

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

**Журнал Сибирского
федерального университета
Биология**

**Journal of Siberian
Federal University
Biology**

2026 19 (1)

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

2026 19(1)

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

**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: *М.И. Гладышев*. Редактор *А.В. Прохоренко*.
Корректор *Т.Е. Бастрыгина*. Компьютерная верстка *Е.В. Гревцовой*

№ 1 от 24.04.2026. Индекс: 42325. Тираж: 1000 экз.

Свободная цена

Адрес редакции и издателя:

660041 г. Красноярск, пр. Свободный, 82, стр. 24, ауд. 117.

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 17.04.2026. Формат 60x90/8. Усл. печ. л. 15,8.

Уч.-изд. л. 15,3. Бумага тип. Печать офсетная. Тираж 1000 экз. Заказ № 25985.

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
 - Viktor Glupov, 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
 - 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
-

GUEST EDITORS OF SPECIAL ISSUE

- Sergey Golubkov, Zoological Institute RAS, Saint-Petersburg, Russia
- Nadezhda Berezina, Zoological Institute RAS, Saint-Petersburg, Russia

CONTENTS

Sergey M. Golubkov, Michail I. Gladyshev and Nadezhda A. Berezina From the Editors: The 13th Congress of the Hydrobiological Society of the Russian Academy of Sciences.....	5
Sergey N. Artemyev, Ekaterina G. Pryanichnikova, Nikolay V. Klimovskiy and Alexander P. Novoselov Macrozoobenthos as an Indicator of the Ecological Status of Lakes Kholmovskoye and Lakhta	11
Natalya A. Tashlykova, Larisa I. Usmanova, Ekaterina Yu. Afonina, Balgit B. Bazarova and Mariya N. Butenko Plankton and Macrophytes of Natural and Natural-Technogenic Water Bodies: Biodiversity and Environmental Factors	31
Maria A. Baturina and Aleksander B. Novakovskiy Diversity and Structure of Oligochaete Metacommunities in the Vycheгда River Model Sites	52
Galina V. Vinokurova and Vladimir V. Kirillov The State of Phytoplankton in Lake Manzherok (the Altai Republic) after Anthropogenic Transformations of the Lake	74
Dmitry E. Gavrilko, Vyacheslav S. Zhikharev, Viktor A. Bubnov, Ivan A. Kudrin, Maria A. Tereshina, Oxana N. Erina and Galina V. Shurganova Zooplankton Community Structure of Macrophyte Thickets along a Trophic Gradient in Tributary Estuaries of the Middle Volga Reservoirs	91
Marina A. Korentovich, Aial G. Egorov and Albina D. Batrshina The Use of Non-Invasive Ultrasound Diagnostic Method to Detect Pathologies of the Internal Organs in Sturgeon Fish Species	108
Liudmila I. Litvinenko, Tatyana V. Zakharova, Kirill V. Kutsanov, Ivan M. Glukhikh and Aleksandr I. Litvinenko Estimating the Possibility of Population Identification of <i>Artemia</i> Leach (Branchiopoda) by the Amino Acid Composition of Cysts.....	130
Larisa F. Litvinchuk and Alexey A. Maximov Interannual Variability of Secondary Production Based on Long-Term Zooplankton Studies in a Subarctic Lake	153
Natalya G. Tarasova, Anna S. Semenova, Oksana V. Mukhortova and Svetlana V. Bykova Comparative Characteristics of Planktonic Communities in Locks and Reservoirs of the Volga-Don Shipping Canal.....	170

СОДЕРЖАНИЕ

С. М. Голубков, М. И. Гладышев, Н. А. Березина От редакторов: 13-й Съезд Гидробиологического общества при Российской академии наук.....	5
С. Н. Артемьев, Е. Г. Пряничникова, Н. В. Климовский, А. П. Новоселов Макрозообентос как показатель экологического состояния озер Холмовское и Лахта.....	11
Н. А. Ташлыкова, Л. И. Усманова, Е. Ю. Афонина, Б. Б. Базарова, М. Н. Бутенко Планктон и макрофиты природно-техногенных водоемов: биоразнообразие и факторы среды.....	31
М. А. Батурина, А. Б. Новаковский Разнообразие и структура метасообществ олигохет модельных участков р. Вычегды.....	52
Г. В. Винокурова, В. В. Кириллов Состояние фитопланктона озера Манжерокское (Республика Алтай) после антропогенных преобразований	74
Д. Е. Гаврилко, В. С. Жихарев, В. А. Бубнов, И. А. Кудрин, М. А. Терешина, О. Н. Ерина, Г. В. Шурганова Структура сообществ зоопланктона в зарослях макрофитов в градиенте трофических условий в устьевых областях притоков водохранилищ Средней Волги.....	91
М. А. Корентович, А. Г. Егоров, А. Д. Батршина Использование неинвазивного метода ультразвуковой диагностики для выявления патологий внутренних органов осетровых рыб	108
Л. И. Литвиненко, Т. В. Захарова, К. В. Куцанов, И. М. Глухих, А. И. Литвиненко Оценка возможности популяционной идентификации <i>Artemia</i> Leach (Branchiopoda) по аминокислотному составу цист	130
Л. Ф. Литвинчук, А. А. Максимов Межгодовая изменчивость вторичной продукции по результатам долговременных исследований зоопланктона субарктического озера	153
Н. Г. Тарасова, А. С. Семенова, О. В. Мухортова, С. В. Быкова Сравнительная характеристика сообществ планктонных организмов шлюзовых камер и водохранилищ Волго-Донского судоходного канала.....	170

EDN: ABMOLL

УДК 574.5

**From the Editors:
The 13th Congress of the Hydrobiological Society
of the Russian Academy of Sciences**

**Sergey M. Golubkov^a,
Michail I. Gladyshev^{b, c} and Nadezhda A. Berezina^{a*}**

*^aZoological Institute of the Russian Academy of Sciences
St. Petersburg, Russian Federation*

*^bInstitute of Biophysics SB RAS,
Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”
Krasnoyarsk, Russian Federation*

*^cSiberian Federal University
Krasnoyarsk, Russian Federation*

Received 10.07.2025, received in revised form 30.07.2025, accepted 30.09.2025

Abstract. The 13th Congress of the Hydrobiological Society of the Russian Academy of Sciences (HBS) was organized by the Arkhangelsk Branch of the HBS and held from 16 to 20 September 2024 in Arkhangelsk, Russian Federation. The event brought together researchers from across Russia studying marine and freshwater ecosystems. The thematic issue presents a selection of peer-reviewed papers from the congress, covering current advances and pressing challenges in hydrobiology.

Keywords: hydrobiology, ichthyology, modern problems.

Citation: Golubkov S. M., Gladyshev M. I., Berezina N. A. From the editors: The 13th Congress of the Hydrobiological Society of the Russian Academy of Sciences. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2026, 19(1), 5–10 EDN: ABMOLL



© 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: nadezhda.berezina@zin.ru

ORCID: 0000-0002-9308-2062 (Golubkov S.); 0000-0003-2276-3095 (Gladyshev M.); 0000-0003-3057-5596 (Berezina N.)

**От редакторов:
13-й Съезд Гидробиологического общества
при Российской академии наук**

С. М. Голубков^а, М. И. Гладышев^{б, в}, Н. А. Березина^а

^аЗоологический институт Российской академии наук

Российская Федерация, Санкт-Петербург

^бИнститут биофизики СО РАН

Красноярский научный центр СО РАН

Российская Федерация, Красноярск

^вСибирский федеральный университет

Российская Федерация, Красноярск

Аннотация. 13-й Съезд Гидробиологического общества при Российской академии наук (ГБО) был организован Архангельским отделением ГБО и проходил с 16 по 20 сентября 2024 г. в г. Архангельске, Россия. В съезде приняли участие исследователи морских и пресноводных экосистем из различных регионов России. Избранные доклады по актуальным вопросам гидробиологии, представленные на съезде, вошли в данный тематический выпуск журнала.

Ключевые слова: гидробиология, ихтиология, современные проблемы.

Цитирование: Голубков С. М. От редакторов: 13-й Съезд Гидробиологического общества при Российской академии наук / С. М. Голубков, М. И. Гладышев, Н. А. Березина // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(1). С. 5–10. EDN: ABMOLL

XIII Съезд Гидробиологического общества при Российской академии наук (ГБО) стал значимым событием в научной жизни нашей страны. Он был организован Архангельским отделением ГБО и проходил с 16 по 20 сентября 2024 года в Архангельске. Местом проведения форума послужила база Федерального исследовательского центра комплексного изучения Арктики имени академика Н. П. Лавёрова Уральского отделения Российской академии наук и Северного (Арктического) федерального университета. В работе этого Съезда приняло участие 220 делегатов из 30 отделений общества со всей территории Российской Федерации, а также делегаты из Республики Беларусь. Примечательно, что треть от общего числа делегатов составили молодые ученые, аспиранты и студенты, что говорит о преемственности

поколений и активном вовлечении молодежи в развитие гидробиологической науки. На съезде было представлено 216 научных докладов, охватывающих широкий спектр актуальных проблем гидробиологии. Доклады были сгруппированы по шести основным направлениям, отражающим ключевые аспекты современных гидробиологических исследований: 1. Структура и функционирование водных экосистем; 2. Биоразнообразие, зоогеография и роль видов-вселенцев; 3. Популяции и сообщества гидробионтов в водных экосистемах; 4. Экология и экофизиология водных организмов; 5. Оценка антропогенной нагрузки и качества водной среды; 6. Биологические ресурсы водных экосистем. Помимо основной научной программы в рамках съезда был организован круглый стол «Рациональное использование

водных биологических ресурсов», на котором обсуждались вопросы устойчивого управления водными биоресурсами.

На съезде отмечено повсеместное влияние климатических изменений и антропогенной нагрузки на водоемы и их водосборные бассейны, что приводит к перестройке структуры и нарушению функционирования сообществ гидробионтов, а во многих случаях к снижению биологического разнообразия и биоресурсов их экосистем. В связи с этим возникает острая необходимость выявления ранних этапов трансформации водных экосистем и своевременного принятия мер по их сохранению и восстановлению биоразнообразия экосистем, что требует развития инновационных подходов и модернизации существующих методик гидробиологического мониторинга. Статьи, предложенные в данном специальном выпуске журнала, дают представление о многообразии рассмотренных на съезде вопросов в рамках докладов.

Обсуждение актуальных вопросов показало, что в гидробиологии приоритетными остаются исследования, направленные на изучение структуры популяций и сообществ водных организмов. В статье М. А. Батуриной и А. Б. Новаковского использована концепция метасообществ как аналитического инструмента для изучения структуры сообществ олигохет. Авторами проведена оценка α -разнообразия (с использованием индексов Шеннона, Пиелу и Симпсона) и β -разнообразия (на основе индекса Уиттекера) сообществ олигохет в верхнем и среднем течениях реки Вычегды (Республика Коми) с целью выявления взаимосвязи между пространственной неоднородностью среды и организацией сообществ. Применение дисперсионного анализа и методов многомерной статистики позволило установить различные типы пространственной организации со-

обществ олигохет: от четко структурированных, с высокой степенью согласованности видового состава и выраженной экологической специализацией (что соответствует модели Ф. Клементса [Clements]), до сообществ с континуальным распределением, в которых преобладают виды, демонстрирующие индивидуальные реакции на факторы среды (аналогично концепции градиента Глисона [Gleason]). Тем самым в этой работе показана важность пространственной организации и ландшафтной мозаичности для разнообразия биоты речных экосистем.

Д. Е. Гаврилко, В. С. Жихарев, В. А. Бубнов, И. А. Кудрин, М. А. Тершина, О. Н. Ерина и Г. В. Шурганова представили результаты исследования структуры зоопланктонных сообществ устьевых областей притоков равнинных водохранилищ Средней Волги, подверженных зарастанию высшими водными растениями (макрофитами). Высокая гетерогенность среды и повышенная концентрация биогенных веществ, поступающих с речным стоком, характерны для этих экотонных зон, что должно способствовать формированию сообществ зоопланктона с высоким видовым разнообразием. Исследовано, каким образом тип зарослей макрофитов и трофический статус местообитания, оцениваемый на основе трофического индекса Карлсона [Carlson], влияют на структуру, видовое богатство и количественные показатели сообществ зоопланктона. Особое внимание уделено группе видов зоопланктона, которые в силу особенностей биологии и экологических требований приурочены к определенным видам макрофитов.

В современных гидробиологических исследованиях влиянию локального климата и глобальных факторов на характеристики популяций и водных сообществ уделяется особое внимание. Несмотря на богатую историю изучения изменения структуры зооплан-

ктона в пресноводных и морских экосистемах под влиянием климата, функциональные показатели, в частности его вторичная продукция, остаются в этом аспекте недостаточно изученными. Отчасти это следствие того, что функциональные показатели редко включаются в программы долговременного мониторинга, который важен для исследования реакций биоты на меняющийся климат. На основе результатов 20-летних наблюдений, проведенных Л. Ф. Литвинчук и А. А. Максимовым на небольшом субарктическом озере, была оценена межгодовая изменчивость численности, биомассы и продукции зоопланктона в связи с первичной продукцией (концентрацией хлорофилла «а») и метеорологическими факторами в периоды открытой воды и подо льдом. Оказалось, что продуктивность планктона тесно связана с температурой воздуха в период ледостава и индексом Североатлантического колебания [The North Atlantic Oscillation index]. Авторами выявлены закономерности реагирования продукции зоопланктона на изменения окружающей среды и ее зависимость от внутренних процессов в озерной экосистеме, таких как межвидовая конкуренция и отношения «хищник – жертва».

Одним из актуальных направлений гидробиологических исследований является изучение состояния биоты природно-техногенных водных экосистем. Существуют угрозы их биоразнообразию и устойчивости, связанные с нерациональным хозяйственным использованием или кардинальным преобразованием их акватории в ходе создания зон рекреации на берегах водоёмов. Гидрохимические и гидробиологические (фитопланктон, зоопланктон, макрофиты) показатели водоемов различного хозяйственного использования в Забайкальском крае были изучены Н. А. Ташлыковой, Л. И. Ус-

мановой, Е. Ю. Афониной, Б. Б. Базаровой и М. Н. Бутенко. Объектами исследования были озеро Кенон, используемое в качестве водоема-охладителя Читинской ТЭЦ-1, и озеро Умыкейское, функционирующее как пруд-испаритель. В результате проведенных исследований авторами было установлено, что химический состав воды и минерализация претерпевали значительную трансформацию в процессе эксплуатации водоемов и под воздействием поступающих сточных вод. Эти факторы и определяли видовой состав и уровень развития гидробионтов в озерах.

Работа Г. В. Винокуровой и В. В. Кириллова посвящена исследованию антропогенной трансформации озера Манжерокское (Алтай) в связи с возведением всесезонного горнолыжного курорта. В последние десятилетия, под влиянием интенсивного антропогенного воздействия, включающего дноуглубительные работы и высвобождение биогенных элементов из донных отложений, экосистема этого озера, являющегося одним из древнейших водоемов Горного Алтая, подверглась существенным перестройкам. Эти изменения отчетливо прослеживаются в составе и структуре фитопланктона, чувствительного индикатора трансформации трофического статуса озера, коррелирующей с фазами усиления и ослабления антропогенной нагрузки. Полученные результаты, безусловно, представляют ценность для понимания механизмов отклика экосистем озер на проведение дноуглубительных работ, часто применяемых в рамках реабилитационных мероприятий на водоемах.

Влияние судоходства на биоразнообразие и биоресурсы водных сообществ планктона в водохранилищах России стало предметом исследования Н. Г. Тарасовой, А. С. Семеновой, О. В. Мухортовой и С. В. Быковой. В рамках этой работы были детально

изучены структурные характеристики сообществ фитопланктона, цилиопланктона и мезозoopланктона в шлюзовых камерах Волго-Донского судоходного канала и прилегающих водохранилищах. Оценена степень сходства видового состава планктонных организмов в шлюзовых камерах и сопредельных водоемах, включая Варваровское, Береславское и Карповское водохранилища. Несмотря на потенциально неблагоприятные гидрологические условия, возникающие в процессе работы шлюзов, авторами отмечена низкая смертность зоопланктона в камерах, что свидетельствует об устойчивости организмов к этому типу воздействия. Особое внимание в этой работе было уделено и выявлению инвазионных видов планктона в канале, поскольку судоходство остается одним из наиболее важных векторов распространения чужеродных видов в водных экосистемах.

Важным направлением гидробиологических исследований является разработка и применение новых методов и подходов для оценки антропогенного воздействия, включая эвтрофирование озер. Статья С.Н. Артемьева, Е.Г. Пряничниковой, Н.В. Климовского и А.П. Новоселова посвящена оценке качества вод озер Архангельской области по гидрохимическим показателям и характеристикам макрозообентоса. Благодаря применению комплексного подхода, выявлены надежные биоиндикаторы (олигохетный индекс) для контроля качества вод в изучаемых озерах. В этой работе, наряду с классическими гидробиологическими методами, важную роль в раскрытии поставленных задач играли новые методические подходы.

В двух работах тематического выпуска освещены инновационные подходы к диагностике состояния здоровья ценных осетровых рыб, а также применение биохимических маркеров в аквакультуре. М.А. Корентович,

А.Г. Егоров, А.Д. Батршина применили неинвазивный экспресс-метод визуальной ультразвуковой диагностики на 20 рыбоводных предприятиях Восточной и Западной Сибири, Урала, европейской части России и Приэльбрусья с целью оперативного выявления патологий и заболеваний внутренних органов осетровых рыб. В отличие от традиционной двухмерной черно-белой ультрасонографии, авторы использовали современные доплеровские методики, включая импульсно-волновую и постоянно-волновую доплерографию, а также тканевую гармоническую визуализацию при ультразвуковом сканировании органов брюшной полости. Данный подход позволил выявить спектр распространенных патологий и заболеваний, характерных для осетровых. Подчеркивается, что внедрение ежегодного ультразвукового мониторинга внутренних органов осетровых рыб, основанного на предложенной методике, обеспечит раннее выявление патологических изменений, позволит своевременно принять профилактические и лечебные меры и, в свою очередь, внесет существенный вклад в скорейшее восстановление популяций осетровых видов, находящихся в уязвимом состоянии.

Попытка популяционной идентификации промыслового рачка, артемии (*Artemia*), по содержанию аминокислот в их цистах предпринята авторами Л.И. Литвиненко, Т.В. Захаровой, К.В. Куцановым и А.И. Литвиненко. В рамках проведенного ими исследования детально изучена внутри- и межпопуляционная изменчивость протеинового и аминокислотного состава цист артемии, собранных в сибирских озерах, озере Большое Яшалтинское (Калмыкия), заливе Сиваш (Крым) и Аральском море (Узбекистан), и установлена возможность популяционной идентификации по этим биохимическим маркерам. Аминокислотный состав цист артемии

был определен методом капиллярного электрофореза с использованием спектрофотометрического детектирования, что позволило получить высокоточные количественные данные. На основе статистической оценки достоверности различий в аминокислотных профилях между популяциями тропического и субтропического происхождения авторами предложен объективный способ идентификации региональной принадлежности популяций артемии, базирующийся на анализе

аминокислотного состава цист. Этот подход открывает новые перспективы в области аквакультуры и сохранения биоразнообразия ценных объектов промысла.

Мы надеемся, что этот выпуск журнала будет интересен и полезен многим гидробиологам. Считаем своим долгом выразить благодарность всем коллегам, которые способствовали повышению качества представленных в нем статей, в особенности всем нашим рецензентам.

EDN: AMBWWI

УДК 574.587:556.551 (470.11)

Macrozoobenthos as an Indicator of the Ecological Status of Lakes Kholmovskoye and Lakhta

Sergey N. Artemyev^{a*}, Ekaterina G. Pryanichnikova^b,
Nikolay V. Klimovskiy^c and Alexander P. Novoselov^c

^a*Bureau of Marine and Terrestrial Environmental Research, LLC
Moscow, Russian Federation*

^b*Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS
Borok, Russian Federation*

^c*N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research UrB RAS
Arkhangelsk, Russian Federation*

Received 16.03.2025, received in revised form 26.06.2025, accepted 15.07.2025

Abstract. During 2022–2023, the water quality of Lake Kholmovskoye and Lake Lakhta (the Arkhangelsk Region) was assessed using hydrochemical parameters and macrozoobenthos characteristics, such as species composition, abundance, biomass, Shannon and Pielou indices, and saprobity. In Lake Kholmovskoye in the summer of 2022, the average abundance of macrozoobenthos was 492 ± 171 specimens per m^2 , with a biomass of 4.08 ± 0.7 g per m^2 . In the winter of 2023, it was 360 ± 101 specimens per m^2 , with a biomass of 4.93 ± 1.1 g per m^2 . In the summer of 2023, it was 341 ± 109 specimens per m^2 , with a biomass of 3.70 ± 1.8 g per m^2 . In Lake Lakhta in summer 2023, there were 159 ± 45 individuals of macrozoobenthos and 6.42 ± 2.55 g of biomass per m^2 . Based on the average annual content of biogenic elements (mineral nitrogen and phosphorus), these lakes can be classified as oligotrophic xenosaprobic and oligosaprobic water bodies with clean water, but based on the biomass of macrozoobenthos, Lake Kholmovskoye is classified as alpha-mesotrophic, and Lake Lakhta is classified as beta-mesotrophic. Lakes Kholmovskoye and Lakhta are classified as α -mesosaprobic based on the Pantle-Buck index (macrozoobenthos composition). During the observation period, the taxonomic list in Lake Kholmovskoye included 64 % saprobity indicators: α -mesosaprobic constituted 71 % of the taxa, followed by β -mesosaprobic at 19 % and polysaprobic at 10 %. The Lake Lakhta macrozoobenthos taxonomic list included 71 % saprobity indicators, α - and β -mesosaprobic constituting 40 % each and polysaprobic making up 20 %. The macrozoobenthos-based assessment of the environmental state of the lakes using various methods showed that the oligochaete index is most effective for monitoring water quality. 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: Artemm_1988@mail.ru

ORCID: 0000-0001-8544-2980 (Artemyev S.); 0000-0002-8549-8252 (Pryanichnikova E.); 0000-0002-2862-1701 (Klimovskiy N.); 0000-0001-9501-8120 (Novoselov A.)

results of water quality assessment using the oligochaete index are consistent with the hydrochemical analysis data.

Keywords: Arkhangelsk Region, bottom community, pond, abundance, biomass, state of the environment, water quality.

Acknowledgements. The authors are grateful to V.M. Bykov (FISKIA UB RAS) for assistance in preparing the map. The work was carried out according to state assignments No. 125021902575–3 (Study of ecosystems of river system basins, as well as water bodies of specially protected natural areas (SPNA) of the European North of Russia under conditions of climatic successions and the impact of anthropogenic factors) and No. 124032500016–4 (Diversity, biology and ecology of aquatic and near-water invertebrates of continental waters).

Citation: Artemyev S.N., Pryanichnikova E.G., Klimovskiy N.V., Novoselov A.P. Macrozoobenthos as an indicator of the ecological status of lakes Kholmovskoye and Lakhta. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2026, 19(1), 11–30 EDN: AMBWWI



Макрозообентос как показатель экологического состояния озер Холмовское и Лахта

С. Н. Артемьев^а, Е. Г. Пряничникова^б,
Н. В. Климовский^в, А. П. Новоселов^в

^аООО «Бюро морских и наземных экологических исследований»
Российская Федерация, Москва

^бИнститут биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Российская Федерация, Борок

^вФедеральный исследовательский центр
комплексного изучения Арктики
им. академика Н. П. Лаверова УрО РАН
Российская Федерация, Архангельск

Аннотация. В 2022–2023 гг. проведена оценка качества вод озер Холмовское и Лахта (Архангельская область) по гидрохимическим показателям и характеристикам макрозообентоса, таким как видовой состав, численность, биомасса, индексы Шеннона, Пиелу, сапробность. В оз. Холмовское в летний период 2022 г. средняя численность макрозообентоса достигала 492 ± 171 экз./м², при биомассе $4,08 \pm 0,7$ г/м². Зимой 2023 г. наблюдалось снижение численности до 360 ± 101 экз./м², однако биомасса возросла до $4,93 \pm 1,1$ г/м². Летние показатели 2023 г. демонстрируют дальнейшее уменьшение численности макрозообентоса – 341 ± 109 экз./м², с соответствующим снижением его биомассы до $3,70 \pm 1,8$ г/м². В оз. Лахта, по данным летних исследований 2023 г., численность макрозообентоса составила 159 ± 45 экз./м², при этом биомасса достигала $6,42 \pm 2,55$ г/м². По среднегодовому содержанию биогенных элементов (минерального азота, фосфора) эти

озера можно классифицировать как олиготрофные водоемы ксено- и олигосапробного типа с чистой водой, однако по биомассе макрозообентоса оз. Холмовское классифицируется как альфа-мезотрофное, а оз. Лахта – бета-мезотрофное. По индексу Пантле–Букка на основе состава макрозообентоса оз. Холмовское и оз. Лахта являются α -мезосапробными. В списке таксонов оз. Холмовское за период наблюдений представлено 64 % видов – индикаторов сапробности, среди них 71 % видов составляют α -мезосапробы, 19 % – β -мезосапробы и 10 % – полисапробы. В списке таксонов макрозообентоса оз. Лахта представлен 71 % видов-индикаторов сапробности, из них по 40 % составляют α - и β -мезосапробы и 20 % – полисапробы. Применение различных методов для оценки состояния водоемов по макрозообентосу показало, что для контроля качества вод в изучаемых озерах оптимальным является олигохетный индекс. Результаты оценки качества воды, полученные с его помощью, согласуются с данными гидрохимического анализа.

Ключевые слова: Архангельская область, донное сообщество, водоем, численность, биомасса, состояние среды обитания, качество вод.

Благодарности. Авторы благодарны В. М. Быкову (ФИЦКИА УрО РАН) за помощь в подготовке карты. Работа выполнена по госзаданию № 125021902575–3 («Изучение экосистем бассейнов речных систем, а также водоемов особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Европейского севера России в условиях климатических сукцессий и воздействия антропогенных факторов») и № 124032500016–4 («Разнообразии, биология и экология водных и околводных беспозвоночных континентальных вод»).

Цитирование: Артемьев С. Н. Макрозообентос как показатель экологического состояния озер Холмовское и Лахта / С. Н. Артемьев, Е. Г. Пряничникова, Н. В. Климовский, А. П. Новоселов // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(1). С. 11–30. EDN: AMBWWI

Введение

В мировой практике большое значение имеют озера, пригодные для выращивания и естественного воспроизводства рыбы с целью дальнейшего её использования в пищевой промышленности (Кучко, Ильмаст, 2016; Киреева, Корнелюк, 2019; Черепанова и др., 2020; Зыкина, 2021; Павлюк, 2024). В Архангельской области насчитывается свыше 74 000 озер (Справочник..., 2025). Большинство озер относятся к ледниковому типу (Жила и др., 1972). Северные озера, ввиду некоторых гидрофизических особенностей (в частности, разнообразии форм озер, низкая общая минерализация, высокий диапазон изменчивости температуры), перспективны для разведения и выращивания в них

некоторых холодолюбивых (лососевых и сиговых) видов рыб. Определены перспективные направления использования кумжи, радужной форели, арктического гольца (Китаев и др., 2005; Павленко и др., 2017; Никандров и др., 2018; Нечаева и др., 2023), а также сиговых рыб (Новоселов, Дворянкин, 2023). Использование озер для рыбохозяйственных нужд зачастую оказывает существенное влияние на качество воды. В частности, в водоемах увеличивается содержание органического вещества за счет экскреции рыбами биогенных элементов, недоиспользования кормов в садках и др., что может приводить к их эвтрофированию и ухудшению качества воды (Zhou et al., 2011; Hejazy et al., 2023).

Проблема оценки качества вод по гидрохимическим и гидробиологическим показателям остается крайне актуальной (Китаев, Савосин, 2014; Kim et al., 2016; Qu et al., 2016; Sharifinia et al., 2016; Стерлигова и др., 2018; Маханова, 2019; Abdel Gawad, 2019; Cox et al., 2019). Общеизвестно, что донные сообщества хорошо подходят для оценки качества вод, так как многие представители макрозообентоса приурочены к одному биотопу и могут находиться там довольно длительное время. В результате зообентос, в сравнении с другими компонентами гидробиоценоза, объективнее отражает степень загрязнения, особенно хронического (Баканов, 2000; Безматерных, 2007; Голубков и др., 2020; Методы..., 2024). Комплексный подход: химический и биологический, с использованием структурных характеристик макрозообентоса и гидрохимических параметров, дает более целостную оценку качества вод (Gültekin et al., 2019).

Система озер Холмовское и Лахта служит источником питьевого водоснабжения для четырех близлежащих населенных пунктов. Водоемы не являются промысловыми, но активно используются для спортивно-любительского рыболовства (проводятся соревнования по зимним видам любительского рыболовства как регионального, так и федерального уровня). Расположенные в северо-западной части озера Холмовское садки для разведения форели оказывают влияние на формирование донных сообществ в обоих озерах (Новосёлов и др., 2024). Целью настоящего исследования является детальное описание донных сообществ и их среды обитания в озерах Холмовское и Лахта. В рамках работы проводится оценка экологического состояния этих водоемов посредством анализа гидрохимических показателей и основных характеристик макрозообентоса. Данный подход позволяет комплексно оценить состо-

яние экосистем озер, учитывая как абиотические, так и биотические факторы.

Материалы и методы

Изученные озера

Озеро Холмовское расположено в южной части Приморского района Архангельской области. Площадь озера – 5 км², длина – 2,6 км, наибольшая ширина – 1,5 км. При установленном среднем многолетнем модуле стока 11 л/с на 1 км² и площади водосбора водоема 26 км² средний годовой объем притока в озеро составляет 9 млн м³, коэффициент условного водообмена 0,27. Основные физико-географические характеристики района исследования, а также гидролого-гидрохимические показатели водоема подробно рассмотрены в (Алекин, 1953; Теоретические вопросы..., 1993; Кулида и др., 2005). Долгое время водоем был зарегулирован искусственной плотиной, за счет этого уровень воды поднимался на 4 м. После ликвидации плотины уровень снизился на эти же значения. В озеро впадает ручей без названия (в юго-восточной его части) (рис. 1). Эти данные не учитывают поступление в озеро большого количества воды от подземных источников (Кулида и др., 2005).

Озеро Холмовское на западе соединяется протокой с озером Лахта (Лахтинское). Данные по морфометрии, гидрологии, гидрохимии и гидробиологии озера Лахта в доступной авторам литературе отсутствуют. В озеро впадают реки Черная и Илес, а вытекает река Лесная, которая впадает в реку Северную Двину (рис. 1).

Впервые краткие сведения по гидрологии и гидробиологии озера Холмовское были представлены В.П. Алеевым (1930). Далее исследования были проведены в 2002 г. специалистами Северного отделения ПИНРО с целью оценки пригодности водоема для ор-

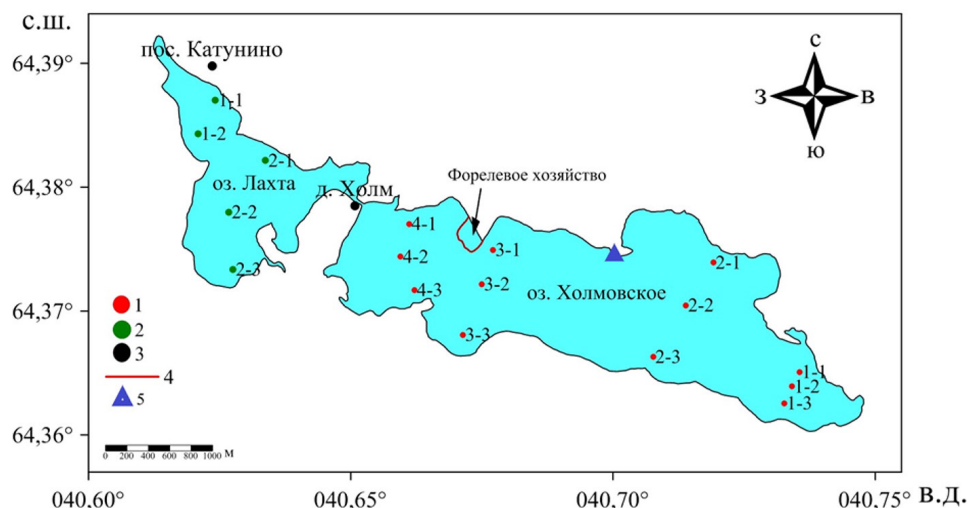


Рис. 1. Карта-схема озер Холмовское и Лахта: 1–2 – номера станций отбора проб, 3 – названия населенных пунктов, 4 – граница форелевого хозяйства, 5 – водозабор

Fig. 1. The diagrammatic map of lakes Kholmovskoye and Lakhta: 1–2 – numbers of sampling positions, 3 – names of settlements, 4 – border of trout farm, 5 – water intake

ганизации форелевого хозяйства. Подробное изучение макрозообентоса обоих озер было впервые начато только в 2022 г., в ходе выполнения комплексного мониторинга низовьев реки Северной Двины, на площади водосбора которых они располагаются. Некоторые результаты исследований представлены ранее (Климовский и др., 2023; Артемьев, Пряничникова, 2024; Klimovskiy, Vukov, 2024; Новосёлов и др., 2024).

Отбор проб

В озере Холмовское измерения температуры воздуха и гидрофизических показателей, отбор проб воды, донных отложений и макрозообентоса проведены в 2022 г. в летний период (26–27 июля) с разрезов 1, 2, 3, 4; в 2023 г. в зимний (28 февраля) и летний (27–28 июня) периоды с разрезов 2, 3, 4. В озере Лахта отобрано 5 проб с разрезов 1 и 2 летом (27 июня) 2023 г. (табл. 1).

Донные отложения и зообентос отбирались с использованием дночерпателя системы Ван-Вина с площадью захвата 0,025 м².

Одна проба зообентоса была сформирована из одного подъема дночерпателя на станции. Промывка собранных проб грунта проводилась через мельничный газ с длиной стороны ячейки 0,333 мм. Организмы зообентоса фиксировали 4 %-ным раствором формальдегида, нейтрализованным тетраборатом натрия в пресной воде. Пробы воды отбирались батометром Нискина (объем 5 л) с поверхностного горизонта (ГОСТ 17.1.3.07–82, 2002). Температуру воздуха измеряли цифровым термометром Testo 905-T1. Показатели кислорода измеряли оксиметром МАРК 303, значения минерализации, рН и температуры воды на станциях фиксировали на месте отбора кондуктометром МАРК-603 и рН-метром 3210.

Химические анализы были проведены в соответствии с общепринятыми в гидрохимической практике методами (MacFeters, 1996; Руководство..., 2003; ПНД Ф 14.1:2.4.4–95, 2011). Фосфатный (минеральный) фосфор определяли методом Морфи-Райли с применением аскорбиновой кислоты в качестве вос-

Таблица 1. Объем материала, собранного в ходе работ в озерах Холмовское и Лахта

Table 1. The volume of material collected during the work in Lake Kholmovskoye and Lake Lakhta

Показатели	оз. Холмовское	оз. Лахта (Лахтинское)
26–27 июля 2022 г.		
Гидрофизические показатели (температура, минерализация, pH, O ₂)	4 разреза (12 станций)	–
Гидрохимические показатели (NO ₂ , NO ₃ , NH ₄ , PO ₄ , Si)	4 разреза (12 проб)	–
Нефтепродукты в донных отложениях	4 разреза (12 проб)	–
Макрозообентос	4 разреза (12 проб)	–
28 февраля 2023 г.		
Гидрофизические показатели (температура, минерализация, O ₂)	3 разреза (9 станций)	–
Гидрохимические показатели (NO ₂ , NO ₃ , NH ₄ , PO ₄ , Si)	3 разреза (9 проб)	–
Макрозообентос	3 разреза (9 проб)	–
27–28 июня 2023 г.		
Гидрофизические показатели (температура, минерализация, O ₂)	3 разреза (9 станций)	2 разреза (5 станций)
Гидрохимические показатели (NO ₂ , NO ₃ , NH ₄ , PO ₄ , Si)	3 разреза (9 проб)	2 разреза (5 проб)
Нефтепродукты в донных отложениях	–	2 разреза (5 проб)
Макрозообентос	3 разреза (9 проб)	2 разреза (5 проб)

Примечание: “ – “ – пробы не отбирали.

становителя. Определение аммонийного азота выполняли по методике Сэджи-Солорзано с гипохлоритом и фенолом, азота нитритного – методом Бендшнайдера и Робинсона с сульфаниламидом и N- (I -нафтил) этилендиамином. Азот нитратный определяли фотометрическим методом с салициловой кислотой с образованием желтого комплексного соединения по ПНД Ф 14.1:2:4.4–95 (2011). Определение кремния проводили колориметрическим методом по голубому кремнемолибденовому комплексу – методом Королева. Отбор проб донных отложений проводили согласно ГОСТ 17.1.5.01–80 (2002). Массовую концентрацию нефтепродуктов в донных отложениях определяли флуориметрическим методом согласно ПНД Ф 16.1:2.21–98 (2012).

Камеральная обработка макрозообентоса осуществлялась в соответствии с общепринятыми методиками (Методы..., 2024).

Для таксономического определения использовали стереоскопический микроскоп МБС-12, микроскоп ADF U-300, взвешивание каждой группы организмов проводили на электронных весах «AND GR-200» с точностью до 0,0001 г. При идентификации донных животных использовали определители, приведенные в (Методы..., 2024). Индексы Шеннона (логарифм по основанию 2) и Пиелу рассчитывались по численности (Методы..., 2024). Комплексы доминирующих видов выделяли при помощи индекса Арнольди в модификации Г. Х. Щербины (1993). Для оценки качества воды и грунтов по организмам макрозообентоса применен метод определения сапробности по Пантле-Букку (Методы..., 2024). Величины сапробности видов (s) взяты из работ (Wegl, 1983; Щербина, 1993, 2010). Определение трофности водоемов проводили по показателям биомассы макрозообентоса

(Китаев, 2007). Класс качества вод определяли по (ГОСТ 17.1.3.07–82, 2002; Семенченко, Разлуцкий, 2011; РД 52.24.309–2016, 2016).

Статистическая обработка

Ошибка среднего арифметического $M \pm SE$ приведена при $n \geq 3$. Для определения связей факторов среды, химических показателей с количественными показателями донных сообществ использовался коэффициент ранговой корреляции Спирмена. Для статистического анализа использовалось программное обеспечение PAST 4.08 (Hammer et al., 2001).

Результаты

Гидрофизические

и гидрохимические показатели озер

Температура воздуха на исследуемых участках озер Холмовское и Лахта летом (июль 2022 г. и июнь 2023 г.) изменялась в диапазоне от +12,4 до +14,3 °С, зимой в течение дня варьировала в диапазоне от –2,0 до –4,6 °С (2023 г.). При этом температура воды в поверхностном слое озер летом 2022–2023 гг. составляла от +14,9 до +16,0 °С, зимой в 2023 г. – +1,6 °С. Содержание растворенного кислорода летом 2022 г. в поверхностном слое воды в оз. Холмовское в среднем составило $8,7 \pm 0,2$ мг/л, летом 2023 г. в оз. Лахта – $8,4 \pm 0,1$ мг/л. В 2023 г. зимой в оз. Холмовское содержание растворенного кислорода составляло $6,0 \pm 0,1$ мг/л, летом – $9,0 \pm 0,1$ мг/л.

В 2022 г. летом в оз. Холмовское значения минерализации изменялись в узком диапазоне с минимальными значениями вблизи форелевого хозяйства (ст. 3–1), при среднем значении по водоему $223,0 \pm 0,8$ мг/л. Зимой в 2023 г. максимальные значения минерализации были отмечены также на ст. 3–1, в среднем составляли $249,0 \pm 9,1$ мг/л. Летом 2023 г. максимальные значения минерализации от-

мечались на ст. 4–1, расположенной также рядом с форелевым хозяйством, при среднем значении $191,0 \pm 3,0$ мг/л. В озере Лахта летом 2023 г. средние значения минерализации составляли $225,0 \pm 4,2$ мг/л, при диапазоне значений от 216 до 239, с максимальными значениями в центральной части озера.

Уровень pH измеряли только в 2022 г. в оз. Холмовское, и его значения изменялись незначительно от 8,1 до 8,4.

В 2022 г. в оз. Холмовское концентрация нитритного азота варьировала в узком диапазоне от 0,7 до 1,9, в среднем составляя $1,1 \pm 0,1$ мкгN/л. В 2023 г. значения изменялись зимой от 0,2 до 2,6 (в среднем $1,0 \pm 0,4$ мкгN/л) и летом от 2,9 до 3,9 ($3,4 \pm 0,1$ мкгN/л). При этом азот нитратный показывал следующие средние значения: в 2022 г. – $85,41 \pm 1,9$ мкгN/л; в 2023 г. – $469,1 \pm 15,6$ мкгN/л (зима) и $73,8 \pm 2,0$ мкгN/л (лето). Средние значения азота аммонийного в озере составили летом 2022 г. $42,5 \pm 4,1$ мкгN/л, зимой 2023 г. – $31,6 \pm 2,9$ мкгN/л, летом 2023 г. – $26,8 \pm 2,0$ мкгN/л. Максимальное значение отмечено летом 2022 г. на ст. 2–3 ($80,8$ мкгN/л). В 2023 г. в оз. Лахта концентрация азота нитритного в поверхностных водах была выше, чем в оз. Холмовское, но при этом изменялась незначительно – от 8,8 до 9,7 (в среднем – $9,1 \pm 0,2$ мкгN/л). Диапазон содержания азота нитратного в оз. Лахта составлял от 64,2 до 88,7 (среднее $77,4 \pm 4,5$ мкгN/л). Максимальная концентрация нитратов была отмечена в центральной части озера на ст. 2–2 ($88,7$ мкгN/л). Средняя концентрация аммонийного азота была равна $18,9 \pm 2,1$ мкгN/л, что меньше, чем в оз. Холмовское летом 2022 г., но сопоставимо с таковым показателем летом 2023 г.

