G. (2019) Recent advances in amino acid sensing and new challenges for protein nutrition in aquaculture. *Marine Life Science & Technology*, 1: 50-59
- Liu X.-W., Feng L., Jiang W.-D., Wu P., Jiang J., Yang D.-M., Tang L., Kuang S.-Y., Shi H.-Q., Zhou X.-Q., Liu Y. (2020) (2-Carboxyethyl)dimethylsulfonium Bromide (Br-DMPT) improves muscle flesh quality and antioxidant status of on-growing grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) fed non-fish meal diets. *Aquaculture*, 521: 735065
- Ma X., Wang F., Han H., Wang Y., Lin Y. (2014) Replacement of dietary fish meal with poultry by-product meal and soybean meal for golden pompano, *Trachinotus ovatus*, reared in net pens. *Journal of the World Aquaculture Society*, 45(6): 662-671

- Mambrini M., Kaushik S.J. (1995) Indispensable amino acid requirements of fish: correspondence between quantitative data and amino acid profiles of tissue proteins. *Journal of Applied Ichthyology*, 11(3-4): 240-247
- Martins G.P., Mazini B.S.M., Campos M.A.F., Oliveira D.S., Guimaraes I.G. (2020) Effect of replacing fish meal protein by crystalline amino acid and soy protein concentrate on growth, feed utilization, and metabolism of tambaqui *Colossoma macropomum* juveniles. *Journal of the World Aquaculture Society*, 51(5): 1250-1269
- Meng F., Li B., Xie Y., Li M., Wang R. (2020) Substituting fishmeal with extruded soybean meal in diets did not affect the growth performance, hepatic enzyme activities, but hypoxia tolerance of Dolly Varden (*Salvelinus malma*) juveniles. *Aquaculture Research*, 51(1): 379–388
- Mo W.Y., Man Y.B., Wong M.H. (2020) Soybean dreg pre-digested by enzymes can effectively replace part of the fishmeal included in feed pellets for rearing gold-lined seabream. *Science of the Total Environment*, 704: 135266
- Mohammadi M., Imani A., Farhangi M., Gharaei A., Hafezieh M. (2020) Replacement of fishmeal with processed canola meal in diets for juvenile Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*): Growth performance, mucosal innate immunity, hepatic oxidative status, liver and intestine histology. *Aquaculture*, 518: 734824
- Moyo S., Masika P.J., Muchenje V. (2019) The potential of *Imbrasia belina* worm as a poultry and fish feed. A review. *Journal of Animal and Feed Sciences*, 28(3): 209–219
- Musin G.E., Carvalho D.A., Viozzi M.F., Mora M.C., Collins P.A., Williner V. (2020) Protein and cellulose level in diet: Effects on enzymatic activity, metabolite and amino acid profiles in freshwater anomurans *Aegla uruguayana* (Decapoda: Anomura). *Aquaculture Research*, 51(3): 1232–1243
- Musyoka S.N., Liti D., Ogello E.O., Meulenbroek P., Waidbacher H. (2020) Earthworm, *Eisenia fetida*, bedding meal as potential cheap fishmeal replacement for semi-intensive farming of Nile Tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture Research*, 51(6): 2359-2368
- Nascimento T.M.T., Mansano C.F.M., Peres H., Rodrigues F.H.F., Khan K.U., Romanelli R.S., Sakomura N.K., Fernandes J.B.K. (2020) Determination of the optimum dietary essential amino acid profile for growing phase of Nile tilapia by deletion method. *Aquaculture*, 523: 735204
- Nekrasov R.V., Chabaev M.G., Zelenchenkova A.A., Bastrakov A.I., Ushakova N.A. (2019) Nutritional properties of *Hermetia illucens* L., a new feed product for young pigs (*Sus scrofa domestica* Erxleben). *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya*, 54(2): 316-325
- Nguyen L., Salem S.M.R., Salze G.P., Dinh H., Davis D.A. (2020) Optimizing amino acid balance in diets for Nile tilapia *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture*, 515: 734566
- Nogales-Merida S., Gobbi P., Jozefiak D., Mazurkiewicz J., Dudek K., Rawski M., Kieronczyk B., Jozefiak A. (2019) Insect meals in fish nutrition. *Reviews in Aquaculture*, 11(4): 1080-1103
- Onsongo V.O., Osuga I.M., Gachuri C.K., Wachira A.M., Miano D.M., Tanga C.M., Ekesi S., Nakimbugwe D., Fiaboe K.K.M. (2018) Insects for income generation through animal feed: Effect of dietary replacement of soybean and fish meal with black soldier fly meal on broiler growth and economic performance. *Journal of Economic Entomology*, 111(4): 1966-1973
- Overland M., Mydland L.T., Skrede A. (2019) Marine macroalgae as sources of protein and bioactive compounds in feed for monogastric animals. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 99(1): 13–24

- Overland M., Skrede A. (2017) Yeast derived from lignocellulosic biomass as a sustainable feed resource for use in aquaculture. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 97(3): 733-742
- Palupi E.T., Setiawati M., Lumlertdacha S., Suprayudi M.A. (2020) Growth performance, digestibility, and blood biochemical parameters of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) reared in floating cages and fed poultry by-product meal. *Journal of Applied Aquaculture*, 32(1): 16-33
- Pfeuti G., Cant J.P., Shoveller A.K., Bureau D.P. (2019) A novel enzymatic pre-treatment improves amino acid utilization in feather meal fed to rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture Research*, 50(5): 1459-1474
- Pietsch C. (2020) Risk assessment for mycotoxin contamination in fish feeds in Europe. *Mycotoxin Research*, 36(1): 41–62
- Pombo A., Baptista T., Granada L., Ferreira S.M.F., Goncalves S.C., Anjos C., Sa E., Chainho P., Fonseca L.C., Costa P.F., Costa J.L. (2020) Insight into aquaculture's potential of marine annelid worms and ecological concerns: a review. *Reviews in Aquaculture*, 12(1): 107–121
- Psafakis P., Karapanagiotidis I.T., Malandrakis E.E., Golomazou E., Exadactylos A., Mente E. (2020) Effect of fishmeal replacement by hydrolyzed feather meal on growth performance, proximate composition, digestive enzyme activity, haematological parameters and growth-related gene expression of gilthead seabream (*Sparus aurata*). *Aquaculture*, 521: 735006
- Radhakrishnan D.K., AkbarAli I., Schmidt B.V., John E.M., Sivanpillai S., Vasunambesan S.T. (2020) Improvement of nutritional quality of live feed for aquaculture: An overview. *Aquaculture Research*, 51(1): 1-17
- Raji A.A., Jimoh W.A., Abu Bakar N.H., Mohd Taufek N.H., Muin H., Alias Z., Milow P., Abdul Razak S. (2020) Dietary use of *Spirulina* (*Arthrospira*) and *Chlorella* instead of fish meal on growth and digestibility of nutrients, amino acids and fatty acids by African catfish. *Journal of Applied Phycology*, 32: 1763–1770
- Renna M., Schiavone A., Gai F., Dabbou S., Lussiana C., Malfatto V., Prearo M., Capucchio M.T., Biasato I., Biasibetti E., De Marco M., Brugiapaglia A., Zoccarato I., Gasco L. (2017) Evaluation of the suitability of a partially defatted black soldier fly (*Hermetia illucens* L.) larvae meal as ingredient for rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum) diets. *Journal of Animal Science and Biotechnology*, 8: 57
- Riche M. (2015) Nitrogen utilization from diets with refined and blended poultry by-products as partial fish meal replacements in diets for low-salinity cultured Florida pompano, *Trachinotus carolinus*. *Aquaculture*, 435: 458-466
- Rufchaei R., Hoseinifar S.H., Nedaei S., Bagheri T., Ashouri G., Van Doan H. (2019) Non-specific immune responses, stress resistance and growth performance of Caspian roach (*Rutilus caspicus*) fed diet supplemented with earthworm (*Eisenia foetida*) extract. *Aquaculture*, 511: 734275
- Salas-Leiton E., Hachero-Cruzado I., Asensio E., Vilas C., Zerolo R., Canavate J.P. (2020) Valorisation and enhanced sustainability of Senegalese sole (*Solea senegalensis*) aquaculture by dietary use of ditch shrimp (*Palaemonetes varians*) meal. *Aquaculture*, 522: 735104
- Saleh N.E. (2020) Assessment of sesame meal as a soybean meal replacement in European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) diets based on aspects of growth, amino acid profiles, haematology, intestinal and hepatic integrity and macroelement contents. *Fish Physiology and Biochemistry*, 46(3): 861-879

Sarker P.K., Kapuscinski A.R., Vandenberg G.W., Proulx E., Sitek A.J. (2020) Towards sustainable and ocean-friendly aquafeeds: Evaluating a fish-free feed for rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) using three marine microalgae species. *Elementa: Science of the Anthropocene*, 8: 5

Sharma J., Clark W.D., Shrivastav A.K., Goswami R.K., Tocher D.R., Chakrabarti R. (2019) Production potential of greater duckweed *Spirodela polyrhiza* (L. Schleiden) and its biochemical composition evaluation. *Aquaculture*, 513: 734419

Silva M.A., Alvarenga E.R., Costa F.F.B., Turra E.M., Alves G.F.O., Manduca L.G., Sales S.C.M., Leite N.R., Bezerra V.M., Moraes S.G.S., Teixeira E.A. (2020) Feeding management strategies to optimize the use of suspended feed for Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) cultivated in bioflocs. *Aquaculture Research*, 51(2): 605–615

Takakuwa F., Suzuri K., Horikawa T., Nagahashi K., Yamada S., Biswas A., Tanaka H. (2020) Availability of potato protein concentrate as an alternative protein source to fish meal in greater amberjack (*Seriola dumerili*) diets. *Aquaculture Research*, 51(3): 1293–1302

Tang C., Yang D., Liao H., Sun H., Liu C., Wei L., Li F. (2019) Edible insects as a food source: a review. *Food Production, Processing and Nutrition*, 1: 8

Terova G., Rimoldi S., Ascione C., Gini E., Ceccotti C., Gasco L. (2019) Rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) gut microbiota is modulated by insect meal from *Hermetia illucens* prepupae in the diet. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 29(2): 465-486

Tharaka K., Benitez-Santana T., Gunathilaka B.E., Kim M.-G., Lee C., Shin J., Lee K.-J. (2020) Evaluation of Antarctic krill (*Euphausia superba*) meal supplementation in diets for olive flounder (*Paralichthys olivaceus*). *Aquaculture Research*, 51(6): 2291-2302