Концентрация фосфора фосфатного в оз. Холмовское в среднем составила: летом 2022 г. – $4,7 \pm 0,5$ мкгP/л, зимой 2023 г. –

$28 \pm 2,0$ мкгР/л, летом 2023 г. – $7,6 \pm 0,3$ мкгР/л. Средняя концентрация фосфора фосфатного летом 2023 г. в оз. Лахта была вдвое выше, чем в оз. Холмовское, и составила $14,5 \pm 0,9$ мкгР/л.

Схожую ситуацию с динамикой фосфатного фосфора в оз. Холмовское отмечали и для содержания кремния. Средние значения составили в 2022 г. (летом) – $107,8 \pm 11,6$ мкг/л, в 2023 г. (зимой) – $1800,0 \pm 35,0$ мкг/л, в 2023 г. (летом) – $211,0 \pm 10,0$ мкг/л. Концентрация кремния в оз. Лахта варьировала от 612,0 до 740,0, в среднем составляя $669,0 \pm 21,0$ мкг/л, что выше, чем таковой показатель в оз. Холмовское. Концентрация нефтепродуктов в грунтах в 2022 г. в оз. Холмовское варьировала в диапазоне от 3,2 до 20,2 мг/кг и в среднем составила $11,0 \pm 1,7$ мг/кг (при ПДК 100 мг/кг). При этом максимальные значения нефтепродуктов отмечали на ст. 2–1 (20,2 мг/кг). В оз. Лахта содержание нефтепродуктов в грунтах изменялось в пределах от 1,2 до 3,8 мг/кг (среднее $1,8 \pm 0,5$ мг/кг).

Макрозообентос

В 2022 г. в составе макрозообентоса оз. Холмовское обнаружен 21 низший определя-

емый таксон донных беспозвоночных (НОТ). Десять представленных таксонов рангом ниже рода – личинки хирономид. Второй группой по числу видов были олигохеты (5 видов). Также были зарегистрированы двусторчатые и брюхоногие моллюски. Другие таксономические группы не были отмечены (рис. 2). Наибольшая встречаемость зафиксирована для *Potamothenis hammoniensis* (Michaelsen, 1901) и *Chironomus f.l. plumosus* (lv) (75 % для каждого), *Cinclinna depressa* (O.F. Muller, 1774) (42 %). Доминантный комплекс был сформирован хирономидами и олигохетами. В него вошли один вид хирономид и один вид олигохет, обнаруженных в водоеме (рис. 2). Наибольший индекс доминирования Арнольди отмечен для личинки хирономид *Ch.f.l. plumosus* (46). На станциях, где он был обнаружен, этот вид формировал от 5 до 75 % численности (43 ± 7 %) и от 11 до 98 % биомассы (76 ± 9 %) бентоса. Плотность поселений изменялась в широком диапазоне от 113 до 2301 экз./м² (492 ± 171 экз./м²). Максимальная численность бентоса отмечена на станции 1–3 за счет большого скопления личинок хирономид, в частности *Stictochironomus*

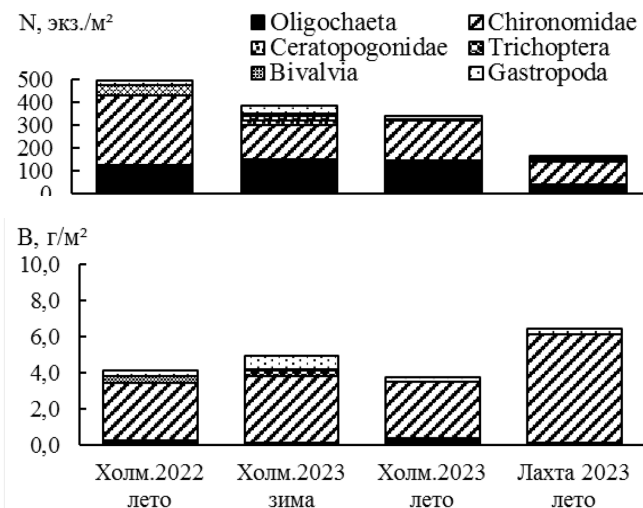


Рис. 2. Численность (N) и биомасса (B) основных групп макрозообентоса в озерах

Fig. 2. The abundance (N) and biomass (B) of the main groups of macrozoobenthos of the lakes

crassiforceps (Kieffer, 1922) и *Cladotanytarsus* gr. *mancus*. Среднее значение биомассы макрозообентоса составило $4,08 \pm 0,74$ г/м² с диапазоном 0,63–9,10 г/м². На максимальной глубине (9,7 м) была отмечена наибольшая биомасса бентоса в связи с массовым развитием личинок *Ch.f.l. plumosus*. Их вклад на этой станции достигал 74 % от общей биомассы (рис. 2).

В 2023 г. в подледный период в оз. Холмовское было обнаружено 16 НОТ донных беспозвоночных, из которых 6 – личинки хирономид, двустворчатые и брюхоногие моллюски представлены равным количеством таксонов рангом ниже рода (3). Два вида представители малоцетинковых червей, по одному виду – цератопогониды и ручейники. Наибольшая встречаемость была отмечена для двух видов: *P. hammoniensis* и *Ch.f.l. plumosus* (по 56 %). Эти же виды также формировали доминантный комплекс (рис. 2). Наибольший индекс доминирования Арнольди отмечен для личинки хирономид *Ch.f.l. plumosus* (33). На станциях, где он был обнаружен, этот вид формировал от 17 до 100 % (45 ± 15 %) численности и от 87 до 100 % (93 ± 2 %) биомассы бентоса. Максимальные значения численности были отмечены на ст. 3–2 (824 экз./м²), где преобладали олигохеты *P. hammoniensis*. Средние значения плотности поселений бентоса в исследуемой части озера – 360 ± 101 экз./м². Значения биомассы варьировали в диапазоне 0,05–10,07 г/м², с максимальными значениями на ст. 4–2, где максимальный вклад вносили личинки *Ch.f.l. plumosus*. При этом средние значения биомассы составили $4,93 \pm 1,09$ г/м².

Летом 2023 г. в оз. Холмовское обнаружено 15 НОТ зообентосных организмов, из них 9 таксонов рангом ниже рода – личинки хирономид. Второй группой по числу видов были брюхоногие моллюски (3 НОТ). Также были

зарегистрированы единичные представители двустворчатых моллюсков (2 НОТ) и олигохет (1 НОТ) (рис. 2). Наибольшая встречаемость зафиксирована для *P. hammoniensis* и *Ch.f.l. plumosus* (lv) (67 % для каждого). Как и в зимний период 2023 г., эти два вида сформировали доминантный комплекс. Наибольший индекс доминирования Арнольди отмечен для личинки хирономид *Ch.f.l. plumosus* (35). На станциях, где он был обнаружен, этот вид формировал от 17 до 67 % (35 ± 8 %) численности и от 26 до 94 % (72 ± 11 %) биомассы бентоса. Значения плотности поселений изменялись в диапазоне от 57 до 1051 экз./м², при этом среднее значение составило 341 ± 109 экз./м². Значения биомассы варьировали в широком диапазоне от 0,05 до 17,48 г/м² ($3,70 \pm 1,82$ г/м²). Максимальные значения численности и биомассы отмечены на ст. 3–2, где по численности преобладали *P. hammoniensis* и личинки *Ch.f.l. plumosus*, причем последние формировали 94 % биомассы (рис. 2).

В макрозообентосе оз. Лахта летом 2023 г. было обнаружено 7 НОТ. Олигохеты и личинки хирономид были представлены двумя видами, цератопогониды, бивальвии и гастроподы – по одному таксону рангом ниже рода. Наибольшая встречаемость зафиксирована для *Ch.f.l. plumosus* (lv) (80 %). Доминантный комплекс был сформирован хирономидами (*Ch.f.l. plumosus*) и брюхоногими моллюсками (*C. depressa*) (рис. 2). На станциях, где они были обнаружены, эти виды формировали от 9 до 73 % (45 ± 5 %) численности и от 7 до 99 % (73 ± 7 %) биомассы бентоса. Средняя численность донных беспозвоночных составила 159 ± 45 экз./м², а биомасса – $6,42 \pm 2,55$ г/м². Максимальные значения численности и биомассы отмечены в южной части озера, на ст. 2–3, где преобладали личинки *Ch.f.l. plumosus* (73 % численности и 91 % биомассы) (рис. 2).

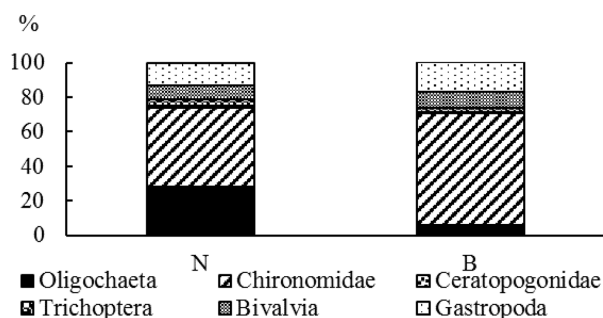


Рис. 3. Вклад (%) основных групп макрозообентоса в формирование общей численности (N) и биомассы (B) в оз. Холмовское в среднем в 2022–2023 гг.

Fig. 3. Contribution (%) of the main groups of macrozoobenthos to the formation of the total abundance and biomass on average in Lake Kholmovskoye in 2022–2023

В целом в оз. Холмовское за весь период исследований макрозообентос формировали хирономиды и олигохеты, суммарно формируя 74 % численности и 71 % биомассы (рис. 3).

Статистически достоверная корреляция рассматриваемых факторов среды (температуры, минерализации, pH, биогенных элементов в воде, а также нефтепродуктов в донных отложениях) с количественными характеристиками макрозообентоса (общая численность и биомасса, абсолютная и относительная численность и биомасса основных таксономических групп зообентоса, число видов, олигохетный индекс, индекс Вудивисса) не выявлена.

Обсуждение

Исходя из полученных данных, по минерализации озера Холмовское и Лахта за весь период исследований по одной из классификаций можно отнести к галино-галинному – α типу (Экологическая оценка..., 1990; Мякишева, 2009). По классификации И.В. Баранова летняя съемка 2022 г. и зимняя 2023 г. показали, что озеро Холмовское относится к среднеминерализованным, по результатам летней съемки 2023 г. озеро классифицировалось как маломинерализованное, а оз. Лахта – среднеминерализованное (Алекин, 1953; Баранов, 1961; Мякишева, 2009).

Ранее, в 2002 г., величина показателя активной реакции воды pH в оз. Холмовское изменялась в интервале от 7,9 до 8,3 (летний период) и 7,0–7,3 (период ледостава) (Кулида и др., 2005). В нашей работе pH измеряли только летом 2022 г. в оз. Холмовское, и его значения соответствовали результатам предыдущих исследований. По водородному показателю воды могут быть отнесены к нормальным для водоемов рыбохозяйственного назначения (ГОСТ 17.1.2.04–77, 1977).

Концентрация азота нитратного в летний сезон значительно уменьшалась – это связано с тем, что в течение вегетационного периода нитраты активно потребляются фитопланктоном, водными растениями и денитрифицирующими бактериями. Значения азота нитритного в целом были на одном уровне за весь период исследований. Несмотря на наличие форелевого хозяйства, которое служит дополнительным источником биогенной нагрузки на водоем, концентрации биогенных элементов на всей исследуемой акватории не превышали предельно допустимых значений.

Оз. Холмовское по содержанию основных биогенных элементов (нитритов, нитратов,

фосфатов) можно было отнести как к ксено- (лето 2022 г., зима 2023 г.), так и к олигосапробным водоемам (лето 2023 г.). Оз. Лахта летом 2023 г. также можно было охарактеризовать как олигосапробное. Ксено- и олигосапробные воды можно охарактеризовать как чистые (ГОСТ 17.1.2.04–77, 1977).

В Российских нормативных документах содержание нефтепродуктов в донных отложениях не регламентируется. Согласно литературным источникам (Никаноров, Страдомская, 2008), сублетальные и пороговые эффекты нефтепродуктов для гидробионтов проявляются при их концентрации в донных отложениях от 10 до 100 мкг/г, что существенно выше полученных нами результатов. Однако в оз. Холмовское в 2022 г. (лето) на ст. 2–1 значения нефтепродуктов в донных отложениях составили 20,2 мкг/мг. Вблизи с этой станцией находится бывший аэродром «Катунино» (взлетно-посадочная полоса), который в настоящее время активно круглый год используется как гоночная трасса для экстремальной езды (Гонки и дрифт по взлетной полосе...: <https://29.ru/text/auto/2024/09/08/74062769/>). Основные показатели макрозообентоса на этой станции находились на уровне близлежащих точек отбора проб. Вероятно, нефтепродукты данной концентрации не оказывают существенного влияния на донных гидробионтов.

Макрозообентос оз. Холмовское изучен крайне недостаточно (Алеев, 1930; Кулида и др., 2005; Новосёлов и др., 2024). По данным Кулиды с соавторами (2005), в оз. Холмовское основу биомассы донных сообществ 2002 г. составляли личинки хирономид, брюхоногие и двусторчатые моллюски. По численности доминировали личинки хирономид, их вклад составлял от 62 до 94 %. При сравнении наших результатов изучения макрозообентоса оз. Холмовское с данными 2002 г. наблюда-

ется снижение численности донных организмов (с 1134 экз./м² до 417 экз./м² летом 2022–2023 гг.), при этом снижение биомассы не было так выражено (5,26 г/м² в 2002 г. и 3,89 г/м² летом 2022–2023 гг.). Таким образом, по сравнению с 2002 г., кормность оз. Холмовское снизилась с выше средней (5,1–8,0 г/м²) до средней (3,1–5,0 г/м²). Оз. Лахта, согласно данной шкале, соответствует водоему выше средней кормности (Пидгайко и др., 1968). В оз. Холмовское максимальные значения индекса Шеннона отмечены для лета 2022 г., в это время H_N составлял $1,78 \pm 0,17$ бит/экз. При этом в целом в оз. Холмовское значения индекса Шеннона выше, чем в оз. Лахта. Это может свидетельствовать о том, что в оз. Лахта менее благоприятные условия для развития и жизни зообентоса. Высокая выравненность сообществ по численности (индекс Пиелу) говорит о равномерности распределения донных организмов. Таксономические характеристики макрозообентоса, его количественные показатели соответствуют таковым в большинстве озер северных широт (Калинкина, 2012; Китаев, Савосин, 2014; Куликова, Рябинкин, 2015).

Вода из озер Холмовское и Лахта имеет питьевое назначение (Доклад..., 2022; Экологический сайт Архангельской области: <http://arkheco.ru/resource/water/4.html>). Именно по этой причине важно следить за ее качеством. Следует отметить, что Российскими нормативными документами качество вод по гидробиологическим показателям не регламентировано. Согласно Европейской Рамочной Водной Директиве (WFD), оценка экологического качества воды опирается на комплекс совокупных гидроморфологических, гидрохимических и гидробиологических данных. В WFD макрозообентос определен как одна из биологических групп, необходимых для оценки экологического ка-

чества воды в озерах (Семенченко, Разлуцкий, 2011). В настоящее время используется свыше 60 методов мониторинга экологического состояния водных объектов по характеристикам зообентоса (Баканов, 2000; Семенченко, Разлуцкий, 2011). Чаще других используются рекомендованные ГОСТом 17.1.3.07–82 (2002) индексы ТВИ (индекс Вудивисса) и олигохетный индекс (ОИ, индекс Гуднайта-Уитли). В данном государственном стандарте при определении качества вод отсутствует индекс сапробности, рассчитанный по макрозообентосу (при этом в перечне определяемых показателей качества воды в водоемах/водотоках он указывается). Дополнительно проводили оценку таксономического разнообразия и класса качества вод с помощью индекса Шеннона.

К α -мезосапробной зоне могут быть отнесены все временные наблюдения в оз. Холмовское и в оз. Лахта (табл. 2). В списке таксонов для оз. Холмовское за весь период наблюдений представлено 64 % видов – индикаторов сапробности. Из них 71 % представлен α -мезосапробами, 19 % β -мезосапробами, 10 % полисапробами. Для оз. Лахта в списке так-

сонов представлен 71 % видов – индикаторов сапробности. Из них по 40 % α -мезосапробы и β -мезосапробы, полисапробы – 20 %.

В оз. Холмовское за весь период наблюдений (2022–2023 гг.), а также в оз. Лахта в 2023 г. значения индекса Вудивисса (ТВИ) соответствовали IV классу качества вод (грязные воды) (табл. 2). Рассматривая олигохетный индекс (ОИ) в оз. Холмовское в 2022 г. (летом) и в 2023 г. (зимой), воды были отнесены к условно чистым, а летом 2023 г. – к слабозагрязненным. Воды оз. Лахта в 2023 г. относились к условно чистым (табл. 2). По показателям индекса Шеннона оз. Холмовское в 2022 г. (летом) и 2023 г. (летом) можно отнести к III классу качества воды – умеренно загрязненные воды. В подледный период 2023 г. – к очень грязным водам (VI класс качества воды). Озеро Лахта по значениям индекса Шеннона – VI класс качества воды (очень грязные воды) (Шабанов, Маркин, 2009) (табл. 2).

Анализ ОИ выявил, что оба озера за весь исследованный период относились к чистым водоемам. Известно, что существенным ограничением его использования является то, что при низкой плотности малошестинковых чер-

Таблица 2. Основные характеристики макрозообентоса на исследуемых станциях оз. Холмовское и оз. Лахта ($M \pm SE$)

Table 2. The main characteristics of macrozoobenthos at the study positions of Lake Kholmovskoye and Lake Lakhta ($M \pm SE$)

Показатели	оз. Холмовское			оз. Лахта
	2022 (лето)	2023 (зима)	2023 (лето)	2023 (лето)
Число видов в пробе	5,1 \pm 1,0	3,0 \pm 0,7	3,1 \pm 0,4	2,4 \pm 0,2
Численность (N), экз./м ²	492 \pm 171	360 \pm 101	341 \pm 109	159 \pm 45
Биомасса (B), г/м ²	4,08 \pm 0,7	4,93 \pm 1,1	3,70 \pm 1,8	6,42 \pm 2,6
Биотический индекс Вудивисса (ТВИ)	2,00	2,3 \pm 0,3	2,00	2,00
Олигохетный индекс Гуднайта-Уитли (ОИ)	29,1 \pm 5,8	22,5 \pm 10,2	32,6 \pm 10,0	23,6 \pm 12,4
Индекс Шеннона (H _N), бит/экз.	1,78 \pm 0,2	1,13 \pm 0,2	1,33 \pm 0,1	1,04 \pm 0,1
Индекс Пиелу	0,86 \pm 0,03	0,74 \pm 0,09	0,87 \pm 0,03	0,86 \pm 0,05
Сапробность	2,3 \pm 0,1	1,9 \pm 0,4	2,2 \pm 0,2	2,4 \pm 0,4

вей он дает недостоверные результаты (Пшеницына, 1986). Анализ ТВІ оказался менее информативным, согласно ему, все воды относились к грязным по качеству, хотя это противоречит данным по всем другим показателям (в том числе химическим). Вероятно, это связано с тем, что изначально индекс Вудивисса предназначался для малых рек Англии. Для полноводных рек, озер и водохранилищ индекс не всегда показывает верные значения, и применять его надо с осторожностью (Баканов, 2000). Это говорит о том, что не существует единого показателя, характеризующего качество вод. Для каждого конкретного водоема нужно использовать несколько показателей, чтобы выявить наиболее точные методы оценки, которые будут обеспечивать информативность данных.

По содержанию минерального азота за летний период озера Холмовское и Лахта можно отнести к олиготрофному, а за зимний – к мезотрофному типам. Концентрация минерального фосфора летом соответствовала олиготрофному типу, а зимой олиготрофному с элементами мезотрофии (Китаев, 2007). Как правило, в том случае, когда отсутствуют другие возможности оценки трофического статуса водоема, используют биомассу макрозообентоса. По ее значениям существует ряд классификаций трофических типов водоемов (Китаев, 2007). Таким образом, по значениям биомассы оз. Холмовское можно определить как альфа-мезотрофное, а оз. Лахта – как бета-мезотрофное. Некоторое несоответствие трофического статуса по гидрохимическим и гидробиологическим показателям, вероятно, может быть связано как с методическими погрешностями, так и с экстремальными гидрофизическими условиями в придонном и в верхнем слое грунта (например, дефицит кислорода в зимний период) и требует дополнительных и более

детальных исследований. При отборе проб на биогенные элементы только с поверхности лучше использовать зимние данные, когда в условиях данного региона фотосинтез отсутствует или, по крайней мере, существенно менее интенсивен и потребление фитопланктоном биогенов менее заметно влияет на их содержание в воде.

Отсутствие достоверных взаимосвязей между гидрохимическими показателями и характеристиками макрозообентоса, а также биотическими индексами, вероятно, связано с недостаточным периодом наблюдений и особенностями отбора проб на гидрохимические показатели.

Заключение

Содержание биогенных элементов в воде озер Холмовское и Лахта не превышало ПДК для водоемов питьевого и рыбохозяйственного назначения, в летний период соответствовало чистым водам и олиготрофным озерам, а в зимний – по содержанию минерального азота к мезотрофным озерам, а по содержанию минерального фосфора к олиготрофным с элементами мезотрофии. Качество вод, определяемое при помощи биоиндикационных методов по показателям макрозообентоса, изменялось в зависимости от используемого индекса от чистых до очень грязных; только класс качества по олигохетному индексу в большинстве случаев соответствовал таковому по гидрохимическим показателям. Использование нескольких способов (гидрохимических и гидробиологических) для определения качества вод позволило выявить предположительно наиболее подходящий конкретно для этих водоемов метод оценки. Таким образом, наименее пригодным методом оценки водоема оказался индекс Вудивисса, а ОИ оказался наиболее близок к оценке качества воды по гидрохимическим

показателям. Рекомендуется продолжать исследование озер Холмовское и Лахта для активного выявления влияния форелевого хозяйства на экосистему водоемов.

Список литературы / References

Алеев В. П. (1930) Отчет о работах научного института рыбного хозяйства в 1928 г. *Труды научного института рыбного хозяйства*, 5(2): 1–87 [Aleev V. P. (1930) Report on the work of the Scientific Institute of Fisheries in 1928. *Reports of Scientific Institution of Fisheries* [Trudy nauchnogo instituta rybnogo khozyaistva], 5(2): 1–87 (in Russian)]

Алекин О. А. (1953) *Основы гидрохимии*. Ленинград, Гидрометеиздат, 296 с. [Alekin O. A. (1953) *Fundamentals of hydrochemistry*. Leningrad, Gidrometeoizdat, 296 p. (in Russian)]

Артемьев С. Н., Пряничникова Е. Г. (2024) Макрозообентос озер Холмовское и Лахта Архангельской области (по результатам летней съемки 2023 г.). *13-й Съезд Гидробиологического общества при Российской академии наук, посвященный 300-летию Российской академии наук, Десятилетию науки и технологий в России и 5-летию Архангельского отделения ГБО при РАН, 16–20 сентября 2024 г., г. Архангельск, Россия: тезисы докладов*. Архангельск, КИРА, с. 112–113 [Artemyev S. N., Pryanichnikova E. G. (2024) Macrozoobenthos of the lakes Kholmovskoye and Lakhta of the Arkhangelsk Region (based on the results of the summer sampling of 2023). *The 13th Congress of the Hydrobiological Society of the Russian Academy of Sciences, dedicated to the 300th anniversary of the Russian Academy of Sciences, the Decade of Science and Technology in Russia and the 5th anniversary of the Arkhangelsk Branch of the Hydrobiological Society of the Russian Academy of Sciences, September 16–20, 2024, Arkhangelsk, Russia: abstracts*. Arkhangelsk, KIRA, p. 112–113 (in Russian)]

Баканов А. И. (2000) Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов (обзор). *Биология внутренних вод*, 1: 68–82 [Bakanov A. I. (2000) Use of zoobenthos for monitoring of freshwater waterbodies (review). *Inland Water Biology* [Biologiya vnutrennikh vod], 1: 68–82 (in Russian)]

Баранов И. В. (1961) *Лимнологические типы озер СССР*. Ленинград, Гидрометеиздат, 276 с. [Baranov I. V. (1961) *Limnological types of lakes of the USSR*. Leningrad, Gidrometeoizdat, 276 p. (in Russian)]

Безматерных Д. М. (2007) *Зообентос как индикатор экологического состояния водных экосистем Западной Сибири. Серия аналитических обзоров мировой литературы «Экология». Выпуск 85*. Новосибирск, Сибирское отделение РАН, Государственная публичная научно-техническая библиотека, Институт водных и экологических проблем, 87 с. [Bezmaternykh D. M. (2007) *Zoobentos as an indicator of water ecosystems state in Western Siberia. Series of analytical reviews of world literature "Ecology." Issue 85*. Novosibirsk, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, State Public Scientific and Technical Library, Institute of Water and Environmental Problems, 87 p. (in Russian)]

Голубков С. М., Балущкина Е. В., Голубков М. С. (2020) Восстановление сообществ зообентоса и качества вод речной экосистемы после снижения уровня органического загрязнения. *Сибирский экологический журнал*, 27(2): 184–196 [Golubkov S. M., Balushkina E. V., Golubkov M. S. (2020) Restoration of zoobenthic communities and water quality in the river ecosystem after a decrease in the level of organic pollution. *Contemporary Problems of Ecology*, 13(2): 146–155]

ГОСТ 17.1.2.04–77 (1977) *Охрана природы. Гидросфера. Показатели состояния и правила таксации рыбохозяйственных водных объектов*. Москва, Издательство стандартов, 12 с. [State Standard 17.1.2.04–77 (1977) *Nature protection. Hydrosphere. Indices of state and regulations for valuation survey of fishery waters*. Moscow, Publishing House of Standards, 12 p. (in Russian)]

ГОСТ 17.1.5.01–80 (2002) *Охрана природы. Гидросфера. Общие требования к отбору проб донных отложений водных объектов для анализа на загрязненность*. Москва, ИПК Издательство стандартов, 5 с. [State Standard 17.1.5.01–80 (2002) *Nature protection. Hydrosphere. General requirements for sampling of bottom sediments of water objects for their pollution analysis*. Moscow, PPC Publishing House of Standards, 5 p. (in Russian)]

ГОСТ 17.1.3.07–82 (2002) *Охрана природы. Гидросфера. Правила контроля качества воды водоемов и водотоков*. Москва, Издательство стандартов, 7 с. [State Standard 17.1.3.07–82 (2002) *Nature protection. Hydrosphere. Procedures for quality control of water in reservoirs and stream flows*. Moscow, Publishing House of Standards, 7 p. (in Russian)]

Доклад (2022) *Состояние и охрана окружающей среды Архангельской области за 2021 год*. Архангельск, 468 с. [Report (2022) *State and protection of the environment of the Arkhangelsk Region in 2021*. Arkhangelsk, 468 p. (in Russian)]

Жила И. М., Кожемякина И. А., Курицына Л. М., Пекишева В. М. (1972) *Озера и их режим. Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 3. Северный край*. Ленинград, Гидрометеиздат, с. 258–277 [Zhila I. M., Kozhemyakina I. A., Kuritsyna L. M., Pekisheva V. M. (1972) *Lakes and their regime. USSR surface water resources. Vol. 3. The northern region*. Leningrad, Gydrometeoizdat, p. 258–277 (in Russian)]

Зыкина Е. А. (2021) *Опыт товарного выращивания радужной форели в Пензенской области*. *Сурский вестник*, 2: 42–47 [Zykina E. A. (2021) *Experience of commercial cultivation of rainbow trout in the Penza region*. *Sursky Bulletin* [Surskii vestnik], 2: 42–47 (in Russian)]

Калинкина Н. М. (2012) *Реконструкция гидробиологических данных для озер Карелии*. *Принципы экологии*, 1: 41–51 [Kalinkina N. M. (2012) *The reconstruction of hydrobiological data for lakes of Karelia*. *Principles of the Ecology* [Printsiipy ekologii], 1: 41–51 (in Russian)]

Киреева И. Ю., Корнелюк Н. А. (2019) *Особенности формирования маточного стада радужной форели в Научно-производственном центре «Форель» (Оконск, Украина)*. *Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство*, 3: 81–88 [Kireeva I. Yu., Kornelyuk N. A. (2019) *Characteristics of forming rainbow trout broodstocks in scientific – production center “Forel” (Ukraine, Okonsk)*. *Vestnik of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing Industry* [Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoe khozyaistvo], 3: 81–88 (in Russian)]

Китаев С. П. (2007) *Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов*. Петрозаводск, Карельский научный центр РАН, 395 с. [Kitaev S. P. (2007) *Fundamentals of limnology for hydrobiologists and ichthyologists*. Petrozavodsk, Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, 395 p. (in Russian)]

Китаев С. П., Савосин Е. С. (2014) *Оценка состояния макрозообентоса озерной экосистемы при выращивании товарной форели*. *Ученые записки Петрозаводского государственного университета*, 6: 13–15 [Kitaev S. P., Savosin E. S. (2014) *Estimation of macrozoobenthos of lake*

ecosystems affected by commercial rainbow trout cultivation. *Proceedings of Petrozavodsk State University* [Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta], 6: 13–15 (in Russian)]

Китаев С. П., Ильмаст Н. В., Михайленко В. Г. (2005) *Кумжи, радужная форель, гольцы и перспективы их использования в озерах Северо-Запада России*. Петрозаводск, Карельский научный центр РАН, 110 с. [Kitaev S. P., Ilmast N. V., Mikhailenko V. G. (2005) *Trout, rainbow trout, char and prospects for their use in lakes of the North-West of Russia*. Petrozavodsk, Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, 110 p. (in Russian)]

Климовский Н. В., Морева О. Ю., Быков В. М. (2023) Гидрохимическая характеристика вод оз. Холмовского Приморского района Архангельской области. *Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана: IV Всероссийская научная конференция: 5–9 июня 2023 г., Сыктывкар, Республика Коми: доклады: научное электронное издание*. Сыктывкар, ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, с. 589–595 [Klimovskiy N. V., Moreva O. Yu., Bykov V. M. (2023) Hydrochemical characteristics of water of Lake Kholmovsky Primorsky District of the Arkhangelsk Region. *Biodiversity of the Far North ecosystems: inventory, monitoring, protection: IV Russian scientific conference: June, 5–9, 2023, Syktyvkar, Komi Republic: proceedings: scientific electronic publication*. Syktyvkar, Institute of Biology Komi Science Centre UrB RAS, p. 589–595 (in Russian)]

Кулида С. В., Тимофеев В. И., Козьмин А. К. (2005) Природные условия озера Холмовское и результаты опытного выращивания радужной форели. *Материалы отчетной сессии Северного отделения ПИНРО по итогам научно-исследовательских работ 2002–2003 гг.* Архангельск, Архангельский государственный технический университет, с. 262–274 [Kulida S. V., Timofeev V. I., Koz'min A. K. (2005) Natural conditions of Lake Kholmovskoye and the results of experimental cultivation of rainbow trout. *Materials of the reporting session of the Northern Branch of PINRO on the results of research work in 2002–2003*. Arkhangelsk, Arkhangelsk State Technical University, p. 262–274 (in Russian)]

Куликова Т. П., Рябинкин А. В. (2015) Зоопланктон и макрозообентос малых водоемов разных типов ландшафтов Южной Карелии. *Труды Карельского научного центра Российской академии наук*, 6: 47–63 [Kulikova T. P., Ryabinkin A. V. (2015) Zooplankton and macrozoobenthos in small reservoirs in different types of landscapes in southern Karelia. *Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences* [Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk], 6: 47–63 (in Russian)]

Кучко Т. Ю., Ильмаст Н. В. (2016) Садковое форелеводство Республики Карелия (современная ситуация и перспективы развития). *Рыбоводство и рыбное хозяйство*, 9: 8–13 [Kuchko T. Yu., Ilmast N. V. (2016) Cage trout farming in the Republic of Karelia (current situation and prospects). *Fish Breeding and Fisheries* [Rybovodstvo i rybnoe khozyaistvo], 9: 8–13 (in Russian)]

Маханова Е. В. (2019) Диагностика экологического состояния водоема: сопоставление результатов химического анализа, биотестирования и биоиндикации. *Вода и экология: проблемы и решения*, 2: 102–110 [Mahanova E. V. (2019) Diagnostics of the water body ecological state: comparing results of chemical analysis, bioassay and bioindication. *Water and Ecology: Problems and Solutions* [Voda i ekologiya: problemy i resheniya], 2: 102–110 (in Russian)]

Методы гидробиологических исследований внутренних вод (2024) Крылов А. В., Барышев И. А., Безматерных Д. М. и др.; А. В. Крылов (ред.) Министерство науки и высшего об-

разования Российской Федерации, Российская академия наук, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН; Борок, Ярославская обл., ИБВВ РАН; Ярославль, Филигрань, 592 с. [*Methods of hydrobiological studies of inland waters* (2024) Krylov A. V., Baryshev I. A., Bezmaternykh D. M. et al.; Krylov A. V. (Ed.) Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation, Russian Academy of Sciences, I. D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences; Borok, Yaroslavl Region, IBIW RAS; Yaroslavl, Filigran, 592 p. (in Russian)]

Мякишева Н. В. (2009) *Многокритериальная классификация озер*. Санкт-Петербург, Издательство Российского государственного гидрометеорологического университета, 160 с. [Myakisheva N. V. (2009) *Multicriteria classification of lakes*. Saint-Petersburg, Russian State Hydrometeorological University, 160 p. (in Russian)]

Нечаева Т. А., Назаров В. А., Ковальчук М. И., Пронина Г. И., Микряков Д. В., Суворова Т. А., Кузьмичева С. В. (2023) Выращивание арктического гольца с применением иммуномодулятора «Ронколейкина» в ИП Романов (Ленинградская область). *Рыбоводство и рыбное хозяйство*, 17(6): 412–424 [Nechaeva T. A., Nazarov V. A., Kovalchuk M. I., Pronina G. I., Mikryakov D. V., Suvorova T. A., Kuzmicheva S. V. (2023) Growing arctic charr using the ronkoleukin immunomodulator in “IP Romanov” (Leningrad region). *Fish Breeding and Fisheries* [Rybovodstvo i rybnoe khozyaistvo], 17(6): 412–424 (in Russian)]

Никандров В. Я., Павлисов А. А., Шиндавина Н. И., Лукин А. А., Голод В. М., Липатова М. И. (2018) Арктический голец (*Salvelinus alpinus* L.) – перспективный объект для аквакультуры севера России. *Арктика: экология и экономика*, 3: 137–143 [Nikandrov V. Ya., Pavlisov A. A., Shindavina N. I., Lukin A. A., Golod V. M., Lipatova M. I. (2018) Arctic char (*Salvelinus alpinus* L.) – a perspective aquaculture object for the north of Russia. *Arctic: Ecology and Economy* [Arktika: ekologiya i ekonomika], 3: 137–143 (in Russian)]

Никаноров А. М., Страдомская А. Г. (2008) *Проблемы нефтяного загрязнения пресноводных экосистем*. Ростов-на Дону, НОК, 222 с. [Nikanorov A. M., Stradomskaya A. G. (2008) *Problems of oil pollution of freshwater ecosystems*. Rostov-on-Don, NOK, 222 p. (in Russian)]

Новоселов А. П., Дворянкин Г. А. (2023) Экологические особенности и возможности хозяйственного использования пресноводной ихтиофауны Соловецкого архипелага. *Биология внутренних вод*, 3: 372–381 [Novoselov A. P., Dvoryankin G. A. (2023) Freshwater ichthyofauna of the Solovetsky Archipelago: ecological features and opportunities for economic use. *Inland Water Biology*, 16(3): 511–519]

Новосёлов А. П., Артемьев С. Н., Пряничникова Е. Г., Дворянкин Г. А., Матвеев Н. Ю., Имант Е. Н. (2024) Состояние зообентосных сообществ озер Банное (Соловецкий архипелаг) и Холмовское (бассейн реки Северная Двина). *Экология*, 4: 320–324 [Novoselov A. P., Artemyev S. N., Pryanichnikova E. G., Dvoryankin G. A., Matveev N. Yu., Imant E. N. (2024) State of zoobenthic communities in lakes Bannoe (Solovetsky Archipelago) and Kholmovskoe (Northern Dvina River basin). *Russian Journal of Ecology*, 55(4): 319–322]

Павленко В. И., Новоселов А. П., Студенов И. И., Семушин А. В., Торцев А. М. (2017) Перспективные направления пресноводной аквакультуры на европейском севере России. *Арктика: экология и экономика*, 2: 105–116 [Pavlenko V. I., Novoselov A. P., Studenov I. I., Semushin A. V., Tortsev A. M. (2017) The perspective directions of the fresh-water aquaculture in

the European North of Russia. *Arctic: Ecology and Economy* [Arktika: ekologiya i ekonomika], 2: 105–116 (in Russian)]

Павлюк Т.Е. (2024) Актуальные вопросы биоиндикации водных экосистем: российский опыт и перспективы. *Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление*, 4: 108–126 [Pavluk T.E. (2024) Topical issues of the aquatic ecosystems bioindication: Russian experience and prospects. *Water Sector of Russia: Problems, Technologies, Management* [Vodnoe khozyaistvo Rossii: problemy, tekhnologii, upravlenie], 4: 108–126 (in Russian)]

Пидгайко М.Л., Александров Б.М., Иоффе Ц.И., Максимова Л.П., Петров В.В., Саватеева Е.Б., Салазкин А.А. (1968) Краткая биолого-продукционная характеристика водоемов Северо-Запада СССР. *Улучшение и увеличение кормовой базы для рыб во внутренних водоемах СССР. Известия ГосНИОРХ. Том 67*. Ленинград, с. 205–228 [Pidgaiko M.L., Aleksandrov B.M., Ioffe Ts. I., Maksimova L.P., Petrov V.V., Savateeva E.B., Salazkin A.A. (1968) Brief biological-production characteristic of water bodies of the North-West of the USSR. *Improvement and increase in food supply for fishes in inland waters of the USSR. Bulletin of the State Research Institute of Lake and River Fisheries. Volume 67*. Leningrad, p. 205–228 (in Russian)]

ПНД Ф 14.1:2:4.4–95 (2011) Количественный химический анализ вод. Методика измерений массовой концентрации нитрат-ионов в питьевых, поверхностных и сточных водах фотометрическим методом с салициловой кислотой. Москва, 13 с. [Federal environmental regulations (PND F) 14.1:2:4.4–95 (2011) Quantitative chemical analysis of water. Methodology for measuring the mass concentration of nitrate ions in drinking, surface and waste water by a photometric method with salicylic acid. Moscow, 13 p. (in Russian)]

ПНД Ф 16.1:2.21–98 (2012) Методика выполнения измерений массовой доли нефтепродуктов в пробах почв и грунтов флуориметрическим методом на анализаторе жидкости «Флюорат-02». Москва, Федеральный центр анализа и оценки техногенного воздействия, 25 с. [Federal environmental regulations (PND F) 16.1:2.21–98 (2012) The method of measuring the proportion of petroleum products in soil and soil samples using the fluorimetric method on the liquid analyzer “Fluorat-02”. Moscow, Federal Center for Analysis and Assessment of Technogenic Impact, 25 p. (in Russian)]

Пшеницына В.Н. (1986) Об эффективности шкалы Вудивисса при биоиндикации качества воды. *Гидробиологический журнал*, 24(4): 42–45 [Pshenitsyna V.N. (1986) On the effectiveness of the Woodiwiss scale in bioindication of water quality. *Hydrobiological Journal* [Gidrobiologicheskii zhurnal], 24(4): 42–45 (in Russian)]

РД 52.24.309–2016 (2016) Организация и проведение режимных наблюдений за состоянием и загрязнением поверхностных вод суши. Ростов-на Дону, Гидрохимический институт, Росгидромет, 100 с. [Guiding Document (RD) 52.24.309–2016 (2016) Organization and implementation of monitoring of the state and pollution of inland surface waters. Rostov-on Don, Hydrochemical Institute, Roshydromet, 100 p. (in Russian)]

Руководство по химическому анализу морских и пресных вод при экологическом мониторинге рыбохозяйственных водоемов и перспективных для промысла районов Мирового океана (2003) Москва, ВНИРО, 202 с. [Guide to chemical analysis of sea and fresh waters in environmental monitoring of fishery water bodies and areas of the Global Ocean that are promising for fishing (2003) Moscow, VNIRO, 202 p. (in Russian)]

Семенченко В.П., Разлуцкий В.И. (2011) *Экологическое качество поверхностных вод*. Минск, Беларуская навука, 329 с. [Semenchenko V.P., Razlutsky V. I (2011) *Ecological quality of surface waters*. Minsk, Belaruskaya navuka, 329 p. (in Russian)]

Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В., Кучко Я.А., Комулайнен С.Ф., Савосин Е.С., Барышев И.А. (2018) *Состояние пресноводных водоемов Карелии с товарным выращиванием радужной форели в садках*. Петрозаводск, Карельский научный центр РАН, 127 с. [Sterligova O. P., Ilmast N. V., Kuchko Ya. A., Komulainen S. F., Savosin E. S., Baryshev I. A. (2018) *The state of fresh water bodies in Karelia with commercial cultivation of rainbow trout in cages*. Petrozavodsk, Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, 127 p. (in Russian)]

Справочник водных ресурсов. Режим доступа: <https://waterresources.ru/ozera/ozera-arhangel'skaya-oblast/> (дата обращения: 16.01.2025) [Directory of water resources. URL: <https://waterresources.ru/ozera/ozera-arhangel'skaya-oblast/> (date accessed: 16.01.2025) (in Russian)]

Теоретические вопросы классификации озер (1993) Смирнова Н. П. (ред.) Санкт-Петербург, Наука, 186 с. [Theoretical issues of lake classification (1993) Smirnova N. P. (Ed.) Saint-Petersburg, Nauka, 186 p. (in Russian)]

Черепанова Н.С., Георгиев А.П., Широков В.А. (2020) Особенности биологии и промысла плотвы (*Rutilus rutilus* L.) в некоторых водоемах Республики Карелия. *Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство*, 1: 7–16 [Cherepanova N. S., Georgiev A. P., Shirokov V. A. (2020) Characteristics of biology and fishery of roach (*Rutilus rutilus* L.) in water bodies of the Republic of Karelia. *Vestnik of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing Industry* [Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoe khozyaistvo], 1: 7–16 (in Russian)]

Шабанов В.В., Маркин В.Н. (2009) *Методика эколого-водохозяйственной оценки водных объектов*. Москва, Министерство сельского хозяйства Российской Федерации, Федеральное государственное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Московский государственный университет природообустройства», 154 с. [Shabanov V. V., Markin V. N. (2009) *Methodology of ecological and water management assessment of water bodies*. Moscow, Ministry of Agriculture of the Russian Federation, Federal State Educational Institution of Higher Professional Education Moscow State University of Environmental Engineering, 154 p. (in Russian)]

Щербина Г.Х. (1993) Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища. *Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. Труды института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Выпуск 69*. Санкт-Петербург, Гидрометеоздат, с. 108–144 [Shcherbina G. Kh. (1993) Annual dynamics of macrozoobenthos of open shallow waters of the Volga reach of the Rybinsk reservoir. *Zoocenoses of reservoirs of the Upper Volga basin under anthropogenic impact. Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS. Issue 69*. Saint-Petersburg, Gidrometeoizdat, p. 108–144 (in Russian)]

Щербина Г.Х. (2010) Таксономический состав и сапробиологическая значимость донных макробеспозвоночных различных пресноводных экосистем Северо-Запада России. *Экология и морфология беспозвоночных континентальных вод: сборник научных работ, посвященный 100-летию со дня рождения Ф.Д. Мордухай-Болтовского*. Махачкала, Наука ДНЦ, с.

426–466 [Shcherbina G. Kh. (2010) Taxonomical composition and sapro-biological significance of bottom macroinvertebrates in different freshwater ecosystems of North-Western Russia. *Ecology and morphology of invertebrates of continental water bodies: collection of scientific works dedicated to the 100th anniversary of F. D. Mordukhai-Boltovsky*. Makhachkala, Nauka DNTs, p. 426–466 (in Russian)]

Экологическая оценка воздействия гидротехнических сооружений на водные объекты (1990) Романенко В. Д. (ред.) Киев, Наукова Думка, 256 с. [*The ecological assessment of the impact of hydraulic structures on water bodies* (1990) Romanenko V. D. (Ed.) Kyiv, Naukova Dumka, 256 p. (in Russian)]

Abdel Gawad S. S. (2019) Using benthic macroinvertebrates as indicators for assessment the water quality in River Nile, Egypt. *Egyptian Journal of Basic and Applied Sciences*, 6(1): 206–219

Cox B., Oeding S., Taffs K. (2019) A comparison of macroinvertebrate-based indices for biological assessment of river health: a case example from the sub-tropical Richmond River Catchment in northeast New South Wales, Australia. *Ecological Indicators*, 106: 105479

Gültekin Z., Hellmann C., Aydin R., Winkelmann C. (2019) Possible indices for the assessment of ecological stream quality based on macroinvertebrates in Euphrates tributaries (Turkey). *Journal of Freshwater Ecology*, 34(1): 783–806

Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. (2001) PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1): 4

Hejazy M., Norouzi R., Abdi F., Javid F. (2023) The impact of aquaculture activities on nitrogenous and phosphorous pollution of water resources in northern Iran. *Arabian Journal of Geosciences*, 16(4): 255

Kim D. H., Song M. Y., Chon T. S. (2016) Inferring pollution states based on community structure of benthic macroinvertebrates in streams. *International Journal of Limnology*, 52: 91–108

Klimovskiy N. V., Bykov V. M. (2024) Water quality assessment in the vicinity of trout farming at Lake Kholmovskoye, Primorsky District, Arkhangelsk Region. *Russian Journal of General Chemistry*, 94(13): 3483–3489

MacFeeters S. K. (1996) The use of Normalized Difference Water Index (NDWI) in the delineation of open water features. *International Journal of Remote Sensing*, 17(7): 1425–1432

Qu X., Zhang H., Zhang M., Liu M., Yu Y., Xie Y., Peng W. (2016) Application of multiple biological indices for river health assessment in northeastern China. *International Journal of Limnology*, 52: 75–89

Sharifinia M., Mahmoudifard A., Namin J. I., Ramezanzpour Z., Yap C. K. (2016) Pollution evaluation in the Shahrood River: do physico-chemical and macroinvertebrate-based indices indicate same responses to anthropogenic activities? *Chemosphere*, 159: 584–594

Wegl R. (1983) Index für die Limnosaprobität. *Wasser und Abwasser*, 26: 1–175

Zhou H. D., Jiang C. L., Zhu L. Q., Wang X. W., Hu X. Q., Cheng J. Y., Xie M. H. (2011) Impact of pond and fence aquaculture on reservoir environment. *Water Science and Engineering*, 4(1): 92–100

EDN: EMDWNC

УДК 574.58+574.63+550.46(556.314)

Plankton and Macrophytes of Natural and Natural-Technogenic Water Bodies: Biodiversity and Environmental Factors

Natalya A. Tashlykova*,
Larisa I. Usmanova, Ekaterina Yu. Afonina,
Balgit B. Bazarova and Mariya N. Butenko
*Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology
of the Siberian Branch of Russian Academy of Sciences
Chita, Russian Federation*

Received 28.02.2025, received in revised form 02.05.2025, accepted 13.07.2025

Abstract. One of the currently important and promising areas of hydrobiological research is the study of the composition, quantitative parameters, and structural characteristics of organisms in natural and manmade geosystems. In the Trans-Baikal Territory, water bodies with different functional uses were examined: Lake Kenon is a cooling pond for the Chita Thermal Power Plant-1, and Lake Umykeys koye is an evaporation pond. Hydrochemical and hydrobiological (phytoplankton, zooplankton, macrophytes) studies were carried out using standard methods in July 2019 and June 2023 (Lake Kenon) and in July 2023 (Lake Umykeys koye). Data on the hydrochemical regime of water bodies and species diversity of plankton communities and macrophytes are presented, and environmental factors influencing the development of aquatic organisms are determined. Over the time of Lake Kenon being used as a cooler, its hydrological and hydrochemical parameters have changed. Before the launch of Chita TPP-1, the water level in the lake was determined by natural factors, but since the start of the operation of the plant, the water level has been actually regulated by the industrial facility. The original hydrocarbonate-sodium-magnesium chemical type of water has been transformed into the hydrocarbonate-sulfate-sodium-calcium-magnesium type with mineral content of no more than 1 g/L. The content of biogenic elements corresponds to the mesotrophic type of water. Ninety-one taxa of algae and cyanobacteria were identified in phytoplankton. Macrophytes were represented by 9 species and zooplankton by 56 species. Plankton diversity indices indicated the mesotrophic-eutrophic status of the lake. In Lake Umykeys koye, the influx of wastewater considerably affected the original chemical composition of the water (chloride-

© 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: NatTash2005@yandex.ru

ORCID: 0000-0003-1252-3477 (Tashlykova N.); 0000-0002-2278-3486 (Usmanova L.); 0000-0002-4385-7747 (Afonina E.); 0000-0003-2897-8943 (Bazarova B.); 0000-0001-6847-5545 (Butenko M.)

sodium). In 2023, the water was characterized as chloride-hydrocarbonate-sulphate magnesium-sodium water with a total mineral content of up to 2 g/L. Concentrations of biogenic elements were high and corresponded to the boundary between the eutrophic and hypertrophic levels of the lake. Twenty taxa of algae and cyanobacteria (below the genus) were identified in phytoplankton and 12 zooplankton taxa were detected; aquatic vegetation was represented by three species. According to plankton diversity indices, the lake was classified as eutrophic. The main factors determining the development of aquatic organisms in Lake Kenon were the chemical type of water and pH; in Lake Umykeyskeye, it was the total mineral content of water.

Keywords: natural-technogenic water bodies, hydrochemical composition, species diversity.

Acknowledgements. The study was carried out within the framework of the state assignment of the Institute of Natural Resources and Ecology of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences No. 126020216344–7.

Citation: Tashlykova N. A., Usmanova L. I., Afonina E. Yu., Bazarova B. B., Butenko M. N. Plankton and macrophytes of natural and natural-technogenic water bodies: biodiversity and environmental factors. *J. Sib. Fed. Univ. Biol.*, 2026, 19(1), 31–51 EDN: EMDWNC



Планктон и макрофиты природно-техногенных водоемов: биоразнообразие и факторы среды

Н. А. Ташлыкова*, **Л. И. Усманова**,
Е. Ю. Афонина, **Б. Б. Базарова**, **М. Н. Бутенко**
*Институт природных ресурсов, экологии и криологии
Сибирского отделения Российской академии наук
Российская Федерация, Чита*

Аннотация. Одним из актуальных и перспективных направлений гидробиологических исследований является изучение состава, количественных показателей и структурных характеристик сообществ организмов природно-техногенных геосистем. В Забайкальском крае обследованы водоемы, различающиеся по функциональному назначению: озеро Кенон – водоем-охладитель Читинской ТЭЦ-1, а озеро Умыкейское – пруд-испаритель. Гидрохимические и гидробиологические (фитопланктон, зоопланктон, макрофиты) исследования проводились стандартными методами в июле 2019 г. и июне 2023 г. (оз. Кенон) и в июле 2023 г. (оз. Умыкейское). Представлены данные о гидрохимическом режиме водоемов, видовом разнообразии планктонных сообществ и макрофитов, определены факторы среды, влияющие на развитие гидробионтов. В озере Кенон за период его эксплуатации в качестве охладителя изменились гидрологические и гидрохимические параметры. До запуска Читинской ТЭЦ-1 уровень воды в озере зависел от природных факторов, после начала работы – уровень фактически регулируется хозяйствующим субъектом. Изначальный гидрокарбонатно-натриево-магниевый

химический тип воды трансформировался в гидрокарбонатно-сульфатно-натриево-кальциево-магниевый с минерализацией не более 1 г/л. Содержание биогенных элементов соответствовало мезотрофному типу вод. В фитопланктоне выявлен 91 таксон водорослей и цианобактерий. Макрофиты представлены 9 видами, зоопланктон – 56 видами. Индексы разнообразия планктона свидетельствовали о мезотрофно-эвтрофном статусе озера. В озере Умыкейское поступление сточных вод существенно повлияло на изначальный химический состав воды (хлоридно-натриевый). В 2023 г. воды характеризовались как хлоридно-гидрокарбонатно-сульфатные магниево-натриевые с общей минерализацией до 2 г/л. Концентрации биогенных элементов высоки и соответствовали границе эвтрофного и гипертрофного уровней водоема. В фитопланктоне выявлено 20 таксонов водорослей и цианобактерий (ниже рода), в зоопланктоне – 12, водная растительность представлена тремя видами. По индексам разнообразия планктона озеро классифицировалось как эвтрофное. Основными факторами, определяющими развитие гидробионтов в озере Кенон, являлись химический тип воды и рН, в озере Умыкейское – общая минерализация воды.

Ключевые слова: природно-техногенные водоемы, гидрохимический состав, видовое разнообразие.

Благодарности. Исследование выполнено в рамках реализации государственного задания ИПрЭЖ СО РАН № 126020216344–7.

Цитирование: Ташлыкova Н. А. Планктон и макрофиты природно-техногенных водоемов: биоразнообразие и факторы среды / Н. А. Ташлыкova, Л. И. Усманова, Е. Ю. Афонина, Б. Б. Базарова, М. Н. Бутенко // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(1). С. 31–51. EDN: EMDWNC

Введение

Водоемы и водотоки являются неотъемлемыми элементами ландшафта. С развитием активной человеческой деятельности биосфера включает в себя уже не только природные самоорганизующиеся системы, но и природно-антропогенные образования (Протасов, 2021; Zerbe, 2023). Естественные водоемы, оказавшиеся в границах поселений человека, интенсивно используются в хозяйственных целях. Многие из них находятся под прессом высоких концентраций поллютантов различной природы, теплового перегрева, избыточного поступления биогенных веществ и т.п. и рассматриваются как природно-техногенные (Горюнова, 2016).

К природно-техногенным экосистемам относятся водоемы-охладители электростанций

(Протасов, 2021). В мире немного естественных озер, используемых в качестве водоемов-охладителей: в России – Имандра (Кольская АЭС), Песьво и Удомля (Калининская АЭС), Гусиное (Гусиноозерская ГРЭС), Средний Кабан (Казанская ТЭЦ-1), в Польше – Конинские озера (электростанция «Конин»), в Белоруссии – Белое (Березовская ГРЭС) и Лукомльское (Лукомльская ГРЭС), в Литве – Друкшяй (Игналинская АЭС). Изменения сложившихся сообществ биоты в водоемах такого типа наблюдаются на отдельных участках и происходят в виде «вторичной сукцессии» (Patova et al., 2024; Розенберг, Зинченко, 2024; Singh, 2024). В других случаях подготовка естественного водоема сопровождается существенным изменением состава водной среды, когда облик

водной биоты может принципиально меняться. Так, изменение солевого состава водоема при подготовке водоема-охладителя Экибастузской ГРЭС (горько-соленое озеро Женгельды (Казахстан)) и Змиевской ГРЭС (соленое озеро Лиман (Украина)) повлекло за собой принципиальные изменения в составе обитающих в нем гидробионтов (Безносков, Суздалева, 2005).

Природно-техногенные водоемы, как особые ландшафтные компоненты локального уровня, обладают сложной гидродинамической структурой, которая определяет многие важные особенности: формирование и движение водных масс; термический, газовый и биогенный режимы; перемещение и осаждение минеральных и органических взвесей, которые создают условия обитания флоры и фауны (Антонова и др., 2012). Известно, что развитие гидробионтов определяется взаимосвязанными и зависящими от многих факторов условиями. В разных водоемах эти условия складываются под воздействием типа водоема (Nemova, 2023). Так, в результате сброса подогретых вод происходит «термическое эвтрофирование» водоема-охладителя, наблюдаются изменения условий существования биоты, и, как следствие, происходят структурные трансформации в гидробиоценозах (Кулаков, 2020; Vocharov et al., 2023). Коммунально-бытовые стоки способствуют обогащению водоема биогенными элементами, изменяя химизм воды. При этом умеренное обогащение водоемов питательными веществами способствует увеличению биоразнообразия, а высокие концентрации питательных элементов вызывают ухудшение качества экосистем (Vorobyeva et al., 2021; Poikane et al., 2022). Оценка биологического разнообразия позволяет судить об устойчивости экосистем: возможностях кормовой базы, возрастной структуре тех или иных видов, сукцессион-

ных процессах (Celewicz, Goldyn, 2021; Lynch et al., 2023; Mineeva, Bondarenko, 2025).

На территории Забайкальского края находятся два естественных водоема, отнесенные в силу их хозяйственного освоения к разряду природно-техногенных. Это озеро Кенон (водоем-охладитель Читинской ТЭЦ-1) и Умыкеевское (пруд-испаритель канализационно-очистных сооружений). Цель работы – изучить разнообразие и количественный состав планктонных сообществ и макрофитов в разных по назначению природно-техногенных водоемах и выявить ведущие факторы их формирования.

Материалы и методы

Объекты исследования

Озеро Кенон (N 52,03797°, E 113,38295°) – самый крупный бессточный пресноводный водоем Амурского бассейна, расположенный в Читино-Ингодинской впадине, в западной части г. Читы. Озеро имеет ледниковое происхождение (Еникеев, 2021). Площадь водосбора составляет 227 км², площадь водной глади – 16,2 км², длина водоема – 5,7 км, средняя ширина – 2,8 км, средняя глубина – 4,4 м. В озеро впадают р. Кадала (Кадалинка) на западе и руч. Ивановский на севере (рис. 1).

С 1965 г. озеро включено в технологическую схему Читинской теплоэлектроцентрали (Читинской ГРЭС (с 1982 г. Читинская ТЭЦ-1)) и используется в качестве водоема-охладителя. Для восполнения безвозвратных потерь воды из озера на нужды ТЭЦ, увеличения испарения с поверхности озера и регулирования уровня водоема с 1967 г. производится периодическая перекачка воды из р. Ингоды (Карасев, 1968; Итигилова и др., 1998). Кроме Читинской ТЭЦ-1 пользователями ресурсов озера и его водосбора являются также другие предприятия промышленного и энергетического комплексов, расположен-

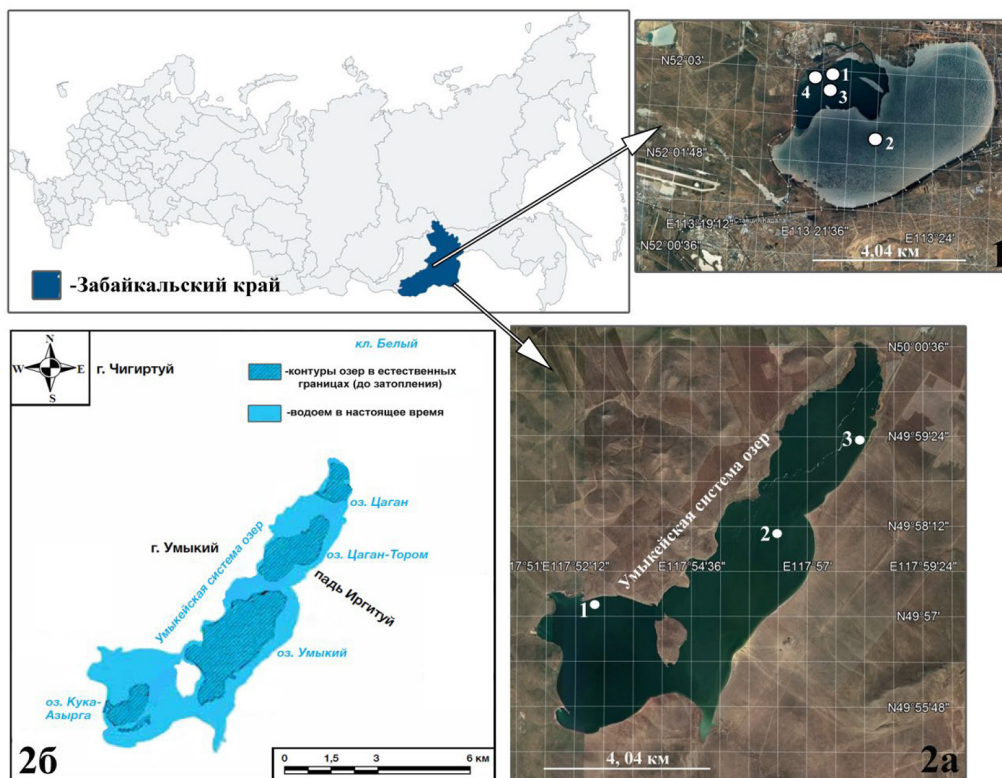


Рис. 1. Карта-схема района исследования. 1 – озеро Кенон (1, 3, 4 – ТЭЦ, 2 – центр), 2 – озеро Умыкейское: а – схема современного состояния (1 – южная часть, 2 – центральная часть, 3 – северо-восточная часть); б – схема с контурами озер в естественных границах до затопления (модифицирована по: Поверхностные и подземные воды, 2021)

Fig. 1. Diagrammatic map of the study area. 1 – Lake Kenon (1, 3, 4 – thermal power plant, 2 – center), 2 – Lake Umykeyskoye: a – scheme of the current state (1 – southern part, 2 – central part, 3 – north-eastern part); б – scheme with contours of lakes within natural boundaries before flooding (modified from: Surface and ground water, 2021)

ные на площади около 0,8 км² (Тульская и др., 2015).

Умыкейское озеро (Умыкейская система озер, озеро Умыкей, Умыкейский пруд-испаритель) (N 49,965540°, E 117,934978°) (рис. 1), расположенное в бассейне р. Аргунь, образовано в 2013 г. в результате поступления сточных вод разной степени очистки проток в котловину и последующего слияния бессточных горько-соленых озер (Умыкей, Кука-Азырга, Цаган, Цаган-Торум) (Верхотуров, Верхотуров, 2015). Озера имеют реликтовое происхождение (Еникеев, 2021). В настоящее время естественный режим этих

озер полностью изменен, и уровень воды в них повысился на 5–17 м (Поверхностные и подземные воды, 2021). Озеро Умыкейское является звеном канализационно-очистных сооружений и используется в качестве площадки пруда-испарителя. В водоем осуществляется сброс хозяйственно-бытовых сточных вод г. Краснокаменска (в том числе от ТЭЦ (в зимнее время)) и промышленных объектов Приаргунского производственного горно-химического объединения (Поверхностные и подземные воды, 2021). В озеро по дренажным канавам также поступает дренажная вода с приусадебных участков, распо-

ложенных к западу от города. Озеро активно используется для отдыха и рыбалки (Шандала и др., 2014).

Сбор и обработка проб

Отбор гидрохимических проб проводился в 2016–2023 гг. Гидробиологические (фитопланктон, зоопланктон, макрофиты) исследования проводились в июле 2019 г. и июне 2023 г. (озеро Кенон – стандартная сетка станций) и в июле 2023 г. (озеро Умыкеевское).

Химический анализ (определение анионов, биогенных компонентов, перманганатной окисляемости) проводили общепринятыми методами (Фомин, 2010). Катионы определяли методом атомно-абсорбционной спектроскопии на спектрофотометре SOLAAR М6 (США). Для качественного и количественного учета фитопланктона батометром Паталаса отбирали в трехкратной повторности интегральные пробы в центральной (станция 2) и в прибрежной (станция 1) частях озера Кенон и южной (станция 1), центральной (станция 2) и северо-восточной (станция 3) частях озера Умыкеевское (Методы ..., 2024). Функциональная характеристика водорослей и цианобактерий (клеточная организация, размер клеток, наличие жгутика, тип питания, фиксация азота) основана на работах (Colina et al., 2016; Martini et al., 2021). Высшую водную растительность изучали детально-маршрутным методом с описанием фитоценозов до максимальной глубины произрастания видов (Катанская, 1981). Зоопланктон собирали тотально (дно–поверхность) средней сетью Джели (размер ячеек сита 0,064 мм) и/или процеживанием 100–150 л воды (интегральная проба) через сеть Апштейна (ячейка 0,073 мм) (Методы ..., 2024). Функциональная характеристика беспозвоночных основана на сочетании типов передвижения и типа питания (Чуйков, 2018; Гаврилко и др., 2020). Всего за два периода ис-

следований отобрано в озере Кенон 36 планктонных проб, в озере Умыкеевское – 18.

Для оценки разнообразия и структуры планктонных сообществ использовали индексы видового разнообразия: Шеннона (H_n , по численности), индекс доминирования (D), индекс Пиелу (e) (Мэгарран, 1992). Для оценки неоднородности распределения показателей использовали коэффициент вариации (CV).

Статистический анализ проведен методом *PCA* (Principal Component Analysis) для изучения взаимосвязи между показателями сообществ гидробионтов: число видов (n), численность (N), биомасса (B) фитопланктона (Φ) и зоопланктона (Z), H_n , D , e , абсолютно сухой вес (ACB) макрофитов и физико-химическими параметрами среды: абсолютная высота над уровнем моря (Alt), глубина (H), прозрачность (Tr), температура (T), активный водородный показатель (pH), химическое потребление кислорода (XPK), перманганатная окисляемость ($ПО$), содержание гидрокарбонатов, карбонатов, сульфатов, хлоридов, фторидов, кальция, магния, натрия, калия, нитратов, нитритов, аммония, кремния, общего фосфора (P общ), сумма ионов (Σ ионов).

Результаты

Физико-химическая характеристика озера Кенон

Воды озера слабощелочные. С 2016 г. наблюдалось устойчивое увеличение общей минерализации за счет роста концентраций HCO_3^- , SO_4^{2-} , Ca^{2+} и Mg^{2+} . Величина минерализации не превышала 1,00 г/л. Наибольшие концентрации нитратов (2,70 мг/л) и нитритов (0,30 мг/л) отмечались в 2019 г., фосфора (0,10 мг/л) – в 2016–2019 гг. Концентрации кремния сравнительно низкие (0,30–1,30 мг/л). Перманганатная окисляемость находилась в пределах 3,80–5,00 мгО/л, бихроматная – 10,90–21,70 мгО/л (табл. 1).

Таблица 1. Физико-химические показатели вод оз. Кенон

Table 1. Physico-chemical parameters of the water in Lake Kenon

Параметр	Точки и год опробования								
	2016	2018	2019	2020	2023	2023	2023	2023	2023
	3	4	4	4	1	1	2	2	2
	пов.	пов.	пов.	пов.	пов.	дно	пов.	2,5м	дно
<i>H</i> , м	–	–	–	5,10	3,20	3,20	5,70	5,70	5,70
<i>T_г</i> , м	–	–	–	4,50	3,00	3,00	5,70	5,70	5,70
<i>T</i> , °С	–	23,90	18,40	–	20,40	20,00	15,90	15,90	15,90
<i>pH</i>	8,70	8,60	7,80	8,20	8,40	8,30	8,30	8,50	8,40
<i>XПК</i> , мгО/л	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.	10,90	21,70	17,10	15,60	17,80
<i>ПО</i> , мгО/л	4,60	3,80	5,00	4,70	3,90	4,20	3,90	4,10	4,20
<i>HCO₃⁻</i> , мг/л	122,00	122,00	176,60	207,90	226,50	230,20	227,70	230,20	228,40
<i>CO₃²⁻</i> , мг/л	6,00	9,00	<по	<по	1,20	<по	1,20	1,20	10,20
<i>SO₄²⁻</i> , мг/л	229,30	231,40	240,00	244,00	347,80	351,80	315,40	319,50	343,80
<i>Cl⁻</i> , мг/л	71,20	75,90	59,90	66,50	62,20	61,70	61,30	61,70	62,20
<i>F⁻</i> , мг/л	1,90	1,40	1,30	1,30	1,30	1,30	1,30	1,30	1,30
<i>Ca²⁺</i> , мг/л	44,10	49,50	65,50	80,50	67,00	65,50	64,90	65,30	66,20
<i>Mg²⁺</i> , мг/л	47,40	48,40	48,60	41,10	58,40	61,30	60,50	60,50	59,40
<i>Na⁺</i> , мг/л	55,80	61,00	48,50	50,50	61,00	58,50	60,10	60,70	64,80
<i>K⁺</i> , мг/л	3,70	4,40	3,70	1,10	4,20	4,40	4,40	4,40	4,40
<i>NO₃⁻</i> , мг/л	0,40	0,40	2,70	1,30	1,20	1,70	1,00	1,00	1,40
<i>NO₂⁻</i> , мг/л	0,01	0,01	0,30	<по	0,02	0,01	0,02	0,01	0,01
<i>NH₄⁺</i> мг/л	0,20	0,10	<по	0,40	<по	<по	<по	<по	<по
<i>Si</i> , мг/л	0,30	<по	0,80	0,70	1,30	1,10	1,00	1,20	1,00
<i>P_{общ}</i> , мг/л	0,10	0,10	0,10	0,05	0,03	0,03	0,03	0,03	0,03
<i>Σионов</i> , мг/л	580,00	604,70	648,30	694,60	830,80	836,50	797,80	805,80	832,90
Химический тип воды	HCO ₃ -Cl-SO ₄ Ca-Na-Mg			HCO ₃ -SO ₄ Na-Ca-Mg	HCO ₃ -SO ₄ Na-Mg-Ca	HCO ₃ -SO ₄ Na-Ca-Mg			

Примечание: «–» – нет данных, н.о. – не определяли, <по – меньше предела обнаружений.

Гидробиологическая характеристика озера Кенон

Видовой состав фитопланктона насчитывал 91 таксон водорослей и цианобактерий рангом ниже рода, относящихся к 8 отделам (Cyanobacteria – 5 таксонов, Chrysophyta – 2, Bacillariophyta – 38, Cryptophyta – 1, Dinophyta – 2, Charophyta – 6, Chlorophyta – 35, Euglenophyta – 2).

В июле 2019 г. в фитопланктоне выявлено 74 таксона из 7 отделов (Cyanobacteria – 4 таксона, Chrysophyta – 1, Bacillariophyta – 31,

Dinophyta – 2, Charophyta – 6, Chlorophyta – 29 и Euglenophyta – 1). Средние значения численности фитопланктона составили (здесь и далее, mean ± SD) 1598,43 ± 148,59 тыс. кл./л (*CV* = 9 %), биомассы – 1439,38 ± 434,43 мг/м³ (*CV* = 30 %). Состав доминирующего комплекса представляли зеленые водоросли *Oocystis lacustris* Chodat, *Nephrocytium agardhianum* Nägeli, *Tetraëdron minimum* (A. Braun) Hansgirg, диатомовые *Asterionella formosa* Hassall, динофитовые *Peridinium* sp. Значение средних индексов альфа-разнообразия

определялось в: $H_n = 4,05 \pm 0,25$ бит/экз., $D = 0,09 \pm 0,02$, $e = 0,75 \pm 0,03$. По функциональным характеристикам отмечено, что в озере развивались преимущественно средние по размерам (58 % от общего списка видов) и одиночные водоросли (61 %), без органелл движения (90 %), способные к миксотрофному питанию (90 %). Фиксировать азот способны ~ 6 % видов.

Таксономический состав июньского (2023 г.) фитопланктона представлен 57 таксонами водорослей рангом ниже рода, относящихся к 8 отделам: Cyanobacteria – 1 таксон, Chrysophyta – 1, Bacillariophyta – 32, Cryptophyta – 1, Dinophyta – 2, Charophyta – 3, Chlorophyta – 16 и Euglenophyta – 1. Средняя численность фитопланктона составила $82,72 \pm 34,64$ тыс. кл./л ($CV = 97$ %), биомасса – $105,25 \pm 41,03$ мг/м³ ($CV = 47$ %). В состав доминантов входило 5 таксонов водорослей из двух отделов – Bacillariophyta (*A. formosa*, *Aulacoseira granulata* (Ehrenberg) Simonsen) и Chlorophyta (*T. minimum*, *Coelastrum microporum* Nägeli, *O. lacustris*). Показатели альфа-разнообразия равнялись $H_n = 3,48 \pm 0,48$ бит/экз., $D = 0,22 \pm 0,23$, $e = 0,96 \pm 0,04$. Согласно функциональным характеристикам, в фитопланктоне развивались средние по размерам (56 %) и одиночные водоросли (53 %), без органелл движения (92 %), способные к миксотрофному питанию (90 %). Фиксировать азот способны ~ 2 % видов.

В составе зоопланктона обнаружено 56 видов (Rotifera – 27 видов и подвидов, Cladocera – 19 видов, Copepoda – 10 видов). Зарегистрировано 7 ранее не отмеченных таксонов: *Trichocerca rattus* Müller, *Lecane tudicola* Harring & Myers, *Trichotria truncata* (Whitelegge), *Collotheca* sp., *Euchlanis incisa* Carlin, *Pleuroxus laevis* Sars, *Rhynchotalona falcata* G. O. Sars. Исходя из функциональных характеристик зоопланктеров, в видовом со-

ставе преобладали представители со смешанным типом локомоции (плавание и ползание) (35 % от всего числа видов). По способу захвата пищи преобладали фильтраторы (вертикаторы, первичные и вторичные фильтраторы, суммарно 61 %), питающиеся бактерио-, фитопланктоном и детритом.

Состав июльского (2019 г.) зоопланктона включал 50 видов (Rotifera – 24 вида, Cladocera – 16, Copepoda – 10). Развивался кладоцерно-копеподный тип сообщества с ведущими видами *Keratella quadrata* (Müller), *Ceriodaphnia quadrangula* (O. F. Müller), *Thermocyclops crassus* (Fischer). Средние значения численности и биомассы равнялись $207,31 \pm 59,03$ тыс. экз./м³ ($CV = 28$ %) и $1229,29 \pm 382,31$ мг/м³ ($CV = 31$ %). Значения индексов разнообразия составили: $H_n = 2,60 \pm 0,61$ бит/экз., $D = 0,29 \pm 0,12$, $e = 0,64 \pm 0,21$.

Раннелетний (июнь 2023 г.) зоопланктон слагался из 24 видов (Rotifera – 9 видов, Cladocera – 9, Copepoda – 6). Общая численность составляла $127,18 \pm 25,67$ тыс. экз./м³ ($CV = 20$ %), биомасса – $4463,22 \pm 3383,19$ мг/м³ ($CV = 76$ %). Исходя из процентного соотношения численности основных групп зоопланктона, ценоз характеризовался как кладоцерно-копеподный. Преобладали *Filinia longiseta* (Ehrenberg), *Daphnia galeata* G. O. Sars и младшевозрастные стадии Copepoda (*Cyclops vicinus* Ulianine, *Mesocyclops leuckarti* (Claus), *Neutrodiaptomus incongruens* (Poppe)). Основу биомассы (до 80 %) формировали крупно-размерные особи *D. galeata* и *Simocephalus vetulus* (Müller). Индексы альфа-разнообразия составили $H_n = 1,98 \pm 0,26$ бит/экз., $D = 0,76 \pm 0,12$, $e = 0,38 \pm 0,09$.

Во флоре макрофитов выявлено 9 видов из 2 экотипов: настоящие водные растения – 8 видов, воздушно-водные – 1. Воздушно-водная растительность представлена зарослями *Phragmites*

australis (Cav.) Trin. ex Stand, произрастающим повсеместно, за исключением восточного побережья озера. Настоящая водная растительность локализована в северо-западном (район сброса теплых вод ТЭЦ-1), юго-западном (устье р. Кадалинки) и в южном (район сброса вод из р. Ингоды) секторах озера. В июле 2019 г. в северо-западном секторе озера на глубине 0,30–1,00 м преобладали сообщества *Potamogeton crispus* L. (фитомасса 238,10 г/м²), на 0,50–1,50 м – *Myriophyllum sibiricum* Kom. (117,20 ± 39,50 г/м²), на 1,50–3,00 м – *Stuckenia pectinata* (L.) Börner (653,40 ± 186,98 г/м²). В июне 2023 г. границы произрастания сообществ сместились, плотность зарослей существенно снизилась. Нижняя граница произрастания *P. crispus* возросла до глубины 1,50 м (69,14 ± 8,40 г/м²), *S. pectinata* – до 3,50 м (75,20 ± 16,80 г/м²). Выраженного пояса *M. sibiricum* не выявлено. Местами отмечались куртины *Nitella flexilis* (L.) C. Agardh. В юж-

ном секторе пояс формировали сообщества *Potamogeton perfoliatus* L., на глубинах 3,00 м выявлены группировки *Chara tomentosa* L. В юго-западном секторе встречались группировки *S. pectinata*, отмечены *Stuckenia vaginata* Holub, *Elodea canadensis* Michx., *P. crispus*, *M. sibiricum*.

Физико-химическая характеристика озера Умыкейское

Общая минерализация доходила до 2,00 г/л. Величина *pH* близка к щелочной (8,40–8,60). Значения *Eh* характерны для окислительной обстановки. Концентрации биогенных элементов высокие. Максимальные значения NO₃⁻ и NH₄⁺ отмечались в прибрежье северо-восточной оконечности озера, NO₂⁻ – в центре озера на глубине около 3 м. Содержание *P*_{общ} изменялось в пределах 0,10–0,30 мг/л. Отмечены высокие значения *ПО* (>10,00 мгО/л) и *XПК* (табл. 2).

Таблица 2. Физико-химические показатели вод оз. Умыкейское в июле 2023 г.

Table 2. Physico-chemical parameters of the water in Lake Umykeys koye in July 2023

Параметр	Точки опробования				
	2 поверхность	2 прозрачность	2 дно	1 поверхность	3 поверхность
<i>H</i> , м	9,70	9,70	9,70	2,50	0,50
<i>Tr</i> , м	2,80	2,80	2,80	2,50	0,50
<i>T</i> , °C	23,80	23,20	20,50	25,90	25,30
<i>pH</i>	8,60	8,40	8,40	8,50	8,60
<i>XПК</i> , мгО/л	38,40	35,40	47,60	36,30	52,80
<i>Eh</i> , мВ	273,00	250,00	245,00	158,00	160,00
<i>ПО</i> , мгО/л	10,70	10,20	10,80	10,50	10,60
HCO ₃ ⁻ , мг/л	566,10	566,70	583,80	510,60	558,70
CO ₃ ²⁻ , мг/л	16,80	7,80	9,00	9,80	16,10
SO ₄ ²⁻ , мг/л	479,00	466,70	476,50	472,80	448,30
Cl ⁻ , мг/л	308,60	308,60	306,90	308,60	306,90
F ⁻ , мг/л	3,60	3,70	3,70	3,60	3,70
Ca ²⁺ , мг/л	46,60	46,30	48,10	42,30	47,90
Mg ²⁺ , мг/л	73,80	74,00	68,10	69,10	64,50
Na ⁺ , мг/л	461,80	450,20	470,50	445,40	459,40

Таблица 2. Продолжение

Table 2. Continued

Параметр	Точки опробования				
	2	2	2	1	3
	поверхность	прозрачность	дно	поверхность	поверхность
K ⁺ , мг/л	8,50	8,20	8,20	8,60	8,30
NO ₃ ⁻ , мг/л	31,00	30,70	33,30	26,80	33,60
NO ₂ ⁻ , мг/л	0,00	1,10	0,05	0,50	0,80
NH ₄ ⁺ , мг/л	0,20	0,10	0,10	0,20	1,05
Si, мг/л	0,40	0,70	0,70	0,50	0,50
P _{общ} , мг/л	0,20	0,20	0,30	0,10	0,30
Σионов, мг/л	1996,00	1964,00	2008,00	1898,00	1949,00
Химический тип воды	Cl-HCO ₃ -SO ₄ Mg-Na		Cl-HCO ₃ -SO ₄ Na	HCO ₃ -Cl-SO ₄ Mg-Na	Cl-HCO ₃ -SO ₄ Na

Гидробиологическая характеристика озера Умыкейское

В составе фитопланктона выявлено 20 таксонов рангом ниже рода из 6 отделов: Cyanobacteria – 7 таксонов, Bacillariophyta – 5, Dinophyta – 1, Charophyta – 1, Chlorophyta – 5 и Euglenophyta – 1. По функциональным особенностям водорослей и цианобактерий отмечались клетки разного размерного ряда (маленькие и крупные – по 30 %, средние – 35 %), колониальной клеточной организации (55 %), способные к миксотрофному питанию (95 %). Среди цианей отмечались виды, способные к фиксации азота. Для динофитовых и эвгленовых водорослей характерно наличие жгутика (10 %). По таксономическому составу фитопланктон носил хлорофито-диатомово-цианобактериальный характер. Обилие водорослей варьировало от $34,52 \pm 30,04$ до $501,82 \pm 478,30$ тыс. кл./л ($CV = 135\%$) при биомассе – от $114,27 \pm 120,70$ до $1467,24 \pm 2092,05$ мг/м³ ($CV = 177\%$). Структуру альгоценозов по численности определяли цианобактерии (*Anabaena contorta* H. Bachmann, *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing, *M. pulvereae* (H.C. Wood) Forti, *M. pulvereae* var. sp.), по биомассе – динофитовые

водоросли (*Ceratium hirundinella* (O. F. Müller) Dujardin). Средние значения индексов альфа-разнообразия составляли: $H_n = 1,61 \pm 1,17$ бит/экз., $D = 0,49 \pm 0,38$, $e = 0,65 \pm 0,40$ ($CV = 12-20\%$).

В составе зоопланктона отмечено 12 видов (по 4 вида Rotifera, Cladocera и Copepoda). По функциональным характеристикам в зоопланктоне преобладали свободноплавающие (67 %) и добывающие пищу с помощью фильтрации (42 %) и вертикации (25 %) виды. В среднем по водоему общая численность составила $3169,08 \pm 223,90$ тыс. экз./м³ ($CV = 165\%$), биомасса – $12688,16 \pm 11550,00$ мг/м³ ($CV = 91\%$). Основная доля в создании численности и биомассы принадлежала копеподам. Доминирующий комплекс формировали *K. quadrata*, *Asplanchna priodonta* Gosse, *Daphnia curvirostris* (O. F. Müller), *Coronatella rectangula* (Sars), *Arctodiaptomus bacillifer* (Koelbel), *C. vicinus*, *M. leuckarti*. Значения индексов разнообразия составляли: $H_n = 1,61 \pm 1,17$ бит/экз., $D = 0,49 \pm 0,38$, $e = 0,65 \pm 0,40$.

Среди водных растений в озере выявлено 3 вида (*P. australis* – воздушно-водная растительность, *P. crispus* и *S. pectinata* – погруженная). Пространственная структура

растительности поясная. В северо-восточной оконечности озера (котловина оз. Цаган) отмечались заросли *P. australis* (фитомасса $84,85 \pm 0,69 \text{ г/м}^2$). В южной части (котловина оз. Кука-Азырга) на глубине 0,4 м пояс формировали сообщества *S. pectinata* ($5,22 \pm 3,09 \text{ г/м}^2$). В центральной части озера (котловины озер Умыкей и Цаган-Тором) на глубинах 0,60–0,95 м развивались сообщества *S. pectinata* ($18,41 \pm 7,92 \text{ г/м}^2$). На глубине 1,00–1,50 м пояс растительности формировали растения *P. crispus* ($47,62 \pm 7,77 \text{ г/м}^2$). Отдельными куртинами разной плотности отмечался *P. australis* ($51,95 \pm 70,81 \text{ г/м}^2$).