Thera J.C., Kidd K.A., Bertolo R.F. (2020) Amino acids in freshwater food webs: Assessing their variability among taxa, trophic levels, and systems. *Freshwater Biology*, 65(6): 1101-1113

Van Stappen G., Sui L., Hoa V.N., Tamtin M., Nyonje B., Rocha R.M., Sorgeloos P., Gajardo G. (2020) Review on integrated production of the brine shrimp *Artemia* in solar salt ponds. *Reviews in Aquaculture*, 12(2): 1054-1071

Vega J., Alvarez-Gomez F., Guenaga L., Figueroa F.L., Gomez-Pinchetti J.L. (2020) Antioxidant activity of extracts from marine macroalgae, wild-collected and cultivated, in an integrated multi-trophic aquaculture system. *Aquaculture*, 522: 735088

Volatiana J.A., Sagada G., Xu B., Zhang J., Ng W.-K., Shao Q. (2020) Effects of butyrate glycerides supplementation in high soybean meal diet on growth performance, intestinal morphology and antioxidative status of juvenile black sea bream, *Acanthopagrus schlegelii*. *Aquaculture Nutrition*, 26(1): 15–25

Vrabec V., Kulma M., Cocan D. (2015) Insects as an alternative protein source for animal feeding: A short review about chemical composition. *Bulletin UASVM Animal Science and Biotechnologies*, 72(2): 116-126

Wang C., Chuprom J., Wang Y., Fu L. (2020) Beneficial bacteria for aquaculture: nutrition, bacteriostasis and immunoregulation. *Journal of Applied Microbiology*, 128(1): 28-40

Wang H., Seekamp I., Malzahn A., Hegemann A., Carvajal A.K., Slizyte R., Standal I.B., Handa A., Reitan K.I. (2019a) Growth and nutritional composition of the polychaete *Hediste diversicolor* (OF Müller, 1776) cultivated on waste from land-based salmon smolt aquaculture. *Aquaculture*, 502: 232-241

Wang K.-Z., Feng L., Jiang W.-D., Wu P., Liu Y., Jiang J., Kuang S.-Y., Tang L., Zhang Y.-A., Zhou X.-Q. (2019b) Dietary gossypol reduced intestinal immunity and aggravated inflammation in on-growing grass carp (*Ctenopharyngodon idella*). *Fish & Shellfish Immunology*, 86: 814-831

Xie S.-W., Liu Y.-J., Liu Y.-J., Zeng S., Niu J., Tian L.-X. (2016) Partial replacement of fish-meal by soy protein concentrate and soybean meal based protein blend for juvenile Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*. *Aquaculture*, 464: 296-302

Yamamoto T., Iwashita Y., Matsunari H., Sugita T., Furuita H., Akimoto A., Okamoto K., Suzuki N. (2010) Influence of fermentation conditions for soybean meal in a non-fish meal diet on the growth performance and physiological condition of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Aquaculture*, 309(1-4): 173-180

Zhou Z., Yao W., Ye B., Wu X., Li X., Dong Y. (2020) Effects of replacing fishmeal protein with poultry by-product meal protein and soybean meal protein on growth, feed intake, feed utilization, gut and liver histology of hybrid grouper (*Epinephelus fuscoguttatus* ♀ × *Epinephelus lanceolatus* ♂) juveniles. *Aquaculture*, 516: 734503

DOI 10.17516/1997-1389-0319

УДК 574.5:595.341.5(282.247.133)

**Finding of the Thermophilic Harpacticoid Species
Elaphoidella bidens (Schmeil 1893)
in the Vychegda River (Northern Dvina, White Sea Basin)**

Elena B. Fefilova*

*Institute of Biology of Komi Scientific Centre UB RAS
Syktyvkar, Russian Federation*

Received 15.03.2019, received in revised form 18.07.2019, accepted 08.09.2019, published online 15.05.2020

Abstract. A harpacticoid copepod (Copepoda: Harpacticoida) species, *Elaphoidella bidens*, which was new for the North-East of European Russia, was found in the Vychegda River in July 2018. The species was identified in the area where heated wastewater is discharged from the wood-processing plant. The species was found in the extreme north of its range (61°48' N). The present study compares the morphological, biological and ecological properties of this species with those of another native representative of the genus – *E. gracilis*. Comparison of morphology of the Vychegda *E. bidens* and individuals from tropical populations (New Zealand, Borneo, Vietnam) and populations of the temperate zone (Romania, Lake Glubokoe in Moscow region) showed that the structures of their antennae, body somites, swimming and rudimentary legs, and the caudal rami were similar in representatives of all populations. The fact that a thermophilic species was found for the first time in the northern region is indicative of potential changes in fauna diversity caused by thermal pollution or warming.

Keywords: thermophilic species, water ecosystems, Vychegda basin, anthropogenic effect, harpacticoid copepods, intraspecific morphological variation, ranges.

Citation: Fefilova E.B. Finding of the thermophilic harpacticoid species *Elaphoidella bidens* (Schmeil 1893) in the Vychegda River (Northern Dvina, White Sea basin). J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2020, 13(4), 443–452. DOI: 10.17516/1997-1389-0319

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: fefilova@ib.komisc.ru

ORCID: 0000-0001-9329-3030

Находка теплолюбивого вида гарпактикоиды *Elaphoidella bidens* (Schmeil 1893) в р. Вычегда (бассейн Северной Двины Белого моря)

Е.Б. Фефилова

Институт биологии Коми научного центра УрО РАН
Российская Федерация, Сыктывкар

Аннотация. В июле 2018 г. в р. Вычегда в районе сброса подогреваемых сточных вод очистных сооружений лесоперерабатывающего предприятия был найден новый для северо-востока европейской части России вид гарпактикоиды (Copepoda: Harpacticoida) – *Elaphoidella bidens*. Вид найден в крайних северных пределах своего основного ареала (на 61°48' с.ш.). Приведены его морфологические, биологические и экологические особенности в сравнении с другим, аборигенным, представителем рода – *E. gracilis*. Сравнение морфологии вычегодской *E. bidens* и особей из популяций тропических областей (Новая Зеландия, Борнео, Вьетнам) и умеренной зоны (Румыния, оз. Глубокое в Московской области) показало, что строение антенн, сегментов тела, плавательных и рудиментарных конечностей и каудальных ветвей оказались общими для представителей всех популяций. Находка термофильного вида впервые в северном регионе показательна с точки зрения фиксации потенциальных изменений разнообразия фауны при тепловом загрязнении или потеплении.

Ключевые слова: термофильный вид, водные экосистемы, Вычегодский бассейн, антропогенное влияние, гарпактикоиды, внутривидовая морфологическая изменчивость, ареалы.

Цитирование: Фефилова, Е.Б. Находка теплолюбивого вида гарпактикоиды *Elaphoidella bidens* (Schmeil 1893) в р. Вычегда (бассейн Северной Двины Белого моря) / Е.Б. Фефилова // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2020. 13(4). С. 443–452. DOI: 10.17516/1997-1389-0319

Введение

Река Вычегда – один из крупнейших водотоков на северо-востоке европейской части России. Водосбором ее левобережных притоков собственно ограничена территория этого региона, на севере простирающегося вплоть до побережья Баренцева моря и включающего кроме Вычегодского бассейна полностью Печорский бассейн и частично бассейн р. Мезень, зоны тундр, северной, средней и южной тайги. Большая часть Вычегодского бассейна лежит в северотаежной зоне (рис. 1). В результате сравнительно недавней ревизии фа-

уны веслоногих раков (Copepoda) внутренних вод северо-востока европейской части России (Фефилова, 2015) в список таксонов гарпактикоид (Harpacticoida) для региона было внесено 33 вида и подвида. Из них для бассейна р. Вычегда указано 14 видов и подвидов, относящихся к 10 родам. Из рода *Elaphoidella* в обоих этих списках приведен лишь один таксон – *Elaphoidella gracilis* (G.O. Sars 1862). По географии ареала это наиболее северный представитель крупного рода, насчитывающего более двухсот видов (World of Copepods). В Европе эта гарпактикоида встречается по-

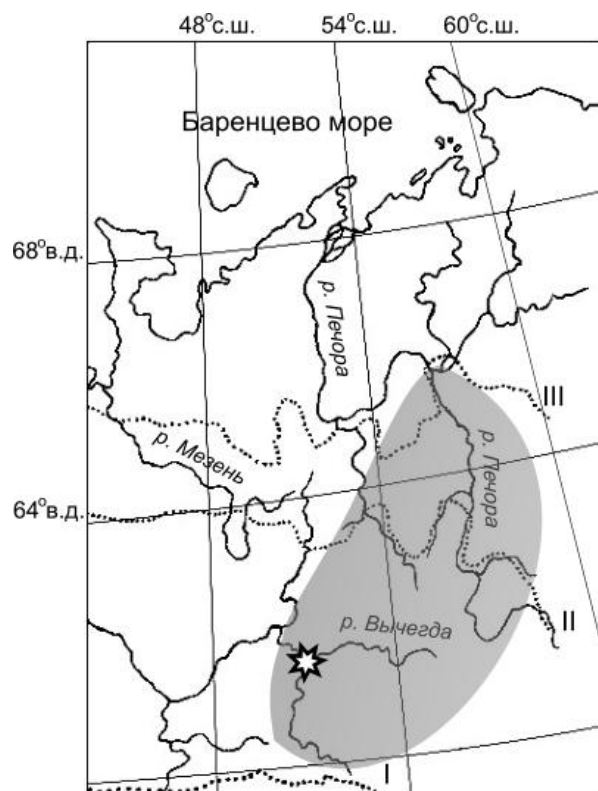


Рис. 1. Карта распространения *Elaphoidella gracilis* (серая область) по (Фефилова, 2015) и место нахождения *E. bidens* (р. Вычегда) (звездочка) на северо-востоке европейской части России. I, II, III – границы зон растительности: I – граница южной и средней тайги; II – граница средней и северной тайги; III – граница северной и крайне северной тайги

Fig. 1. The map of distribution of *Elaphoidella gracilis* (gray area) according to (Fefilova, 2015) and point of finding of *E. bidens* (the Vycheгда River) (asterisk) in the North-East of European Russia. I, II, III – boundaries of the vegetation zones: I – the boundary between the southern and middle taiga, II – the boundary between the middle and northern taiga, III – the boundary between the northern and extreme northern taiga

всеместно, кроме арктической области, населяет пресные водоемы разного типа (Борущий, 1952; Damian-Georgescu, 1970; Фефилова, 2015), была обнаружена в полостях стеблей гниющих водных растений (Green, 1959) и почвах широколиственных лесов (Fiers, Ghenne, 2000). Остальные *Elaphoidella* распространены повсеместно и наибольшего разнообразия достигают в поверхностных, пещерных и грунтовых водах тропиков и субтропиков (Fefilova, Alekseev, 2018). Нами впервые зарегистрирован новый для северо-востока европейской части России и бассейна р. Вычегда

вид *Elaphoidella*. Целью данной работы было описание этой находки и обсуждение возможных причин появления вида за границами его известного ареала.