Взаимосвязь между сообществами гидробионтов и факторами среды

Для озера Кенон (рис. 2) первый главный компонент (F1) объяснял 71,34 % общей вариации данных и связан с pH (0,961), химическим типом воды ($[\text{HCO}_3^-]$ (0,98), $[\text{SO}_4^{2-}]$ (0,98), $[\text{Cl}^-]$ (0,97), $[\text{Ca}^{2+}]$ (0,87), $[\text{Mg}^{2+}]$ (0,87), $[\text{Na}^+]$ (0,98), $[\text{K}^+]$ (0,97)), а также ХПК (0,85) и ПО (0,98).

Изменение этих параметров существенно влияло на структуру планктона и биомассу макрофитов. Второй главный компонент (F2) объяснял 12,78 % вариации и коррелировал с глубиной (0,91).

На биплоте PCA, полученном для оз. Умыкейское (см. рис. 2), высокие по модулю значения факторных нагрузок характерны для первой компоненты, которая объясняла 47,07 %. Сумма ионов (0,96), содержание $[\text{HCO}_3^-]$ (0,89) и Eh (0,80) имели высокие положительные нагрузки, указывающие на то, что эти параметры являются ключевыми для планктона и высшей водной растительности. ХПК (0,91) и содержание $[\text{NH}_4^+]$ (0,80) имели относительно высокие положительные нагрузки и являлись значимыми для второй компоненты (28,85 %).

Обсуждение

За период эксплуатации озера Кенон в качестве водоема-охладителя заметно трансформировались гидрологический, гидрохимический

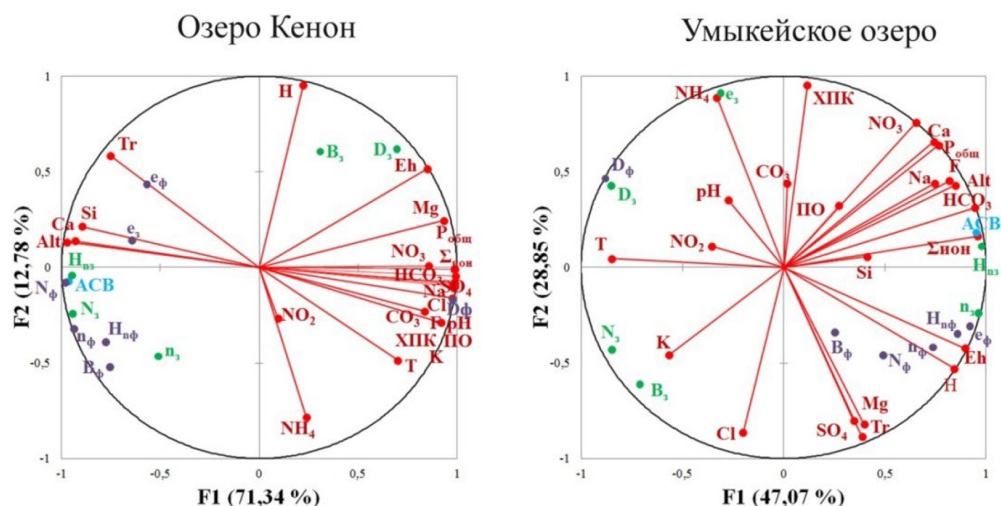


Рис. 2. Расположение некоторых гидрохимических, гидрофизических показателей и основных структурных характеристик планктона и макрофитов в пространстве двух факторов обследованных озер
 Fig. 2. Location of some hydrochemical and hydrophysical parameters and main structural characteristics of plankton and macrophytes in the space of two factors of the study lakes

ский и термический режимы (Термический режим..., 1972; Итигилова и др., 1998; Зама-на, Усманова, 2017). До периода зарегулиро-вания уровенный режим озера определялся природно-климатическими условиями терри-тории. Период низкой увлажненности терри-тории (с 1999 г.) (Обязов, 2010) способствовал значительному снижению уровня воды (ниже нулевой отметки) и уменьшению максималь-ной глубины озера (от 6,00–7,00 до 4,00–5,00 м). До пуска в эксплуатацию Читинской ТЭЦ-1 вода озера Кенон имела гидрокарбонатный натриево-магниевый состав (Итигилова и др., 1998). Увеличение концентрации сульфатов с середины 1960-х гг. (Иванов, Трофимова, 1982), связанное с их поступлением с инфильт-рационными стоками золошлакоотвала, со сбросными водами ТЭЦ-1, а также с вода-ми р. Кадалы (Цыбекмитова, 2016), в которую на приустьевом участке происходит разгрузка загрязненных подземных вод (Федоров, Ус-манова, 2023), привело к смене химического типа озерной воды. Содержание биогенов в оз. Кенон зависит от количества атмосферных осадков, выпавших на водосборную площадь озера: в маловодные годы оно определяется биохимическими процессами разложения ор-ганического вещества в водоеме, а в много-водные – его привносом с водосбора озера (Цыбекмитова, 2014). Низкие концентрации кремния в озере, возможно, связаны со сла-бой растворимостью кремнийсодержащих минералов или с поглощением его водными организмами (Моисеенко и др., 2002). Полу-ченные данные по бихроматной окисляемо-сти (табл. 1) характеризуют воды как очень грязные (> 15 мгО/л), но значения допустимы (до 30 мгО/л) в водных объектах в зонах ре-креации (Петин и др., 2006). По концентрации биогенных веществ воды оз. Кенон отнесены к олиго-мезотрофному классу вод (Оксиюк и др., 1993). Содержание всех биогенных эле-

ментов не превышает ПДК_{рыб./хоз.} (Приказ Мин-сельхоза РФ от 13.12.2016 № 552).

Для оз. Умыкеевское поступление сточных вод, слияние и увеличение водности озера, ис-кусственно увеличенная скорость водообмена существенно повлияли на первоначальный химический состав озерных вод (Верхоту-ров, Верхотуров, 2015), который ранее был хлоридно-натриевым. В предыдущие годы минерализация вод составляла 1,30–5,30 г/л (Поверхностные и подземные воды, 2021). Вы-сокие значения *ПО* и *ХПК* указывают на значи-тельную степень загрязненности водоема (Ок-сиюк и др., 1993). Нитриты превышают нормы ПДК_{рыб./хоз.} от 1 до 14 раз, аммоний – в 2 раза (Приказ Минсельхоза РФ от 13.12.2016 № 552). По содержанию азота водоем можно отнести к гипертрофному, а по содержанию фосфора – на границе эвтрофного и гипертрофного (Ок-сиюк и др., 1993).

Параметры альфа-разнообразия план-ктоценозов оз. Кенон указывают на высокое количество составляющих сообществ и от-сутствие среди них выраженных доминантов. Перечисленные особенности передвижения и питания представителей фауны планктона свидетельствуют о выраженности как паст-бищной, так и детритной пищевых цепей в озере. По показателям разнообразия (*H'*, *D'*, *e'*) (Андроникова, 1996) озеро соответствовало мезотрофно-эвтрофному типу. Анализ много-летних исследований оз. Кенон (Итигилова и др., 1998; Кривенкова, 1999; Афонина и др., 2017а, б) показал, что для водоема характер-ны незначительные изменения количествен-ных характеристик водорослей, показатели разнообразия и структуры зоопланктона не выходят за пределы вариаций, отмеченных ранее, что можно рассматривать как признак стабильности экосистемы. Пространственная структура растительности поясно-мозаичная. По сравнению с 2015 г. (Афонина и др., 2017а),

заращаемость озера снизилась с 90 % от его площади в 2013–2015 гг. до 53 % в 2019–2023 гг. Уменьшилась максимальная глубина произрастания растений с 5,00 до 3,00 м.

Умыкейское озеро по показателям разнообразия фито- и зоопланктона классифицировалось как эвтрофное (Андроникова, 1996). Качественный состав и количественные характеристики зоопланктона сопоставимы с результатами 2006 г. (Афониная, Итигилова, 2015). Для водных растений отмечено снижение видового состава по сравнению с 2006 г., когда состав макрофитов насчитывал пять видов (Базарова, 2009).

Гидрокарбонатно-хлоридно-сульфатные кальциево-натриево-магниевые воды создают сложные и уникальные условия для обитания гидробионтов в оз. Кенон. Химический состав воды поддерживает сообщества гидробионтов, определяя их адаптацию, биоразнообразие и функционирование экосистемы (Dodds, 2002; Søndergaard et al., 2003; Jerpesen et al., 2005; Романова, Пономаренко, 2015; Кравцова и др., 2024). Повышение концентрации сульфатов, хлоридов может ограничивать развитие некоторых видов фитопланктона и/или стимулировать его выедание зоопланктоном (Аладин, 1982; Шилова, Рогачева, 2014). На развитие зоопланктонных сообществ в природно-техногенных водоемах наибольшее влияние оказывает содержание растворенных солей и других примесей (общая минерализация, электропроводность, рН). Ионный состав воды и концентрация главных ионов определяются принадлежностью к ландшафтно-географической зоне и преобладающим источником питания водоемов, а также степенью антропогенной трансформации водоема. С ростом этих показателей видовое богатство и количественные показатели зоопланктона снижаются (Иванова, Казанцева, 2006; Деревенская и др., 2024).

Среди водоемов Юго-Восточного Забайкалья Умыкейское озеро – наиболее крупное водохранилище, образованное слиянием четырех горько-соленых озер. Вследствие бессточного режима и непрерывного притока канализационных и сточных вод общая минерализация играет ключевую роль в формировании экологических ниш для планктона и макрофитов. Она определяет физиологические пределы видов, конкуренцию за ресурсы, устойчивость сообществ к внешним воздействиям (Мартемьянов, 2017). Известно, что в пресноводных водоемах с низкой минерализацией преобладают виды, адаптированные к слабоминерализованной воде (например, диатомовые водоросли). В солоноватых или соленых водоемах с повышенной минерализацией доминируют специализированные виды – некоторые цианобактерии или зеленые водоросли (Reynolds, 2006; Lampert, Sommer, 2007; Сухаревич, Поляк, 2020). Высокие концентрации биогенных элементов, поступающих со сточными водами, с одной стороны, могут стимулировать «цветение» фитопланктона и рост макрофитов, а с другой – создавать токсические условия и ограничивать доступность этих элементов из-за конкуренции между ионами (Рижинашвили, 2022). В условиях эвтрофикации численность зоопланктона может временно увеличиваться за счет видов, хорошо адаптированных к избытку пищи. При длительном воздействии загрязнителей, в том числе биогенных веществ, численность может резко снизиться из-за гипоксии, токсических веществ или других стрессовых факторов (Carpenter et al., 1998; Lampert, Sommer, 2007).

Заключение

Природно-техногенные водоемы являются сложными образованиями, где гидрологический, гидрохимический и гидробиологи-

ческий режимы зависят как от естественных, так и от антропогенных факторов. Анализ полученных данных на примере озер Кенон и Умыкейское показал изменение химического типа вод за счет постоянного увеличения доли сульфатов, а также в результате постоянного притока сточных вод образование нового водоема и уменьшение минерализации в несколько раз. В озере Кенон формировались высококоразнообразные выровненные сообщества планктона. Таксономический состав включал 91 вид водорослей и цианобактерий и 56 видов планктонных беспозвоночных. Анализ многолетних гидробиологических исследований показал, что в настоящее время средние по акватории численные характеристики развития планктона мало отличаются от данных прошлых лет. Значимость отдельных отделов водорослей и групп зоопланктона изменилась незначительно. Сообщества макрофитов формировали 9 видов. Пространственная структура – поясno-мозаичная. В многолетнем

аспекте отмечено уменьшение зарастаемости озера и глубины произрастания растений. Первичные данные, полученные по фитопланктону озера Умыкейское, показали, что альгосообщества сформированы 20 таксонами водорослей, в основном зелеными, диатомовыми и цианобактериями. Наибольший вклад в общую численность фитопланктона вносили мелкоразмерные представители цианей. Биомассу создавали динофитовые водоросли рода *Ceratium*. В составе зоопланктона обнаружено 12 видов. По численности и биомассе преобладали копеподы. Структурные характеристики зоопланктона сопоставимы с ранее полученными результатами. Зарегистрированные в озере макрофиты (3 вида) являются доминантами, формируя неустойчивые сообщества водной растительности. Основными факторами, определяющими развитие гидробионтов оз. Кенон, являются химический тип воды и *pH*, для оз. Умыкейское – общая сумма ионов.

Список литературы / References

- Аладин Н. В. (1982) Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ветвистых ракообразных. *Зоологический журнал*, 61(3): 341–351 [Aladin N. V. (1982) Salinity adaptations and osmoregulatory abilities of branchous crustaceans. *Journal of Zoology* [Zoologicheskii zhurnal], 61(3): 341–351 (in Russian)]
- Андроникова И. Н. (1996) *Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов*. Санкт-Петербург, Наука, 189 с. [Andronikova I. N. (1996) *Structural and functional organization of zooplankton in lake ecosystems of different trophic types*. Saint Petersburg, Nauka, 189 p. (in Russian)]
- Антонова Л. Н., Канюк Г. И., Погонина Т. Е., Михайский Д. М., Омельченко Л. Н., Фокина А. Н. (2012) Назначение и особенности условий работы водоемов-охладителей тепловых и атомных электростанций. *Восточно-Европейский журнал передовых технологий*, 2(10): 56–63 [Antonova L. N., Kanyuk G. I., Pogonina T. E., Mikhaiskii D. M., Omelchenko L. N., Fokina A. N. (2012) Purpose and features of work cooling pond thermal and nuclear power. *Eastern-European Journal of Enterprise Technologies* [Vostochno-Evropeiskii zhurnal peredovykh tekhnologii], 2(10): 56–63 (in Russian)]
- Афонина Е. Ю., Итигилова М. Ц. (2015) Летний зоопланктон некоторых водоемов бассейна реки Аргунь. *Амурский зоологический журнал*, 7(3): 206–213 [Afonina E. Yu., Itigilova M. Ts. (2015) Summer zooplankton of some reservoirs of the Argun River basin. *Amurian Zoological Journal* [Amurskii zoologicheskii zhurnal], 7(3): 206–213 (in Russian)]

Афони́на Е. Ю., Ташлы́кова Н. А., Базарова Б. Б. (2017а) Современный видовой состав и структура сообществ гидробионтов озера Кенон (Забайкальский край). *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, 122(1): 71–83 [Afonina E. Yu., Tashlykova N. A., Bazarova B. B. (2017a) Modern species composition and structure of hydrobiont communities in the Kenon Lake (Zabaikalsky Krai). *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biological Series* [Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii], 122(1): 71–83 (in Russian)]

Афони́на Е. Ю., Ташлы́кова Н. А., Итиги́лова М. Ц. (2017б) Пространственно-временная динамика планктонных сообществ озера Кенон (по данным 2010–2015 гг.). *Вода: химия и экология*, 2: 42–50 [Afonina E. Yu., Tashlykova N. A., Itigilova M. Ts. (2017b) Spatiotemporal dynamics of Lake Kenon plankton communities (according to the data 2010–2015 yrs.). *Water: Chemistry and Ecology* [Voda: khimiya i ekologiya], 2: 42–50 (in Russian)]

Базарова Б. Б. (2009) Флора и растительность водных растений водоемов бассейна реки Аргунь (в пределах Российской Федерации). *Аргунские просторы. Сборник статей*. Чита, Экспресс-издательство, с. 9–14 [Bazarova B. B. (2009) Flora and vegetation of aquatic plants in water bodies of the Argun River basin (within the Russian Federation). *Argun expanses. Collection of articles*. Chita, Ekspress-izdatel'stvo, p. 9–14 (in Russian)]

Безносков В. Н., Сузда́лева А. Л. (2005) Сукцессионное развитие экосистем техногенных водоемов. *Антропогенные влияния на водные экосистемы. Сборник статей по материалам конференции, посвященной 100-летию со дня рождения проф. Н. С. Строганова*. Москва, Товарищество научных изданий КМК, с. 120–129 [Beznosov V. N., Suzdaleva A. L. (2005) Successional development of ecosystems of man-made reservoirs. *Anthropogenic effects on aquatic ecosystems. A collection of articles based on the materials of the conference dedicated to the 100th anniversary of Professor N. S. Stroganov*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., p. 120–129 (in Russian)]

Верхоту́ров А. Г., Верхоту́ров Г. Г. (2015) Техногенное воздействие на подземные воды в районе г. Краснокаменска. *Сергеевские чтения. Инженерно-геологические и геоэкологические проблемы городских агломераций*. Москва, РУДН, с. 325–328 [Verkhoturov A. G., Verkhoturov G. G. (2015) Man-made impact on groundwater in the Krasnokamensk area. *Sergeev readings. Engineering-geological and geoecological problems of urban agglomerations*. Moscow, Peoples' Friendship University of Russia, p. 325–328 (in Russian)]

Гаври́лко Д. Е., Шурга́нова Г. В., Кудри́н И. А., Якимов В. Н. (2020) Выявление функциональных групп пресноводного зоопланктона на основе функциональных признаков видов. *Поволжский экологический журнал*, 3: 290–306 [Gavrilko D. E., Shurganova G. V., Kudrin I. A., Yakimov V. N. (2020) Identification of freshwater zooplankton functional groups based on the functional traits of species. *Povolzhskiy Journal of Ecology* [Povolzhskii ekologicheskii zhurnal], 3: 290–306 (in Russian)]

Горю́нова С. В. (2016) Основные типы городских водоемов и возможные пути их инженерно-экологического обустройства. *Вестник МГПУ. Серия: Естественные науки*, 1: 40–49 [Goryunova S. V. (2016) Basic types of small urban water reservoirs and possible ways of their engineer – ecological arrangement. *MCU Journal of Natural Sciences* [Vestnik MGPU. Seriya: Estestvennyye nauki], 1: 40–49 (in Russian)]

Деревенская О. Ю., Мингазова Н. М., Унковская Е. Н. (2024) Факторы зональности и их влияние на зоопланктон озёр Среднего Поволжья. *Теоретическая и прикладная экология*, 1:

166–174 [Derevenskaya O. Yu., Mingazova N. M., Unkovskaya E. N. (2024) Zoning factors and their influence on the lakes' zooplankton in the Middle Volga Region (Russia). *Theoretical and Applied Ecology* [Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya], 1: 166–174 (in Russian)]

Еникеев Ф. И. (2021) *Происхождение и эволюция озер Забайкалья*. Новосибирск, Наука, 132 с. [Enikeev F. I. (2021) *Origin and evolution of lakes in Transbaikalia*. Novosibirsk, Nauka, 132 p. (in Russian)]

Замана Л. В., Усманова Л. И. (2017) Гидрохимия озера Кенон – водоема-охладителя Читинской ТЭЦ-1. *Экология водоемов-охладителей энергетических станций. Сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции с международным участием*. Цыбекмитова Г. Ц. (ред.) Чита, ЗабГУ, с. 130–137 [Zamana L. V., Usmanova L. I. (2017) Hydrochemistry of Kenon Lake – the Chita TPS-1 water reservoir – cooler. *Ecology of cooling reservoirs at power plants. Proceedings of the All-Russian Scientific and Practical Conference with International Participation*. Tsybekmitova G. Ts. (Ed.) Chita, Transbaikal State University, p. 130–137 (in Russian)]

Иванова М. Б., Казанцева Т. И. (2006) Влияние активной реакции и общей минерализации воды на видовое разнообразие пелагического зоопланктона в озерах (статистический анализ). *Экология*, 4: 294–300 [Ivanova M. B., Kazantseva T. I. (2006) Effect of water pH and total dissolved solids on the species diversity of pelagic zooplankton in lakes: a statistical analysis. *Russian Journal of Ecology*, 37(4): 264–270]

Иванов А. В., Трофимова Л. Н. (1982) *Гидрохимия озер Центрального Забайкалья*. Владивосток, Дальневосточное книжное издательство, 140 с. [Ivanov A. V., Trofimova L. N. (1982) *Hydrochemistry of lakes of Central Transbaikalia*. Vladivostok, Far Eastern Book Publishing House, 140 p. (in Russian)]

Итигилова М. Ц., Чечель А. П., Замана Л. В., Стрижова Т. А., Котельников А. М., Быбин Ф. Ф., Оглы З. П., Локоть Л. И., Клишко О. К., Кривенкова И. Ф., Горлачева Е. П., Афонин А. В., Михеев И. Е., Цыбекмитова Г. Ц., Тулохонов Ю. М., Чечель Л. П., Горковенко Н. Б., Бобринев В. П., Малых О. Ф., Фалейчик А. А., Фалейчик Л. М., Возмилов А. М., Волосиков Р. Н., Глинка В. Т., Цыганок В. И., Кузьминых А. И., Кулаков В. Г., Руденко Ю. Т., Золотарева Л. Н., Спиглазов Л. П., Серебрякова М. С. (1998) *Экология городского водоема*. Новосибирск, Издательство СО РАН, 260 с. [Itigilova M. Ts., Chechel A. P., Zamana L. V., Strizhova T. A., Kotelnikov A. M., Bybin F. F., Ogly Z. P., Lokot L. I., Klishko O. K., Krivenkova I. F., Gorlacheva E. P., Afonin A. V., Mikheev I. E., Tsybekmitova G. Ts., Tulokhonov Yu. M., Chechel L. P., Gorkovenko N. B., Bobrinev V. P., Malykh O. F., Faleychik A. A., Faleychik L. M., Vozmilov A. M., Volosikov R. N., Glinka V. T., Tsyganok V. I., Kuzminykh A. I., Kulakov V. G., Rudenko Yu. T., Zolotareva L. N., Spiglazov L. P., Serebryakova M. S. (1998) *Ecology of the urban water body*. Novosibirsk, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 260 p. (in Russian)]

Карасев Г. Л. (1968) Некоторые итоги комплексного ихтиологического и гидробиологического исследования озера Кенон в связи с работой Читинской ГРЭС. *Учёные записки Читинского государственного педагогического института*, 19: 87–96 [Karasev G. L. (1968) Some results of a comprehensive ichthyological and hydrobiological study of Lake Kenon in connection with the operation of Chita TPP. *Scientific Notes of the Chita State Pedagogical Institute* [Uchenye zapiski Chitinskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo instituta], 19: 87–96 (in Russian)]

Катанская В. М. (1981) *Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Методы изучения*. Ленинград, Наука, 187 с. [Katanskaya V. M. (1981) *Higher aquatic*

vegetation of the continental water bodies of the USSR. Methods of study. Leningrad, Nauka, 187 p. (in Russian)]

Кравцова А. В., Ходоровская Н. И., Баженов С. В. (2024) Определение факторов, формирующих качество воды водохранилища многомерными статистическими методами. *Проблемы географии Урала и сопредельных территорий. Материалы III международной научно-практической конференции*. Челябинск, Край Ра, с. 115–123 [Kravtsova A. V., Khodorovskaya N. I., Bazhenov S. V. (2024) Determination of factors shaping reservoir water quality by multivariate statistical methods. *Geographical problems of Ural and surrounding lands. III International conference materials*. Chelyabinsk, Krai Ra, p. 115–123 (in Russian)]

Кривенкова И. Ф. (1999) *Фитофильный зоопланктон водоема-охладителя озера Кенон. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Чита, 22 с. [Krivenkova I. F. (1999) *Phytophilic zooplankton of the cooling reservoir of Lake Kenon. Abstract of a dissertation for the degree of Candidate of Biological Sciences*. Chita, 22 p. (in Russian)]

Кулаков Д. В. (2020) Применение показателей зоопланктона для оценки воздействия атомных электростанций на водоемы-охладители. *Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление*, 5: 107–125 [Kulakov D. V. (2020) Application of the zoo/plankton indicators for assessment of the nuclear power plants impact upon cooling pools. *Water Sector of Russia: Problems, Technologies, Management* [Vodnoe khozyaistvo Rossii: problemy, tekhnologii, upravlenie], 5: 107–125 (in Russian)]

Мартемьянов В. И. (2017) Роль ионов натрия в обеспечении процессов жизнедеятельности гидробионтов. *Труды Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН*, 78: 102–117 [Martemyanov V. I. (2017) Role of sodium ions as a security vital process hydrobionts. *Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS* [Trudy Instituta biologii vnutrennikh vod im. I. D. Papanina RAN], 78: 102–117 (in Russian)]

Методы гидробиологических исследований в внутренних вод (2024) Крылов А. В., Барышев И. А., Безматерных Д. М. и др.; А. В. Крылов (ред.) Министерство науки и высшего образования Российской Федерации, Российская академия наук, Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН; Борок, Ярославская обл., ИБВВ РАН; Ярославль, Филигрань, 592 с. [Methods of hydrobiological studies of inland waters (2024) Krylov A. V., Baryshev I. A., Bezmaternykh D. M. et al.; Krylov A. V. (Ed.) Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation, Russian Academy of Sciences, I. D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences; Borok, Yaroslavl Region, IBIW RAS; Yaroslavl, Filigran, 592 p. (in Russian)]

Моисеенко Т. И., Даувальтер В. А., Лукин А. А., Кудрявцева Л. П., Ильяшук Б. П., Ильяшук Л. И., Сандимиров С. С., Каган Л. Я., Вандыш О. И., Шаров А. Н., Шарова Ю. Н., Королева И. Н. (2002) *Антропогенные модификации экосистемы озера Имандра*. Москва, Наука, 403 с. [Moiseenko T. I., Dauwalter V. A., Lukin A. A., Kudryavtseva L. P., Plyashchuk B. P., Plyashchuk L. I., Sandimirov S. S., Kagan L. Ya., Vandysh O. I., Sharov A. N., Sharova Yu. N., Koroleva I. N. (2002) *Anthropogenic modifications of the ecosystem of Lake Imandra*. Moscow, Nauka, 403 p. (in Russian)]

Мэгарран Э. (1992) *Экологическое разнообразие и его измерение*. Москва, Мир, 181 с. [Magurran A. (1992) *Ecological diversity and its measurement*. Moscow, Mir, 181 p. (in Russian)]

Обязов В. А. (2010) Адаптация к изменениям климата: региональный подход. *География и природные ресурсы*, 2: 34–39 [Obyazov V. A. (2010) Adaptation to climate change: a

regional approach. *Geography and Natural Resources* [Geografiya i prirodnye resursy], 2: 34–39 (in Russian)]

Оксиюк О.П., Жукинский В.Н., Брагинский Л.П., Линник П.Н., Кузьменко М.И., Кленус В.Г. (1993) Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши. *Гидробиологический журнал*, 29(4): 62–76 [Oksiyuk O.P., Zhukinsky V.N., Braginsky L.P., Linnik P.N., Kuzmenko M.I., Klenus V.G. (1993) A comprehensive ecological classification of inland surface water quality. *Hydrobiological Journal* [Gidrobiologicheskii zhurnal], 29(4): 62–76 (in Russian)]

Петин А.Н., Лебедева М.Г., Крымская О.В. (2006) *Анализ и оценка качества поверхностных вод*. Белгород, Издательство БелГУ, 252 с. [Petin A.N., Lebedeva M.G., Krymskaya O.V. (2006) *Analysis and assessment of surface water quality*. Belgorod, Belgorod State University, 252 p. (in Russian)]

Поверхностные и подземные воды (2021) *Радиоэкологическая обстановка в регионах расположения предприятий Государственной корпорации по атомной энергии «Росатом»*. Линге И.И., Крышев И.И. (ред.) Москва, с. 109–120 [Surface and ground water (2021) *Radioecological situation in the regions where facilities of the State Atomic Energy Corporation Rosatom are located*. Linge I.I., Kryshev I.I. (Eds.) Moscow, p. 109–120 (in Russian)]

Приказ Минсельхоза РФ от 13.12.2016 № 552 «Об утверждении нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения» (в ред. приказов Минсельхоза РФ от 12.10.2018 № 454, от 10.03.2020 № 118, от 22.08.2023 № 687, от 13.06.2024 № 320) [Order of the Ministry of Agriculture of the Russian Federation of 13.12.2016 No. 552 “On approval of water quality standards for water bodies of fishery importance, including standards for maximum permissible concentrations of harmful substances in the waters of water bodies of fishery importance” (as amended by orders of the Ministry of Agriculture of the Russian Federation of 12.10.2018 No. 454, of 10.03.2020 No. 118, of 22.08.2023 No. 687, of 13.06.2024 No. 320) (in Russian)]

Протасов А.А. (2021) Смена парадигмы в технической гидробиологии: от изучения локального воздействия к концепции водных техноэкосистем ТЭС и АЭС. *Трансформация экосистем*, 4(1): 69–76 [Protasov A. A. (2021) Paradigm shift in technical hydrobiology: from local impact, to a new techno-ecosystem concept for thermal and nuclear plant water. *Ecosystem Transformation*, 4(1): 3–9]

Рижинашвили А.Л. (2022) Контур теории функционирования водных экосистем: био-генное лимитирование. *Успехи современной биологии*, 142(3): 253–267 [Rizhinashvili A. L. (2022) An outline of the theory of the functioning of aquatic ecosystems: nutrient limitation. *Biology Bulletin Reviews*, 12(6): 596–608]

Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. (2024) Сукцессии: различие и сходство общеэкологических и гидробиологических представлений. *Журнал общей биологии*, 85(1): 62–80 [Rozenberg G. S., Zinchenko T. D. (2024) Successions: difference and similarity of general ecological and hydrobiological views. *Biology Bulletin Reviews*, 14(5): 604–620]

Романова С.М., Пономаренко О.И. (2015) Особенности формирования химического состава воды водоёмов-охладителей в условиях антропогенного влияния. *Гидрометеороло-*

гия и экология, 1: 150–156 [Romanova S. M., Ponomarenko O. I. (2015) Formation of the chemical composition of water in cooling ponds under anthropogenic influence. *Hydrometeorology and Ecology* [Gidrometeorologiya i ekologiya], 1: 150–156 (in Russian)]

Сухаревич В. И., Поляк Ю. М. (2020) Глобальное распространение цианобактерий: причины и последствия (обзор). *Биология внутренних вод*, 6: 562–572 [Sukharevich V. I., Polyak Y. M. (2020) Global occurrence of cyanobacteria: causes and effects (review). *Inland Water Biology*, 13(4): 566–575]

Термический режим и биология озера Кенон (водоема-охладителя Читинской ГРЭС). Записки Забайкальского филиала географического общества СССР, отделение геологии им. В. А. Обручева. Выпуск 62 (1972) Сизиков А. Н., Шишкин Б. А. (ред.) Чита, Редакционно-издательский центр Забайкальского филиала географического общества СССР, 83 с. [*Thermal regime and biology of Lake Kenon (cooling reservoir of the Chita TPP). Notes of the Transbaikalian Branch of the Geographical Society of the USSR, V. A. Obruchev Department of Geology. Issue 62 (1972)* Sizikov A. N., Shishkin B. A. (Eds.) Chita, Editorial and Publishing Center of the Transbaikalian Branch of the Geographical Society of the USSR, 83 p. (in Russian)]

Тулская Н. И., Мотовилова М. С., Агишева О. Н. (2015) Эколого-геохимическое районирование акватории и прибрежной территории озера Кенон. *Экология и промышленность России*, 19(10): 42–47 [Tulskaya N. I., Motovilova M. S., Agisheva O. N. (2015) Delimitation of environmental-geochemical areas in the waters and the coastal part of the watershed of Lake Kenon. *Ecology and Industry of Russia* [Ekologiya i promyshlennost' Rossii], 19(10): 42–47 (in Russian)]

Федоров И. А., Усманова Л. И. (2023) Оценка современного эколого-гидрогеологического состояния и прогноз его изменения на территории размещения золоотвала Читинской ТЭЦ-1 (Восточное Забайкалье). *Геоэкология. Инженерная геология, гидрогеология, геокриология*, 5: 52–64 [Fedorov I. A., Usmanova L. I. (2023) Assessment of the current ecological and hydrogeological state and forecast of its changes in the Chita TPP-1 ash dump territory (Eastern Transbaikalia). *Environmental Geoscience* [Geoekologiya. Inzhenernaya geologiya, gidrogeologiya, geokriologiya], 5: 52–64 (in Russian)]

Фомин Г. С. (2010) *Вода. Контроль химической, бактериальной и радиационной безопасности по международным стандартам*. Москва, Протектор, 1008 с. [Fomin G. S. (2010) *Water. Control of chemical, bacterial and radiation safety according to international standards*. Moscow, Protector, 1008 p. (in Russian)]

Цыбекмитова Г. Ц. (2016) Качество фильтрационных вод золошлакоотвала ТЭЦ-1 и возможные пути их поступления в оз. Кенон (Забайкальский край). *Вода: химия и экология*, 2: 11–17 [Tsybekmitova G. Ts. (2016) Filtration water quality of ash dump TPP-1 and possible ways of their stream into the Kenon Lake (Zabaikalsky Krai). *Water: Chemistry and Ecology* [Voda: khimiya i ekologiya], 2: 11–17 (in Russian)]

Цыбекмитова Г. Ц. (2014) Содержание биогенных элементов (азот и фосфор) в воде озера Кенон – водоема-охладителя ТЭЦ-1. *Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований*, 7: 39–43 [Tsybekmitova G. T. (2014) Content of biogenic elements (nitrogen and phosphorus) in the lake Kenon – the cooling pond thermal power station-1. *International Journal of Applied and Basic Research* [Mezhdunarodnyi zhurnal prikladnykh i fundamental'nykh issledovaniy], 7: 39–43 (in Russian)]

Чуйков Ю. С. (2018) Трофическая структура сообществ зоопланктона: история и некоторые итоги изучения. *Астраханский вестник экологического образования*, 3: 175–185 [Chuiikov Yu. S. (2018) Trophic structure of zooplankton communities: history and the results of the study. *Astrakhan Bulletin for Environmental Education* [Astrakhanskii vestnik ekologicheskogo obrazovaniya], 3: 175–185 (in Russian)]

Шандала Н. К., Семенова М. П., Исаев Д. В., Киселев С. М., Серегин В. А., Титов А. В., Филонова А. А., Журавлева Л. А., Маренный А. М. (2014) Радиоэкологическая обстановка в районе расположения Приаргунского производственного горно-химического объединения. *Гигиена и санитария*, 93(4): 14–18 [Shandala N. K., Semenova M. P., Isaev D. V., Kiselev S. M., Seregin V. A., Titov A. V., Filonova A. A., Zhuravleva L. A., Marenniy A. M. (2014) Radioecological situation in the area of JSC “Priargunsky Production Mining and Chemical Association”. *Hygiene and Sanitation* [Gigiena i sanitariya], 93(4): 14–18 (in Russian)]

Шилова Н. А., Рогачева С. М. (2014) Комбинированное воздействие ионов тяжёлых металлов и сульфатного засоления на функционирование гидробионтов. *Экология и защита окружающей среды. Сборник тезисов докладов Международной научно-практической конференции, 19–20 марта 2014 г.* Грицук А. Е. (ред.) Минск, Белорусский государственный университет, с. 116–119 [Shilova N. A., Rogacheva S. M. (2014) The combined effect of heavy metal ions and sulfate salinity on the functioning of aquatic organisms. *Ecology and environmental protection. Collection of abstracts of reports of the International scientific and practical conference, March 19–20, 2014.* Gritsuk A. E. (Ed.) Minsk, Belarusian State University, 116–119 (in Russian)]

Bocharov A. V., Lebedev S. A., Kravchenko P. N. (2023) Evaluation of changes in the scale and direction of thermal pollution flows in the Kalinin NPP cooling lakes from 1985 to 2020. *Russian Journal of Earth Sciences*, 23(5): ES 0207

Carpenter S. R., Caraco N. F., Correll D. L., Howarth R. W., Sharpley A. N., Smith V. H. (1998) Nonpoint pollution of surface waters with phosphorus and nitrogen. *Ecological Applications*, 8(3): 559–568

Celewicz S., Gołdyn B. (2021) Phytoplankton communities in temporary ponds under different climate scenarios. *Scientific Reports*, 11(1): 17969

Colina M., Calliari D., Carballo C., Kruk C. (2016) A trait-based approach to summarize zooplankton-phytoplankton interactions in freshwaters. *Hydrobiologia*, 767(1): 221–233

Dodds W. K. (2002) *Freshwater ecology: concepts and environmental applications*. USA, Academic Press, 569 p.

Jeppesen E., Søndergaard M., Jensen J. P., Havens K. E., Anneville O., Carvalho L., Coveney M. F., Deneke R., Dokulil M. T., Foy B., Gerdeaux D., Hampton S. E., Hilt S., Kangur K., Köhler J., Lammens E. H. H. R., Lauridsen T. L., Manca M., Miracle M. R., Moss B., Nöges P., Persson G., Phillips G., Portielje R., Romo S., Schelske C. L., Straile D., Tatrai I., Willén E., Winder M. (2005) Lake responses to reduced nutrient loading – an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies. *Freshwater Biology*, 50(10): 1747–1771

Lampert W., Sommer U. (2007) *Limnoecology: the ecology of lakes and streams*. Oxford, Oxford University Press, 324 p.

Lynch A. J., Cooke S. J., Arthington A. H., Baigun C., Bossenbroek L., Dickens C., Harrison I., Kimirei I., Langhans S. D., Murchie K. J., Olden J. D., Ormerod S. J., Owuor M., Raghavan R.,

Samways M.J., Schinegger R., Sharma S., Tachamo-Shah R.-D., Tickner D., Tweddle D., Young N., Jähnig S. C. (2023) People need freshwater biodiversity. *WIREs Water*, 10(3): e1633

Martini S., Larras F., Boyé A., Faure E., Aberle N., Archambault P., Bacouillard L., Beisner B. E., Bittner L., Castella E., Danger M., Gauthier O., Karp-Boss L., Lombard F., Maps F., Stemmann L., Thiébaud E., Usseglio-Polatera P., Vogt M., Laviale M., Ayata S.-D. (2021) Functional trait-based approaches as a common framework for aquatic ecologists. *Limnology and Oceanography*, 66(3): 965–994

Mineeva N., Bondarenko N. (2025) A comparison of phytoplankton development in Lake Baikal, Siberia, and Rybinsk Reservoir, Volga River, European Russia, using stability indices. *Journal of Great Lakes Research*, 51(1): 102493

Nemova N.N. (2023) Ecological biochemical adaptations in aquatic organisms. *Biology Bulletin*, 50(Suppl 1): S 10–S 18

Patova E., Shabalina J., Sivkov M., Barinova S. (2024) Screening of phytoplankton dynamics: assessing reservoir ecosystem health under thermal pollution from an electrical power plant in the Pechora River basin, European North. *Life*, 14(1): 71

Poikane S., Kelly M.G., Varbiro G., Borics G., Eros T., Hellsten S., Kolada A., Lukacs B.A., Lyche Solheim A., Pahissa López J., Willby N.J., Wolfram G., Phillips G. (2022) Estimating nutrient thresholds for eutrophication management: novel insights from understudied lake types. *Science of the Total Environment*, 827: 154242

Reynolds C. S. (2006) *The ecology of phytoplankton*. Cambridge, Cambridge University Press, 551 p.

Singh V. (2024) Community ecology. *Textbook of environment and ecology*. Singapore, Springer, p. 53–74

Søndergaard M., Jensen J.P., Jeppesen E. (2003) Role of sediment and internal loading of phosphorus in shallow lakes. *Hydrobiologia*, 506(1–3): 135–145

Vorobyeva T. Y., Klimov S. I., Chupakov A. V., Pokrovsky O. S. (2021) Fish death in the mesotrophic lake Lekshmozero: possible causes. *Lake water: properties and uses (case studies of hydrochemistry and hydrobiology of lakes in Northwest Russia)*. Pokrovsky O.S., Bepalaya Y., Shirokova L.S., Vorobyeva T. Y. (Eds.) Nova Science Publishers, Inc., p. 71–87

Zerbe S. (2023) Natural and anthropogenic lakes. *Restoration of ecosystems – bridging nature and humans: a transdisciplinary approach*. Berlin, Heidelberg, Springer Spektrum, p. 235–264

EDN: MBTJHJ

УДК 574.5:595.142.3(282.247.133)

Diversity and Structure of Oligochaete Metacommunities in the Vychegda River Model Sites

Maria A. Baturina* and **Aleksander B. Novakovskiy**
*Institute of Biology of Komi Scientific Centre
of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
Syktyvkar, Russian Federation*

Received 26.02.2025, received in revised form 13.05.2025, accepted 13.07.2025

Abstract. The article presents the results of the study of the oligochaete community structure in the upper and middle reaches of the Vychegda River (Komi Republic). The study deals with the assessment of the spatial heterogeneity of the environment using analysis of variance and multivariate statistical methods and characterization of the influence of ecological factors on the distribution and structure of oligochaete communities at various levels of the river network. A total of 77 oligochaete taxa were identified (62 to the species level). Canonical correspondence analysis (CCA) revealed that the considered factors explain 17.7 % of the variability in species composition, indicating the possible influence of additional biological and stochastic factors on species distribution. The spatial distribution of dominant species was found to be associated with the hydrological and landscape characteristics of the rivers. The fauna of the upper and middle Vychegda River sections differed significantly, while α -diversity, according to the Shannon (H_N), Pielou (E), and Simpson (D_s) indices, showed only a minor variation. The highest β -diversity (Whittaker's index, β_w) was observed in the tributaries of the middle reaches of the Vychegda. The application of the metacommunity concept revealed that oligochaetes exhibit different types of spatial organization across the river system: from well-structured communities with high species coherence and pronounced ecological specialization (Clementsian distributions) to communities with a continuous distribution, where species exhibit individual responses to environmental factors (Gleasonian distributions). This highlights the role of both environmental selection and stochastic processes in shaping the structure of benthic communities. These findings emphasize the importance of spatial organization and landscape heterogeneity for the biological diversity of river ecosystems.

Keywords: environmental heterogeneity, river basin, metacommunity structure elements, biodiversity, aquatic invertebrates.

© 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: baturina@ib.komisc.ru

ORCID: 0000-0002-6521-6609 (Baturina M.); 0000-0003-4105-7436 (Novakovskiy A.)