Материалы и методы

Материалом для исследований послужили ракообразные из проб бентоса, переданные автору М.А. Батуриной (Институт биологии Коми научного центра УрО РАН). Пробы (15 штук) были отобраны из русла р. Вычегда 23 июля 2018 г. на участке между Эжвинским районом г. Сыктывкара и местечком Сотче-

мью (49,3 км) (61°48' с.ш., 50°43' в.д.) (рис. 1). В этом районе в русло реки поступают подогретые сточные воды очистных сооружений лесоперерабатывающего предприятия АО “Монди СЛПК” (непосредственно под сливом было собрано 3 пробы зообентоса). Параллельно с отбором гидробиологических проб были собраны гидрохимические пробы (7 штук, две из них – под сливной трубой). Температура воды в реке при отборе проб составляла 25,1-25,5 °С, рН: 6,38, цветность воды 350-370 град., БПК₅ 1,19-1,43 мг О₂/дм³, N_{общ} <0,5 мг/дм³, P_{общ} 0,053-0,061 мг/дм³. Эти и другие учетные показатели качества воды (концентрации солей, металлов) существенно не отличались на всем исследованном отрезке реки.

Пробы отбирали с помощью дночерпателя Петерсена с площадью захвата 1/40 м². Концентрировали пробы, промывая их в полевых условиях через капроновое сито с размером ячеек 230 мкм. Затем пробы фиксировали раствором формальдегида с массовой долей 4 %. Дальнейшую их обработку проводили в условиях лаборатории. Гарпактикоид просматривали под микроскопом Leica DM 4000 В. Рисунки выполняли с помощью рисовального устройства при увеличении в 1000 раз.

Анализ химического состава воды р. Вычегда был выполнен в экоаналитической лаборатории Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук (Аттестат аккредитации № РОСС RU.0001.511257 от 26 февраля 2014 г.).

Результаты и обсуждение

Единственная самка гарпактикоиды *Elaphoidella bidens* (Schmeil 1893) была найдена нами в пробе бентоса из русла р. Вычегда, отобранной непосредственно под сливом сточной воды из очистных сооружений

лесоперерабатывающего предприятия АО “Монди СЛПК”. Строение найденной особи в основном соответствовало описанию вида в определителях (Боруцкий, 1952; Wells, 2007). Главными диагностическими признаками *E. bidens* являются грубо зазубренные задние края сегментов тела, наличие порядка десяти крупных довольно тупых зубчиков на анальной пластинке и характерное строение каудальных ветвей: на их спинной стороне имеется треугольный гребень (рис. 2, 3). По совокупности этих признаков *E. bidens* хорошо отличается от других *Elaphoidella* и *E. gracilis*, распространенной в Вычегодском бассейне. В то же время для *E. bidens* характерна большая морфологическая изменчивость, касающаяся тонкого вооружения сегментов тела, эндоподитов плавательных конечностей, строения рудиментарной конечности (P5), тонкого вооружения каудальных ветвей, а также придатков антенн и мандибул (Боруцкий, 1952; Damian-Georgescu, 1970; Apostolov, 2007; Wells, 2007; Caramujo, Voavida, 2009; Fefilova, Alekseev, 2018). На основании различий по этим признакам ранее было описано шесть подвидов из разных частей света (World of Copepods), статус которых требует подтверждения, так как есть мнение (Apostolov, 2007), что их характеристики неустойчивы, а изменчивость вида можно объяснить различиями условий среды в местах обитания. Для пресноводных гарпактикоид такая изменчивость известна (Боруцкий, 1952; Фефилова, 2015), хотя ее также связывают с воздействием географических факторов: формированием морфологических и генетических особенностей у малоподвижных организмов в условиях относительной изолированности популяций (Kochanova et al., 2018; Kochanova, Gaviria, 2018).

E. bidens распространена чрезвычайно широко. Этот вид обычен в водоемах тропи-

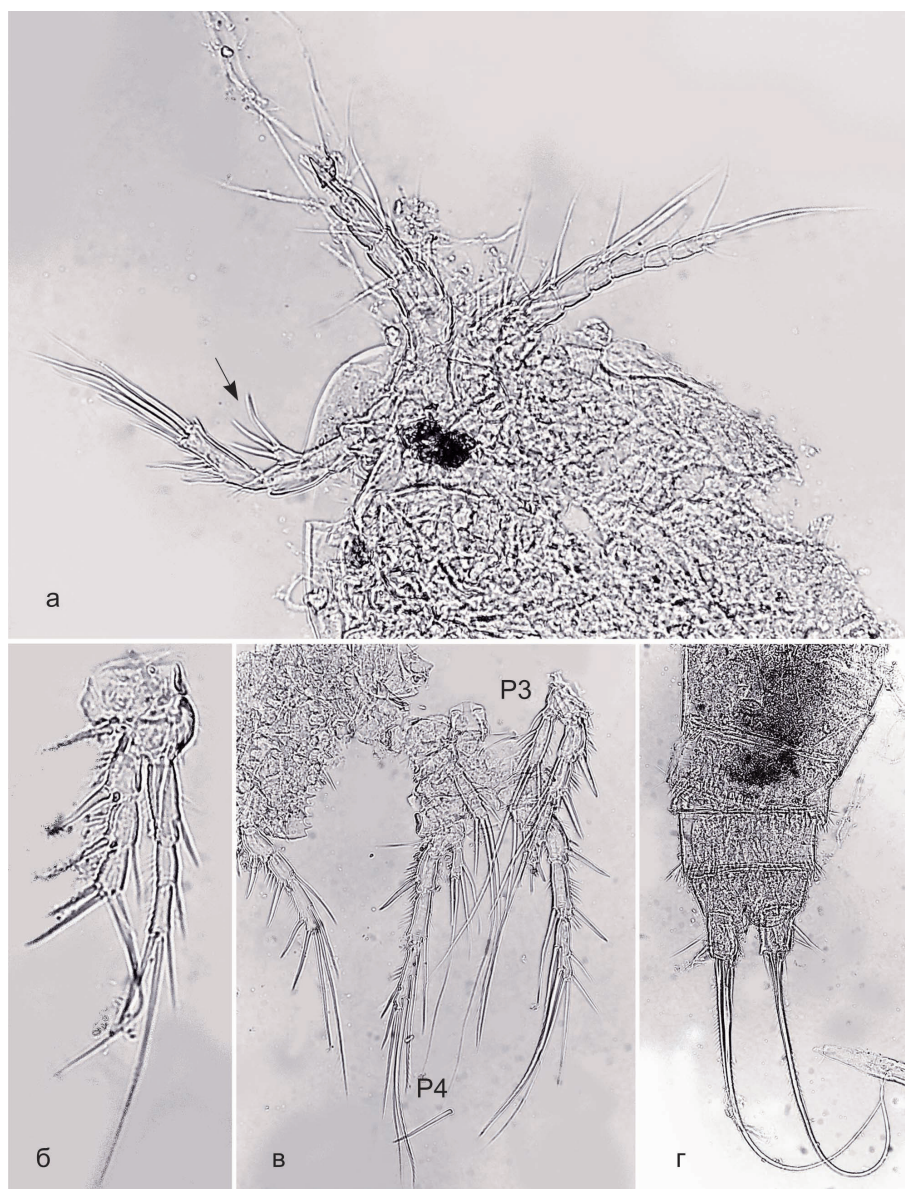


Рис. 2. Строение самки *Elaphoidella bidens* из р. Вычегда (фото), 23 июля 2018 г.: а – антеннулы, антенна с придатком (показан стрелкой); б – нога первой пары; в – ноги третьей (P3) и четвертой пар (P4); г – abdomen и каудальные ветви

Fig. 2. Structure of a female of *Elaphoidella bidens* from the Vychegda River (photo), 23 July 2018: а – antenna with adnexa (shown by the arrow); б – first leg; в – third (P3) and fourth (P4) legs; г – abdomen and caudal rami

ческих и субтропических областей Старого и Нового света: прудах, каналах, озерах, рисовых чеках и т.д. (Боруцкий, 1952; Damian-Georgescu, 1970; Lewis, 1972; Reid, 2001; Apostolov, 2007; Fefilova, Alekseev, 2018). В Европе его наиболее северные указания от-

носятся к Ладожскому озеру (Sarkka, 1995), оз. Глубокому в Московской области (Фефилова, 2017), Рыбинскому водохранилищу (Гусаков, 2007). В США, например, вид (форма *E. bidens coronata* G.O. Sars 1904) распространен от Миннесоты до Луизианы (Reid,

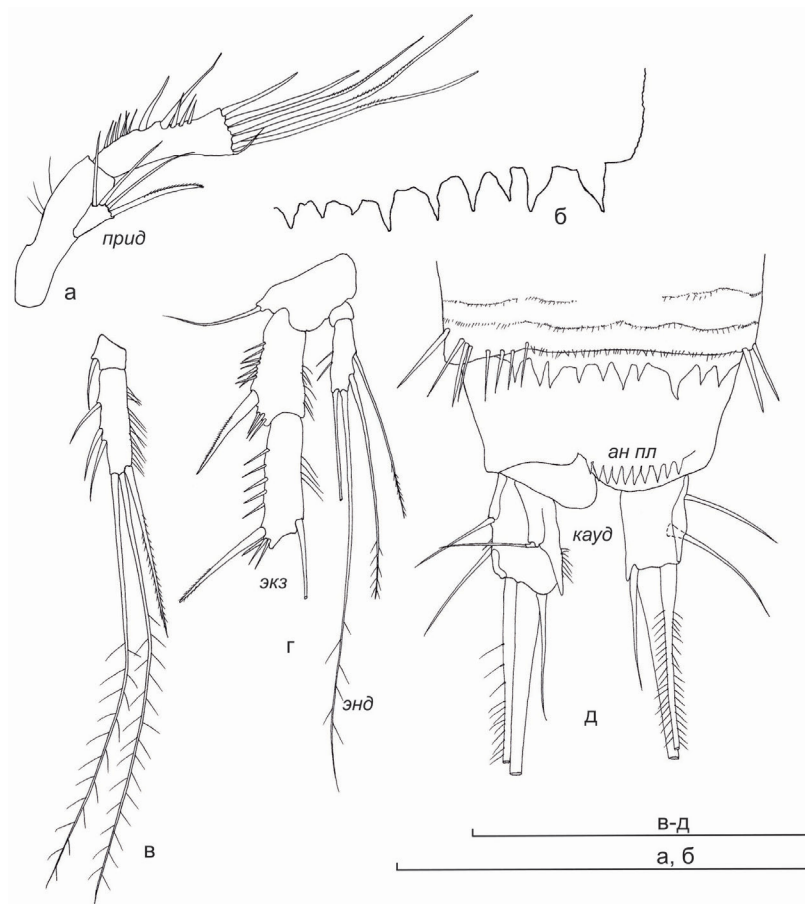


Рис. 3. Строение самки *Elaphoidella bidens* из р. Вычегда, 23 июля 2018 г.: а – антенна; б – задний край сегмента тела; в – эндоподит ноги третьей пары; г – нога четвертой пары (экзоподит – частично); д – анальный сегмент и каудальные ветви дорсально; прид – придаток антенны, экз – экзоподит, энд – эндоподит, ан пл – анальная пластинка, кауд – каудальные ветви. Масштаб: 0,1 мм