Acknowledgements. The study was supported by the Russian Science Foundation (No. 24–24–00121, <https://rscf.ru/project/24–24–00121/>).

Citation: Baturina M. A., Novakovskiy A. B. Diversity and structure of oligochaete metacommunities in the Vychegda River model sites. *J. Sib. Fed. Univ. Biol.*, 2026, 19(1), 52–73 EDN: MBTJHJ



Разнообразие и структура метасообществ олигохет модельных участков р. Вычегды

М. А. Батурина, А. Б. Новаковский
*Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук
Российская Федерация, Сыктывкар*

Аннотация. В статье представлены результаты анализа структуры сообществ олигохет в верхнем и среднем течениях реки Вычегды (Республика Коми). Проведена оценка пространственной неоднородности среды с использованием дисперсионного анализа и методов многомерной статистики, и охарактеризовано влияние экологических факторов на распределение и структуру сообществ олигохет на различных уровнях речной сети. Выявлено 77 таксонов олигохет (62 из них до уровня вида). Канонический анализ соответствий (ССА) показал, что учтённые факторы объясняют 17,7 % вариабельности видового состава сообществ олигохет, что указывает на возможное наличие дополнительных биологических и случайных факторов, влияющих на распределение видов. Показано, что пространственное распределение преобладающих видов связано с гидрологическими и ландшафтными характеристиками водотоков. Фауна верхних и средних участков реки Вычегды значительно различалась, при этом α -разнообразие, согласно индексам Шеннона (H_N), Пиелу (E) и Симпсона (D_S), варьировало незначительно. Наибольшее β -разнообразие (индекс Уиттекера (β_w)) отмечено в притоках среднего течения. Применение концепции метасообществ позволило установить, что в разных частях речной системы олигохеты демонстрируют различные типы пространственной организации: от чётко структурированных сообществ с высокой согласованностью видов и выраженной экологической специализацией (аналогично модели Клементса) до сообществ с континуальным распределением, где доминируют виды с индивидуальными реакциями на факторы среды (по типу градиента Глисона). Это подчеркивает роль как направленного отбора среды, так и случайных процессов в формировании структуры донных сообществ. Полученные результаты указывают на важность пространственной организации и ландшафтной мозаичности для биологического разнообразия речных экосистем.

Ключевые слова: неоднородность окружающей среды, бассейн реки, элементы структуры метасообщества, биоразнообразие, водные беспозвоночные.

Благодарности. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 24–24–00121 (<https://rscf.ru/project/24–24–00121/>).

Цитирование: Батурина М. А. Разнообразие и структура метасообществ олигохет модельных участков р. Вычегды / М. А. Батурина, А. Б. Новаковский // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(1). С. 52–73. EDN: MBTJHJ

Введение

Биоразнообразие во всем мире находится под угрозой вследствие землепользования, эвтрофикации и распространения инвазивных видов (Vörösmarty et al., 2010). Поэтому важно изучать влияющие на него механизмы для лучшего прогнозирования будущих изменений. Альфа-, бета- и гамма-компоненты разнообразия формируются под воздействием процессов, действующих в разных пространственных масштабах (Whittaker, 1960; Tonkin et al., 2016), что требует совершенствования методологических подходов. Теория метасообщества, развивающаяся с начала 2000-х годов (Leibold et al., 2004), позволила существенно продвинуться в изучении процессов, происходящих за пределами локальных сообществ. Большинство исследований, рассматривающих модели разнообразия и динамики сообществ, были сосредоточены на двумерных ландшафтах (Altermatt et al., 2013). Изначально реки традиционно воспринимались как линейные местообитания (Vannote et al., 1980). Однако в последнее время все большее распространение получают нелинейные концепции, которые учитывают пространственную разветвленность речных систем. К таким нелинейным системам можно отнести концепцию дендритных сетей (Altermatt et al., 2013) и Network Location Hypothesis (NPH) (Henriques-Silva et al., 2019; Zheng, Yin, 2023). Согласно первой, речная система рассматривается как совокупность сообщающихся элементов, имеющих иерархическую структуру, с разной степенью биологического разнообразия, экологическими особенностями и степенью связи речных сообществ и ландшафтных условий (Vörösmarty et al., 2010; Tonkin et al., 2016). В свою очередь, концепция NPH предполагает большие раз-

личия между речными сообществами верхних притоков вследствие их географически более удаленного расположения относительно друг друга. При этом сообщества, расположенные ниже по течению, в центре речной сети, напротив, имеют более сходную видовую структуру по причине большего влияния пространственных факторов (Brown et al., 2011; Henriques-Silva et al., 2019; Zheng, Yin, 2023).

Перспективным методом для оценки распределения биологического разнообразия речных сообществ в такой сложной системе, как речной бассейн, является теория метасообществ (Leibold et al., 2004). Метасообщества представляют собой совокупность локальных сообществ, связанных между собой процессами расселения видов. Для анализа их структуры и динамики необходимо учитывать как локальные экологические факторы, так и пространственные процессы, включая расселение видов. Влияние этих факторов зависит от градиента окружающих условий и масштабов конкретного метасообщества (Heino et al., 2015). Локальные экологические условия выделяют роль нишевых процессов, тогда как пространственная структура свидетельствует о влиянии региональных факторов, таких как экологически обусловленная возможность видов к расселению и конфигурация ландшафта (Heino et al., 2015; Tonkin et al., 2018). В ряде исследований показано, что нишевые процессы могут играть более значительную роль, чем пространственные факторы в формировании сообществ, однако степень этого влияния существенно варьирует между речными системами (Heino et al., 2012). В крупных речных бассейнах, особенно в местах перехода рек через различные физико-географические зоны, организация биоты определяется не только речным

континуумом, но и условиями водосборного бассейна, а также прибрежными наземными сообществами (Богатов, Федоровский, 2017). Это делает необходимым применение комплексных ландшафтно-экологических подходов (Неустрова, Деева, 2008; Особенности..., 2011; Богатов, Федоровский, 2017; Erös et al., 2017).

Бентосные беспозвоночные играют важную роль в речных экосистемах и занимают центральное положение в их функционировании. Это делает их подходящими объектами для проверки концепции метасообщества и моделей биоразнообразия. Исследования отдельных групп водных организмов (Heino et al., 2015; Erös et al., 2017; Petsch et al., 2017; Saigo et al., 2020) рассматривают теорию метасообщества как способ объяснения взаимодействия локальных и региональных факторов, формирующих сообщества. В речных экосистемах бентосные макробеспозвоночные демонстрируют различные стратегии расселения: активное и пассивное (дрейф). Особенностью групп организмов с пассивным типом расселения является существенное снижение роли неоднородности среды в формировании их сообществ (Petsch et al., 2017; Saigo, Marchese, 2021), в отличие от активных групп, например летающих насекомых (Saigo et al., 2020), для которых экологическая гетерогенность среды имеет важное значение.

Бассейн реки Вычегды, учитывая его географические особенности и уникальные природные комплексы, представляет собой модельную систему для изучения взаимодействий биотических элементов в донных сообществах северных рек. Разнообразие природных условий, обусловленное характером рельефа, сложностью тектонико-геологического строения, привело к формированию в бассейне р. Вычегды большого разнообразия ландшафтов. Малоштитинковые черви являются неизменным компонентом макро- и мейобентоса лентических и лотических экосистем Севера

(Батурина, Фефилова, 2021). Несмотря на свою экологическую значимость, они обладают низкой мобильностью, что делает пассивные механизмы дрейфа доминирующими в их распределении. Их состав и численность могут отражать широкий спектр экологических условий (Verdonschot, 1989).

В настоящем исследовании мы поставили перед собой несколько задач, которые позволят выяснить, как топология речной сети и экологические условия совместно определяют структуру метасообществ олигохет в бассейне р. Вычегды, опираясь на иерархическую организацию местообитаний (концепция NPH).

1. Оценить влияние локальных (экологических) и пространственных факторов на структуру метасообществ олигохет: проверить, как положение в речной сети (верхнее/нижнее течение, основное русло/притоки) влияет на состав и разнообразие олигохет; определить относительный вклад локальных (например, тип субстрата, глубина, наличие обрастаний) и пространственных факторов в формирование сообществ с учетом их взаимодействия на разных уровнях иерархии (от отдельных местообитаний до участков речной сети).

2. Провести анализ изменения биоразнообразия олигохет: проверить гипотезу о том, что разнообразие олигохет увеличивается от верхних к нижним участкам реки из-за накопления видов и усиления связности местообитаний; выявить, связано ли это изменение с градиентами среды или топологией речной сети.

3. Исследовать масштабную зависимость структуры метасообществ олигохет: определить, различается ли структура сообществ от пространственного масштаба на различных уровнях иерархии: ландшафтная зона / положение в речной сети (участок реки) / тип водотока (русло-приток).

Таким образом, исследование позволит не только выявить ключевые факторы, опре-

деляющие структуру сообществ олигохет, но и интегрировать их в концепцию NPH, что поможет лучше понять механизмы формирования биоразнообразия в речных экосистемах.

Материалы и методы

Речная система

Вычегда – крупная река на севере европейской части России, протекает по террито-

рии Республики Коми и Архангельской области (рис. 1). Длина ее составляет 1130 км, площадь бассейна – 121 тыс. км². Разделяется на Верхнюю (от истока до впадения р. Нем, 346 км), Среднюю (от с. Усть-Нем до впадения р. Вымь, 489 км) и Нижнюю Вычегду (от р. Вымь до устья, 296 км) (рис. 1). К бассейну Вычегды относится 127 водотоков 1-го порядка, для которых характерна разветвлен-

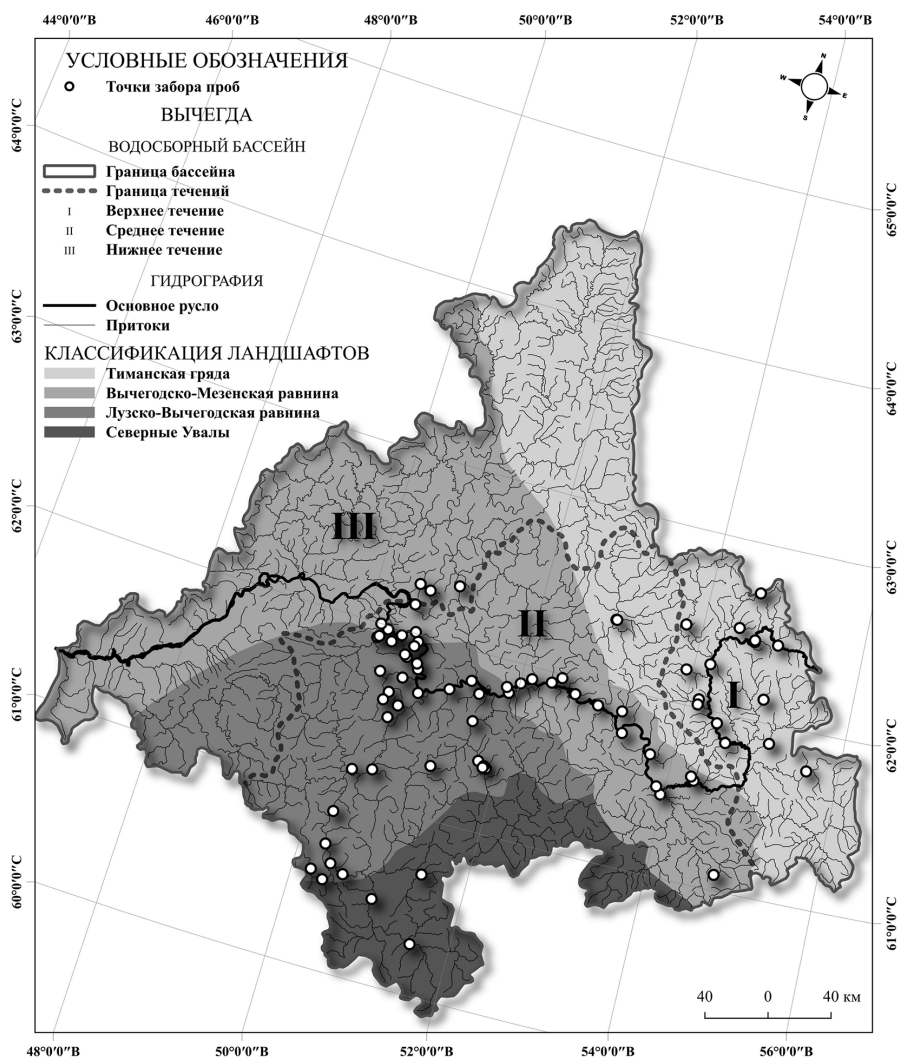


Рис. 1. Карта бассейна р. Вычегды с точками отбора гидробиологических проб. Все элементы карты описаны в легенде. Ландшафтная зона Северные Увалы ввиду малого числа проб исключена из анализа сообществ по ландшафтными зонам

Fig. 1. Map of the Vycheгда River basin with sampling points for hydrobiological samples. All map elements are described in the legend. The Northern Uvaly landscape zone was excluded from the community analysis by landscape zones due to the low number of samples

ная сеть притоков 2-го, 3-го и 4-го порядков. Размеры площади их водосборов варьируют от 10,8 км² до 25,6 тыс. км² и позволяют отнести их к категории малых и средних рек. Площадь водосбора р. Вычегды (рис. 1) включает ландшафтные комплексы Лузско-Вычегодской (ЛВП) и Вычегодско-Мезенской (ВМП) равнин, Тиманской гряды (ТГ) и Северных Увалов (СУ), различающиеся друг от друга по геологическому фундаменту, геоморфологии, современным рельефам и локальным климатам, почвообразующим породам, гидрологическому режиму и растительному покрову (Ильчуков, 2010). Характеристика ландшафтных зон приведена в (Батурина и др., 2020).

Вычегда является равнинной рекой, имеющей плавный продольный профиль в малые уклоны 0,31–0,7 ‰. Поверхность водосбора бассейна слабо пересеченная, равнинная, в основном плоско увалистая на его восточной периферии, вдоль Тиманского кряжа – слабо выраженная холмисто-грядовая. Абсолютные высоты водосбора изменяются в пределах 173–218 м. Средний уклон поверхности водосбора составляет 30,4 ‰ (Кузнецов и др., 1991).

Сбор данных о сообществе олигохет

Основой выполнения работы стали материалы полевых исследований 2006–2022 гг. Для снижения внутриучастковой изменчивости сбор образцов был стратифицирован по времени и проводился преимущественно в период летней межени (июль – начало августа). Сбор и обработка гидробиологического материала выполнялись стандартными методами (Методика..., 1975; Шубина, 2006). Анализ образцов проводили в лабораторных условиях с использованием стереомикроскопа Микромед МС-4 ZOOM LED и микроскопа МИКМЕД-6 в глицериновых препаратах. Видовую принадлежность особей определя-

ли в соответствии с классификационными ключами (Чекановская, 1962; Timm, 2009; Schmelz, Collado, 2010). К сем. Naididae относили подсемейства Tubificinae, Naidinae, Pristininae (Erséus et al., 2008). Молодь олигохет или семейства, не определенные до вида в силу сложности идентификации, учитывались как Enchytraeidae gen. spp., Lumbriculidae gen. spp. juv, Tubificinae spp. juv. Эти особи были включены в расчет средней численности и биомассы олигохет, но исключались из расчета индексов разнообразия, основанных на видовом составе группы.

Для каждого вида рассчитывалась встречаемость, численность на м². Для оценки значимости отдельных видов олигохет в биоценозе и выделения доминирующих комплексов рассчитывали индекс доминирования (D , %) по анализируемым группам водотоков (Шитиков и др., 2005).

Оценка локальных (экологических) факторов

В данной работе в анализ включены локальные экологические переменные, которые оценивались в полевых условиях в сочетании с отбором проб бентоса: скорость течения, глубина водоема, тип донных отложений, тип растительности. Грунты оценивали по размеру частиц (Качинский, 1958) как крупный гравий (искусственного происхождения) (>30 мм в диаметре), мелкий гравий (диаметром 1–30 мм), песок (мелкий и средний песок 0,05–0,5 мм и крупный песок 0,5–1,0 мм), ил (<0,1 мм). Далее субстрат ранжировали по увеличению размеров частиц: ил (–2), мелкий и средний песок (–1), крупный песок (0), мелкий гравий (1) и крупный гравий (2), и определяли комбинированный субстратный индекс (Riis et al., 2001) как сумму двух основных субстратов, таким образом, варьируя от –3 для ила с мелким песком до 3 для крупного и мелкого гравия.

Наличие детрита, водорослевых и моховых обрастаний, а также зарослей макрофитов учитывалось в анализе как присутствие или отсутствие фактора.

Оценка пространственных факторов

Порядок притока и ландшафтную зону учитывали как пространственные факторы. Порядок исчисления притоков (1, 2, 3) велся относительно русла главной реки (р. Вычегда) (Ткачев, Булатов, 2002). В работе использовано деление на ландшафтные зоны (рис. 1), описанное в (Батурина и др., 2020). Бассейн р. Вычегды по представленности преобладающих классов земной поверхности был разделен на равнинные территории (Вычегодско-Мезенская и Лузско-Вычегодская равнины) и район возвышенных гряд (Северные Увалы и Тиманская гряда).

Анализ биоразнообразия и структуры метасообщества

Изначально исходный массив данных содержал информацию о 333 пробах. С целью выравнивания выборочного усилия географически близкие пробы (не более 10 км друг от друга) были объединены методом усреднения всех показателей. Таким образом, весь анализ проводился для 83 обобщенных количественных проб. Для каждой пробы описан видовой состав олигохет, количественные данные и экологические условия.

Полученные данные анализировали по иерархическим уровням, соответствующим структурным уровням речной сети в рамках концепции Network Location Hypothesis (NLH). На I уровне (масштаб притоков) рассматривали отдельно: верхнее течение – основное русло (ВТР) и притоки (ВТП); среднее течение – основное русло (СТР) и притоки (СТП). На II уровне использовали два подхода: (масштаб ланд-

шафтов) – ландшафтные зоны: Тиманская гряда (ТГ), Вычегодско-Мезенская равнина (ВМР), Лузско-Вычегодская равнина (ЛВР) или участки речного бассейна – верхнее течение (ВТР+ВТП), среднее течение (СТР+СТП). При таком подходе отличались наборы включенных в анализ точек (рис. 1). Это позволило нам проанализировать различия в видовом составе олигохет, вызванные, с одной стороны, преобладающими ландшафтами, а с другой – особенностями реки (приток/русло, верхнее/среднее течение). На III уровне – верхний уровень иерархии – объединяли бассейн реки и водосборную территорию.

Расчет альфа- и бета-разнообразия

Для каждого структурного уровня в качестве меры биологического разнообразия сообществ (α -разнообразие) использовали общепринятые показатели: видовую плотность, индекс разнообразия Шеннона (H_N , бит./экз.), рассчитанный на основании численности видов, индекс выравнивания экологических групп Пиелу (E), а также индекс Симпсона (D_s) (Шитиков и др., 2005). Сравнение состава видов проводили с использованием индекса Чекановского–Сьеренсена (I_s) (Шитиков и др., 2005). Для определения β -разнообразия группы в водоеме использовали индекс Уиттекера (β_w) (Шитиков и др., 2005).

Статистический анализ данных

Оценку влияния пространственных факторов проводили методом неметрического многомерного шкалирования (non-metric multidimensional scaling, NMS), на который были наложены группирующие переменные, отражающие разбиение проб по структурным уровням речной сети. Дополнительно к неметрическому шкалированию различия видового состава между разными группами проб оценивали методом многофакторного

дисперсионного анализа PERMANOVA на основе коэффициента сходства Чекановского-Сьеренсена с 9999 перестановками и с поправкой Бонферрони для попарного сравнения выделенных групп (Шитиков и др., 2011).

Для выявления ключевых факторов, влияющих на структуру сообществ, был использован канонический анализ соответствий (canonical correspondence analysis – CCA) (Шитиков и др., 2011). В качестве матрицы сообществ использовали сводную таблицу (пробы x виды) с указанием численности олигохет. В качестве вторичной матрицы использовали локальные экологические показатели проб.

Элементы структуры метасообществ

Проведен анализ элементов метасообщества (EMS): когерентности, смены видов и скопления границ (Presley et al., 2010), для характеристики структуры сообщества олигохет в речной системе. Этот подход позволяет одновременно сравнить наблюдаемое распределение видов с 6 идеализированными образцами, такими как случайное распределение, шахматная доска, вложенные подмножества, равномерный градиент, элемент-совский градиент, глисоновский градиент (Leibold, Mikkelsen, 2002).

На разных уровнях речной сети мы интерпретировали результаты анализа метасообществ по-разному: I уровень (масштаб притоков) – оценка роли локальных биотопических фильтров и пространственной связанности; II уровень (масштабы участков реки / ландшафтных зон) – оценка влияния локальных условий или контекста окружающего ландшафта; III уровень (масштаб всего бассейна р. Вычегды) – выявление доминирующих механизмов формирования речного сообщества в целом.

Перед оценкой показателей метасообществ, с целью снижения времени расчетов и уменьшения влияния случайных и неучтен-

ных факторов, выраженных в появлении редких и малообильных видов, из списка видов были удалены виды с индексом доминирования D менее 0,1 %, который одновременно учитывает среднюю численность видов и их встречаемость во всей совокупности проб (Legendre, Legendre, 1998).

Все статистические анализы, CCA ординацию, расчет индексов альфа- и бета-разнообразия, оценку структуры метасообществ и визуализацию данных проводили при помощи программы R (V. 4.4.2) с установленными пакетами «Vegan», «MASS», «ggplot2», «metacom». Неметрическое шкалирование NMS проводили при помощи программы ExStatR (Новаковский, 2016).

Результаты

Состав фауны олигохет

Всего в составе фауны олигохет верхнего и среднего течения р. Вычегды установлено 77 таксонов олигохет, из них 62 определены до вида. В сообществах отсутствовали доминирующие ($100 > D > 10$) виды. Ведущую роль играли виды-субдоминанты ($10 > D > 1$): *Lumbriculus variegatus* (Müller), *Nais behningi* Michaelsen, *Nais communis* Piguet, *Piguetiella blanci* (Piguet), молодь сем. Enchytraeidae, *Propappus volki* (Michaelsen), *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparède, *Tubifex tubifex* (Müller), молодь п/сем. Tubificinae. Высокий процент фауны олигохет в реке составляли редкие виды с частотой встречаемости менее 5 % проб. По всей реке на их долю приходилось 42,8 %. В разных группах водотоков она варьировала от 24,1 % в основном русле Средней Вычегды до 42,9 % в основном русле Верхней Вычегды.

Гетерогенность среды

Анализируемые экологические параметры показали значительную вариабельность,

что указывало на высокий уровень их гетерогенности. Глубина варьировала (CV=73 %) от 0,1–0,2 м (в мелких притоках) до 5,5 м (в глубоких участках основного русла Средней Вычегды), скорость течения – от 0,9 м/сек в притоках Верхней Вычегды до минимальной 0,05 м/сек в малых притоках Средней Вычегды (CV=90 %), что отражает различия между основным руслом и притоками, а также между равнинными и возвышенными ландшафтами. Обилие наилка, детрита и обрастаний локализовано в зонах с замедленным течением. Эти различия формируют комплекс факторов, лимитирующих локальное присутствие видов.

Результаты ССА-ординации (рис. 2; табл. 1) показали, что только 17,7 % от видового состава проб объясняется включёнными факторами окружающей среды, а 82,3 % остаются необъяснёнными. Это указывает на то, что, хотя учтённые факторы вносят вклад в структуру сообществ, существуют дополнительные детерминанты, влияющие на распределение видов. Первая ординационная ось

(ССА1) объясняет 6,3 % общей вариативности (35,8 % от общей вариации, объясненной факторами). Вторая ось (ССА2) объясняет 3,4 % общей вариативности (19,3 %). Совокупно две первые оси объясняют 9,7 % общей и 55,1 % объяснённой вариации, что позволяет выделить основные экологические градиенты, влияющие на состав сообществ. Наибольшую значимость среди факторов показали: порядок притока (Inflow) – оказывает сильное влияние на обе ординационные оси. Это указывает на то, что пространственная организация речной системы играет важную роль в формировании структуры сообществ. Скорость течения (Speed) – высоко коррелирует с ССА2, отражая влияние гидрологических характеристик на распределение видов; глубина (Depth) – значимо связана с ССА1, что может свидетельствовать о градиенте обитания видов гидробионтов в зависимости от глубины; наличие наилка (Nailock_nm) – умеренно коррелирует с осью ССА1, что указывает на потенциальное влияние субстрата на распределение сообществ. Другие факто-

Таблица 1. Взаимосвязь экологических характеристик и ССА ординации в реках бассейна р. Вычегды

Table 1. Relationship between environmental characteristics and CCA ordination in the rivers of the Vychegda River basin

Экологические характеристики		Ординация			
Обозначение	Название	ССА1	ССА2	r ²	p
Inflow	Порядок притока	0,80	0,61	0,47	0,001 ***
Soil	Индекс грунта	0,95	0,30	0,06	0,173
Speed	Скорость	0,41	-0,91	0,40	0,001 ***
Depth	Глубина	-0,97	-0,24	0,33	0,001 ***
Detr_nm	Наличие детрита	-0,23	0,97	0,04	0,312
Nailock_nm	Наличие наилка	-0,91	-0,42	0,11	0,031 *
Alg_foul_nm	Наличие обрастание водорослей	-0,09	1,00	0,00	0,960
Moss_foul_nm	Наличие обрастаний мхов	0,94	-0,34	0,04	0,244
Macro_nm	Наличие макрофитов	-0,54	-0,84	0,00	0,977

Примечание: ССА1, ССА2 – координаты векторов экологических характеристик, r² – коэффициент детерминации, p – соответствующий уровень значимости. * – уровень значимости p<0,05; ** – уровень значимости p<0,01; *** – уровень значимости p<0,001.

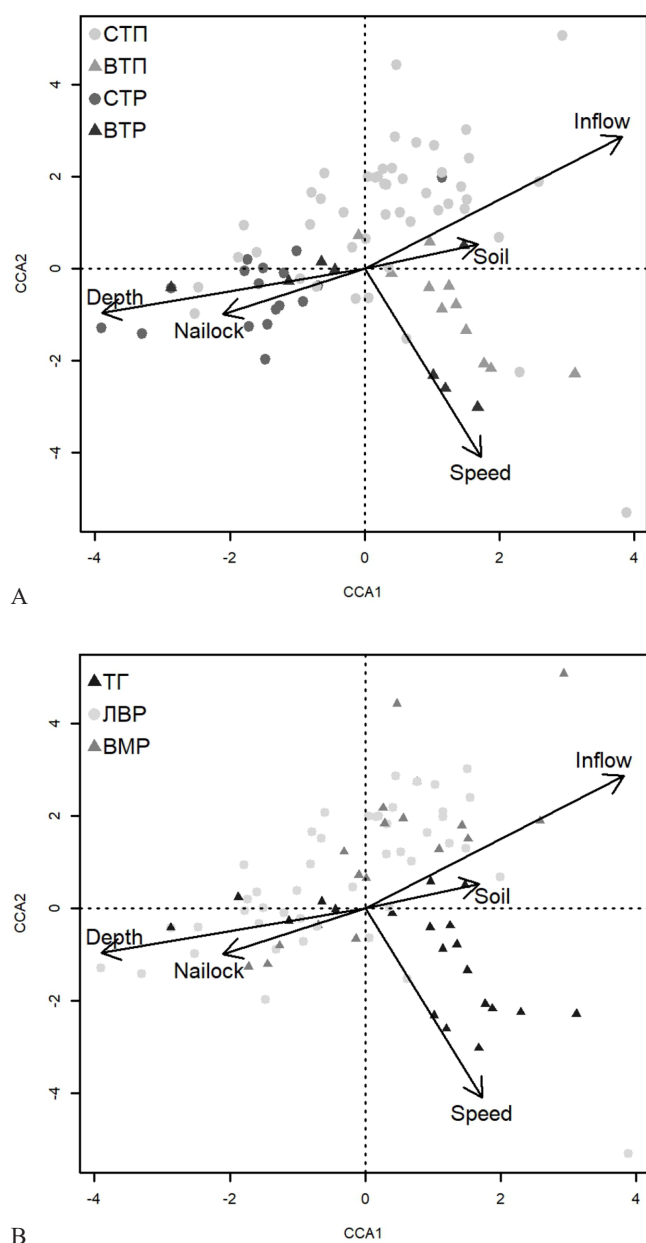


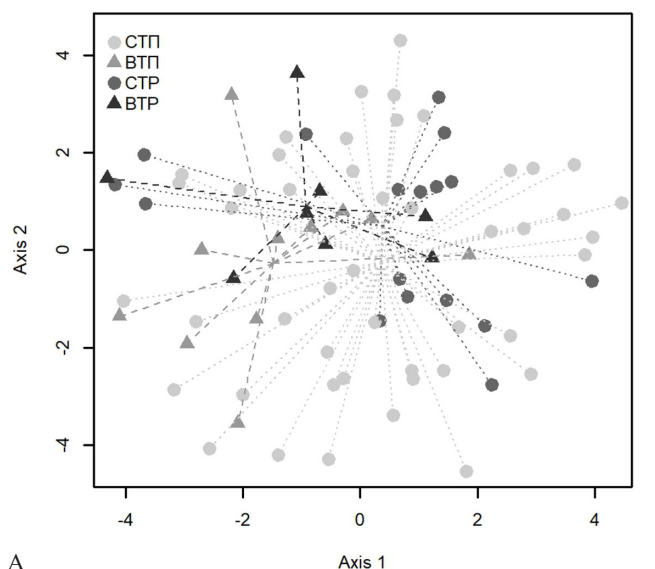
Рис. 2. ССА-ординация видового состава и экологических характеристик обобщенных проб олигохет из водотоков бассейна р. Вычегды, (А) разделенных по группам водотоков: ВТР – русло, верхнее течение; ВТП – притоки, верхнее течение; СТР – русло, среднее течение; СТП – притоки, среднее течение; (В) разделенных по ландшафтным зонам: ТГ – Тиманская гряда; ВМР – Вычегодско-Мезенская равнина; ЛВП – Лузско-Вычегодская равнина. На диаграмме отображены наиболее значимые экологические характеристики: «Inflow» – порядок притока; «Soil» – комбинированный субстратный индекс; «Speed» – скорость течения; «Naillock_nm» – присутствие наилка; «Depth» – глубина, м

Fig. 2. CCA ordination of the species composition and ecological characteristics of generalized samples of oligochaetes from the water bodies of the Vycheгда River basin, (A) divided into groups of rivers: ВТР – riverbed, upper course; ВТП – tributaries, upper course; СТР – riverbed, middle course; СТП – tributaries, middle course; (B) divided by landscape zones: ТГ – Timan Ridge; ВМР – Vycheгодsko-Mezen Plain; ЛВП – Luzsko-Vycheгодskaya Plain. The diagram shows the most significant environmental characteristics: «Inflow» – inflow order; «Soil» – combined substrate index; «Speed» – current speed; «Naillock_nm» – presence of silt; «Depth» – depth, m

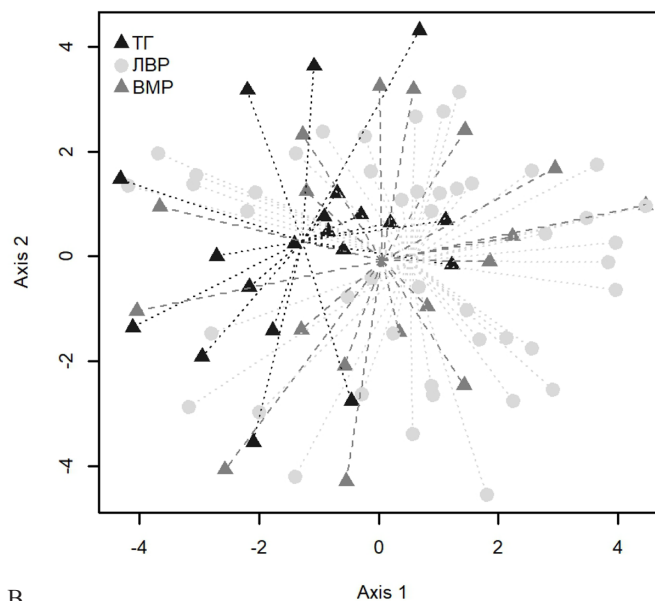
ры, такие как наличие детрита (Detr_nm), об-
растания водорослями (Alg_foul_nm) и ма-
крофитов (Macro_nm), не показали значимой
связи с ординационными осями, что может
указывать на их второстепенное влияние.

*Пространственное распределение
сообществ*

На рис. 3 четко видно разделение мас-
сивов данных на возвышенные полугорные
(русло Верхней Вычегды (ВТР) и притоки



A



B

Рис. 3. Ординация методом неметрического шкалирования (NMS) по видовому составу обобщенных проб олигохет из водотоков бассейна р. Вычегды, (A) разделенных по группам водоемов, (B) разделенных по ландшафтным зонам, как на рис. 1

Fig. 3. Ordination by nonmetric multidimensional scaling (NMS) by species composition of generalized samples of oligochaetes from the water bodies of the Vychehda River basin, (A) divided into groups of reservoirs, (B) divided by landscape zones, as in Fig. 1

(ВТП); Тиманская гряда (ТГ)) и равнинные участки (русло Средней Вычегды (СТР) и притоки (СТП); Вычегодско-Мезенская равнина (ВМР) и Лузско-Вычегодская равнина (ЛВР)). Несмотря на то что в анализируемых группах водотоков также выделялись только виды-субдоминанты, они имели выраженную пространственную приуроченность. Так, например, *L. variegatus*, *N. alpina* Sperber, *N. bretscheri* Michaelsen, *N. pseudobtus* Piguet, *Potamothrix hammoniensis* (Michaelsen), *Spirosperma ferox* Eisen, *Stylodrilus heringianus* Claparède преобладали только в группах водотоков, относящихся к территории возвышенных гряд: ТГ или ВТР, ВТП. А виды *N. communis*, *T. tubifex*, *P. volki* – в группах водотоков, относящихся к равнинной территории: ВМР, ЛВР или СТР, СТП. Наибольшее сходство фаун субдоминантов отмечалось между основным руслом и притоками Верх-

ней Вычегды (табл. 2). Согласно попарному сравнению видового разнообразия на основе многофакторного дисперсионного анализа PERMANOVA видовой состав верхнего и среднего течения значительно различался (рис. 3, табл. 3). При сравнении фауны олигохет ландшафтных зон в отдельную группу четко выделяются водотоки Тиманской гряды (рис. 3, табл. 3), которые пространственно соответствуют территории возвышенных гряд.

Разнообразие сообществ

Местное видовое разнообразие (α -разнообразие) незначительно варьировало между и внутри структурных уровней речной сети (табл. 4). Наибольшее число видов отмечалось в притоках, при этом в среднем течении реки альфа-разнообразие было несколько ниже, что косвенно указывает на преобладание небольшого числа отдельных ви-

Таблица 2. Попарное сходство объединённых видовых списков олигохет и списков преобладающих видов на основе коэффициента Чекановского-Сьеренсена для рек бассейна р. Вычегды на разных уровнях речной сети

Table 2. Pairwise similarity of combined species lists of oligochaetes and lists of predominant species based on the Chekanovsky-Sørensen coefficient for the rivers of the Vychehda River basin at different levels of the river network

	ВТР	ВТП	СТР	СТП
ВТР	1	0,66	0,38	0,43
ВТП	0,35	1	0,22	0,38
СТР	0,37	0,32	1	0,33
СТП	0,41	0,33	0,18	1
	ТГ	ВМР	ЛВР	
ТГ	1	0,47	0,32	
ВМР	0,28	1	0,38	
ЛВР	0,24	0,25	1	
	ВТР+ВТП	СТР+СТП		
ВТР+ВТП	1	0,35		
СТР+СТП	0,24	1		

Примечание: серая заливка – коэффициент сходства общих видовых списков; без заливки – коэффициент сходства для доминирующей группы видов.

Использованные сокращения групп водотоков разных уровней речной сети приведены в разделе «Материал и методы» и на рис. 2.

Таблица 3. Парное сравнение видового разнообразия разных групп водотоков бассейна р. Вычегды на основе перестановочного многофакторного дисперсионного анализа PERMANOVA для коэффициента Сьеренсена-Чекановского. В таблице представлены уровни значимости p с поправкой Бонферрони. 3А – для групп водотоков; 3В – для ландшафтных зон

Table 3. Pairwise comparison of the species diversity of different groups of water bodies of the Vychegda River basin based on Permutational multivariate analysis of variance for the Chekanovsky-Sorensen coefficient. p -values with Bonferroni adjustment are presented in the table: 3A – for groups of rivers; 3B – for landscape zones

3А)

	ВТР	СТР	ВТП	СТП
ВТР	-	0,028	1,000	0,112
СТР	-	-	0,001	0,001
ВТП	-	-	-	0,031
СТП	-	-	-	-

3В)

	ВМР	ЛВР	ТГ
ВМР	-	1,000	0,011
ЛВР	-	-	0,001
ТГ	-	-	-

Примечание: Значимые различия выделены жирным шрифтом; расшифровка сокращений, как на рис. 2

Таблица 4. Индексы α -, β -разнообразия олигохет, рассчитанные для водотоков бассейна р. Вычегды на разных уровнях речной сети: масштаб приток/русло; масштаб участка реки или ландшафтной зоны; масштаб бассейна реки

Table 4. Indices of α -, β -diversity of oligochaetes calculated for the water bodies of the Vychegda River basin at different structural levels: the scale of the tributary/channel; the scale of the river section or landscape zone; the scale of the river basin

	Индекс Шеннона H_N	Индекс Симпсона D_S-1	Индекс Пиелу E	Индекс Уиттекера β_w	Число таксонов (число видов) / число видов на пробу	Число проб (n)
Группы рек (притоки / русло)						
ВТР	1,6 ± 0,8	0,7 ± 0,3	0,8 ± 0,1	2,6	35(29) / 10,0 ± 6,4	8
ВТП	1,7 ± 0,5	0,7 ± 0,1	0,8 ± 0,1	2,9	39(32) / 10,6 ± 6,5	11
СТР	1,5 ± 0,7	0,7 ± 0,2	0,7 ± 0,2	3,5	54(44) / 12,5 ± 9,9	17
СТП	1,3 ± 0,6	0,6 ± 0,2	0,8 ± 0,2	9,0	73(60) / 7,5 ± 5,3	47
Участки реки						
ВТР+ВТП	1,6 ± 0,6	0,7 ± 0,2	0,8 ± 0,1	4,0	50(43) / 10,4 ± 6,3	19
СТР+СТП	1,4 ± 0,6	0,6 ± 0,2	0,7 ± 0,2	7,8	74(61) / 8,8 ± 7,0	64
Ландшафтные зоны						
ТГ	1,6 ± 0,6	0,7 ± 0,2	0,8 ± 0,2	4,3	52(44) / 10,1 ± 6,2	20
ВМР	1,4 ± 0,6	0,6 ± 0,2	0,8 ± 0,2	6,1	48(39) / 6,9 ± 3,4	18
ЛВР	1,4 ± 0,6	0,6 ± 0,2	0,7 ± 0,2	6,6	70(59) / 9,6 ± 8,0	45
Обобщенные данные						
все	1,4 ± 0,6	0,6 ± 0,3	0,7 ± 0,2	7,8	77(62) / 9,1 ± 6,8	83

дов и пространственную ограниченность местообитаний. Между ландшафтными зонами наибольшее разнообразие отмечалось в водоемах, протекающих в зоне Тиманской гряды (табл. 4). В среднем участке реки (СТР+СТП) разнообразие было ниже, что может быть связано с экологическими барьерами и усилением доминирования отдельных видов. Наибольшее β -разнообразие, оцениваемое индексом β_w , характеризовало притоки среднего течения, высокие его значения были на участке среднего течения р. Вычегды и в равнинных ландшафтах.

Структура метасообществ

Проведен анализ пространственной неоднородности видового состава, структуры и динамики сообществ олигохет с помощью синтетической теории метасообщества (*metacommunity*), позволяющий увязать градиенты среды, межвидовые взаимоотношения и случайные процессы. Анализ ЕМС выявил различные модели сообществ на разных структурных уровнях речной сети (табл. 5). Сообщества на всех уровнях продемонстрировали высокую когерентность вдоль скрытого экологического градиента, что указывает на согласованность сообществ (табл. 5).

На I уровне (масштаб притоков) в русле верхнего течения Вычегды размытая пространственная организация сообщества олигохет соответствует квазиравномерному распределению. Оборот видов здесь был незначимо выше ожидаемого, а границы экологических групп выражены слабо. При этом сообщество притоков верхнего течения соответствует градиенту Клементса, характеризуется высокой когерентностью, значимой сменой видов и разделением экологических групп с образованием устойчивых границ между биотопами, соответствующими разным условиям среды (скорость течения, тип

субстрата, глубина). Для русла Средней Вычегды сообщество соответствует градиенту Глисона, что свидетельствует об индивидуальной реакции видов на факторы среды при высоком обороте видов, но размытых границах экологических групп. А в притоках этого участка сообщества соответствуют квазиклементсовскому градиенту. Для II уровня (масштаб участков рек / ландшафтов) результаты анализа различались. В водотоках, объединенных ландшафтной зоной Тиманской гряды и Лузско-Вычегодской равнины, сообщества олигохет характеризуются градиентом Клементса (когерентность, смена видов и группировка экологических границ), а Вычегодско-Мезенской равнины – описываются менее четким квазиклементсовским градиентом. По участкам реки анализ показал иные модели. Для верхнего течения Вычегды (ВТР+ВТП) сообщество олигохет демонстрирует градиент Глисона (индивидуальные реакции видов без четкой структуры групп, при этом смена видов выражена, но границы экологических групп размыты). А сообщество среднего течения (СТР+СТП) соответствует градиенту Клементса (четко выраженные экологические группы).

Обсуждение результатов

Согласно современным представлениям (Leibold et al., 2004), структура метасообществ формируется при совместном воздействии экологических фильтров и нейтральных процессов: градиенты окружающей среды вызывают локальные различия в составе местных сообществ, и, напротив, интенсивное расселение видов сглаживает влияние условий окружающей среды. НРН-подход предоставляет эффективную концептуальную рамку для объяснения пространственной структуры биоразнообразия в речных метасообществах. Однако степень проявления каждого компонента

Таблица 5. Элементы структуры метасообщества олигохет в притоках-русле / в участках реки / в ландшафтных зонах / обобщенные данные по бассейну р. Вычегды

Table 5. Structural elements of the oligochaete meta-community in tributaries – riverbed / river sections / landscape areas / generalized data on the Vychehda River basin

Индекс	Ожидаемое значение для нуль-модели	Наблюдаемое значение	p	Структура
ВТР				
Когерентность	107	60	<0,001	Квазиравномерный градиент
Оборот видов	217	376	0,204	
Группировка границ	1	0,3	0,117	
ВТП				
Когерентность	169	82	<0,001	Градиент Клементса
Оборот видов	480	946	0,017	
Группировка границ	1	2,3	0,003	
СТР				
Когерентность	221	111	<0,001	Градиент Глисона
Оборот видов	694	1495	0,009	
Группировка границ	1	1,3	0,196	
СТП				
Когерентность	477	289	<0,001	Квазиклементсовский градиент
Оборот видов	5034	5539	0,442	
Группировка границ	1	1,3	<0,001	
ТГ				
Когерентность	238	122	<0,001	Градиент Клементса
Оборот видов	1188	1949	0,017	
Группировка границ	1	2,1	<0,001	
ВМР				
Когерентность	279	161	<0,001	Квази-клементсовский градиент
Оборот видов	1587	2406	0,112	
Группировка границ	1	2,0	<0,001	
ЛВР				
Когерентность	676	407	<0,001	Градиент Клементса
Оборот видов	5213	10229	<0,001	
Группировка границ	1	2,0	<0,001	
ВТР+ВТП				
Когерентность	277	162	<0,001	Градиент Глисона
Оборот видов	1557	2466	0,037	
Группировка границ	1	1,1	0,311	
СТР+СТП				
Когерентность	957	587	<0,001	Градиент Клементса
Оборот видов	12601	20584	<0,001	
Группировка границ	1	1,7	<0,001	
Общая				
Когерентность	1659	1110	<0,001	Градиент Клементса
Оборот видов	39189	53356	0,011	
Группировка границ	1	1,59	<0,001	

Примечание: Значимые различия выделены жирным шрифтом; расшифровка сокращений, как на рис. 2

зависит от характеристик конкретной речной системы: гетерогенности среды, уровня антропогенного воздействия и пространственной конфигурации водораздела (Henriques-Silva et al., 2019). Значимость этих механизмов определяется способностью видов к распространению: при низком уровне расселения виды не могут достичь всех подходящих для них мест (Heino et al., 2015), и степень связности между локациями (пространственная протяжённость и топография) (Tonkin et al., 2018). Для олигохет, обладающих пассивным расселением (Saigo et al., 2020), этот баланс особенно выражен: их низкая дисперсная способность усиливает пространственные ограничения (Heino et al., 2015), что в нашем исследовании проявляется, например, в слабом сходстве фаун между разными ландшафтными зонами (максимально 28 %).

Экологические параметры рек показали значительную вариабельность, указывая на высокий уровень экологической гетерогенности речной сети, что считают ключевым компонентом модели NPH (Henriques-Silva et al., 2019; Zheng, Yin, 2023). Результаты ССА-ординации для исследованной речной системы (бассейн р. Вычегды) демонстрируют, что факторами, определяющими структуру сообществ олигохет, являются как локальные (скорость течения и глубина водотока), так и пространственные (порядок притока или ландшафтная зона как крупномасштабная пространственная единица) факторы. Они объясняют часть вариации данных, чем подтверждают их важность для формирования биоразнообразия (Erös et al., 2017; Saigo et al., 2020; Saigo, Marchese, 2021). Однако 17,7 % объясненной вариации ниже по сравнению с другими водными экосистемами (Heino et al., 2015; Tonkin et al., 2016; Erös et al., 2017; Saigo et al., 2020; Saigo, Marchese, 2021). Одним из возможных объяснений мо-

жет быть как стохастическая природа речных пойменных систем (Winemiller et al., 2010), так и наличие неучтенных в данном исследовании факторов (химический состав воды, антропогенные воздействия и межвидовые взаимодействия). Неожиданным результатом оказалось отсутствие значимой связи между распространением олигохет и типом грунта, хотя известно, что содержание органического вещества в донных отложениях и гранулометрия являются основными переменными, влияющими на их распределение в крупных реках (Saigo et al., 2020). Это может быть связано с гомогенностью грунтов в русле Вычегды: валунные, гравийно-галечные грунты имеют значительно меньший процент встречаемости относительно доминирующих песчаных грунтов. Однако этот вопрос требует дополнительных наблюдений.

Анализ метасообществ (EMS) олигохет бассейна р. Вычегды показал, что различные уровни речной системы (основное русло/притоки; верхнее/среднее течение; ландшафтные зоны) характеризуются разными типами градиентов распределения сообществ олигохет – от слабоструктурированных (Глисоновских) до интегрированных (Клементсовских) сообществ. Притоки р. Вычегды (ВТП, СТП) имеют более выраженные градиенты среды, чем основное русло (ВТР, СТР), что приводит к большей структурированности в них сообществ и повышает роль экологической фильтрации. В масштабе ландшафтных зон, в водотоках зон ТГ и ЛВР для сообществ олигохет установлен градиент Клементса, характерный для связанных систем, в которых отсутствуют физические барьеры (например, мощные пороги, плотины), что облегчает перенос организмов и веществ. Быстрые участки рек зоны ТГ могут усиливать пассивный перенос олигохет, а короткие, но интенсивные градиенты среды, например, скорость течения

или глубина, создают четкие экологические фильтры, или, напротив, для водотоков ЛВР характерны более однородные условия и высокая связность сообществ. Водотоки ВМР обладают более изолированными, медленными равнинными участками, которые способствуют локальной изоляции и поддерживают размытые структуры квазиклементсовского градиента. Квазиградиенты (квазиклементсовские, квазиравномерные) чаще встречаются в меньших масштабах (участок русла или группа притоков), что согласуется с локальной сортировкой видов вдоль коротких экологических градиентов (Erös et al., 2017). Для пресноводных организмов (на примере бактерий, водорослей, различных водных беспозвоночных и рыб) клементсовские и квазивложенные модели распределений встречаются наиболее часто, наряду со случайными, квазиклементсовскими, глисоновскими и квазиглисоновскими, которые менее распространены (Heino et al., 2015; Tonkin et al., 2016; Erös et al., 2017; Saigo et al., 2020; Saigo, Marchese, 2021). Разделение структуры сообществ между основным руслом и притоками р. Вычегды, а также между ландшафтными зонами (равнинными и возвышенными) соответствует иерархическому компоненту NPH (Brown et al., 2011; Henriques-Silva et al., 2019).

Смена типов градиентов (от квазиравномерного к глисоновскому) при переходе на более крупный масштаб наблюдения (от групп водотоков к участку реки) может быть связана с наложением локальных нейтральных процессов на региональные экологические фильтры (Erös et al., 2017) и с эффектом масштабирования, когда увеличение площади усиливает экологическую сортировку (Heino et al., 2015). Так, например, для верхнего течения реки мы наблюдаем, как четкие экологические паттерны (характерные для градиента Клементса) в притоках и размытые (квази-

равномерное распределение) в русле становятся более детерминированными (градиент Глисона) при увеличении масштаба наблюдения (ВТР+ВТП). При этом оценка структуры сообщества этих водотоков в масштабе ландшафтных зон (ТГ) указывает на четкую зависимость от экологических факторов (градиент Клементса).

Наблюдаемая пространственная дифференциация сообществ олигохет демонстрирует вклад вложенности: в равнинных водотоках (Средняя Вычегда / ЛВР, ВМР) встречаются более устойчивые и широко распространённые виды (*N. communis*, *T. tubifex*, *P. volki*), формируя ядро метасообщества. В сообществах возвышенных участков (Тиманская гряда / ВТР, ВТП) доминировали более специализированные формы (*N. alpina*, *P. hammoniensis*, *S. heringianus*), часто отсутствующие в равнинных участках. То есть фауна возвышенных участков включает уникальные виды, в то время как равнинные водотоки представлены преимущественно широко распространёнными таксонами. Высокая доля редких видов (42,8 %), с частотой встречаемости менее 5 % проб, подчёркивает избирательность локальных условий, способствующих сохранению уникальных или редких таксонов.

Фауна олигохет бассейна р. Вычегды разнообразна и многие таксоны являются общими для изученных участков реки. Среднее богатство видов варьировало от 61 до 42 в группах водотоков I уровня, а среди объединённых данных (II уровень) наибольшее богатство видов отмечалось в среднем течении (61) и в зоне Лузско-Вычегодской равнины (59). Таким образом, участки с наибольшим разнообразием видов соответствовали равнинным участкам бассейна Вычегды. Значения индекса Шеннона варьировали в пределах 1,3 и 1,7. Для биологических данных индекс раз-

нообразия Шеннона обычно колеблется от 1,5 (низкая насыщенность и равномерность таксонов) до 3,5 (высокая насыщенность и равномерность таксонов), но фактическое значение зависит от количества таксонов в сообществе (Bowles et al., 2018). Однако в верхних участках Вычегды его значение было значительно выше, при меньшем числе видов, чем в средних. Что указывает на более равномерное распределение видов и их зависимость от локальных факторов среды в небольшом масштабе. Вероятно, для олигохет верхнее течение рек представляет собой более разнородную среду обитания.

На данном этапе исследований мы не нашли подтверждений значимому изменению альфа-разнообразия по продольному градиенту реки, что может объясняться компенсацией локальных факторов нейтральными процессами. Хотя известно, что верховья рек могут иметь более низкое альфа-разнообразие, но при этом вносить существенный вклад в общее гамма-разнообразие за счет высокой вариации между участками (Finn et al., 2011). По нашим наблюдениям, в р. Вычегде бета-разнообразие возрастает вниз по течению, что, вероятно, связано с вкладом притоков и увеличением гетерогенности среды (Finn et al., 2011). Считается, что более высокое бета-разнообразие в верховьях возникает по разным причинам, включая более короткие экологические градиенты и большую изоляцию и, следовательно, более действенное ограничение рассеивания. Эти закономерности могут отражать возможность беспозвоночных в реках к распространению, когда виды потенциально не могут преодолеть контроль ниши путем пересечения географических барьеров. И напротив, бета-разнообразие может увеличиваться вдоль продольного профиля реки на больших пространственных масштабах.

Полученные результаты свидетельствуют о многоуровневом характере формирования структуры сообществ олигохет в верхнем и среднем течении реки Вычегды, что позволяет интерпретировать их в том числе и в рамках концепции NPH, объединяющей нейтральные, средозависимые и иерархические процессы (Brown et al., 2011; Henriques-Silva et al., 2019; Zheng, Yin, 2023).

Заключение

Исследование структуры сообществ олигохет в верхнем и среднем течении реки Вычегды выявило их высокое видовое разнообразие (77 таксонов, из которых 62 определены до вида) при отсутствии выраженных доминантов и преобладании субдоминантных и редких видов. Пространственная приуроченность субдоминантов и значительная доля редких видов (до 42,8 %) указывают на сложную структуру сообществ, чувствительных к локальным условиям среды.

Проведённый экологический анализ показал выраженную гетерогенность речной сети, связанную с вариацией гидрологических (глубина, скорость течения) факторов, а также с ландшафтной зональностью. Несмотря на то что только 17,7 % вариации видового состава удалось объяснить с помощью учтённых экологических переменных, получены значимые влияния таких факторов, как порядок притока, скорость течения и глубина. Это подчёркивает важность пространственного положения в речной сети и сложного взаимодействия биотических и абиотических процессов.

Пространственный анализ сообществ и EMS-подход позволили выделить различные модели организации сообществ олигохет. В зависимости от положения в речной сети и ландшафтной принадлежности участков реки распределение сообществ олигохет

варьировало от градиента Глисона (с индивидуальными реакциями видов) до структурированного градиента Клементса с выраженными экологическими границами. Особенно отчётливо структурированность сообществ наблюдалась в малых и средних притоках обоих участков реки или водотоках, проходящих через возвышенные районы (Тиманская гряда), в то время как сообщества равнинных участков демонстрировали большую экологическую пластичность.

Полученные данные не подтвердили линейного увеличения разнообразия вниз по течению. В совокупности результаты демонстрируют, что структура сообществ олигохет в реке Вычегде формируется под воздействием сразу нескольких факторов: ландшафт-

ной и гидрологической гетерогенности, пространственного положения в речной сети, а также сложных механизмов метасообществ, включающих как нейтральные (случайная колонизация, дрейф популяций и пассивное распространение организмов), так и нишевые процессы (мозаичная структура среды). Эти данные подчёркивают необходимость комплексного подхода к исследованию биоразнообразия в речных системах, а также значимость масштабного анализа и учёта пространственной иерархии (дифференциации сообществ по уровням речной сети (основное русло/притоки), по ландшафтным зонам (возвышенные/равнинные участки)) при оценке факторов, влияющих на состав и структуру донных сообществ.

Список литературы / References

Батурина М. А., Кононова О. Н., Елсаков В. В. (2020) Гидробиологические характеристики рек Вычегодского бассейна в различных единицах ландшафтного деления. *Принципы экологии*, 1: 4–26 [Baturina M., Kononova O., Elsakov V. (2020) Hydrobiological parameters of tributaries of the Vychegda River basin in different units of landscape division. *Principles of the Ecology* [Printsiipy ekologii], 1: 4–26 (in Russian)]

Батурина М. А., Фефилова Е. Б. (2021) Оценка уровня биоразнообразия пресноводных экосистем дельты р. Печоры по структурным показателям донных таксоценозов Cladocera, Copepoda и Oligochaeta. *Биология внутренних вод*, 6: 597 [Baturina M. A., Fefilova E. B. (2021) Estimating the biodiversity level of the Pechora River delta freshwater ecosystems by the structure of bottom communities of Cladocera, Copepoda, and Oligochaeta. *Inland Water Biology*, 14(6): 709–721]

Богатов В. В., Федоровский А. С. (2017) *Основы речной гидрологии и гидробиологии*. Владивосток, Дальнаука, 384 с. [Bogatov V. V., Fedorovskiy A. S. (2017) *Basics of river hydrology and hydrobiology*. Vladivostok, Dalnauka, 384 p. (in Russian)]

Ильчуков С. В. (2010) *Ландшафты Республики Коми*. Екатеринбург, УрО РАН, 199 с. [Ilchukov S. V. (2010) *Landscapes of the Komi Republic*. Yekaterinburg, UB RAS, 199 p. (in Russian)]

Качинский Н. А. (1958) *Механический и микроагрегатный состав почвы, методы его изучения*. Москва, Издательство АН СССР, 191 с. [Kachinsky N. A. (1958) *Mechanical and microaggregate composition of soil, methods of its study*. Moscow, USSR Academy of Sciences, 191 p. (in Russian)]

Кузнецов В. С., Мискевич И. В., Зайцева Г. Б. (1991) *Гидрохимическая характеристика крупных рек бассейна Северной Двины*. Ленинград, Гидрометеиздат, 195 с. [Kuznetsov V. S., Miskevich I. V., Zaitseva G. B. (1991) *Hydrochemical characteristics of large rivers of the Northern Dvina basin*. Leningrad, Gidrometeoizdat, 195 p. (in Russian)]

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов (1975) Москва, Наука, 240 с. [*Methodology for studying biogeocenoses of inland water bodies* (1975) Moscow, Nauka, 240 p. (in Russian)]

Неустроева М.В., Деева У.В. (2008) Ландшафтный подход в геоэкологических исследованиях бассейнов малых рек. *Фундаментальные исследования*, 2: 16–18 [Neustroeva M.V., Deeva U.V. (2008) Landscape approach in geoeological studies of small river basins. *Fundamental Research* [Fundamental'nye issledovaniya], 2: 16–18 (in Russian)]

Новаковский А.Б. (2016) Взаимодействие Excel и статистического пакета R для обработки данных в экологии. *Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН*, 3: 26–33 [Novakovskiy A.B. (2016) Interaction between Excel and statistical package R for ecological data analysis. *Bulletin of Institute of Biology of Komi SC UB RAS* [Vestnik Instituta biologii Komi NTs UrO RAN], 3: 26–33 (in Russian)]

Особенности пресноводных экосистем малых рек Волжского бассейна (2011) Тольятти, Кассандра, 322 с. [*Small rivers in the Volga basin: freshwater ecosystems characteristics* (2011) Tolyatti, Cassandra, 322 p. (in Russian)]

Ткачев Б.П., Булатов В.И. (2002) Малые реки: современное состояние и экологические проблемы. *Экология. Серия аналитических обзоров мировой литературы*, 64: 1–114 [Tkachev B.P., Bulatov V.I. (2002) Small rivers: current state and environmental problems. *Ecology. A series of Analytical Reviews of World Literature* [Ekologiya. Seriya analiticheskikh obzоров mirovoi literatury], 64: 1–114 (in Russian)]

Чекановская О.В. (1962) *Водные малоцетинковые черви фауны СССР*. Москва, Ленинград, Издательство Академии наук СССР, 411 с. [Chekanovskaya O.V. (1962) *Aquatic oligochaetes of the USSR fauna*. Moscow, Leningrad, Academy of Sciences of the USSR, 411 p. (in Russian)]

Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. (2005) *Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения. Книга 1*. Москва, Наука, 281 с. [Shitikov V.K., Rozenberg G.S., Zinchenko T.D. (2005) *Quantitative hydroecology: methods, criteria, solutions. Book 1*. Moscow, Nauka, 281 p. (in Russian)]

Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С. (2011) *Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели*. Тольятти, Кассандра, 255 с. [Shitikov V.K., Zinchenko T.D., Rosenberg G.S. (2011) *Macroecology of river communities: concepts, methods, models*. Tolyatti, Cassandra, 255 p. (in Russian)]

Шубина В.Н. (2006) *Бентос лососевых рек Урала и Тимана*. Санкт-Петербург, Наука, 401 с. [Shubina V.N. (2006) *Benthos of salmon rivers of the Urals and Timan*. St. Petersburg, Nauka, 401 p. (in Russian)]

Altermatt F., Seymour M., Martinez N. (2013) River network properties shape α -diversity and community similarity patterns of aquatic insect communities across major drainage basins. *Journal of Biogeography*, 40(12): 2249–2260

Bowles D.E., Morrison L.W., Cribbs J.T. (2018) Aquatic invertebrate community structure, biological condition, habitat, and water quality at Ozark National Scenic Riverways, Missouri, 2005–2014. *Journal of the Arkansas Academy of Science*, 72(1): 14

Brown B.L., Swan C.M., Auerbach D.A., Grant E.H. C., Hitt N.P., Maloney K.O., Patrick C. (2011) Metacommunity theory as a multispecies, multiscale framework for studying the influence

of river network structure on riverine communities and ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, 30(1): 310–327

Erséus C., Wetzel M.J., Gustavsson L. (2008) ICZN rules – a farewell to Tubificidae (Annelida, Clitellata). *Zootaxa*, 1744(1): 66–68

Erös T., Takács P., Specziár A., Schmera D., Sály P. (2017) Effect of landscape context on fish metacommunity structuring in stream networks. *Freshwater Biology*, 62(2): 215–228

Finn D.S., Bonada N., Múrria C., Hughes J.M. (2011) Small but mighty: headwaters are vital to stream network biodiversity at two levels of organization. *Journal of the North American Benthological Society*, 30(4): 963–980

Heino J., Grönroos M., Soininen J., Virtanen R., Muotka T. (2012) Context dependency and metacommunity structuring in boreal headwater streams. *Oikos*, 121(4): 537–544

Heino J., Melo A.S., Siqueira T., Soininen J., Valanko S., Bini L.M. (2015) Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology*, 60(5): 845–869

Henriques-Silva R., Logez M., Reynaud N., Tedesco P.A., Brosse S., Januchowski-Hartley S.R., Oberdorff T., Argillier C. (2019) A comprehensive examination of the network position hypothesis across multiple river metacommunities. *Ecography*, 42(2): 284–294

Legendre P., Legendre L. (1998) *Numerical ecology*. Amsterdam, Elsevier, 853 p.

Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M., Hoopes M.F., Holt R.D., Shurin J.B., Law R., Tilman D., Loreau M., Gonzalez A. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7(7): 601–613

Leibold M.A., Mikkelsen G.M. (2002) Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos*, 97(2): 237–250

Petsch D.K., Pinha G.D., Takeda A.M. (2017) Dispersal mode and flooding regime as drivers of benthic metacommunity structure in a Neotropical floodplain. *Hydrobiologia*, 788(1): 131–141

Presley S.J., Higgins C.L., Willig M.R. (2010) A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos*, 119(6): 908–917

Riis T., Sand-Jensen K., Larsen S.E. (2001) Plant distribution and abundance in relation to physical conditions and location within Danish stream systems. *Hydrobiologia*, 448(1–3): 217–228

Saigo M., Marchese M., Montalto L. (2020) Dispersal traits as benthic invertebrate assemblage drivers in a neotropical large river. *Fundamental and Applied Limnology*, 193(3): 275–283

Saigo M., Marchese M.R. (2021) Environmental and spatial drivers of oligochaeta metacommunities structure along the Paraguay-Paraná fluvial system. *River Research and Applications*, 37(5): 766–775

Schmelz R.M., Collado R. (2010) A guide to European terrestrial and freshwater species of Enchytraeidae (Oligochaeta). *Soil Organisms*, 82(1): 1–176

Timm T. (2009) A guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of Northern and Central Europe. *Lauterbornia*, 66: 1–235

Tonkin J.D., Altermatt F., Finn D.S., Heino J., Olden J.D., Pauls S.U., Lytle D.A. (2018) The role of dispersal in river network metacommunities: Patterns, processes, and pathways. *Freshwater Biology*, 63(1): 141–163

Tonkin J.D., Heino J., Sundermann A., Haase P., Jähnig S.C. (2016) Context dependency in biodiversity patterns of central German stream metacommunities. *Freshwater Biology*, 61(5): 607–620

Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R., Cushing C.E. (1980) The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37(1): 130–137

Verdonschot P.F.M. (1989) The role of oligochaetes in the management of waters. *Hydrobiologia*, 180(1): 213–227

Vörösmarty C.J., McIntyre P.B., Gessner M.O., Dudgeon D., Prusevich A., Green P., Glidden S., Bunn S.E., Sullivan C.A., Reidy Liermann C., Davies P.M. (2010) Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature*, 467(7315): 555–561

Whittaker R.H. (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30(3): 279–338

Winemiller K.O., Flecker A.S., Hoeinghaus D.J. (2010) Patch dynamics and environmental heterogeneity in lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(1): 84–99

Zheng B., Yin X. (2023) Assembly mechanism of macroinvertebrate metacommunities and ecological factors of multiple aspects of beta diversity in a boreal river basin, China. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11: 1131403

EDN: SZNDYC

УДК 574.52+574.58+535.341

The State of Phytoplankton in Lake Manzherok (the Altai Republic) after Anthropogenic Transformations of the Lake

Galina V. Vinokurova* and **Vladimir V. Kirillov**
*Institute for Water and Environmental Problems SB RAS
Barnaul, Russian Federation*

Received 26.02.2025, received in revised form 18.07.2025, accepted 20.07.2025

Abstract. In recent decades, Lake Manzherok, one of the oldest (12–15 thousand years) lakes in the Altai Mountains, has been subjected to major anthropogenic impact, including dredging, which caused substantial transformations of the lake ecosystem. Considerable changes in the composition and structure of phytoplankton were observed. The authors' findings (July 2021 and 2023 (3rd and 5th years after lake dredging)) and literature data indicate that the phytoplankton structure and trophic status of the lake changed as the intensity of anthropogenic impact increased. Of the species and intraspecific taxa identified in 2021 (51), 18 % were represented by empty valves of diatoms (from bottom sediments), and in 2023, they constituted 8.2 % of 61 taxa. In 2023, the species diversity of vegetative algae (according to the Shannon index) increased by an average of two times compared to 2021. The coefficient of similarity of the species composition (Sorensen) was only 0.2. The composition of the dominant complex had changed considerably: in 2021, green algae (mainly *Volvox polychlamys*) were the dominant taxa, while in 2023, euglenophyte and dinophyte algae prevailed, making up an average of 81.64 % of the total biomass. The average algae biomass values decreased from 1960.4 g/m³ in 2021 to 1.38 g/m³ in 2023. In the 3rd year after dredging, the trophic status of the lake was assessed as hypertrophic, while in the 5th year, it varied from oligotrophic to eutrophic in different parts of the lake. The proportion of indicator species reflecting organic pollution (alpha-, beta-, and alpha-beta-saprobionts) in 2023 was 1.7 times higher than in 2021. The proportion of species with a wide range of resistance to organic pollution also increased (by 1.4 times). The results are of interest in terms of the response of the lake ecosystem to dredging, one of the common methods of rehabilitation of water bodies.

Keywords: structural characteristics, bioindication, dredging, anthropogenic impact, eutrophication, lake evolution.

© 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: gvkim@mail.ru

ORCID: 0000-0001-9626-7153 (Kirillov V.)

Acknowledgements. The authors express their gratitude to Yu. I. Vinokurov, Doctor of Geographical Sciences, Professor, Honored Ecologist of Russia, Chief Specialist in Geoecology, IWEP SB RAS, for valuable advice in planning the study.

The work was carried out within the framework of Project No. 0306–2021–0001 “Study of the diversity and structural and functional organization of aquatic ecosystems for the conservation and rational use of water and biological resources of Western Siberia”.

Citation: Vinokurova G. V., Kirillov V. V. The state of phytoplankton in Lake Manzherok (the Altai Republic) after anthropogenic transformations of the lake. *J. Sib. Fed. Univ. Biol.*, 2026, 19(1), 74–90 EDN: SZNDYC



Состояние фитопланктона озера Манжерокское (Республика Алтай) после антропогенных преобразований

Г. В. Винокурова, В. В. Кириллов

*Институт водных и экологических проблем СО РАН
Российская Федерация, Барнаул*

Аннотация. В последние десятилетия в результате интенсивного антропогенного воздействия, в том числе дноуглубления, экосистема оз. Манжерокское, одного из древнейших (12–15 тыс. лет) озер Горного Алтая, претерпела существенные преобразования. Отмечены значительные изменения в составе и структуре фитопланктона. В данной работе на основе оригинальных (июль 2021 и 2023 гг. (3-й и 5-й года после дноуглубления озера)) и литературных данных прослежено изменение структуры фитопланктона и трофического статуса озера по мере увеличения интенсивности антропогенного воздействия. Из выявленных в поверхностном слое озера в 2021 г. видов и внутривидовых таксонов (51) 18 % представлено пустыми (из донных отложений) створками диатомовых водорослей, а в 2023 г. из 61 таксонов – 8,2 %. В 2023 г. видовое разнообразие вегетирующих водорослей (по индексу Шеннона) увеличилось в среднем в 2 раза по сравнению с 2021 г. Коэффициент сходства видового состава (Серенсена) составил всего 0,2. Существенно изменился состав доминирующего комплекса: в 2021 г. абсолютно доминировал *Volvox polychlamys* (зеленые водоросли), а в 2023 г. – эвгленовые и динофитовые водоросли, составляя в среднем 81,64 % от общей биомассы. Средние значения биомассы водорослей уменьшились с 1960,4 г/м³ в 2021 г. до 1,38 г/м³ в 2023 г. Если на 3-й год после дноуглубительных работ трофический статус водоема оценивался как гипертрофный, то на 5-й год от олиготрофного до эвтрофного на разных участках акватории. Доля видов-индикаторов органического загрязнения (альфа-, бета-, альфа-бетасапробионтов) в 2023 г. была в 1,7 раза выше, чем в 2021 г. Также возросла (в 1,4 раза) доля видов с широким диапазоном устойчивости к органическому загрязнению. Результаты представляют интерес с точки зрения отклика экосистемы озера на проведение дноуглубительных работ, одного из распространенных способов реабилитации водоемов.

Ключевые слова: структурные характеристики, биоиндикация, дноуглубительные работы, антропогенное воздействие, эвтрофикация, эволюция озера.

Благодарности. Авторы выражают благодарность Ю. И. Винокурову, д.г.н., проф., заслуженному экологу России, главному специалисту по геоэкологии ИВЭП СО РАН за ценные советы при планировании исследования.

Работа выполнена в рамках Проекта № 0306–2021–0001 «Исследование разнообразия и структурно-функциональной организации водных экосистем для сохранения и рационального использования водных и биологических ресурсов Западной Сибири».

Цитирование: Винокурова Г.В. Состояние фитопланктона озера Манжерокское (Республика Алтай) после антропогенных преобразований / Г.В. Винокурова, В.В. Кириллов // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(1). С. 74–90. EDN: SZNDYC

Введение

В естественных условиях озёра претерпевают последовательные стадии развития от первоначального образования озерной котловины до её постепенного заполнения донными отложениями (седиментации), что приводит к обмелению и последующему зарастанию водной растительностью (Wetzel, 2001). Этот процесс, известный как эвтрофикация, идет чрезвычайно медленно (тысячелетиями) и в соответствии с зональными и азональными факторами и является естественным этапом старения озера, однако может быть ускорен антропогенным воздействием.

При антропогенном воздействии на озеро неизбежно проявляются преднамеренные или непреднамеренные изменения характеристик экосистемы водоема. Могут меняться морфометрические и гидрофизические показатели, может происходить непосредственное загрязнение водоема не свойственными ему веществами, в том числе токсическими (сточные воды промышленных, сельскохозяйственных и коммунальных предприятий), либо неестественное, избыточное поступление биогенных элементов (фосфора, азота), интенсифицирующее все процессы жизнедеятельности в озере и ведущее к ускоренному

эвтрофированию (Израэль, 1984; Йоргенсен, 1985). В любом случае из-за взаимообусловленных связей между всеми природными компонентами озера идет перестройка его экосистемы. В зависимости от интенсивности и продолжительности воздействия антропогенных факторов экосистема озера либо возвращается к прежнему состоянию в результате самоочищения и самовосстановления, либо переходит на иной, не свойственный природному состоянию уровень.

Антропогенную эвтрофикацию озер связывают не только с избыточным стоком фосфора (Taipale et al., 2020), но и с поступлением комплекса питательных веществ, где значимость имеют также макро- и микроэлементы (Smayda et al., 2004; Heisler et al., 2008). При этом разное соотношение питательных элементов влияет на развитие разных видов водорослей фитопланктона (Burkholder et al., 2001; Anderson et al., 2002; Bürgi et al., 2003; Glibert, Burkholder, 2006). Экзогенные (аллохтонные) источники поступления питательных веществ при антропогенной эвтрофикации бывают точечными и неточечными (Anderson et al., 2002). Точечные источники поддаются контролю и очистке, что приводит к успешному восстановлению водоемов (Carpenter, 2008).

В противоположность этому, диффузные (неточечные) источники поступления биогенных элементов представляют значительную проблему в контексте контроля и превентивных мер, поскольку поступление питательных веществ из этих источников загрязнения сложно предотвратить. Именно диффузный приток биогенов является ключевым фактором, поддерживающим эвтрофное состояние водоемов и существенно затрудняющим процессы их восстановления (Thornton et al., 2013). Помимо хронического поступления питательных веществ возможно и эпизодическое (импульсное) их поступление (Nagy et al., 2004; Kemp et al., 2005; Heisler et al., 2008). Выявление взаимосвязи между загрузкой водоема биогенами и развитием фитопланктона осложняется сдвигами в пищевых сетях (Trigoien et al., 2005; Sunda et al., 2006) и инерционностью сообществ, проявляющейся в пролонгированном отклике на изменения факторов окружающей среды как в пространственном, так и во временном масштабе (MacIntyre et al., 2004; McElarney et al., 2021).

Поступление питательных веществ, захороненных в донных отложениях, считается одним из важных источников, способствующим увеличению биомассы фитопланктона и «цветению» воды в эвтрофных озерах (Borah et al., 2018). Удаление донных отложений и дноуглубление стало одним из распространенных способов реабилитации эвтрофируемых озер (Mattei et al., 2018; Jing et al., 2019; Fernandes et al., 2023; Zhao et al., 2025). Однако последствия дноуглубительных работ могут быть как положительными, так и негативными (Zhang et al., 2010; An et al., 2022; Fernandes et al., 2023). Интенсивное поступление биогенных веществ, высвобождаемых из донных отложений в водную толщу при проведении дноуглубительных работ, способно привести к избыточному развитию фитопланктона.

Возникающее в результате «цветения» воды приводит к снижению прозрачности, дефициту кислорода в придонных слоях и, как следствие, к ухудшению экологического состояния водоема, нивелируя положительный эффект от дноуглубления.

Изначально олиготрофное, древнее озеро Манжерокское за 12–15 тыс. лет своего существования претерпело как естественную эволюцию, так и испытало сначала незначительное, а в последние десятилетия – крайне интенсивное антропогенное воздействие. Согласно оценкам, основанным на уровне развития фитопланктона – ключевом индикаторе эвтрофикации, – озеро к 2015 г. классифицировалось как гипертрофное, в целях его реабилитации и сдерживания дальнейшей эвтрофикации были проведены дноуглубительные работы (Безматерных и др., 2020а). В рамках настоящего исследования рассматривается состояние фитопланктона на 3-й и 5-й год после проведения дноуглубительных работ и удаления сапропеля из центральной части озера Манжерокское. Целью работы является оценка структуры, обилия и функционального состояния фитопланктона озера Манжерокское после проведения дноуглубительных работ, а также изучение динамики изменений фитопланктона в зависимости от степени антропогенной нагрузки на основе анализа литературных данных.

Материал и методы

Описание озера

Оз. Манжерокское (51°49'17.59" с.ш., 85°48'40.34" в.д.) расположено в 38 км к юго-западу от г. Горно-Алтайска на высокой надпойменной террасе р. Катунь, у западного подножия гор Мал. Синюха (1196) и Синюха (1218). Длина озера на период исследования составляла 1112 м, ширина – 430 м, протяженность береговой линии – 2687 м. Питание

осуществляется за счет грунтовых вод, пяти постоянных и временных ручьев и атмосферных осадков. К 2015 г. максимальная глубина озера составляла 3,3 м, а толщина донных отложений (сапропеля) достигла 5,0 м. После проведенных в центральной части озера дноуглубительных работ в 2018 г. глубина увеличилась до 5,66 м, а толщина донных отложений уменьшилась до 1,5 м. В 2021–2023 гг. глубина нерасчищенного участка варьировала в пределах 0,8–1,5 м, расчищенного – в пределах 2,5–4,0 м.

Вода озера на период исследования, как и ранее, характеризовалась как сульфатно-гидрокарбонатно-натриево-магниевое-

кальциевая, ультрапресная, нейтрально- и слабо щелочная, мягкая. Содержание взвешенных веществ до дноуглубительных работ составляло $0,04 \text{ г/дм}^3$ (2015 г.), после дноуглубительных работ отмечена следующая их динамика: 2,83 (2018 г.), 0,02–0,09 (2021 г.), 0,08 (2023 г.). Мутность с 2018 до 2023 гг. уменьшилась с 1683 до $38,38 \text{ ЕМ/дм}^3$ (Робертус и др., 2019, 2021; Суторихин и др., 2024).

Отбор и обработка проб

В данную работу включены материалы исследований фитопланктона (ФП) в поверхностном слое в период летней межени 11 июля 2021 г. и 6 июля 2023 г. (рис. 1). Пробы ФП

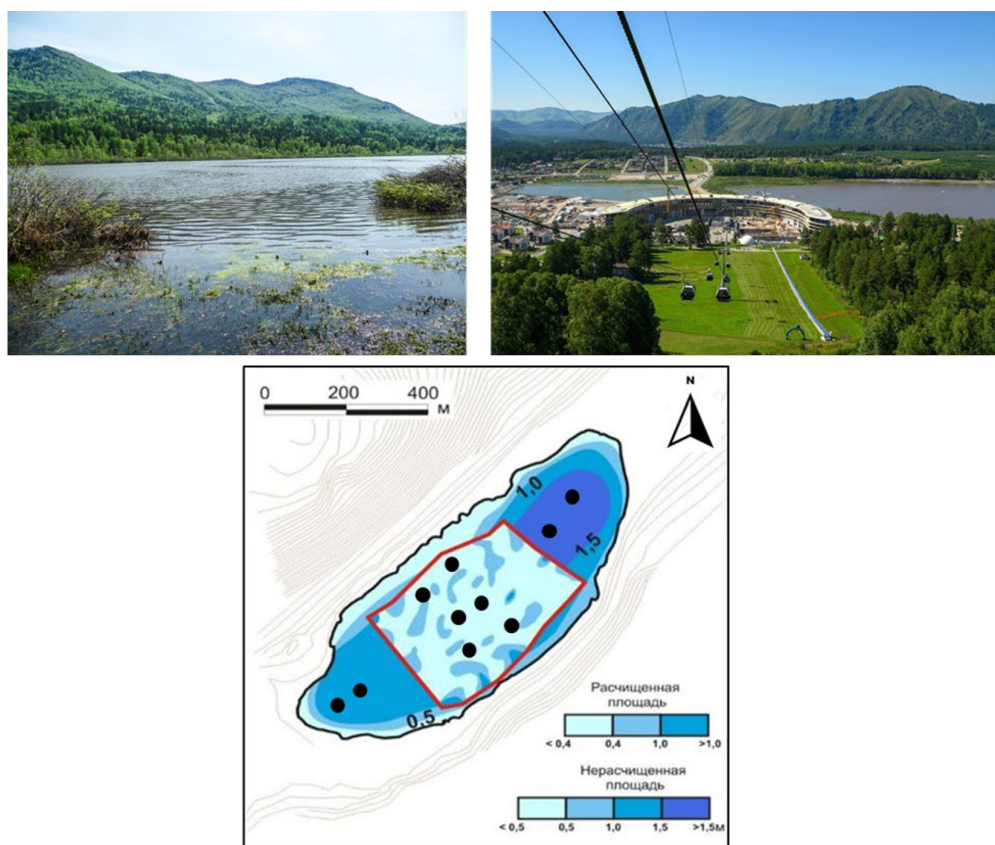


Рис. 1. Озеро Манжерокское: слева – до 1975 г., справа – 2022 г. (фото из открытых источников), внизу – точки отбора проб, прямоугольным контуром выделена зона расчистки и указана толщина донных отложений

Fig. 1. Lake Manzherok: left – before 1975, right – 2022 (photos from open sources), below – sampling points; the treated zone is marked with a rectangular outline, and the thickness of bottom sediments is indicated

отбирали батометром Руттнера в соответствии с (Руководство..., 1992), концентрировали прямой фильтрацией через мембранные фильтры Владипор МФАС-ОС-3 с диаметром пор 0,8 мкм и фиксировали 4 %-ым формалином. Подсчет водорослей проводили под световым микроскопом ($\times 650$) в камере Нажотта. Численность и биомассу определяли счетно-объемным методом. Так как в пробах присутствовали одноклеточные, колониальные и нитчатые водоросли, за счетную единицу принимали организм (тыс. экз./л). В доминирующий комплекс включены виды с численностью и биомассой $\geq 10\%$ от общей численности и/или биомассы. Частоту доминирования вида оценивали как отношение числа проб, в которых данный вид доминировал к общему числу проб (Кожова, 1970). Таксономическую принадлежность определяли с использованием определителей диатомовых (Забелина и др., 1951), зеленых (Дедусенко-Щеголева и др., 1959; Царенко, 1990), эвгленовых (Асаул, 1975), динофитовых и криптофитовых (Киселев, 1954), золотистых (Матвиенко, 1954) водорослей, цианобактерий (синезеленых) (Голлербах и др., 1953). В тексте указаны названия, принятые в соответствии с современной международной номенклатурой. Систематика групп высшего ранга (отделов) также дана в соответствии с современными представлениями (Guiry, Guiry, 2025).

Для сравнения состава использован коэффициент Серенсена (Sørensen, 1948), для оценки видового разнообразия – индекс Шеннона, рассчитанный по численности (Шеннон, 1963), экологические и географические характеристики водорослей взяты из работы (Барина и др., 2006). Экологическое состояние водоема, трофический статус оценивали в соответствии с классификацией, представленной в работе О.П. Окснюк и др. (1993) и ГОСТ 17.1.3.07–82. Расчет индексов и статисти-

стический анализ данных проведен с использованием статистических пакетов в программе Microsoft Excel.

Результаты

В составе поверхностного ФП в июле 2021 г. встречен 51 вид и внутривидовых таксонов (ввт): диатомовых (Heterokontophyta, кл. Bacillariophyceae) – 20 ввт, зеленых (Chlorophyta) – 10, эвгленовых (Euglenophyta) – 11, золотистых (Heterokontophyta, кл. Chrysophyceae) – 5, криптофитовых (Cryptista, кл. Cryptophyceae) – 2 и динофитовых (Dinoflagellata, кл. Dinophyceae) – 1, цианобактерий (Cyanobacteria) – 2 ввт. В июле 2023 г. у поверхности выявлено 61 ввт, наибольшее число которых отмечено среди эвгленовых (24 ввт), далее следуют зеленые (17), динофитовые (8), диатомовые (6) водоросли и цианобактерии (6 ввт). Присутствовали также предположительно зеленые хлорококковые водоросли, которые не удалось идентифицировать. Особенность структуры ФП в 2021 г. (на 3-й год после дноуглубления) проявлялась также в том, что в летний сезон у поверхности присутствовало значительное число ввт в виде пустых форм, представленных главным образом диатомовыми створками – 18 из 20 ввт. В июле 2023 г. (на 5-й год после дноуглубления) пустых форм у поверхности отмечено всего 6, 5 из которых представлены пустыми диатомовыми створками.