Fig. 3. Structure of a female of *Elaphoidella bidens* from the Vychegda River, 23 July 2018: а – antenna; б – posterior margin of a body somite; в – endopod of third leg; г – fourth leg (exopod – partly); д – anal somite and caudal rami dorsally; прид – appendage of antenna, экз – exopod, энд – endopod, ан пл – anal operculum, кауд – caudal rami. Scale: 0.1 mm

Williamson, 2010), есть указания *E. bidens* для Канады (Neilson, Fuller, 2018). Однако по сравнению с *E. gracilis* *E. bidens* проявляет себя как более теплолюбивый. Так, в литорали Рыбинского водохранилища из гарпактикоид только *E. bidens* (наряду с *Nitocrella hibernica* Brady 1880) не пережила на постэмбриональных стадиях промерзание водоема, остальные представители отряда оказались после восстановления благоприятных условий вполне жизнеспособными (Гусаков, 2007). На Борнео

E. bidens нормально развивается в водоемах при температуре 30-31 °С (Alekseev et al., 2016; Fefilova, Alekseev, 2018), в Пуэрто-Рико – выживает в термальных водах (Reid, 2001). Очевидно, что температурные предпочтения для этого вида сдвинуты относительно *E. gracilis* в сторону более высоких значений и *E. bidens* можно охарактеризовать по отношению к температуре как stenothermный термофильный таксон. Об этом свидетельствует также приуроченность этой гарпактикоиды в

умеренной зоне к крупным глубоким водоемам (Ладожское озеро, Рыбинское водохранилище, оз. Глубокое), которые зимой в большей части своей акватории никогда не промерзают до дна. При таких температурных предпочтениях *E. bidens* находка этого вида в р. Вычегда вызывает интерес.

Климатические условия в пункте обнаружения нового вида достаточно суровые для развития термофильных форм: среднегодовая температура воздуха здесь составляет около 0 °С, зимой водоемы устойчиво покрыты льдом (Голдина, Овчинникова, 1964). Однако известно, что эти таксоны могут присутствовать как азональный элемент в составе фауны подогреваемых и незамерзающих вод некоторых регионов, причем как в качестве реликтов, так и в качестве неозндемиком (Тахтеев и др., 2010; Болотов и др., 2016).

Очевидно, что широкого распространения в регионе исследований *E. bidens* не получила, вселение вида произошло относительно недавно на небольшом участке русла реки и связано оно с подогреваемыми сточными водами очистных сооружений лесоперерабатывающего комплекса, основное влияние которых проявляется в зимний период, летом температура подогретых вод соответствует фоновым. Остается открытым вопрос о возможных источнике и способе проникновения вида в новое для него местообитание за пределами основного ареала. Наиболее вероятным кажется внесение рачка в реку с очищенными сточными водами, так как в резервуарах для их отстаивания выявлена своеобразная по составу беспозвоночных фауна, в которой тем не менее не найдены веслоногие раки (Конова О.Н., Батурина М.А., устное сообщение). В то же время многие виды копепод, в частности гарпактикоид, встречаются по всему миру в водопроводных системах, фильтрах, фонтанах, аквариумах и тому подобных био-

топах, созданных человеком, хотя *E. bidens* для них не указана (Reid, 2001).

Другим источником нового вида в р. Вычегда может быть природный водоем, расположенный в пределах его основного ареала. Существуют подтверждения того, что диапазирующие копеподы расселяются на большие расстояния в кишечнике рыб (Bartholme et al., 2005) и водоплавающих птиц (Frisch et al., 2007). Копеподы на любых стадиях могут распространяться человеком при использовании лодок, а также ведер, канистр для перевоза воды и даже на орудиях отбора гидробиологических проб (Koksvik et al., 2017; Абрамова, Жулай, 2016). Дополнительным преимуществом *E. bidens* к колонизации новых местообитаний является редкая для веслоногих раков способность этого вида к однополному размножению самок в отсутствие самцов. Такая особенность биологии приписывается нескольким видам *Elaphoidella* на основании резкого дефицита самцов в популяциях или того, что до сих пор изучены только самки, однако для *E. bidens* она достоверно известна и подтверждена экспериментально (Боруцкий, 1952). В популяциях распространенной на северо-востоке европейской части России *E. gracilis* зарегистрированы особи обоих полов и самцы не редки (Фефилова, 2015).

Анализ морфологии найденной в р. Вычегда *E. bidens* показал сходство этой особи в вооружении сегментов тела (рис. 3б), числе щетинок на придатке антенны (рис. 2а; 3а), числе придатков на эндоподитах конечностей первой, третьей и четвертой пар (рис. 2б, в; 3в, г), строении каудальных ветвей и анальной пластинки (рис. 2г; 3д) с рачками из оз. Глубокое в Московской области (Фефилова, 2017), Румынии (Damian-Georgescu, 1970), Новой Зеландии (Lewis, 1972), Борнео и Вьетнама (Apostolov, 2007; Feflova, Alekseev, 2018).

Экологические и географические морфологические маркеры для гарпактикоид пока не определены (Kochanova et al., 2018). Слабая изученность внутривидовой и популяционной изменчивости этой группы ракообразных не позволяет сделать заключение на основании наибольшего морфологического сходства *E. bidens* из Вычегодского бассейна и субтропических и тропических областей о происхождении, например, вычегодской находки, так как в формировании этого сходства неизвестной остается роль экологических факторов.

Заключение

Теплолюбивый вид гарпактикоиды найден к северо-востоку от своего известного ареала, его присутствие в р. Вычегда связано с тепловым загрязнением водоема. Вне зависимости от пути проникновения

вида в новое местообитание (со сточными водами из очистных сооружений или из природного водоема, расположенного южнее) его находка свидетельствует о возможном направлении динамики состава сообществ реки при антропогенном изменении условий среды. Обнаружение нового для региона таксона мейобентической копеподы свидетельствует о существующем потенциале расселения этих малоподвижных организмов, их способности к колонизации новых местообитаний при потеплении. Успешному расселению *E. bidens* могли способствовать зоогеографические и биологические особенности этого всемерно распространенного вида: относительная близость местонахождений наиболее северных нативных популяций, факультативное однополое размножение, широкая биотопическая приуроченность.

Благодарности / Acknowledgements

Автор благодарен М.А. Батуриной за материал: пробы ракообразных из бентоса р. Вычегда. Исследования выполнены в рамках госзадания отдела экологии животных Института биологии Коми НЦ УрО РАН (№№ АААА-А17-117112850235-2; 0414-2018-0005), Комплексной программы УрО РАН (№№ АААА-А18-118011390005-9; 18-4-4-37), при частичной поддержке гранта РФФИ 18-44-110017 p_a.

The author would like to thank M.A. Baturina for providing the material: samples of crustaceans from benthos of the Vychegda River. The work was performed to implement the State Assignment to the Animals Ecology Department of the Institute of Biology, Komi SC UrDRAS (АААА-А17-117112850235-2; 0414-2018-0005), UrD RAS Integrated Program (АААА-А18-118011390005-9; 18-4-4-37), and, partly, the project for the RFBR grant 18-44-110017 p_a.

Список литературы / References

Абрамова Е.Н., Жулай И.А. (2016) Появление новых видов зоопланктона в водоемах дельты р. Лены. *Труды Зоологического института РАН*, 320(4): 473-487 [Abramova E.N., Zhulay I.A. (2016) The occurrence of the new zooplankton species in the Lena River Delta. *Proceedings of the Zoological Institute RAS* [Trudy Zoologicheskogo instituta RAN], 320(4): 473-487 (in Russian)]

Болотов И.Н., Аксенова О.В., Беспалая Ю.В., Спицын В.М. (2016) Эндемизм фауны пресноводных рыб в геотермальных регионах: обзор молекулярно-биогеографических исследований. *Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Серия: Естественные науки*, 1: 29-50 [Bolotov I.N., Aksenova O.V., Bepalaya Y.V., Spitsyn V.M. (2016) Endemism of freshwater

fish fauna in the geothermal regions: a review of the molecular and biogeographic studies. *Vestnik of Northern (Arctic) Federal University. Series "Natural Sciences"* [Vestnik Severnogo (Arkticheskogo) federal'nogo universiteta. Seriya: estestvennye nauki], 1: 29-50 (in Russian)]

Боруцкий Е.В. (1952) *Harpacticoida пресных вод. Фауна СССР. Т. 3, вып. 4. Ракообразные.* М., Л., Изд-во Академии наук СССР, 425 с. [Borutskiy E.V. (1952) *Harpacticoida of freshwater. Fauna of USSR. Vol. 3, Issue 4. Crustaceans.* Moscow, Leningrad, Academy of Sciences of USSR, 425 p. (in Russian)]

Голдина Л.П., Овчинникова А.И. (1964) Годовые суммы осадков и средние годовые температуры воздуха. *Атлас Коми АССР.* С.В. Калесник (ред.) М., Главное управление геодезии и картографии Государственного геологического комитета СССР, с. 28 [Goldina L.P., Ovchinnikova A.I. (1964) Total annual precipitation and average annual air temperatures. *Atlas of Komi ASSR.* S.V. Kalesnik (ed.) Moscow, General Directorate of Geodesy and Cartography of the State Geological Committee of the USSR, p. 28 (in Russian)]

Гусаков В.А. (2007) *Мейобентос Рыбинского водохранилища.* М., Товарищество научных изданий КМК, 155 с. [Gusakov V.A. (2007) *Meiobenthos of the Rybinsk Reservoir.* Moscow, KMK Scientific Press, 155 p. (in Russian)]

Тахтеев В.В., Плешанов А.С., Егорова И.Н., Судакова Е.А., Окунева Г.Л., Помазкова Г.И., Ситникова Т.Я., Кравцова Л.С., Рожкова Н.А., Галимзянова А.В. (2010) Основные особенности и формирование водной и наземной биоты термальных и минеральных источников Байкальского региона. *Известия Иркутского государственного университета. Серия: Биология. Экология*, 3(1): 33–36 [Takhteev V.V., Pleshanov A.S., Egorova I.N., Sudakova E.A., Okuneva G.L., Pomazkova G.I., Sitnikova T.Ya., Kravtsova L.S., Rozhkova N.A., Galimzjanova A.V. (2010) The general peculiarities and genesis of a water and ground biota of thermal and mineral springs in Baikalian region. *The Bulletin of Irkutsk State University. Series "Biology. Ecology"* [Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya "Biologiya. Ekologiya"], 3(1): 33–36 (in Russian)]

Фефилова Е.Б. (2015) *Фауна европейского Северо-Востока России. Т. XII. Веслоногие раки (Copepoda).* М., Товарищество научных изданий КМК, 319 с. [Fefilova E.B. (2015) *Fauna of the European North-East of Russia. Vol. 12. Copepods (Copepoda).* Moscow, KMK Scientific Press, 319 p. (in Russian)]

Фефилова Е.Б. (2017) Исследования фауны гарпактикоид (Harpacticoida, Copepoda, Crustacea) озера Глубокого. *Гидробиологическая станция на Глубоком озере: Труды.* Н.М. Коровчинский (ред.) М., Товарищество научных изданий КМК, с. 107-118 [Fefilova E.B. (2017) The faunistic study of harpacticoids (Harpacticoida, Copepoda, Crustacea) of Lake Glubokoe. *Proceedings of the Hydrobiological Station "Lake Glubokoe".* N.M. Korovchinsky (ed.) Moscow, KMK Scientific Press, p. 107-118 (in Russian)]

Alekseev V.R., Yusoff F.M., Fefilova E.B. (2016) Continental copepod biodiversity in North-Eastern Borneo, Malaysia. *Arthropoda Selecta*, 25(2): 183–197

Apostolov A. (2007) Notes sur les harpacticoides cavernicoles (Crustacea: Copepoda) de Vietnam du nord. *Historia naturalis bulgarica*, 18: 65–73

Bartholme S., Samchyshyna L., Santer B., Lampert W. (2005) Subitaneous eggs of freshwater copepods pass through fish guts: survival, hatchability, and potential ecological implications. *Limnology and Oceanography*, 50(3): 923–929

- Caramujo M.-J., Boavida M.-J. (2009) The practical identification of harpacticoids (Copepoda, Harpacticoida) in inland waters of Central Portugal for applied studies. *Crustaceana*, 82(4): 385-409
- Damian-Georgescu A. (1970) *Fauna Republicii Socialiste România. Crustacea. Volumul IV. Fascicula II. Copepoda. Harpacticoida*. Bucuresti, Editura Academiei republicii Socialiste Romania, 249 p.
- Fefilova E.B., Alekseev V.R. (2018) A new species and new records of harpacticoids (Crustacea: Copepoda: Harpacticoida) from North-Eastern Borneo. *Zoosystematica Rossica*, 27(2): 205-217
- Fiers F., Ghenne V. (2000) Cryptozoic copepods from Belgium: diversity and biogeographic implications. *Belgian Journal of Zoology*, 130(1): 11-19
- Frisch D., Green A.J., Figuerola J. (2007) High dispersal capacity of a broad spectrum of aquatic invertebrates via waterbirds. *Aquatic Sciences*, 69(4): 568-574
- Green J. (1959) Hemoglobin and the habitat of the harpacticoid copepod *Elaphoidella gracilis* (Sars). *Nature*, 183: 1834
- Kochanova E., Gaviria S. (2018) Intergative taxonomy of the freshwater harpacticoid *Attheyella crassa* G.O. Sars, 1863 (Crustacea: Copepoda: Canthocamptidae) in the Palearctic region. *Invertebrate Zoology*, 15(3): 267-276
- Kochanova E.S., Fefilova E.B., Sukhikh N.M., Velegzhaninov I.O., Shadrin D.M., Pylina Y.I., Alekseev V.R. (2018) Morphological and molecular-genetic polymorphism of *Canthocamptus staphylinus* Jurine (Harpacticoida, Copepoda, Crustacea). *Inland Water Biology*, 11(2): 111-123
- Koksvik J.I., Jensen T.C., Kjærstad G. (2017) *Hetercope borealis* in Norway – a copepod on the move, or on the edge of its natural distribution? *Fauna Norvegica*, 37: 14-19
- Lewis M.H. (1972) Freshwater harpacticoid copepods of New Zealand. 1. *Attheyella* and *Elaphoidella* (Canthocamptidae). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 6(1-2): 23-47
- Neilson M., Fuller P. (2018) USGS Nonindigenous Aquatic Species database. Version 1.102. United States Geological Survey. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/ijccz9> accessed via GBIF.org on 2018-12-03
- Reid J.W. (2001) A human challenge: discovering and understanding continental copepod habitats. *Hydrobiologia*, 453: 201–226
- Reid J.W., Williamson C.E. (2010) Copepoda. *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. Thorp J.H., Covich A.P. (eds.) London, Academic Press, p. 829-900
- Sarkka J. (1995) Profundal meiofauna in two large lakes: Influence of pollution and bathymetric differences. *Archiv fur Hydrobiologie*, 132(4): 453-493
- Wells J.B.J. (2007) An annotated checklist and keys to the species of Copepoda Harpacticoida (Crustacea). *Zootaxa*, 1568: 1-872
- World of Copepods*. Copepoda taxon details. *Elaphoidella* Chappuis, 1929 / World Register of Marine Species (WoRMS) <http://www.marinespecies.org/copepoda/aphia.php?p=taxdetails&id=347106> (Searched on 6 February 2019)

DOI 10.17516/1997-1389-0318

УДК 574.52

A Comparative Analysis of the Mouthpart Structures of Two *Epischura* Species (Copepoda, Calanoida) from Lakes Differing in their Trophic Status

Elena Yu. Naumova* and Igor Yu. Zaidykov

*Limnological Institute SB RAS
Irkutsk, Russian Federation*

Received 13.11.2018, received in revised form 15.04.2019, accepted 22.06.2019, published online 30.04.2020

Abstract. Planktonic copepods, being a connecting link between primary production and higher order consumers, are often a key component of the food net in limnetic ecosystems. Many studies indicate a strong relationship between feeding mode and the structure of the mouthparts of copepods. Early studies attributed members of the genus *Epischura* to different groups according to their feeding mode and assumed that the species inhabiting the territory of Asia were only adapted to feeding on phytoplankton. We compared the fine morphology of the mouthparts of the Asian species, *Epischura baikalensis* and *E. chankensis*, living in different environments. The measurements were made using electron and light microscopy. The mesh sizes of the food capture net formed by the setae and setules ranged between 3.2 μm for *E. chankensis* and 9.1 μm for *E. baikalensis*. The area presumably covered by the first maxillae was 13215 μm^2 and 66470 μm^2 , respectively. The resistance force of one seta is ten times higher for *E. baikalensis* than for *E. chankensis*. According to the results of calculations of hydrodynamic characteristics based on Reynolds number, these species are unable to filter food particles, but they capture them by drawing them into the mouth. The significant difference in the length of the oral appendages indicates that *E. baikalensis* is better adapted to living in an oligotrophic lake. For feeding on small particles at low concentrations, it is more beneficial to have long oral appendages even at high energy costs.

Keywords: calanoid copepods, herbivorous feeding, morphology, mouthparts.

Citation: Naumova E.Yu., Zaidykov I.Yu. A comparative analysis of the mouthpart structures of two *Epischura* species (Copepoda, Calanoida) from lakes differing in their trophic status. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2020, 13(4), 453–463. DOI: 10.17516/1997-1389-0318

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: elena.baikalensis@gmail.com

ORCID: 0000-0001-5829-9138 (Naumova E.); 0000-0001-6669-682X (Zaidykov I.)

Сравнительный анализ строения ротовых конечностей двух видов рода *Epischura* (Copepoda, Calanoida) из озер с разным трофическим статусом

Е.Ю. Наумова, И.Ю. Зайдыков
Лимнологический институт СО РАН
Российская Федерация, Иркутск

Аннотация. Планктонные копеподы из-за своей связующей роли между первичной продукцией и консументами более высоких порядков часто являются ключевым компонентом пищевой сети лимнических экосистем. Многие исследования указывают на сильную связь между пищевым статусом и структурой ротовых частей у копепод. Ранние исследования отнесли представителей рода *Epischura* к разным группам по способу захвата пищи. Предполагалось, что виды, обитающие на территории Азии, приспособлены к питанию только фитопланктоном. В данной работе мы сравнили тонкую морфологию ротовых частей азиатских видов *Epischura baikalensis* и *E. chankensis*, живущих в разных экологических условиях. Промеры проводились с использованием электронной и световой микроскопии. Средние длины ячеек сетки для сбора пищи, образованной сетулами на вторых максиллах (Mx2), составляли 3,2 мкм для *E. chankensis* и 9,1 мкм для *E. baikalensis*. Рассчитанная площадь, предположительно покрываемая первыми максиллами (Mx1), составляла 13215 мкм² и 66470 мкм² соответственно. Сила сопротивления при движении одной сеты для *E. baikalensis* в десять раз выше, чем у *E. chankensis*. По результатам расчетов гидродинамических характеристик на основании промеров эти виды не имеют возможности отфильтровать пищевые частицы и захватывают их, подгоняя к ротовому отверстию. Обнаруженная нами значительная разница в длине ротовых придатков свидетельствует о лучшей приспособленности *E. baikalensis* к обитанию в олиготрофном водоеме. Удлинение конечностей увеличивает площадь рецепции и возможности эффективного захвата мелких частиц. При мелкой и малочисленной пище выгоднее наличие длинных конечностей, даже если они увеличивают затраты на движение ими.

Keywords: питание копепод, морфология, ротовые конечности.