Состав вегетирующих водорослей существенно изменился за эти два года, что отражает малая величина коэффициента Серенсена – 0,2. Индекс видового разнообразия за этот же период увеличился в 1,6–4,5 раза (табл. 1).

Абсолютным доминантом по численности и биомассе в 2021 г. по всей акватории был *Volvox polychlamys* Korsch. Частота доминирования вольвокса по акватории соста-

Таблица 1. Структурные показатели фитопланктона, качество воды и трофический статус оз. Манжерокское

Table 1. Phytoplankton structural parameters, water quality, and trophic status of Lake Manzherok

Показатель	11.07.2021 г.	06.07.2023 г.
Число видов в пробе, пределы	2–8	11–25
Индекс Шеннона, бит/экз.	<u>0,65–2,59</u> 1,76±0,16	<u>2,90–4,05</u> 3,56±0,16
Численность, тыс. экз./дм ³	<u>18,61–900,00</u> 266,65±81,96	<u>290,51–1172,23</u> 643,55±112,72
Биомасса, г/м ³	<u>0,01–7813,74</u> 1960,40±693,66	<u>0,41–2,97</u> 1,38±0,34
Индекс сапробности	–	<u>1,80–2,03</u> 1,96±0,03
Доминанты по численности (частота доминирования по акватории, %)	<i>Volvox polychlamys</i> (80), <i>Mucidosphaerium pulchellum</i> , <i>Monoraphidium griffithii</i> , <i>Microcystis</i> sp., не идентифицированные зеленые, криптофитовые и цианобактерии (по 10)	<i>Trachelomonas intermedia</i> (100), <i>T. volvocina</i> (60), <i>T. oblonga</i> , <i>Glochidinium penardiforme</i> (по 20), <i>T. poltavica</i> , <i>Monoraphidium minutum</i> , <i>Coenochloris pyrenoidosa</i> , <i>Merismopedia</i> sp., <i>Sphaeromonas kihlmani</i> (по 10)
Доминанты по биомассе (частота доминирования по акватории, %)	<i>Volvox polychlamys</i> (80), <i>Chlamydomonas debaryana</i> var. <i>atactogama</i> , <i>Chrysococcus rufescens</i> , <i>Gloeocapsa</i> sp., не идентифицированные зеленые, криптофитовые (по 10)	<i>Trachelomonas intermedia</i> (100), <i>Glochidinium penardiforme</i> (40), <i>T. poltavica</i> , <i>T. oblonga</i> (по 30), <i>Glenodinium</i> sp., <i>T. incerta</i> , <i>T. hispida</i> var. <i>volicensis</i> , <i>T. volvocina</i> , <i>Lepocinclis autumnalis</i> , <i>Mucidosphaerium pulchellum</i> , <i>Staurodesmus pterosporus</i> , <i>Coenochloris pyrenoidosa</i> , <i>Coenochloris korschikoffii</i> (по 10)
Качество воды по ГОСТ 17.1.3.07–82	–	умеренно загрязненная
Трофический статус по ФП (Оксиюк и др., 1993)	гипертрофное	олиготрофное, эвтрофное

Примечание: «–» недостаточно видов-индикаторов в пробе для расчета индекса сапробности и определения по нему качества воды. Над чертой – пределы значений, под чертой – среднее

вила 80 %. Диаметр ценобия достигал 1,5 мм, при этом практически каждый был наполнен одновременно дочерними ценобиями и зигоспорами. Численность последних достигала 50 штук в одном ценобии. Обилие зигоспор с двойным набором хромосом свидетельствовало об активном половом размножении. Все это отражало «агрессивность» данного вида, активно занимающего водное пространство озера.

На фоне обилия *V. polychlamys* количественные показатели остальных зеленых водорослей (*Chlamydomonas debaryana* var. *atactogama* (Korsh.) Gerloff., *Chlamydomonas* sp., *Chlorella vulgaris* Beijer., *Coelastrum microporum* Näg., *Mucidosphaerium pulchellum* (Wood) C. Bock, Proschold & Krienitz, *Hyaloraphidium contortum* Pauth. et Koschik., *Monoraphidium griffithii* Berk., *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb., *Scenedesmus* sp.)

крайне незначительны. Также малообильны эвгленовые водоросли (*Flexiglena variabilis* (Klebs) Zakryś & Łukomska, *Strombomonas acuminata* (Schmarda) Deflandre, *Trachelomonas intermedia* Dang., *T. intermedia* var. *papillifera* Popova, *T. lacustris* Drez., *T. oblonga* Drez., *T. oblonga* var. *punctata* Popova, *T. superba* Swir. emend. Defl., *T. taigicola* Safon., *T. verrucosa* Stokes, *T. volvocina* Ehr.). Единичны представители золотистых водорослей (*Chromulina nitens* Skuja, *Chrysococcus cystophorus* Skuja, *C. rufescens* Klebs, *Chrysosperella brevispina* Korsh., cf. *Kephyrion cupuliforme* Conr.). На нерасчищенной части акватории в двух пробах при отсутствии вольвокса в составе доминантов отмечены цианобактерии *Microcystis* sp., *Gloeocapsa* sp. и не идентифицированные до рода представители, а также не идентифицированные криптофитовые. Динофитовые и диатомовые водоросли не вносили существенного вклада ни в разнообразие, ни в обилие вегетирующего поверхностного фитопланктона.

В точках с присутствием вольвокса общая численность водорослей достигала 900 тыс. экз./дм³, биомасса – 7813,74 г/м³ при среднем значении 266,65 тыс. экз./дм³ и 1960,40 г/м³ соответственно (см. табл. 1). В двух пробах, где вольвокс не был отмечен, численность варьировала в пределах 25,97–64,37 (в среднем 45,19) тыс. экз./дм³, биомасса – в пределах 0,009–0,039 (в среднем 0,024) г/м³.

В июле 2023 г. по всей акватории озера у поверхности доминировали в основном эвгленовые (*T. intermedia*, *T. volvocina*, *T. poltavica* (Swir.) Skv., *T. oblonga*, *T. hispida* var. *volicensis* Drez., *T. incerta* Drez., *Lepocinclis autumnalis* Chu) и динофитовые (*Glochidinium penardiforme* (Lemm.) Boltovskoy) водоросли. Значительно реже в состав доминантных по численности комплексов входили зеленые водоросли (*Coenochloris pyrenoidosa*

Korsch., *Monoraphidium minutum* (Nag.) Kom.-Legn.) и цианобактерии (*Merismopedia* sp., *Sphaeronostoc kihlmani* (Lemm.) Elenk.), а в состав доминантов по биомассе – *M. pulchellum*, *C. pyrenoidosa*, *C. korschikoffii* Hind., *Staurodesmus pterosporus* (Lund.) Bourr., *Glenodinium* sp. Диатомовые водоросли вносили очень малый вклад в обилие вегетирующего фитопланктона.

Общая численность фитопланктона достигала 1172,23 тыс. экз./дм³ при среднем значении 643,55 тыс. экз./дм³, биомасса – 2,97 г/м³ при среднем значении 1,38 г/м³.

Суммарная относительная биомасса эвгленовых и динофитовых водорослей, которым свойственно миксо- и гетеротрофное питание (помимо автотрофного), составляет в среднем по акватории озера 81,64 % от общей биомассы (табл. 2). Биомасса автотрофных зеленых водорослей в среднем в 7 раз меньше. Таким образом, обилие фотосинтезирующих и, соответственно, обогащающих воду кислородом водорослей существенно меньше обилия миксо- и гетеротрофных водорослей, поглощающих растворенные легкоокисляемые органические вещества (а именно таковы гидрохимические условия в озере после расчистки).

Согласно эколого-географическому анализу по соотношению видов-индикаторов (табл. 3) не выявлено изменения минерализации и ацидификации озера. Сапробиологический же анализ показал увеличение в 2023 г. в 1,7 раза доли видов-индикаторов повышенного органического загрязнения (альфа, бета-, альфа-бетасапробионтов), а также увеличение в 1,4 раза доли видов с широким диапазоном устойчивости к органическому загрязнению (олиго-бета- и олиго-альфа сапробионтов). Согласно индексу сапробности (1,80–2,03) качество воды по фитопланктону оценивалось как умеренно загрязненное.

Таблица 2. Относительная биомасса фитопланктона (% от общей) оз. Манжерокское в поверхностном слое (над чертой – пределы, под чертой – среднее значение)

Table 2. Relative phytoplankton biomass (% of total) in Lake Manzherok on the surface (above the line – limit values, below the line – the average value)

дата	зеленые	эвгленовые	динофитовые	криптофитовые	золотистые	диатомовые	цианобактерии
2021	<u>76,47–99,99</u>	<u>0–0,14</u>	<u>0–0,002</u>	<u>0–8,57</u>	<u>0–20,00</u>	<u>0–0,01</u>	<u>0–23,53</u>
	94,17±3,01	0,02±0,01	0,0002±0,00	0,88±0,85	2,02±1,90	0,002±0,001	2,93±2,36
2023	<u>0–27,33</u>	<u>37,41–73,65</u>	<u>7,74–37,41</u>	0	0	<u>1,14–12,19</u>	<u>0–7,32</u>
	11,38±4,62	59,94±5,04	21,70±3,71			3,92±1,44	2,69±0,93

Таблица 3. Эколого-географические и сапробиологические группы вегетирующих водорослей планктона оз. Манжерокское (% от общего числа таксонов)

Table 3. Ecological-geographical and saprobiological groups of vegetating plankton algae of Lake Manzherok (% of the total number of taxa)

Показатель	11.07.2021 г.	06.07.2023 г.
по распространению		
космополиты (k)	32,5	42,9
бореальные (b)	1,3	0
аркто-альпийские (a-a)	1,3	0
малоизученные	64,9	57,1
по отношению к солености воды		
индифференты (i)	13,0	19,6
галофилы (hl)	1,3	1,8
галофобы (hb)	3,9	1,8
мезогалобы (mg)	0	0
малоизученные	81,8	76,8
по отношению к pH		
индифференты (ind)	9,1	12,5
ацидофилы (acf)	0	1,8
алкалифилы (alf)	0	1,8
алкалибионты (alb)	0	1,8
малоизученные	90,9	82,1
по отношению к содержанию органических веществ		
ксеносапробы (x)	0	0
олигосапробы (o)	3,9	5,4
x-o, o-x	0	0
x-β	0	0
o-β, β-o	5,2	7,1
o-α	1,3	1,8
Бета(β)-мезосапробы	15,6	21,4
β-Альфа (α), α-β	1,3	5,4
α-мезосапробы	1,3	3,6
малоизученные	71,4	55,4

Аркто-альпийские и бореальные виды встречены в 2021 г. в основном в виде пустых створок диатомовых водорослей. В 2023 г. все водоросли с известным географическим распространением относились к широко распространенным космополитам.

Трофический статус оз. Манжерокское на третий год после дноуглубительных работ достигал уровня гипертрофного, на пятый год – оценивался на различных участках акватории от олиготрофного до эвтрофного статуса.

Обсуждение

Естественно-эволюционное развитие древнего оз. Манжерокское (15–12 тыс. лет), сопровождающееся изменением морфометрии водоема, зарастанием и эвтрофированием, длилось многие столетия. Антропогенное воздействие в прошлом (сведение части прибрежных лесов, распашка земель под посевы, внесение удобрений, выпас скота) ускорило эти процессы. Еще более активизация процесса эвтрофирования и заболачивания началась после строительства в 1975 г. двух земляных плотин на юго-западной и северо-восточной периферии водоема. При этом заметно замедлились процессы водообмена (особенно после выхода из строя шандорного затвора плотины в юго-западной части) и ускорилось накопление донных осадков. Береговая линия озера отступила на 10–20 м (местами на 100–120 м) к 2015 г. Примерно такую же ширину составляла зона сплавины вдоль западного и юго-западного берегов. К 2015 г. площадь акватории составила 0,35 км² при крайне малой площади водосборного бассейна 7,67 км². Современное (с начала 2000-х годов) наиболее интенсивное за все время рекреационного и хозяйственного освоения воздействие связано с активным развитием в непосредственной близости от озера все-

зонного курорта «Манжерок» (интенсивное развитие и эксплуатация объектов дорожной, инженерной инфраструктуры и территории рекреационной застройки). В результате возникла необходимость экологической реабилитации озера, основным мероприятием которой стало дноуглубление (удаление донных илов) в центральной части озера. Но ситуация с дноуглубительными работами в 2017–2018 гг. и со складированием илов в северо-восточной заболоченной части окраины озера оказалась критической и привела к значительному изменению соотношения компонентов водной экосистемы (Винокуров и др., 2024). Результаты экологических исследований по комплексу физических, химических и биологических характеристик воды и донных отложений озера сразу после проведения этих работ свидетельствовали, в соответствии с критериями оценки экологической обстановки, о «чрезвычайной экологической ситуации» на оз. Манжерокское в августе 2018 г. (Робертус и др., 2019; Безматерных и др., 2020б; Суторихин и др., 2024). Таким образом, современное состояние озера является не столько следствием естественного эволюционного процесса, сколько следствием прошлого и особенно современного антропогенного воздействия на природные ландшафты и акваторию озера (Винокуров и др., 2024).

По существующим гипотезам возникновение озера связано с запруживанием древней долины и древней меандры горной реки Катунь боковой мореной ледника (Селедцов, 1963) либо оползнем со склонов г. Синюхи (Винокуров и др., 2007). Обе гипотезы указывают на то, что изначально оз. Манжерокское было олиготрофным. Это же подтверждает и анализ донных отложений озера (Blyakharchuk et al., 2017, 2020), показавший, что видовой состав диатомовых водорослей на протяжении 12–15 тысячелетий представ-

лен видами, характерными для олиготрофных горных водоемов и водотоков.

В 2007, 2010 и 2018 гг. озеро характеризовалось уже как гиперэвтрофное. В составе летнего фитопланктона преобладали зеленые хлорококковые водоросли и цианопрокариоты, а в зимнем фитопланктоне – криптофитовые водоросли (Митрофанова, 2009; Котовщиков, 2019). После проведенных в 2018 г. дноуглубительных работ на основе комплексных показателей развития водных сообществ озеро было отнесено к дистрофному вследствие антропогенного фактора (Безматерных и др., 2020а). Разнообразие и обилие фитопланктона в 2019 г. при высокой мутности 1683 ЕМ/дм^3 и высокой концентрации взвешенных веществ (до $4,6 \text{ г/дм}^3$) было крайне низким (26 видов, численность до $0,0013 \text{ кл./м}^3$, биомасса – до $0,064 \text{ мкг/м}^3$) (Безматерных и др., 2020б).

Спустя три года, в июле 2021 г., отмечена значительная вспышка развития водорослей (до $7813,74 \text{ г/м}^3$ при среднем значении $1960,4 \text{ г/м}^3$), где ведущую роль среди вегетирующих по разнообразию и обилию занимали зеленые водоросли при абсолютном доминировании «сорного» и «агрессивного» *V. polychlamys*. Количественные показатели остальных видов водорослей были крайне незначительны (на 3–4 порядка ниже). Но в целом автотрофное звено в озере летом 2021 г. на третий год после дноуглубительных работ представляло собой существенный фактор самоочищения водоема, поскольку одноклеточные и колониальные водоросли, особенно представители зеленых хлорококковых, обладают естественной способностью включаться в цикл переработки органических веществ (El-Sheekh, 1998; Гоголева, Немцева, 2012).

На пятый год после дноуглубительных работ (июль 2023 г.) увеличилось видовое богатство и разнообразие вегетирующих водо-

рослей. Особенность этого периода – многократное увеличение разнообразия и обилия эвгленовых и динофитовых водорослей, которым свойственно миксо- и гетеротрофное питание. На их фоне разнообразие и количественные показатели остальных водорослей незначительны. В целом, спустя 5 лет после дноуглубительных работ на оз. Манжерокское, водоросли – обитатели горных водоемов в вегетирующем состоянии практически не встречены, а развивалась альгофлора, чуждая водоемам данного типа. Таким образом, произошла кардинальная перестройка структуры водорослевых сообществ и, можно считать, типа питания для первичного трофического звена экосистемы. Но вместе с тем это еще один из вариантов самоочищения водоема – прямое поглощение и переработка одноклеточными водорослями поступившего в воду при взмучивании сапропеля большого количества органического вещества.

По биомассе водорослей классифицируют «цветение» воды: слабое – до 1 г/м^3 , умеренное – $1–10 \text{ г/м}^3$, интенсивное – $10–50 \text{ г/м}^3$, гиперцветение – более 50 г/м^3 (<https://water-rtf.ru>). Следовательно, в июле 2021 г. наблюдалось аномальное гиперцветение оз. Манжерокское вольвоксом и в июле 2023 г. умеренное цветение эвгленовыми и динофитовыми водорослями. По всей видимости, высокое содержание взвешенных веществ в воде в результате дноуглубительных работ препятствует более обильному развитию фитопланктона. Считается, что биологическое загрязнение водоема (значительное ухудшение качества воды, появление токсических соединений) начинает проявляться при увеличении биомассы водорослей планктона до 500 г/м^3 и выше (Водоросли..., 1989; Мотылькова, Коновалова, 2008).

«Цветение» зелеными (Ashworth, 1986; Borah et al., 2018; Mattei et al., 2018; Zhao et

al., 2025), динофитовыми (Smayda et al., 2004; Heisler et al., 2008; Taipale et al., 2020; Zhao et al., 2025), золотистыми, криптофитовыми и диатомовыми (Heisler et al., 2008; Borah et al., 2018; Taipale et al., 2020), эвгленовыми (Dutttagupta et al., 2004; Mattei et al., 2018) водорослями в водоемах в опубликованных работах упоминается не часто. В основном «цветение» разнотипных континентальных водоемов и морей связано с цианобактериями (синезелеными водорослями) (Taipale et al., 2020). Поэтому «цветение» зелеными и эвгленовыми водорослями в оз. Манжерокское на 3-й и 5-й годы после проведения дноуглубительных работ, спровоцированное выделением значительного количества макро- и микроэлементов из донных отложений, представляет интерес не только с точки зрения последствий дноуглубления в течение ряда лет, но и относительно особенностей самовосстановления экосистемы водоемов после радикального антропогенного воздействия, а также с точки зрения характера изменения естественного эволюционного процесса.

Заключение

Изначально олиготрофное, древнее оз. Манжерокское за 12–15 тыс. лет прошло естественно эволюционный путь развития, достигнув статуса эвтрофного во второй половине XX века. После чего темпы эвтрофирования значительно ускорились, совпав с усилением антропогенной нагрузки и строительством плотин на обеих оконечностях

озера в 1975 г. В результате к началу 2000-х годов озеро характеризовалось уже как эвтрофно-гипертрофное (с учетом обилия фитопланктона). «Взрывообразное» изменение произошло после проведения дноуглубительных работ в 2018 г. – состояние экосистемы оз. Манжерокское оценивалось как дистрофное, в том числе и по обилию фитопланктона. Через три года, в июле 2021 г., его биомасса также «взрывообразно» изменилась, увеличившись в среднем по акватории до 1960,4 г/м³ (характеризуя гипертрофное состояние) при абсолютном доминировании зеленого *V. polychlamys*.

Спустя пять лет после проведения дноуглубительных работ в озере летний фитопланктон демонстрировал атипичную структуру для озер горного региона. Структура по видовому разнообразию характеризовалась доминированием эвгленовых водорослей (Euglenophyta), в то время как по относительному обилию – эвгленовых и динофитовых водорослей (Dinophyta), составляющих 81,64 % всего фитопланктона в среднем по акватории. Общая биомасса фитопланктона варьировала в пределах 0,41–2,97 г/м³, со средним значением 1,38 г/м³, что указывало на мозаичность распределения фитопланктона и трофического статуса озера, который менялся от олиготрофного до эвтрофного на разных участках водоема. Аномальным также являлось преобладание водорослей с миксо- и гетеротрофным типом питания в первичном трофическом звене экосистемы озера, что свойственно дестабилизированным озерным экосистемам.

Список литературы / References

Асаул З.И. (1975) *Визначник евгленових водоростей Української РСР*. Київ, Наукова думка, 408 с. [Asaul Z.I. (1975) *Identification guide to Euglenophyta of the Ukrainian SSR*. Kyiv, Naukova dumka, 408 p. (in Ukrainian)]

Барина С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. (2006) *Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды*. Тель-Авив, PiliesStudio, 498 с. [Barinova S. S., Medvedeva L. A.,

Anisimova O. V. (2006) *Biodiversity of environmental indicator algae*. Tel Aviv, PiliesStudio, 498 p. (in Russian)]

Безматерных Д. М., Кириллов В. В., Балыкин С. Н., Ковешников М. И., Дьяченко А. В., Медникова Г. М. (2020а) Влияние дноуглубительных работ на морфометрические характеристики, показатели качества воды и донных отложений озера Манжерокское (Республика Алтай). *Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление*, 1: 6–18 [Bezmaternykh D. M., Kirillov V. V., Balykin S. N., Koveshnikov M. I., Dyachenko A. V., Mednikova G. M. (2020a) Channel dredging effect on morphometric features, indicators of water and bottom sediments quality of the lake Manzherokskoye (Altai Republic). *Water Sector of Russia: Problems, Technologies, Management [Vodnoe khozyaistvo Rossii: problemy, tekhnologii, upravlenie]*, 1: 6–18 (in Russian)]

Безматерных Д. М., Кириллов В. В., Ермолаева Н. И., Киприянова Л. М., Яныгина Л. В., Митрофанова Е. Ю., Вдовина О. Н., Котовщиков А. В., Зарубина Е. Ю. (2020б) Влияние дноуглубительных работ на гидробиологические и санитарно-микробиологические характеристики озера Манжерокское (Республика Алтай). *Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление*, 3: 106–127 [Bezmaternykh D. M., Kirillov V. V., Yermolaeva N. I., Kipryanova L. M., Yanygina L. V., Mitrofanova E. Y., Vdovina O. N., Kotovschikov A. V., Zarubina E. Y. (2020) Dredging impact on the lake Manzherok (Republic of Altay) hydro/ biological and sanitary/micro/biological characteristics. *Water Sector of Russia: Problems, Technologies, Management [Vodnoe khozyaistvo Rossii: problemy, tekhnologii, upravlenie]*, 3: 106–127 (in Russian)]

Винокуров Ю. И., Пузанов А. В., Кириллов В. В., Винокурова Г. В. (2024) Современное состояние озера Манжерокское и предложения по охране и рациональному природопользованию акватории и водосборного бассейна. *География и природопользование Сибири*, 32: 3–17 [Vinokurov Yu. I., Puzanov A. V., Kirillov V. V., Vinokurova G. V. (2024) The current state of lake Manzherokskoye and proposals for the conservancy and environmental management in the water area and catchment area. *Geography and Nature Management of Siberia [Geografiya i prirodopol'zovanie Sibiri]*, 32: 3–17 (in Russian)]

Винокуров Ю. И., Цимбалец Ю. М., Ротанова И. Н., Андреева И. В. (2007) Всесезонный горнолыжный спортивно-оздоровительный комплекс «Манжерок»: предварительная оценка воздействия на окружающую среду. *Современные проблемы геоэкологии горных территорий. Материалы 2-ой Международной научно-практической конференции*. Горно-Алтайск, РИО Горно-Алтайского университета, с. 175–181 [Vinokurov Yu. I., Tsimbaley Yu. M., Rotanova I. N., Andreeva I. V. (2007) All-season ski sports and recreation complex “Manzherok”: preliminary environmental impact assessment. *Modern problems of geoecology of mountainous territories. Proceedings of the 2nd International Scientific and Practical Conference*. Gorno-Altaysk, Editorial and Publishing Department of Gorno-Altaysk University, p. 175–181 (in Russian)]

Водоросли. Справочник (1989) Вассер С. П. (ред.) Киев, Наукова думка, 608 с. [*Algae. Reference book* (1989) Wasser S. P. (Ed.) Kiev, Naukova dumka, 608 p. (in Russian)]

Гоголева О. А., Немцева Н. В. (2012) Углевородородокисляющие микроорганизмы природных экосистем. *Бюллетень Оренбургского научного центра УрО РАН*, 2: 1 [Gogoleva O. A., Nemtseva N. V. (2012) Hydrocarbon-oxidizing microorganisms in natural ecosystems. *Bulletin of the Orenburg Scientific Center UrB RAS [Byulleten' Orenburgskogo nauchnogo tsentra UrO RAN]*, 2: 1 (in Russian)]

Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. (1953) *Синезеленые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР. Выпуск 2.* Москва, Советская наука, 652 с. [Gollerbakh M. M., Kosinskaya E. K., Polyansky V. I. (1953) *Blue-green algae. Identification key of freshwater algae of the USSR. Issue 2.* Moscow, Sovetskaya nauka, 652 p. (in Russian)]

Дедусенко–Щеголева Н. Т., Матвиенко А.М., Шкорбатов Л. А. (1959) *Зеленые водоросли. Класс Вольвоксовые. Определитель пресноводных водорослей СССР. Выпуск 8.* Москва, Ленинград, Наука, 230 с. [Dedusenko-Shchegoleva N. T., Matvienko A. M., Shkorbatov L. A. (1959) *Green algae. Class Volvocineae. Identification key of freshwater algae of the USSR. Issue 8.* Moscow, Leningrad, Nauka, 230 p. (in Russian)]

Забелина М.М., Киселев И.А., Прошкина–Лавренко А. И., Шешукова В.С. (1951) *Диатомовые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР. Выпуск 4.* Москва, Советская наука, 620 с. [Zabelina M. M., Kiselev I. A., Proshkina-Lavrenko A. I., Sheshukova V. S. (1951) *Diatoms. Identification key of freshwater algae of the USSR. Issue 4.* Moscow, Sovetskaya nauka, 620 p. (in Russian)]

Израэль Ю.А. (1984) *Экология и контроль состояния природной среды.* Москва, Гидрометеиздат, 560 с. [Izrael Yu. A. (1984) *Ecology and environmental monitoring.* Moscow, Gidrometeoizdat, 560 p. (in Russian)]

Йоргенсен С.Э. (1985) *Управление озерными системами.* Москва, Агропромиздат, 160 с. [Jorgensen S. E. (1985) *Lake management.* Moscow, Agropromizdat, 160 p. (in Russian)]

Киселев И.А. (1954) *Пирофитовые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР. Выпуск 6.* Москва, Советская наука, 212 с. [Kiselev I. A. (1954) *Pyrrophyta. Identification key of freshwater algae of the USSR. Issue 6.* Moscow, Sovetskaya nauka, 212 p. (in Russian)]

Кожова О.М. (1970) *Формирование фитопланктона Братского водохранилища. Формирование природных условий и жизни Братского водохранилища.* Москва, Наука, с. 26–160 [Kozhova O. M. (1970) *Formation of phytoplankton of the Bratsk reservoir. Formation of natural conditions and life of the Bratsk reservoir.* Moscow, Nauka, p. 26–160 (in Russian)]

Котовщикова А.В. (2019) Оценка экологического состояния озера Манжерокское по пигментным характеристикам фитопланктона. *Известия Алтайского отделения Русского географического общества*, 1: 76–83 [Kotovshchikova A. V. (2019) Assessment of ecological state of lake Manzherokskoye by pigment characteristics of phytoplankton. *Bulletin of the Altay Branch of the Russian Geographical Society* [Izvestiya Altaiskogo otdeleniya Russkogo geograficheskogo obshchestva], 1: 76–83 (in Russian)]

Матвиенко А.М. (1954) *Золотистые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР. Выпуск 3.* Москва, Советская наука, 187 с. [Matvienko A. M. (1954) *Golden algae. Identification key of freshwater algae of the USSR. Issue 3.* Moscow, Sovetskaya nauka, 187 p. (in Russian)]

Митрофанова Е.Ю. (2009) Подледный фитопланктон мелководного Манжерокского озера (Горный Алтай, Россия). *Мир науки, культуры, образования*, 5: 16–19 [Mitrofanova E. Yu. (2009) Under-the-ice phytoplankton of shallow lake Manzherokskoye, Gorny Altai, Russia. *The World of Science, Culture and Education* [Mir nauki, kul'tury, obrazovaniya], 5: 16–19 (in Russian)]

Мотылькова И.В., Коновалова Н.В. (2008) Летний фитопланктон озер Вавайской системы (Южный Сахалин). *Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова*, 4: 108–117

[Motylkova I. V., Konovalova N. V. (2008) The summer phytoplankton of Vavay lakes system (South Sakhalin). *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings* [Chteniya pamyati Vladimira Yakovlevicha Levanidova], 4: 108–117 (in Russian)]

Оксиюк О. П., Жукинский В. Н., Брагинский Л. П., Линник П. Н., Кузьменко М. И., Кленус В. Г. (1993) Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши. *Гидробиологический журнал*, 29(4): 62–76 [Oksiyuk O. P., Zhukinsky V. N., Braginsky L. P., Linnik P. N., Kuzmenko M. I., Klenus V. G. (1993) A comprehensive ecological classification of inland surface water quality. *Hydrobiological Journal* [Gidrobiologicheskii zhurnal], 29(4): 62–76 (in Russian)]

Робертус Ю. В., Кивацкая А. В., Любимов Р. В., Ситникова В. А. (2019) Экологическое состояние акватории Манжерокского озера. *Природные ресурсы Горного Алтая*, 1–2: 85–89 [Robertus Yu. V., Kivatskaya A. V., Lyubimov R. V., Sitnikova V. A. (2019) Ecological state of the water area of Lake Manzherok. *Natural Resources of the Altai Mountains* [Prirodnye resursy Gornogo Altaya], 1–2: 85–89 (in Russian)]

Робертус Ю. В., Пузанов А. В., Кивацкая А. В., Любимов Р. В. (2021) Экологические последствия реабилитации Манжерокского озера (Республика Алтай), *Вода и экология: проблемы и решения*, 1: 41–49 [Robertus Y. V., Puzanov A. V., Kivatskaya A. V., Lyubimov R. V. (2021) Environmental consequences of lake Manzherok rehabilitation (Altai Republic). *Water and Ecology: Problems and Solutions* [Voda i ekologiya: problemy i resheniya], 1: 41–49 (in Russian)]

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем (1992) СПб, Гидрометеиздат, 318 с. [Guidelines for hydrobiological monitoring of freshwater ecosystems (1992) Saint Petersburg, Gidrometeoizdat, 318 p. (in Russian)]

Селедцов Н. Г. (1963) Айское, Манжерокское и Теньгинское озера Горного Алтая. *Известия Алтайского отделения Географического общества СССР*, 2: 54–66 [Seledtsov N. G. (1963) Ayskoye, Manzherok and Tenginskoye Lakes of Gorny Altai. *Bulletin of the Altai Branch of the Geographical Society USSR* [Izvestiya Altaiskogo Otdeleniya Geograficheskogo obshchestva SSSR], 2: 54–66 (in Russian)]

Суторихин И. А., Кириллов В. В., Литвиненко С. А., Свиридов Р. К., Соловьев В. А., Феттер Г. В. (2024) Гидрофизические характеристики озера Манжерокского после дноуглубительных работ. *Фундаментальная и прикладная гидрофизика*, 17(3): 115–126 [Sutorikhin I. A., Kirillov V. V., Litvinenko S. A., Sviridov R. K., Soloviev V. A., Fetter G. V. (2024) Hydrophysical characteristics of lake Manzherok after dredging. *Fundamental and Applied Hydrophysics* [Fundamental'naya i prikladnaya gidrofizika], 17(3): 115–126 (in Russian)]

Царенко П. М. (1990) *Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР*. Киев, Наукова думка, 208 с. [Tsarenko P. M. (1990) *A short identification key of chlorococcal algae of the Ukrainian SSR*. Kyiv, Naukova dumka, 208 p. (in Russian)]

Шеннон К. (1963) *Работы по теории информации и кибернетике*. Москва, Издательство иностранной литературы, 830 с. [Shannon C. (1963) *Works on information theory and cybernetics*. Moscow, Izdatel'stvo inostrannoi literatury, 830 p. (in Russian)]

An C., Zhang F., Chan N. W., Johnson V. C., Shi J. (2022) A review on the research progress of lake water volume estimation methods. *Journal of Environmental Management*, 314: 115057

Anderson D. M., Glibert P. M., Burkholder J. M. (2002) Harmful algal blooms and eutrophication: nutrient sources, composition, and consequences. *Estuaries*, 25(4): 704–726

- Ashworth W. (1986) *The Late, Great Lakes*. Toronto, Ontario, Collins Publishers, 274 p.
- Blyakharchuk T., Eirikh A., Mitrofanova E., Li H.-C., Kang S.-C. (2017) High resolution palaeoecological records for climatic and environmental changes during the last 1350 years from Manzherok Lake, western foothills of the Altai Mountains, Russia. *Quaternary International*, 447: 59–74
- Blyakharchuk T., Udachin V., Li H.-C., Kang S.-C. (2020) AMS ¹⁴C dating problem and high-resolution geochemical record in Manzherok Lake sediment core from Siberia: climatic and environmental reconstruction for northwest Altai over the past 1,500 years. *Frontiers in Earth Science*, 8: 206
- Borah D., Subramanian G., Thajuddin N. (2018) Algal blooms – understanding the key to biomass production. *Bioprospecting of algae (Prof. J.P. Sinha Memorial volume)*. Meerut, Shri Gyansagar Publications, p. 143–174
- Bürgi H.R., Bührer H., Keller B. (2003) Long-term changes in functional properties and biodiversity of plankton in Lake Greifensee (Switzerland) in response to phosphorus reduction. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 6(2): 147–158
- Burkholder J.M., Glasgow H.B., Deamer-Melia N. J., Springer J., Parrow M.W., Zhang C., Cancellieri P.J. (2001) Species of the toxic *Pfesteria* complex, and the importance of functional type in data interpretation. *Environmental Health Perspectives*, 109(Suppl 5): 667–679
- Carpenter S.R. (2008) Phosphorus control is critical to mitigating eutrophication. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(32): 11039–11040
- Duttagupta S., Gupta S., Gupta A. (2004) Euglenoid blooms in the floodplain wetlands of Barak Valley, Assam, North eastern India. *Journal of Environmental Biology*, 25(3): 369–373
- El-Sheekh M. M. (1998) Use of algae as indicators for environmental pollution. *Egyptian Journal of Botany*, 38: 169–188
- Fernandes L.D. A., Corte G.N., Moura L., Reis C., Matos T., Moreno D., Cortez P.S. A., de Carvalho W.F., Monteiro-Ribas W., Gonçalves J.E. A., Ribeiro F., Thomazelli F., Rizzini-Ansari N., Neto E.B. F., Gaelzer L.R., de Souza Martins E., Lobão M.M., Baeta-Neves M. H., Coutinho R. (2023) Effects of dredging activities and seasonal variation on coastal plankton assemblages: results from 10 years of environmental monitoring. *Environmental Monitoring and Assessment*, 195(2): 261
- Glibert P.M., Burkholder J.M. (2006) The complex relationships between increases in fertilization of the Earth, coastal eutrophication and proliferation of harmful algal blooms. *Ecology of harmful algae. Ecological studies, Volume 189*. Granéli E., Turner J. T. (Eds.) Springer, Berlin, Heidelberg, p. 341–354
- Guiry M.D., Guiry G.M. (2025) AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org> [Electronic resource]. (Date of access 24.01.2025)
- Hagy J.D., Boynton W.R., Keefe C.W., Wood K.V. (2004) Hypoxia in Chesapeake Bay, 1950–2001: long-term change in relation to nutrient loading and river flow. *Estuaries*, 27(4): 634–658
- Heisler J., Glibert P.M., Burkholder J.M., Anderson D.M., Cochlan W., Dennison W.C., Dortch Q., Gobler C.J., Heil C.A., Humphries E., Lewitus A., Magnien R., Marshall H.G., Sellner K., Stockwell D.A., Stoecker D.K., Suddleson M. (2008) Eutrophication and harmful algal blooms: a scientific consensus. *Harmful Algae*, 8(1): 3–13

- Irigoiien X., Flynn K. J., Harris R. P. (2005) Phytoplankton blooms: a “loophole” in microzooplankton grazing impact? *Journal of Plankton Research*, 27(4): 313–321
- Jing L., Bai S., Li Y., Peng Y., Wu C., Liu J., Liu G., Xie Z., Yu G. (2019) Dredging project caused short-term positive effects on lake ecosystem health: a five-year follow-up study at the integrated lake ecosystem level. *Science of the Total Environment*, 686: 753–763
- Kemp W.M., Boynton W.R., Adolf J.E., Boesch D.F., Boicourt W.C., Brush G., Cornwell J.C., Fisher T.R., Glibert P.M., Hagy J.D., Harding L.W., Houde E.D., Kimmel D.G., Miller W.D., Newell R.I. E., Roman M.R., Smith E.M., Stevenson J.C. (2005) Eutrophication in Chesapeake Bay: historical trends and ecological interactions. *Marine Ecology Progress Series*, 303: 1–29
- MacIntyre H. L., Lomas M. W., Cornwell J., Suggett D.J., Gobler C.J., Koch E. W., Kana T.M. (2004) Mediation of benthic-pelagic coupling by microphytobenthos: an energy- and material-based model for initiation of blooms of *Aureococcus anophagefferens*. *Harmful Algae*, 3(4): 403–437
- Mattei P., Gnesini A., Gonnelli C., Marraccini C., Masciandaro G., Macci C., Doni S., Iannelli R., Lucchetti S., Nicese F.P., Renella G. (2018) Phytoremediated marine sediments as suitable peat-free growing media for production of red robin photinia (*Photinia x fraseri*). *Chemosphere*, 201: 595–602
- McElarney Y., Rippey B., Miller C., Allen M., Unwin A. (2021) The long-term response of lake nutrient and chlorophyll concentrations to changes in nutrient loading in Ireland’s largest lake, Lough Neagh. *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*, 121B(1): 47–60
- Smayda T.J., Borkman D.G., Beaugrand G., Belgrano A.G. (2004) Ecological effects of climate variation in the North Atlantic: phytoplankton. *Ecological effects of climate variations in the North Atlantic*. Oxford Univ Press, p. 49–54
- Sørensen T. A. (1948) Method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biological Skrifter*, 4: 106
- Sunda W. G., Granéli E., Gobler C. J. (2006) Positive feedback and the development and persistence of ecosystem disruptive algal blooms. *Journal of Phycology*, 42(5): 963–974
- Taipale S.J., Kuoppamäki K., Strandberg U., Peltomaa E., Vuorio K. (2020) Lake restoration influences nutritional quality of algae and consequently *Daphnia* biomass. *Hydrobiologia*, 847(21): 4539–4557
- Thornton J. A., Harding W.R., Dent M., Hart R.C., Lin H., Rast C.L., Rast W., Ryding S.-O., Slawski T.M. (2013) Eutrophication as a ‘wicked’ problem. *Lakes & Reservoirs: Research and Management*, 18(4): 298–316
- Wetzel R. G. (2001) *Limnology: lake and river ecosystems*. Academic Press, 1024 p.
- Zhang S., Zhou Q., Xu D., Lin J., Cheng S., Wu Z. (2010) Effects of sediment dredging on water quality and zooplankton community structure in a shallow of eutrophic lake. *Journal of Environmental Sciences*, 22(2): 218–224
- Zhao Z., Wu Y., Xu Y.J., Yu Y., Zhang G., Mao D., Liu X., Dai C. (2025) Phytoplankton growth and succession driven by topography and hydrodynamics in seasonal ice-covered lakes. *Ecological Informatics*, 86: 103053

EDN: TCQPEB

УДК 574.583:591 574.583:591

Zooplankton Community Structure of Macrophyte Thickets along a Trophic Gradient in Tributary Estuaries of the Middle Volga Reservoirs

Dmitry E. Gavrilko^{a*},
Vyacheslav S. Zhikharev^a, Viktor A. Bubnov^a,
Ivan A. Kudrin^a, Maria A. Tereshina^b,
Oxana N. Erina^b and Galina V. Shurganova^a
*^aNational Research Lobachevsky State University
of Nizhny Novgorod,
Nizhny Novgorod, Russian Federation
^bLomonosov Moscow State University
Moscow, Russian Federation*

Received 27.02.2025, received in revised form 14.04.2025, accepted 16.07.2025

Abstract. The estuaries of plain-reservoir tributaries are aquatic habitats with extensive shallow zones colonized by aquatic vascular plants. High environmental heterogeneity and the amounts of river-delivered nutrients favour the development of zooplankton communities with increased species richness. However, progressive eutrophication can impoverish species composition. This study investigates changes in the species composition and diversity indices of zooplankton inhabiting different macrophyte thicket types, under varying trophic conditions in the estuaries of the rivers that feed the Middle Volga reservoirs. Zooplankton surveys were conducted from 2018 to 2022 in the tributary estuaries to the Gorky, Cheboksary, and Kuibyshev reservoirs. Trophic status was assessed using the Carlson trophic index (TSI). Results indicated that differences in structural indices of zooplankton communities were driven by the heterogeneity of macrophyte thickets. Greater habitat heterogeneity increased species richness within individual zooplankton taxonomic groups, overall species diversity, and zooplankton equitability in mixed and submerged macrophyte thickets. In the studied estuaries, both total species richness and crustacean species richness decreased with increasing trophic status. Cladocerans responded most strongly to eutrophication. Increased productivity in macrophyte thickets was accompanied by a rise in rotifer abundance. In dominant zooplankton assemblages, cladocerans were supplanted by smaller rotifers, leading to fewer dominant species. Several cladocerans were confined to specific macrophytes,

© 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: dima_gavrilko@mail.ru

ORCID: 0000-0002-7759-1625 (Gavrilko D.); 0000-0003-3241-2133 (Zhikharev V.); 0009-0006-9842-9009 (Bubnov V.); 0000-0003-2388-629X (Kudrin I.); 0000-0001-5493-9396 (Tereshina M.); 0000-0001-8579-3852 (Erina O.); 0000-0002-0253-6621 (Shurganova G.)

a pattern linked to crustacean feeding, locomotion, and plant' creation of refuge zones.