Цитирование: Наумова, Е.Ю. Сравнительный анализ строения ротовых конечностей двух видов рода *Epischura* (Copepoda, Calanoida) из озер с разным трофическим статусом / Е.Ю. Наумова, И.Ю. Зайдыков // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2020. 13(4). С. 453–463. DOI: 10.17516/1997-1389-0318

Введение

Питание – одна из основных функций организма. Морфология ротовых придатков артропод (и в частности ракообразных) актуальна не только для диагностики видов, но и для сравнительных исследований и филогене-

тических реконструкций (Dahl, Hessler, 1982; Scholtz et al., 1998; Browne, Patel, 2000; Bitsch, Bitsch, 2004; Naumova et al., 2015). Многие исследования указывают на сильную связь между пищевым статусом и структурой ротовых частей у копепод (Turner, 1978; Ohtsuka,

Onbe, 1991; Romano et al., 1999). Планктонные каланиды из-за своей связующей роли между первичной продукцией и консументами более высоких порядков часто являются ключевым компонентом пищевой сети лимнических экосистем. Питание каланид не является истинно фильтрующим: они сканируют произведенный ими ток воды; но механизм питания все еще не полностью понят и не описан (Киѳбое, 2011). Выявление морфологических маркеров способа питания и образа жизни ракообразных упростило бы изучение их экологии.

Различные виды каланид выполняют последний этап захвата пищевых частиц щетинками, действующими на числах Рейнольдса (Re) критического диапазона (от 1 до 10^{-2}), в котором происходит переход между веслоподобным и ситоподобным поведением конечности (Koehl, 1981; Koehl, Strickler, 1981; Koehl, 1992, 1995). Ранние исследования отнесли представителей рода *Epischura* к разным группам по способу захвата пищи: азиатские виды считаются абсолютными фильтраторами, американские – образуют смешанный тип, использующий и фильтрацию, и хватание (Монаков, 1998). Например, после изучения тонкой морфологии ротовых конечностей азиатский *Epischura baikalensis* Sars, 1900 был охарактеризован как фильтратор, способный захватывать частицы размером 1 мкм (Афанасьева, 1989). В данной работе мы сравнили тонкую морфологию ротовых частей двух представителей одного рода каланид, живущих в разных экологических условиях.

E. baikalensis живет в большом, древнем, самом глубоком в мире озере Байкал и считается эндемиком озера. Тем не менее этот вид проник по реке Ангара в Иркутское водохранилище, а в Братском основал самовоспроизводящуюся популяцию (Афанасьева, 1977; Башарова, 1978; Аннотированный список..., 2004). Байкал – олиготрофное озеро, для него

характерно в течение года развитие двух пиков фитопланктона: крупноклеточного весеннего и мелкоклеточного осеннего. В некоторые годы осенний пик меньше весеннего в 100 раз (Popovskaya, 2000). Во время весеннего пика в разные годы в 100-метровой фотической зоне может создаваться продукция водорослей до $250 \text{ г } C_{\text{орг}}/\text{м}^2$, при этом численность диатомовых водорослей возрастает до 250 тыс. кл./л (Shchur, Bondarenko, 2012). Межгодовые колебания биомассы весеннего фитопланктона составляют от 30 до $2800 \text{ мг}/\text{м}^3$ (Popovskaya, 2000). Таким образом, байкальская эпишура обитает в условиях резко меняющихся по сезонам и годам основных пищевых ресурсов (в том числе и по структуре альгоценоза), включая ситуации их крайней ограниченности. Основу рациона эпишуры составляют планктонные водоросли, второстепенное место принадлежит бактериопланктону (Кожова, 1953, 1956; Афанасьева, Мессинева, 1981; Наумова, 2006). В некоторые сезоны большая часть потребляемых этими копеподами частиц меньше 5 мкм, это связано с преобладанием в пищевом комке цианобактерий (Наумова и др., 2001). Заметные сезонные изменения температуры громадной толщи вод в Байкале охватывают лишь верхний слой воды до глубин 200-250 м. В центральной области озера верхний слой воды редко летом прогревается выше 12-14 °С. *E. baikalensis* встречается при температуре воды от 0 до 13 °С (Афанасьева, 1977).

E. chankensis Rylov, 1928 довольно широко распространен в бассейне реки Амур, включая озеро Ханка (Приморский край) и пойменные озера, отмечен и в самом Амуре. Данный вид был встречен в пресных водоемах Китая (Боруцкий, 1961). *E. chankensis*, обитающий в мелководном мезотрофном озере Ханка, питается водорослями и детритными частицами, флуктуации концентрации

которых в течение безледного периода незначительны. Высокая мутность озера связана с большим содержанием взвешенного вещества (от 11,8 до 154,0 мг/л), которое поднимается со дна озера во время волнения (Апонасенко и др., 2000). Наличие подобной взвеси в водоеме очень важно для всей экосистемы. Частицы, состоящие из минерального вещества, абсорбированного на частицах органического вещества, и покрытые бактериальной пленкой, являются пищей для планктонных животных, т.е. могут рассматриваться как дополнительное звено в пищевой цепи (Остапеня, 1988). Данные о составе пищевого комка в разные сезоны показывают, что *E. chankensis* потребляет минеральные и детритные частицы размером 2-10 мкм (Наумова, Барабанщиков, 2008). После полного разрушения ледового покрова температура воды в озере Ханка постепенно растет и достигает максимума в первой декаде августа, когда ее среднемесячные значения колеблются около 24 °С. В безледный период, благодаря мелководности водоема и сильному ветровому перемешиванию, вертикальное распределение температуры воды в озере близко к гомотермии (Апонасенко и др., 2000).

Материалы и методы

Для исследования использовались половозрелые самки *E. baikalensis* и *E. chankensis*. *E. baikalensis* собран в озере Байкал. Образцы *E. chankensis* из озера Ханка любезно предоставлены Е.И. Барабанщиковым. Пробы фиксированы 4%-ным формалином. Для исследования морфологии рачков при помощи электронного сканирующего микроскопа (СЭМ) QUANTA 200 фирмы FEI образцы отмывались в дистиллированной воде и сушились сменой спиртов (30 %, 50 %, 70 %, 96 %), а остатки спирта удалялись с помощью гексаметил-

дисилазана (Laforsch, Tollrian, 2000), после чего напылялись золотом.

В данном исследовании проведены промеры общей длины тела рачков (от рострума до конца фуркальных ветвей) под световым микроскопом. Измерения длины вторых антенн, пальпы мандибулы, первой и второй максиллы и их сет (рис. 1) проводились по фотографиям, полученным на СЭМ, с использованием программы ImagePro 4.0.

Площадь, предположительно покрываемая максиллами для захвата пищи (F_3), была посчитана как $F_3 = L_{mx} * L_s * 2$, где L_{mx} – средняя длина максилл, мкм; L_s – средняя длина сет, мкм (Норр, Маьер, 2005).

Расчеты числа Рейнольдса проводились по формуле:

$Re = (\rho * V * L) / \mu$, где ρ – плотность жидкости, кг/м³, V – скорость объекта, м/с, L – длина объекта, м, μ – коэффициент динамической вязкости жидкости, кг/(м · с).

Скорость движения конечностей (V , м/с) вычисляли, используя частоту вращения 50 Гц, взятую из литературных данных (Vanderploeg, Paffenhof, 1985) для организмов с близкими размерными характеристиками, и траекторию движения самой дальней части придатка (средняя длина конечности плюс средняя длина сет), исходя из полученных нами измерений.

Сила сопротивления (F , (кг · м)/с²) при малых значениях Re посчитана по закону Стокса:

$F = \mu * V * I$, где μ – коэффициент динамической вязкости жидкости, кг/(м · с), V – скорость движения тела относительно жидкости, м/с, I – характерный размер тела (для цилиндра $I = \pi * D * L$, где D – диаметр, а L – длина сет, м).

Результаты

При проведении СЭМ-исследования мы обнаружили, что вторые антенны



Рис. 1. СЭМ фотография *E. baikalensis*. An 1 – первая антенна, An 2 – вторая антенна, Mb – мандибула, Mx1 – первая максилла, Mx2 – вторая максилла, Mp – максиллипеда, P 1 – плавательные ноги

Fig. 1. Scanning electron micrographs of *E. baikalensis*: An 1 – first antenna, An 2 – second antenna, Mb – mandible, Mx1 – first maxilla, Mx2 – second maxilla, Mp – maxilliped, P 1 – swimming legs

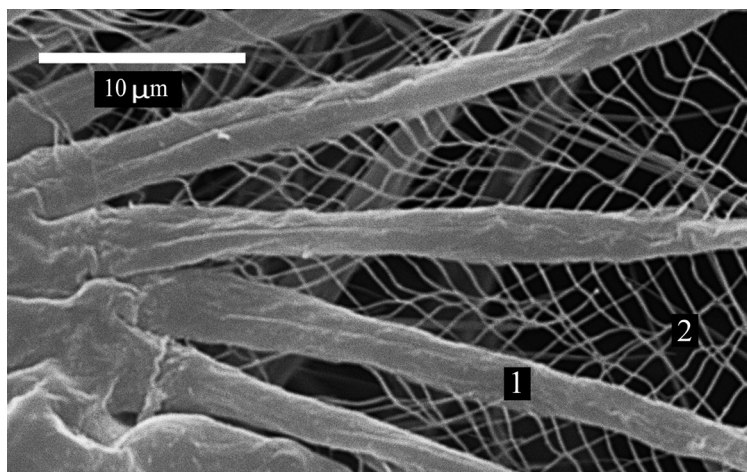


Рис. 2. Участок сет и сетул на первой максилле (Mx1) *E. baikalensis*. 1 – сета, 2 – сетулы

Fig. 2. Scanning electron micrographs of setae on the first maxilla (Mx1) of *E. baikalensis*. 1 – seta, 2 – setules

(An2) и пальпы мандибулы *E. chankensis* и *E. baikalensis* несут по несколько длинных гладких сет (щетинок). Первая и вторая максиллы (Mx1 и Mx2) и максиллипеды (Mp) обоих видов имеют сети, покрытые небольшими сетулами. Результаты измерения ко-

Таблица 1. Результаты измерений длины тела и ротовых конечностей двух видов рода *Epischura* (\pm SD(N), где N – число измерений, SD – стандартное отклонение)Table 1. Body length and characteristics of oral limbs of *Epischura* species (\pm SD(N), N – number of measurements)

Название объекта, единица измерения	<i>E. baikalensis</i>	<i>E. chankensis</i>
Длина тела, мкм	1184 \pm 84,1 (30)	864 \pm 60,2 (25)
Длина вторых антенн, мкм	230,2 \pm 36,9 (10)	176,2 \pm 32,8 (10)
Длина сет вторых антенн, мкм	261 \pm 68,9 (10)	198 \pm 67,2 (10)
Длина пальпы мандибулы, мкм	170,5 \pm 18,2 (10)	80,5 \pm 15,1 (10)
Длина сет пальпы мандибулы, мкм	263,1 \pm 70,2 (10)	111,8 \pm 40,4 (10)
Длина первой максиллы Mx1, мкм	144,5 \pm 21,3 (30)	69,7 \pm 16,1 (25)
Длина сет первой максиллы Mx1, мкм	230,7 \pm 35,2 (25)	94,8 \pm 40,2 (25)
Диаметр сет первой максиллы Mx1, мкм	2,4 \pm 1,3 (180)	1,7 \pm 0,7 (180)
Длина сетул первой максиллы Mx1, мкм	10,9 \pm 2,3 (37)	12,7 \pm 2,3 (25)
Диаметр сетул первой максиллы Mx1, мкм	0,29 \pm 0,06 (25)	0,29 \pm 0,08 (112)
Расстояние между сетулами первой максиллы Mx1, мкм	1,03 \pm 0,31 (102)	0,34 \pm 0,18 (106)
Длина второй максиллы Mx2, мкм	165,8 \pm 21,3 (5)	98,7 \pm 11,3 (4)
Длина сет второй максиллы Mx2, мкм	181,5 \pm 41,1 (40)	83,0 \pm 17,8 (31)
Диаметр сет второй максиллы Mx2, мкм	3,57 \pm 0,78 (150)	3,15 \pm 1,12 (150)
Расстояние между сетами второй максиллы Mx2, мкм	20,9 \pm 8,7 (25)	8,6 \pm 3,3 (20)
Длина сетул второй максиллы Mx2, мкм	10,7 \pm 2,6 (150)	7,9 \pm 2,4 (120)
Расстояние между сетулами второй максиллы Mx2, мкм	9,1 \pm 2,7 (100)	3,2 \pm 0,7 (120)
Площадь Fз для Mx1, мкм ²	66 470	13 215
Площадь Fз для Mx2, мкм ²	30 089	17 572

неностей приведены в табл. 1. У обоих видов сетулы на Mx1 создают плотную сеть (рис. 2). Средняя длина ячейки сети, образованной сетами и сетулами Mx1, составляет около 1 мкм для *E. baikalensis* и 0,3 мкм для *E. chankensis*. Размер ячейки сети, образованной сетами и сетулами на Mx2, составляет 3,2 мкм для *E. chankensis* и 9,1 мкм для *E. baikalensis*. При этом диаметр (толщина) самих сетул не различается как между этими двумя видами, так и между Mx1 и Mx2 каждого вида.

Длина сет на всех оральных придатках *E. baikalensis* больше, чем *E. chankensis*, в некоторых случаях более чем в два раза. Также значительно различается длина конечностей. Отношение средней длины тела к средней длине Mx1 составляет у *E. chankensis* 12,3, а

у *E. baikalensis* 8,2. Отношение длины тела к длине Mx2 у этих видов отличается не так сильно и у *E. chankensis* составило 8,6, а у *E. baikalensis* 7,2. Отношение длины тела к длине сет Mx2 составило 10,8 у *E. chankensis* и 6,9 у *E. baikalensis*. Таким образом, *E. baikalensis* имеет ротовые конечности значительно длиннее, чем *E. chankensis*. Поэтому и площадь, покрываемая Mx2 у *E. chankensis*, почти в два раза меньше, чем у *E. baikalensis*. Площадь, которую охватывают Mx1, у этих видов различается почти в пять раз (табл. 1).

Опираясь на эти данные, мы вычислили, что скорость движения средней части Mx1 при вероятной частоте 50 Гц при питании водорослями (Vanderploeg, Paffenhofner, 1985) составляет $45,2 \cdot 10^{-3}$ м/с для *E. baikalensis* и

Таблица 2. Число Рейнольдса, посчитанное для сет первой (Mx1) и второй максиллы (Mx2) при разной температуре воды

Table 2. The Reynolds number for the first maxilla (Mx1) and second maxilla (Mx2) at different water temperatures

Температура, °C	<i>E. baicalensis</i> Mx1	<i>E. chankensis</i> Mx1	<i>E. baicalensis</i> Mx2	<i>E. chankensis</i> Mx2
0	0,15	0,08	0,22	0,10
12	0,22	0,07	0,30	0,14
25	0,28	0,08	0,38	0,17

Таблица 3. Сила сопротивления (F) для одной сеты первой (Mx1) и второй максиллы (Mx2) при разной температуре воды

Table 3. The resistance force (F) for the first maxilla (Mx1) and second maxilla (Mx2) at different water temperatures

Температура, °C	<i>E. baicalensis</i> Mx1	<i>E. chankensis</i> Mx1	<i>E. baicalensis</i> Mx2	<i>E. chankensis</i> Mx2
0	$3,64 \cdot 10^{-13}$	$0,47 \cdot 10^{-13}$	$4,02 \cdot 10^{-13}$	$0,40 \cdot 10^{-13}$
12	$2,71 \cdot 10^{-13}$	$0,34 \cdot 10^{-13}$	$2,93 \cdot 10^{-13}$	$0,29 \cdot 10^{-13}$
25	$2,06 \cdot 10^{-13}$	$0,26 \cdot 10^{-13}$	$2,25 \cdot 10^{-13}$	$0,22 \cdot 10^{-13}$

$21,7 \cdot 10^{-3}$ м/с для *E. chankensis*. Мы использовали эту скорость, как скорость входящего потока ко второй максилле, и вычислили число Рейнольдса, на котором работают сеты (табл. 2).

Сила сопротивления одной сеты для различных конечностей, вычисленная нами, приведена в табл. 3. При той же частоте движения длинная конечность обеспечивает высокую скорость, но увеличивается сила сопротивления. Сила сопротивления при движении одной сеты для *E. baicalensis* в десять раз выше, чем у *E. chankensis*.

Обсуждение

Ряд исследований (Koehl, 1981; Koehl, Strickler, 1981; Koehl, 1995) показал, что одни виды копепод, с крупночешуйными Mx2, работающими при $Re = 1$, фильтруют пищу от воды во время сжатия, а другие виды, с мелкочешуйными, медленно движущимися

Mx2, работающими при $Re = 10^{-2}$, захватывают пищу, подтягивая порцию воды ко рту, подобно веслу. Таким образом, несмотря на то, что движения Mx2 выглядят качественно схожими у различных видов, механизмы, с помощью которых они захватывают пищу, различны, поскольку действуют на Re выше и ниже перехода от весла к сити.

В диапазоне Re от 10^{-2} до 1 небольшие изменения морфологии и поведения приводят к значительному изменению проницаемости конечности (Koehl, 1992). Основываясь на полученных данных, мы предполагаем, что оба исследованных нами вида питаются аналогично *Temora longicornis* Müller (van Duren, Videler, 2003). Так, вторая антенна, пальпа мандибулы и первая максилла у эпишуры активно движутся, создавая ток, направленный вдоль тела, от переднего конца к заднему. В это время вторая максилла делает движения, перпендикулярные этому току,

направляя его в ротовое отверстие, подобно воронке. При этом вокруг сет и сетул образуется, благодаря вязкости воды, связанный слой жидкости и частицы осаждаются на сетах Mx1 и Mx2. Связанный слой толще при медленном движении и тоньше при активном движении.

Опираясь на наши результаты (табл. 2) и в соответствии с выводами Koehl (Koehl, 1992), максиллы *E. chankensis* действуют как весло, создавая поток воды в сторону ротового отверстия. При средних температурах обитания *E. baikalensis* большая часть длины максилл работает при Re около 0,15. Таким образом, у обоих видов средние части конечности, по нашему мнению, не могут фильтровать. Полагаем, что фильтрация возможна на концах конечностей, где больше расстояние между щетинками и выше скорость. На конце длинной конечности больше фильтрация, а ближе к телу, где скорость ниже, образуется зона удержания частиц.

Вклад мелких объектов в размерный спектр частиц в озерах выше, чем в океане (Vanderploeg, Paffenhofen, 1985). При этом обнаружение рачками столь мелкого объекта как цианобактерии затруднено (Tiselius et al., 2013). Возмущенное поле вокруг движущейся конечности соизмеримо с длиной конечности (Jiang et al., 2002). Поэтому логично предположить, что удлинение конечности увеличит объем жидкости, захваченной в процессе питания. Длина конечности дает преимущество в хеморецепции, так как хеморецепция происходит в основном при касании (Vanderploeg, Paffenhofen, 1985). При длинной конечности больше площадь захвата и детекции частиц. При мелкой и малочисленной пище выгоднее наличие длинных конечностей, даже если они уве-

личивают затраты на движение ими. При крупной и многочисленной пище для осуществления захвата достаточны короткие конечности.

Высокое сопротивление конечности может свидетельствовать в пользу того, что *E. baikalensis* не совершает постоянно высокоскоростных движений, а, подобно *Diaptomus sicilis* (Vanderploeg, Paffenhofen, 1985), имеет два типа движений для питания. Активное движение совершается Mx2 при захвате крупных частиц, при высокой скорости. При пассивном движении Mx2 вибрируют на малой амплитуде, создавая течение, направляющее мелкие частицы в сторону ротового отверстия. Размер детектируемой частицы – главный фактор для осуществления активного движения захвата.

Отношение длины тела к длине первой максиллы у *E. chankensis* соизмеримо с данным параметром у *Cyclops vicinus* (Hopp, Maier, 2005). То есть относительно короткие конечности делают ее ближе к циклопам и ей становится доступно хищное питание (Wu et al., 2010).

Заключение

Особенности морфологии ротовых конечностей *E. baikalensis* и *E. chankensis* несомненно связаны с условиями в водоеме обитания в части состава и количества пищи. Обнаруженная нами значительная разница в длине ротовых придатков свидетельствует о лучшей приспособленности *E. baikalensis* к обитанию в олиготрофном водоеме. Удлинение конечностей увеличивает площадь рецепции и возможности эффективного захвата мелких частиц. Оба вида питаются седиментационным способом, подгоняя воду с частицами пищи к ротовому отверстию.

Благодарности / Acknowledgements

Работа выполнена в рамках бюджетного проекта 0345–2019–0002 (АААА-А16-116122110066-1) «Молекулярная экология и эволюция живых систем Центральной Азии в условиях глобальных экологических изменений». Автор благодарен двум анонимным рецензентам, ценные замечания которых позволили значительно улучшить работу.

This research was supported by the budget project 0345–2019–0002 (АААА-А16-116122110066-1) “Molecular Ecology and the Evolution of Living Systems in Central Asia under the Conditions of Global Ecological Changes”. The authors would like to thank the two anonymous reviewers for their insightful suggestions and careful reading of the manuscript.

Список литературы / References

Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна (2004) Т. 1(1). Новосибирск, Наука, 832 с. [An annotated list of fauna of Lake Baikal and its drainage basin (2004) Vol. 1(1). Novosibirsk, Nauka, 832 p. (in Russian)]

Апонасенко А.Д., Лопатин В.Н., Шур Л.А., Филимонов В.С., Назаров В.А. (2000) Современное состояние озера Ханка по некоторым гидробиологическим и гидрофизическим показателям. *Известия ТИНРО*, 127: 535-558 [Aponassenko A.D., Lopatin V.N., Shchur L.A., Filimonov V.S., Nazarov V.A. (2000) Modern state of Khanka Lake by some hydrobiological and hydrophysical indices. *Transactions of the Pacific Research Institute of Fisheries and Oceanography* [Izvestiya TINRO], 127: 535-558 (in Russian)]

Афанасьева Э.Л. (1989) Строение и онтогенез конечностей синцефалона у *Epischura baicalensis* Sars (Copepoda, Calanoida). *Черви, моллюски, членистоногие*. Новосибирск, Наука, с. 210–226 [Afanas'eva E.L. (1989) Structure and ontogeny of sincephalon limbs in *Epischura baicalensis* Sars (Copepoda, Calanoida). *Worms, mollusks and arthropods*. Novosibirsk, Nauka, p. 210–226 (in Russian)]

Афанасьева Э.Л. (1977) *Биология байкальской эпишуры*. Новосибирск, Наука, Сибирское отделение, 144 с. [Afanas'eva E.L. (1977) *Biology of Epischura baicalensis*. Novosibirsk, Nauka, Siberian Branch, 144 p. (in Russian)]

Афанасьева Э.Л., Мессинева М.А. (1981) К вопросу о взаимодействии бактерио- и зоопланктона в олиготрофных водоемах. *Водные ресурсы*, 4: 180–184 [Afanas'eva E.L., Messineva M.A. (1981) On the interaction of bacterio- and zooplankton in oligotrophic water bodies. *Water Resources* [Vodnye resursy], 4: 180–184 (in Russian)]

Башарова Н.И. (1978) Ракообразные пелагиали братского водохранилища. *Экологические исследования водоемов Сибири*. Издательство НИИ биологии при ИГУ, с. 3–29 [Basharova N.I. (1978) Crustaceans in the pelagic zone of the Bratsk reservoir. *Ecological studies of water bodies in Siberia*. Institute of Biology at Irkutsk State University, p. 3–29 (in Russian)]

Боруцкий Е.В. (1961) Новые Copepoda, Calanoida Дальнего Востока. *Сборник трудов Зоологического музея МГУ*, 8: 3-19 [Borutskii E.V. (1961) New Copepoda, Calanoida in the Far East. *Archives of the Zoological Museum of Moscow State University* [Sbornik trudov Zoologicheskogo muzeya MGU], 8: 3-19 (in Russian)]

Кожова О.М. (1956) К биологии *Epischura baicalensis* Sars в оз. Байкал. *Известия Биолого-Географического научно-исследовательского института при Государственном Иркутском университете*, 16(1–4): 92–120 [Kozhova O.M. (1956) On biology of *Epischura baicalensis*

Sars in Lake Baikal. *Proceedings of the Biological and Geographical Research Institute at the State Irkutsk University* [Izvestiya Biologo-Geographicheskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta pri Gosudarsvennom Irkutskom universitete], 16: 92–120 (in Russian)]

Кожова О.М. (1953) Питание *Epischura baicalensis* Sars (Copepoda, Calanoida) на озере Байкал. *Доклады Академии наук СССР*, 90(2): 299–301 [Kozhova O.M. (1953) Feeding of *Epischura baicalensis* Sars (Copepoda, Calanoida) at Lake Baikal. *Reports of the USSR Academy of Sciences* [Doklady Akademii Nauk SSSR], 90: 299–301 (in Russian)]

Монаков А.В. (1998) Питание пресноводных беспозвоночных. М., Институт проблем экологии и эволюции РАН, 319 с. [Monakov A.V. (1998) *Feeding of freshwater invertebrates*. Moscow, Institute of Ecology and Evolution RAS, 319 p. (in Russian)]

Наумова Е.Ю. (2006) *Жизненные циклы и морфология представителей рода Epischura Forbes, 1882 (Copepoda: Calanoida)*. Автореферат канд. дисс. Владивосток, 23 с. [Naumova E.Yu. (2006) *Life cycle and morphology of the genus Epischura Forbes 1882 (Copepoda, Calanoida)*. *Extended abstract of PhD thesis*. Vladivostok, 23 p. (in Russian)]

Наумова Е.Ю., Барабанщиков Е.И. (2008) К вопросу о питании *Epischura chankensis* Rylov 1928 (Copepoda: Calanoida) в озере Ханка. *Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова*, 4: 252–257 [Naumova E.Yu., Barabanshchikov E.I. (2008) To the problem of feeding of *Epischura chankensis* Rylov, 1928 (Copepoda, Calanoida) in Khanka Lake. *Vladimir Ya. Levaniidov's Biennial Memorial Meetings* [Chteniya pamyati Vladimira Yakovlevicha Levaniidova], 4: 252–257 (in Russian)]

Наумова Е.Ю., Таничев А.И., Тереза Е.П., Белых О.И., Мельник Н.Г. (2001) О питании *Epischura baicalensis* Sars (Copepoda, Calanoida) автотрофным пикопланктоном в озере Байкал. *Исследование фауны водоемов Восточной Сибири*. Иркутск, Иркутский университет, с. 35–42 [Naumova E.Yu., Tanichev A.I., Tereza E.P., Belykh O.I., Melnik N.G. (2001) The autotrophic picoplankton feeding of *Epischura baicalensis* Sars (Copepoda, Calanoida) in Lake Baikal. *The fauna of Eastern Siberia water bodies*. Irkutsk, Irkutsk University, p. 35–42 (in Russian)]

Остапеня А.П. (1988) Трансформация органического вещества в системе сестон – донные отложения. *Итоги гидробиологических исследований водных экосистем Белоруссии*. Минск, с. 9-18 [Ostapenyu A.P. (1988) The transformation of organic matter in the system seston – bottom sediments. *The results of hydrobiological studies of aquatic ecosystems of Belarus*. Minsk, p. 9-18 (in Russian)]

Bitsch C., Bitsch J. (2004) Phylogenetic relationships of basal hexapods among the mandibulate arthropods: a cladistic analysis based on comparative morphological characters. *Zoologica Scripta*, 33(6): 511-550

Browne W.E., Patel N.H. (2000) Molecular genetics of crustacean feeding appendage development and diversification. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 11(6): 427-435

Dahl E., Hessler R.R. (1982) The crustacean lacinia mobilis: a reconsideration of its origin, function and phylogenetic implications. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 74(2): 133-146

Hopp U., Maier G. (2005) Implication of the feeding limb morphology for herbivorous feeding in some freshwater cyclopoid copepods. *Freshwater Biology*, 50(5): 742 – 747

Jiang H.S., Osborn T.R., Meneveau C. (2002) The flow field around a freely swimming copepod in steady motion. Part I: Theoretical analysis. *Journal of Plankton Research*, 24(3): 167 –189

- Kjørboe T. (2011) What makes pelagic copepods so successful? *Journal of Plankton Research*, 33(5): 677–685
- Koehl M.A.R. (1981) Feeding at low Reynolds number by copepods. *Lectures in Mathematics in the Life Sciences*, 14: 89-117
- Koehl M.A.R. (1992) Hairy little legs: Feeding, smelling, and swimming at low Reynolds number. Fluid dynamics in biology. *Contemporary Mathematics*, 141: 33-64
- Koehl M.A.R. (1995) Fluid flow through hair-bearing appendages: feeding, smelling, and swimming at low and intermediate Reynolds number. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 49: 157-182
- Koehl M.A.R., Strickler J.R. (1981) Copepod feeding currents: food capture at low Reynolds number. *Limnology and Oceanography*, 26(6): 1062-1073
- Laforsch C., Tollrian R. (2000) A new preparation technique of daphnids for scanning electron microscopy using hexamethyldisilazane. *Archiv für Hydrobiologie*, 149(4): 587–596
- Naumova E.Y., Zaidykov I.Yu., Tauson V.L., Likhoshway Y.V. (2015) Features of the fine structure and Si content of the mandibular gnathobase of four freshwater species of *Epischura* (Copepoda: Calanoida). *Journal of Crustacean Biology*, 35(6): 741–746
- Ohtsuka S., Onbe T. (1991) Relationship between mouthpart structures and in situ feeding habits of species of the family Pontellidae (Copepoda: Calanoida). *Marine Biology*, 111: 213–225
- Popovskaya G.I. (2000) Ecological monitoring of phytoplankton in Lake Baikal. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 3(2): 215–225
- Romano P., Feletti M., Mariottini G.L., Carli A. (1999) Ecological and nutritional implications of the mandibular structure in the Antarctic calanoid copepod *Metridia gerlachei* Giesbrecht, 1902: an ultrastructural study. *Polar Biology*, 22(1): 7–12
- Scholtz G., Mittmann B., Gerberding M. (1998) The pattern of Distal-less expression in the mouthparts of crustaceans, myriapods and insects: new evidence for a gnathobasic mandible and the common origin of Mandibulata. *International Journal of Developmental Biology*, 42(6): 801-810
- Shchur L.A., Bondarenko N.A. (2012) Comparative analysis of phytoplankton of the Baikal and Khanka Lakes. *Hydrobiological Journal*, 48(3): 14–23
- Tiselius P., Saiz E., Kjørboe T. (2013) Sensory capabilities and food capture of two small copepods, *Paracalanus parvus* and *Pseudocalanus* sp. *Limnology and Oceanography*, 58(5): 1657–1666
- Turner J.T. (1978) Scanning electron microscope investigations of feeding habits and mouthpart structures of three species of copepods of the family Pontellidae. *Bulletin of Marine Science*, 28(3): 487–500
- van Duren L.A., Videler J.J. (2003) Escape from viscosity: the kinematics and hydrodynamics of copepod foraging and escape swimming. *Journal of Experimental Biology*, 206(2): 269-279
- Vanderploeg H.A., Paffenhofer G.A. (1985) Modes of algal capture by the freshwater copepod *Diatomus sicilis* and their relation to food-size selection. *Limnology and Oceanography*, 30(4): 871-885
- Wu C.-H., Dahms H.-U., Buskey E.J., Strickler J.R., Hwang J.-S. (2010) Behavioral interactions of the copepod *Temora turbinata* with potential ciliate prey. *Zoological Studies*, 49(2): 157-168