Keywords: rotifers, cladocerans, copepods, species diversity, rivers, trophic index.

Acknowledgements. The study of the structure of zooplankton communities in macrophyte thickets and its relationship with trophic status was carried out using the grant of the Russian Science Foundation No. 24-74-00016, <https://rscf.ru/project/24-74-00016/>. The study of hydrophysical and hydrochemical parameters was carried out within the framework of the state assignment of Lomonosov Moscow State University.

Citation: Gavrilko D. E., Zhikharev V. S., Bubnov V. A., Kudrin I. A., Tereshina M. A., Erina O. N., Shurganova G. V. Zooplankton community structure of macrophyte thickets along a trophic gradient in tributary estuaries of the Middle Volga reservoirs. *J. Sib. Fed. Univ. Biol.*, 2026, 19(1), 91–107 EDN: TCQPEB



Структура сообществ зоопланктона в зарослях макрофитов в градиенте трофических условий в устьевых областях притоков водохранилищ Средней Волги

**Д. Е. Гаврилко^а, В. С. Жихарев^а,
В. А. Бубнов^а, И. А. Кудрин^а,
М. А. Терешина^б, О. Н. Ерина^б, Г. В. Шурганова^а**
*^аНациональный исследовательский
Нижегородский государственный университет
им. Н. И. Лобачевского
Российская Федерация, Нижний Новгород
^бМосковский государственный университет
им. М. В. Ломоносова
Российская Федерация, Москва*

Аннотация. Устьевые области притоков равнинных водохранилищ представляют собой акватории с большими зонами мелководий, зарастающих высшими водными растениями. Высокие гетерогенность среды и концентрация биогенных веществ, приносимых рекой, способствуют формированию в этих зонах зоопланктонных сообществ с повышенным видовым богатством. Однако прогрессирующее эвтрофирование может приводить к обеднению видового состава. Данная работа посвящена изучению изменений в видовой структуре и показателях разнообразия зоопланктона, обитающего в разных типах макрофитных зарослей, в зависимости от трофических условий в устьях рек, впадающих в водохранилища Средней Волги. Исследования зоопланктона проводили с 2018 по 2022 г. в устьевых областях рек-притоков Горьковского, Чебоксарского и Куйбышевского водохранилищ. Трофический статус оценивали с помощью трофического индекса Карлсона (TSI). Проведенные исследования выявили, что различия в структурных показателях сообществ зоопланктона обуславливались разнотипными зарослями макрофитов.

Возрастание гетерогенности местообитания приводило к увеличению видового богатства отдельных таксономических групп зоопланктона, видового разнообразия и выравненности зоопланктона в зарослях смешанных и погруженных макрофитов. В исследованных устьевых областях общее число видов и число видов ракообразных снижалось с ростом трофического статуса вод. При этом ветвистоусые ракообразные наиболее сильно реагировали на увеличение эвтрофирования. Повышение продуктивности в зарослях макрофитов сопровождалось увеличением численности коловраток. В комплексе доминирующих видов зоопланктона происходила замена ветвистоусых ракообразных более мелкими коловратками, сопровождающаяся снижением числа видов. Отмечена приуроченность ряда ветвистоусых ракообразных к определенным макрофитам, связанная с особенностями питания и передвижения рачков, а также формированием зоны рефугиумов растениями.

Ключевые слова: коловратки, ветвистоусые ракообразные, веслоногие ракообразные, видовое разнообразие, реки, трофический индекс.

Благодарности. Исследование структуры сообществ зоопланктона в зарослях макрофитов и её связи с трофическим статусом выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 24–74–00016, <https://rscf.ru/project/24-74-00016/>. Исследование гидрофизических и гидрохимических параметров проводилось в рамках государственного задания МГУ имени М. В. Ломоносова.

Цитирование: Гаврилко Д. Е. Структура сообществ зоопланктона в зарослях макрофитов в градиенте трофических условий в устьевых областях притоков водохранилищ Средней Волги / Д. Е. Гаврилко, В. С. Жихарев, В. А. Бубнов, И. А. Кудрин, М. А. Терешина, О. Н. Ерина, Г. В. Шурганова // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(1). С. 91–107. EDN: TCQPEB

Введение

Эвтрофирование водных экосистем по-прежнему остается одной из острых экологических проблем. Глобальное потепление и антропогенная деятельность приводят к усилению эвтрофирования пресноводных озёр и рек (Karpowicz et al., 2020; Tereshina et al., 2025). Повышенное поступление биогенных веществ провоцирует рост численности планктонных водорослей, что приводит к изменениям на всех последующих трофических уровнях экосистемы. Биоразнообразие гидробионтов напрямую связано с функционированием экосистемы и круговоротом питательных веществ (Gagic et al., 2015). Зоопланктон занимает центральное место в трофической сети, поскольку, с одной стороны, он служит основным кормом для планктоноядных рыб, а также для молоди

большинства видов рыб, а с другой – контролирует структуру фитопланктона и бактериальных сообществ (Park, Shin, 2007; Jeppesen et al., 2011; Karpowicz, Ejsmont-Karabin, 2021; Ochocka, 2024).

Исследования влияния эвтрофирования на структуру сообществ зоопланктона чаще проводились для экосистем озёр и водохранилищ. Показано, что ряд структурных показателей зоопланктона изменяется по мере возрастания трофического статуса озёр. При увеличении эвтрофирования происходит снижение размеров тела зоопланктёров (Gliwicz, 1969; Андроникова, 1996; Jeppesen et al., 2000), снижение доли дафний и увеличение доли циклопид в биомассе зоопланктона (Jeppesen et al., 2011), увеличение численности коловраток (Андроникова, 1996; Ochocka, 2024). Эвтро-

фирование также снижает доступность пищи для зоопланктона (Bednarska, Dawidowicz, 2007; Ferraõ-Filho, Kozlowsky-Suzuki, 2011), что приводит к структурно-функциональным перестройкам в сообществах. Работ, посвященных подобным исследованиям зарослевого зоопланктона в реках, крайне мало.

В прибрежной зоне основную структурирующую роль выполняют высшие водные растения (Lauridsen et al., 1998; Lucena-Moya, Duggan, 2011; Choi et al., 2015). Гетерогенность водной среды, создаваемая макрофитами, выступает ключевым фактором высокого видового богатства и плотности зоопланктона в прибрежной зоне водоемов (Scheffer, 2004; Kuczynska-Kirpen, 2006). Высшие водные растения оказывают существенное влияние на изменение кормовых объектов зоопланктона (бактерио- и фитопланктона, перифитона). Макрофиты выступают в качестве конкурента с фитопланктоном за биогенные элементы или ингибируют его развитие через аллелопатические вещества и затенение (Семенченко и др., 2013). В то же время при отмирании высшая водная растительность обогащает водоем органическим веществом, тем самым активизируя деятельность бактерий, которые, в свою очередь, служат пищей зоопланктону (Столбунова, 2007). В разнотипных зарослях макрофитов формируются отличающиеся трофические условия для зоопланктона, что обуславливает различия его видовой структуры (Jeong et al., 2014; Курбатова и др., 2018).

В устьевых областях притоков равнинных водохранилищ интенсивность водообмена и условия ветрового перемешивания отличаются от остальной части водоёма, что приводит к накоплению биогенных веществ (Selge et al., 2016; Tereshina et al., 2025). При этом не стоит забывать о том, что устьевые области рек можно рассматривать как био-

логические резервуары для равнинных водоемов, где неоднородность среды обитания является необходимым условием для поддержания видового разнообразия и численной изменчивости планктона. Этот эффект обусловлен смешением нескольких типов местообитаний с существенно различными экологическими свойствами (Tews et al., 2004) и рассматривается как важнейший экологический фактор (Heino et al., 2015; Maishanu et al., 2018). Устьевые области с градиентом трофических условий могут служить модельными экосистемами для изучения реакции сообществ зоопланктона на изменение условий их обитания.

Недавние исследования структуры пелагических сообществ в трофическом градиенте в медиальной зоне устьевых областей рек Суры и Ветлуги показали, что видовое разнообразие зоопланктона увеличивается с возрастом эвтрофирования (Zhikharev et al., 2023). Изменение доминирующих комплексов зоопланктона в устьевых областях происходит по типу смены реофильного ценоза с высокой численностью и большим числом видов на лимнофильный, с уменьшением числа видов и выходом на лидирующие позиции отдельных фильтраторов, способных питаться объектами, вызывающими «цветение» в условиях высокой эвтрофикации (Zhikharev et al., 2023).

Акватории устьевых областей притоков равнинных водохранилищ часто представлены большими зонами мелководий, зарастающими высшими водными растениями. Высокая гетерогенность среды и накопление биогенного стока реки в устье приводят к формированию в этих зонах зоопланктоценозов с повышенным видовым богатством. В то же время усиленное эвтрофирование может приводить к снижению числа видов в сообществах. В связи с этим изучение струк-

туры зоопланктонных сообществ в зарослях макрофитов устьевых областей представляется актуальным.

Целью работы был анализ видовой структуры сообществ зоопланктона различных зарослей макрофитов в устьевых областях рек-притоков водохранилищ Средней Волги в градиенте трофических условий.

Материал и методы

Исследования зоопланктона были проведены с 2018 по 2022 г. в устьевых областях рек-притоков водохранилищ Средней Волги: Горьковского (рр. Мера, Троща, Белая), Чебоксарского (рр. Ватома, Кудьма, Керженец, Сундовик, Сура, Ветлуга) и Куйбышевского (рр. Свяга, Казанка) (табл. 1). Устьевые области в исследуемый период не были подвержены резким перепадам уровня воды из-за значительного расстояния от плотин водохранилищ или их морфологического строения. Пробы зоопланктона в зарослях макрофитов отбирали мерным ведром, путём процеживания через планктонную сеть (диаметр ячеи 70 мкм) 50 литров воды. Отобранные пробы фиксировали 40 %-ным формалином, доведённым до конечной концентрации 4 % в пробе. Отбор проб проводили со второй половины июля до первой недели августа. Всего было собрано 85 проб. Их обработку осуществляли общепринятыми в практике гидробиологических исследований методами (Методы ..., 2024). Идентификацию организмов зоопланктона проводили с использованием определителей (Определитель ..., 2010; Коровчинский и др., 2021б).

В каждой точке отбора проб были также измерены абиотические и биотические параметры среды. Для измерения температуры, электропроводности и pH воды использовали мультипараметрический зонд YSI Pro1030 (YSI Inc., USA). Концентрацию хлорофилла

«а» измеряли при помощи зонда YSI ProDSS (YSI Inc., USA).

На основе общепринятых подходов в зависимости от эколого-биологических особенностей и условий обитания (Распопов, 1977; Kuczynska-Kippen, Nagengast, 2003; Spoljar et al., 2012; Choi et al., 2014a) все исследуемые заросли макрофитов были разделены на четыре группы: гелофиты (*Phragmites communis* Trin., *Carex* sp., *Equisetum fluviatile* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Butomus umbellatus* L., *Typha angustifolia* L., *Sparganium erectum* L.), плавающие (*Nuphar lutea* (L.) Smith., *Potamogeton natans* L., *Nymphoides peltata* (S.G. Gmel.) Kuntze., *Salvinia natans* (L.) All.), погруженные (*Potamogeton lucens* L., *Potamogeton perfoliatus* L., *Ceratophyllum demersum* L., *Stratiotes aloides* L., *Ranunculus* sp.) и смешанные.

Трофический статус оценивали с помощью трофического индекса Карлсона (TSI) (Carlson, 1977), рассчитанного на основе концентрации хлорофилла «а» (*Chl_a*) (Jing et al., 2008; Zhang et al., 2018):

$$TSI_{Chl_a} = 10 \times (2,5 + 1,086 \times \ln(Chl_a)).$$

Полученные значения TSI соотносили со шкалой: олиготрофный – $TSI < 30$, мезотрофный – $30 \leq TSI \leq 50$, слабоэвтрофный – $50 < TSI \leq 60$, среднеэвтрофный – $60 < TSI \leq 70$, сильноэвтрофный – $TSI > 70$.

В качестве анализируемых показателей видовой структуры сообществ зоопланктона были выбраны: общее видовое богатство и видовое богатство отдельных таксономических групп (Rotifera, Cladocera, Copepoda), общая численность (N total) и численность отдельных таксономических групп (N Rotifera, N Cladocera, N Copepoda), общая биомасса (B total), средний индивидуальный размер зоопланктона, индексы видового разнообразия

Шеннона (рассчитанный по численности), доминирования Симпсона, выравненности Пиелу.

Доминирующие виды зоопланктона выделяли по индексу Паляя-Ковнацки (Шитиков и др., 2003). Для определения отклонений от нормального распределения использовали тесты Шапиро-Уилка и Лиллиефорса. Для оценки взаимодействия двух факторов (тип зарослей макрофитов и TSI) применяли анализ ковариации. Для определения значимых различий анализируемых показателей применяли критерии Стьюдента, Тьюки HSD или Уилкоксона. Для оценки зависимости анализируемых показателей от TSI проводили регрессионный анализ (Legendre, Legendre, 2012). Данные были проанализированы с ис-

пользованием R-статистики (Borcard et al., 2011; R Core Team, 2025).

Результаты

Все исследованные реки характеризовались нейтральной – слабощелочной реакцией среды. Электропроводность воды варьировала в широких пределах, достигая максимальных значений в р. Казанка. Изученные устьевые участки характеризовались различными значениями индексов трофического состояния (TSI) (табл. 1). Согласно классификации по индексу, реки Мера, Троца и Керженец были отнесены к мезотрофно-слабоэвтрофному типу. Реки Белая, Кудьма, Сундовик, Сура и Свяга демонстрировали статус от слабоэвтрофного

Таблица 1. Основные характеристики исследуемых устьевых областей рек-притоков

Table 1. Major characteristics of the studied estuaries of tributary rivers

Река	Координаты	Глубина, м	T, °C	pH	ЕС, мкСм/см	TSI
Мера	57.480256, 42.310004	0,7–1,0	24,0–25,1	7,89–8,80	215–345	45,3–56,3
Троца	56.710301, 43.166711	0,5–0,9	20,1–26,2	6,60–8,30	165–203	45,3–57,7
Белая	56.688782, 43.430186	0,5–0,7	21,7–23,7	7,58–7,93	188–200	59,2–67,7
Вагома	56.172425, 44.294315	0,4–0,5	16,5–19,6	7,38–8,22	483–587	49,7–68,6
Кудьма	56.085717, 44.463982	0,5–1,1	19,4–22,5	7,80–8,01	682–1609	53,1–69,0
Керженец	56.090096, 44.963402	0,4–1,5	19,9–28,3	7,96–8,40	143–214	46,6–59,7
Сундовик	56.049812, 45.035232	0,4–0,5	19,2–23,1	9,07–9,30	779–1197	53,2–58,4
Сура	56.108675, 46.025420	0,5–1,2	25,3–28,3	8,11–9,11	606–666	53,2–62,2
Ветлуга	56.426235, 46.259561	0,4–1,1	20,6–27,4	6,53–8,83	198–251	47,1–60,6
Свяга	55.750014, 48.661422	0,5–0,7	21,2–25,3	6,60–8,61	808–931	54,5–60,2
Казанка	55.807957, 49.146451	0,6–1,3	21,0–24,5	7,50–8,76	910–1612	53,2–70,5

Примечание. T – температура, ЕС – электропроводность.

до среднеэвтрофного. Трофический статус рек Ватома и Ветлуга варьировал в пределах от мезотрофного до среднеэвтрофного. Река Казанка выделялась своим трофическим статусом, находящимся в диапазоне от слабоэвтрофного до сильноэвтрофного, что может указывать на повышенную антропогенную нагрузку.

Проведенный анализ ковариации не подтвердил статистически значимую связь между типом зарослей макрофитов и величинами TSI, поэтому дальнейший анализ проводили раздельно. Сравнение общего видового богатства зоопланктона не выявило статистически значимых различий между разными типами зарослей (рис. 1а). Однако анализ видового разнообразия отдельных таксономических групп выявил существенные различия между типами зарослей. В частности, видовое богатство коловраток (*Rotifera*) было статистически значимо выше в зарослях погруженных макрофитов по сравнению с плавающими формами, при этом не было выявлено отличий от этого показателя в зарослях гелофитов и смешанных зарослях (рис. 1б). Число видов ветвистоусых ракообразных было значимо выше в смешанных зарослях по сравнению с зарослями гелофитов (рис. 1в), а видовое богатство веслоногих ракообразных различалось между гелофитами и зарослями погруженных растений (рис. 1г).

Общая численность зоопланктона в зарослях плавающих макрофитов статистически значимо отличалась от остальных типов зарослей (рис. 1д). Общая биомасса зоопланктона в зарослях плавающих макрофитов была значимо выше, чем в зарослях гелофитов, и не отличалась от других типов зарослей (рис. 1е). Общая численность коловраток оказалась статистически значимо выше в зарослях плавающих макрофитов по сравнению с гелофитами и погруженными макрофитами

(рис. 2а). Общая численность ветвистоусых и веслоногих ракообразных не различалась между разными типами зарослей (рис. 2б, в).

Индексы видового разнообразия Шеннона и выравненности Пиелу сходно изменялись в разнотипных зарослях: разнообразие и выравненность были выше в погруженных и смешанных зарослях по сравнению с гелофитами и плавающими растениями (рис. 2г, д). Тогда как индекс доминирования Симпсона был выше в зарослях плавающих растений и гелофитах, чем в погруженных и смешанных зарослях (рис. 2е).

Регрессионный анализ зависимости структурных показателей сообществ зоопланктона от TSI показал, что только четыре параметра (общее число видов, число видов ветвистоусых и веслоногих, общая численность коловраток) статистически значимо изменялись при увеличении трофического статуса биотопа. Так, общее видовое богатство и видовое богатство ракообразных значимо снижалось при увеличении TSI (рис. 3а, б, в). Причем наиболее выраженная связь была установлена для видового богатства ветвистоусых ракообразных. Напротив, общая численность коловраток статистически значимо увеличивалась с ростом TSI (рис. 3г). Средний индивидуальный размер организмов зоопланктона статистически значимо не изменялся среди разных типов макрофитов и в градиенте трофности.

Анализ распределения доминантов зоопланктона в разнотипных зарослях макрофитов показал, что только шесть наиболее часто доминирующих видов не отдавали предпочтения какому-то типу зарослей (табл. 2). Ветвистоусые ракообразные *Polyphemus pediculus* (Linnaeus) и *Sida crystallina* (O. F. Müller) чаще доминировали в зарослях плавающих растений и гелофитов. Коловратка *Conochilus unicornis* Roussetet доминировала среди

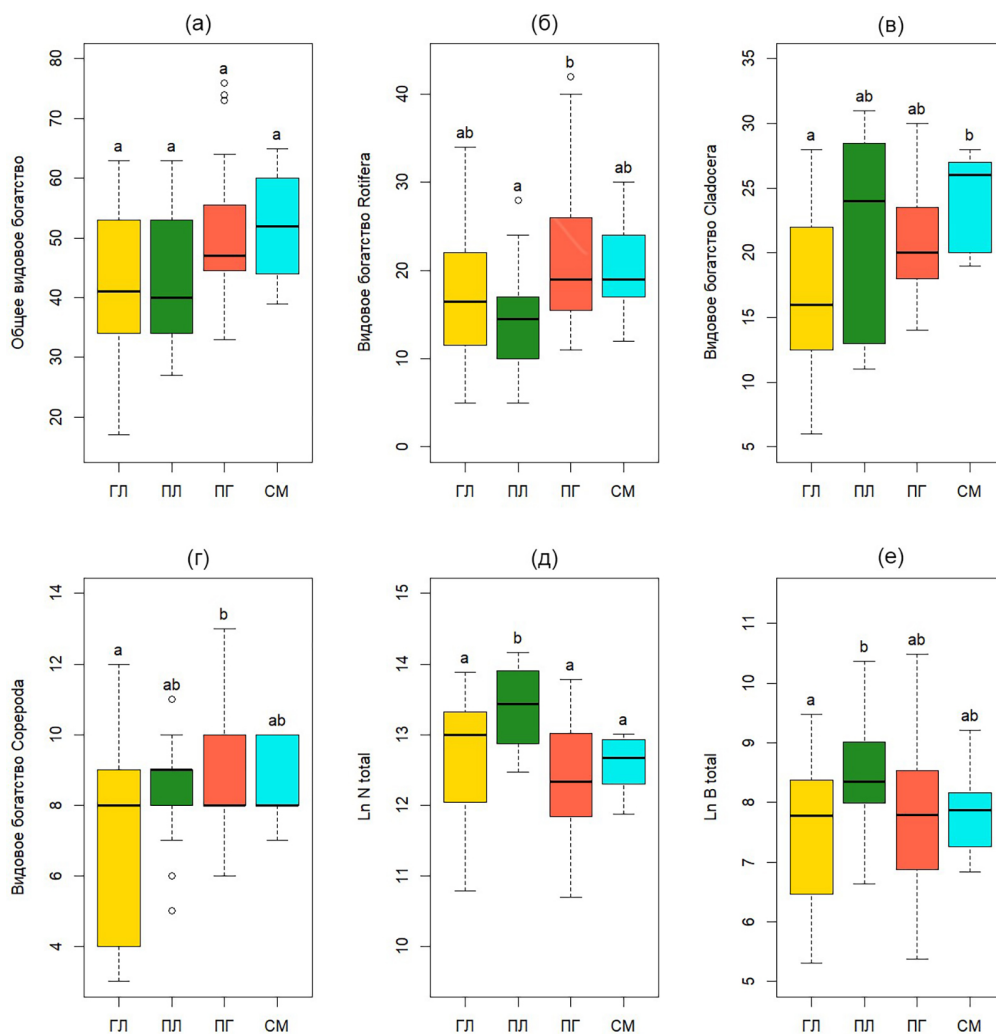


Рис. 1. Диаграмма размаха видового богатства (а–г), общей численности (д) и биомассы (е) сообществ зоопланктона в четырёх типах зарослей макрофитов (ГЛ – гелофиты, ПЛ – плавающие, ПГ – погруженные, СМ – смешанные). Для обозначения значимых различий были добавлены компактные буквенные обозначения

Fig. 1. The range of species richness (a–г), total abundance (д) and biomass (е) of zooplankton communities in four types of macrophyte thickets (ГЛ – helophytes, ПЛ – floating, ПГ – submerged, СМ – mixed). Compact letter displays indicate significant differences

погруженных и смешанных макрофитов, *Synchaeta oblonga* Ehrenberg – в зарослях плавающих и погруженных макрофитов, а *Brachionus quadridentatus* Herman – в зарослях гелофитов и погруженных макрофитов. Ветвистоусый рачок *Bosmina longirostris* (O.F. Müller) не являлся доминирующим видом только в зарослях гелофитов, а наиболь-

шая его доля в сообществах, ассоциированных с погруженными макрофитами.

Ряд видов ветвистоусых ракообразных с низкой частотой доминирования выступали доминантами только в определенных типах зарослей. Так, *Camptocercus lilljeborgi* Schoedler, *Graptoleberis testudinaria* (Fischer) и *Pleuroxus truncatus* (O.F. Müller) предпочитали заросли

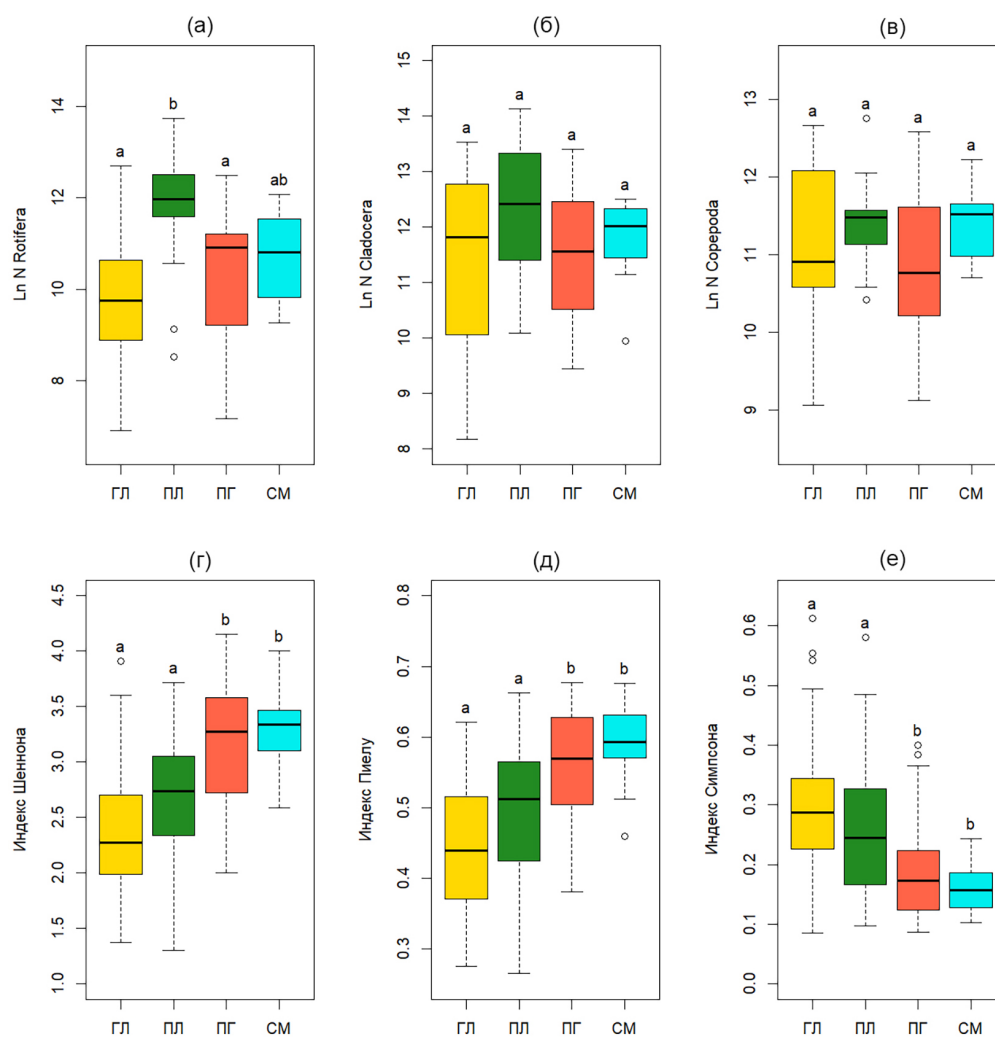


Рис. 2. Диаграмма размаха общей численности таксономических групп зоопланктона (а–в), индексов разнообразия (г), выравненности (д) и доминирования (е) сообществ зоопланктона в четырёх типах зарослей макрофитов (ГЛ – гелофиты, ПЛ – плавающие, ПГ – погруженные, СМ – смешанные). Для обозначения значимых различий были добавлены компактные буквенные обозначения

Fig. 2. The range of the total abundance of zooplankton taxonomic groups (a–v), diversity indices (г), equitability (д) and dominance (е) of zooplankton communities in four types of macrophyte thickets (ГЛ – helophytes, ПЛ – floating, ПГ – submerged, СМ – mixed). Compact letter displays indicate significant differences

плавающих растений, а *Ceriodaphnia reticulata* (Jurine) и *Simocephalus vetulus* (O.F. Müller) – погруженные макрофиты. Представители семейства Chydoridae *Alonella exigua* (Lilljeborg) и *Pleuroxus aduncus* (Jurine) доминировали только в смешанных зарослях (табл. 2).

Анализ доминантного комплекса сообществ зоопланктона в градиенте трофических

условий показал следующие результаты. В мезотрофных условиях основу зоопланктоценоза составляли (по мере снижения индекса доминирования) ветвистоусый рачок *Ceriodaphnia pulchella* Sars, коловратка *C. unicornis*, copepodиты Cyclopoida и науплиальные стадии веслоногих рачков. В слабоэвтрофных условиях в доминантном комплексе на первый

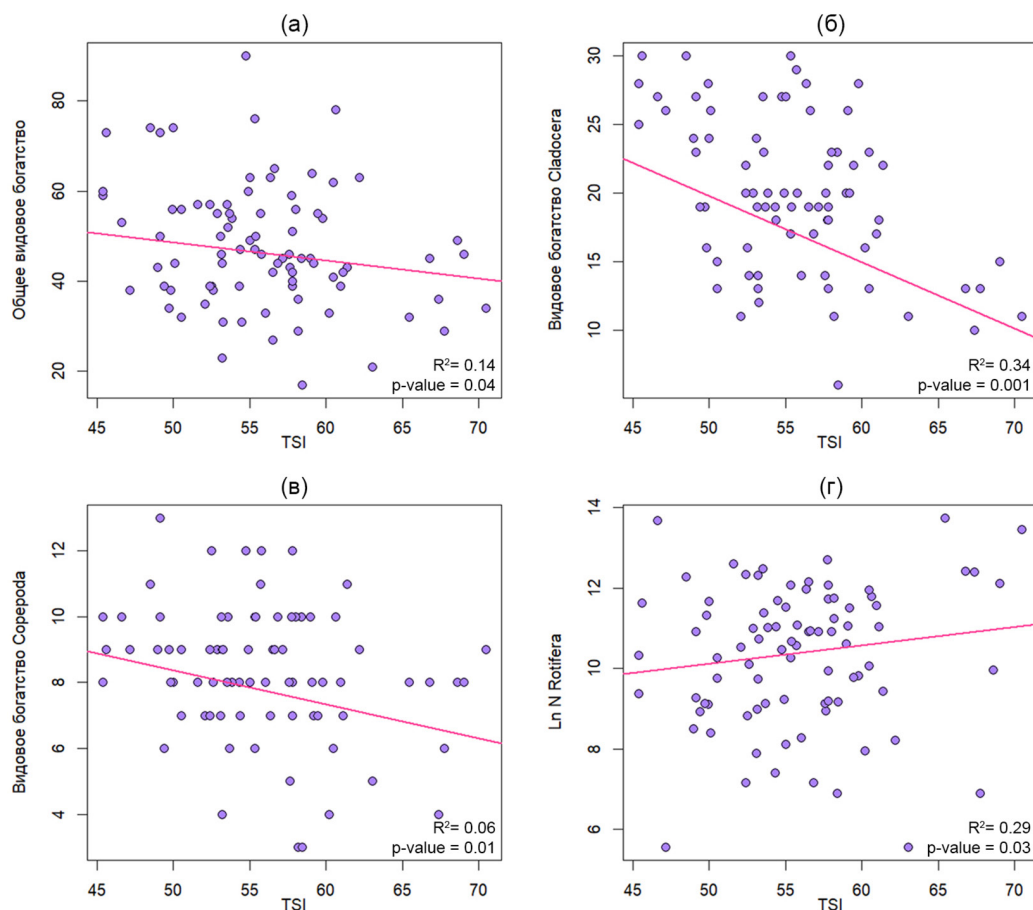


Рис. 3. Диаграммы рассеяния общего видового богатства (а), видового богатства ветвистоусых (б) и веслоногих ракообразных (в) и численности коловраток (г) в градиенте TSI

Fig. 3. Scatter diagrams of total species richness (а), species richness of Cladocera (б) and Copepoda (в), and abundance of Rotifera (г) in TSI gradient

Таблица 2. Индекс доминирования (%) сообществ зоопланктона в разнотипных зарослях макрофитов

Table 2. Dominance index (%) of zooplankton communities in macrophyte thickets of different type

Вид	F, %	Тип зарослей			
		Гелофиты	Плавающие	Погруженные	Смешанные
Nauplii Copepoda	56	10,8–74,9	12,3–39,6	20,6–64,9	19,4–39,6
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	45	10,8–74,9	12,3–39,6	20,6–64,9	19,4–39,6
Copepodit Cyclopoida	31	10,7–18,9	10,4–22,8	14,4–33,1	13,0–27,2
<i>Chydorus sphaericus</i>	14	10,1–28,1	11,7–51,5	33,9–50,8	16,7
<i>Synchaeta pectinata</i>	11	18,2–40,3	17,9–33,0	21,3–45,3	16,9
<i>Euchlanis dilatata lucksiana</i>	9	25,0–51,7	10,3–33,9	14,1	38,7
<i>Polyphemus pediculus</i>	8	12,9	10,8–31,5	–	–
<i>Sida crystallina</i>	7	56,3	16,6–58,6	14,4	–
<i>Conochilus unicornis</i>	5	–	–	16,3–78,5	10,0
<i>Bosmina longirostris</i>	5	–	12,5–13,3	47,7	10,3

Таблица 2. Продолжение

Table 2. Continued

Вид	F, %	Тип зарослей			
		Гелофиты	Плавающие	Погруженные	Смешанные
<i>Synchaeta oblonga</i>	4	–	20,6–31,4	23,5	–
<i>Brachionus quadridentatus</i>	4	41,7	–	41,3–68,7	–
<i>Pleuroxus aduncus</i>	2	–	–	–	10,1–16,0
<i>Alonella exigua</i>	2	–	–	–	18,6–22,0
<i>Simocephalus vetulus</i>	2	–	–	19,1–81,2	–
<i>Ceriodaphnia reticulata</i>	1	–	–	73,6	–
<i>Pleuroxus truncatus</i>	1	–	37,7	–	–
<i>Camptocercus lilljeborgi</i>	1	–	15,5	–	–
<i>Graptoleberis testudinaria</i>	1	–	15,5	–	–

Примечание. F – частота доминирования.

план выходили науплии *Copepoda*, затем шли ветвистоусые ракообразные *C. pulchella*, *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller), копеподиты Cyclopoida и коловратка *Synchaeta pectinata* Ehrenberg. В среднеэвтрофных условиях уже преобладали коловратка *B. quadridentatus*, науплии *Copepoda* и *C. sphaericus*, *S. pectinata* и *S. oblonga*. В сильноэвтрофных условиях в сообществах зоопланктона доминировала коловратка *B. quadridentatus*.

Обсуждение

Проведенные исследования показали, что ряд структурных показателей сообществ зоопланктона значимо различается между разными типами зарослей. Видовое богатство коловраток выше в зарослях погруженных макрофитов, по сравнению с плавающими макрофитами, а число видов ракообразных выше в погруженных и смешанных зарослях, чем в гелофитах. Это объясняется большей гетерогенностью среды, которую создают погруженные и смешанные заросли макрофитов. Погруженные макрофиты с большей биомассой в наибольшей степени увеличивают физическую сложность водной сре-

ды и создают более благоприятные условия для водных животных, чем растения с более простым строением (Manatunge et al., 2000; Kuczynska-Kippen, 2006; Celewicz-Golgin, Kuczynska-Kippen, 2017). Гелофиты и растения с плавающими на поверхности листьями создают менее сложную пространственную среду, что приводит к более низкому видовому богатству сообществ зоопланктона (Kuczynska-Kippen, Nagengast, 2003; Basinska, Kuczynska-Kippen, 2009; Choi et al., 2014b). Индексы видового разнообразия и выравнимости в погруженных и смешанных зарослях были статистически значимо выше, чем в зарослях плавающих макрофитов и гелофитов. Структурно сложные среды обитания обеспечивают зоопланктону больше возможных пищевых ресурсов, что увеличивает его видовое разнообразие (Lucena-Moya, Duggan, 2011; Choi et al., 2014b). Разнообразие видов и жизненных форм макрофитов является решающим фактором в определении структуры сообществ зоопланктона (Choi et al., 2014a). В смешанных зарослях структура и количественные характеристики зоопланктона отличаются от моновидовых зарослей. Благодаря

модификации архитектуры пространства наблюдается наибольшее видовое разнообразие зоопланктона (Kurbatova, Yershov, 2018). Увеличение видового богатства и разнообразия сообществ зоопланктона в более гетерогенных зарослях макрофитов (погруженных и смешанных) подтверждает первый биоценотический принцип Тинемана (Thienemann, 1939): чем разнообразнее условия существования в пределах биотопа, тем больше число видов в данном биоценозе.

Всевозрастающее эвтрофирование водных экосистем приводит к снижению числа видов в сообществах зоопланктона (Андроникова, 1996; Крылов, 2005; Ochocka, 2024). Несмотря на то что заросли высших водных растений в реках обеспечивают высокое видовое богатство зоопланктона (Ejsmont-Karabin, Zielinski, 2012; Гаврилко и др., 2019), в исследованных устьевых областях общее число видов и число видов ракообразных снижалось с ростом трофического статуса вод. При этом наиболее сильно реагировали на рост эвтрофирования ветвистоусые ракообразные. Это может объясняться доминированием в планктоне цианобактерий, которые массово развиваются в эвтрофных устьевых областях (Воденеева и др., 2020). Высокие концентрации нитчатых цианобактерий засоряют фильтрующий аппарат кладоцер, что снижает скорость захвата пищи (Webster, Peters, 1978; Gliwicz, Lampert, 1990), увеличивает затраты энергии и снижает рост и размножение (Porter, McDonough, 1984).

Повышение продуктивности в зарослях макрофитов сопровождалось увеличением численности коловраток. Аналогичный рост обилия коловраток наблюдается при эвтрофировании пелагиали озёрных экосистем (Андроникова, 1996; Ejsmont-Karabin, 2012). Напряжённые трофические взаимоотношения приводят к изменениям в сообществе зооплан-

ктона: крупные макрофильтраторы заменяются микрофильтраторами – коловратками, питающимися в основном бактериями и детритом (Ochocka, 2024). Небольшой размер тела освобождает их от давления планктоноядных рыб, и их численность и биомасса регулируются в основном нижележащим уровнем (Yoshida et al., 2003). Поэтому в озёрных экосистемах коловратки более чувствительны к трофическим изменениям, чем ракообразные (Karabin, 1985; Ejsmont-Karabin, 2012).

Доминирование ряда ветвистоусых ракообразных может объясняться их приуроченностью к определенным макрофитам. *P. truncatus*, *G. testudinaria* большую часть времени проводят на поверхности листьев подводной растительности (Коровчинский и др., 2021a). Сходной морфологией, позволяющей ему ползать по поверхности листьев, обладает и *C. lilljeborgi* (Sinev, Gavrilko, 2021). Поэтому данные виды доминировали только в зарослях кубышки жёлтой и нимфейника щитолистного. *A. exigua* и *P. aduncus* доминировали только в смешанных зарослях, поскольку создаваемая такими зарослями гетерогенная среда представляла этим вторичным фильтраторам наибольшее число возможностей для питания и передвижения. Доминирование крупных первичных фильтраторов *C. reticulata* и *S. vetulus* в зарослях погруженных макрофитов может объясняться формированием в них убежища от выедания планктоноядными рыбами. Благодаря разветвленному строению данные макрофиты создают наиболее благоприятные зоны рефугиумов для ракообразных (Manatunge et al., 2000; Kuczynska-Kippen, 2006).

Проведенный анализ изменения доминантов по мере усиления эвтрофирования показал, что в зарослях макрофитов происходило постепенное замещение ветвистоусых ракообразных коловратками. Частота

доминирования и доля в общей численности *C. pulchella* снижалась с возрастанием TSI. Напротив, усиливалось доминирование коловраток рода *Synchaeta* и *B. quadridentatus*. В сильноэвтрофных условиях наблюдалось полное доминирование *B. quadridentatus* (до 68 % по численности). Это подтверждает второй биоценотический принцип Тинемана (Thienemann, 1939): чем больше отклоняются от нормы (оптимума) условия среды в пределах биотопа, тем беднее видами становится биоценоз, и тем больше особей будет иметь каждый из «оставшихся» видов. В данном случае преимущество получили коловратки, наиболее толерантные к эвтрофированию (Андроникова, 1996).

Заключение

Проведенные исследования показали, что разнотипные заросли макрофитов обуславливают различия в структурных показателях сообществ зоопланктона. В смешанных и погруженных зарослях макрофитов наблюдалось более высокое видовое богатство

отдельных таксономических групп зоопланктона, большее видовое разнообразие и выравнивание зоопланктона, что объясняется возрастанием гетерогенности местообитания. При увеличении трофического индекса в зоопланктоне зарослей макрофитов устьевых областей рек-притоков равнинных водохранилищ наблюдалось снижение общего числа видов и числа видов ракообразных, а также увеличение численности коловраток. Это соотносится с общей картиной эвтрофирования пресноводных экосистем. В доминирующем комплексе зоопланктона происходила замена ветвистоусых ракообразных более мелкими коловратками, сопровождающаяся снижением числа доминирующих видов. Таким образом, в зарослях макрофитов устьевых областей именно ветвистоусые ракообразные наиболее чутко реагируют на эвтрофирование путем снижения числа видов и доминирования. По мере увеличения трофности их место в структуре сообществ зоопланктона занимают коловратки, увеличивая свою численность и доминирующую роль.

Список литературы / References

- Андроникова И. Н. (1996) *Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов*. Санкт-Петербург, Наука, 189 с. [Andronikova I. N. (1996) *Structural and functional organisation of zooplankton in lake ecosystems of different trophic types*. St. Petersburg, Nauka, 189 p. (in Russian)]
- Воденеева Е. Л., Охалкин А. Г., Кулизин П. В., Старцева Н. А., Шарагина Е. М., Бондарев О. О., Лаврова Т. В. (2020) Состав и развитие цианобактерий Чебоксарского водохранилища и его притоков. *Теоретическая и прикладная экология*, 1: 71–76 [Vodeneeva E. L., Okhapkin A. G., Kulizin P. V., Startseva N. A., Sharagina E. M., Bondarev O. O., Lavrova T. V. (2020) Composition and development of cyanobacteria of the Cheboksary reservoir and its tributaries (Nizhny Novgorod region). *Theoretical and Applied Ecology* [Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya], 1: 71–76 (in Russian)]
- Гаврилко Д. Е., Золотарева Т. В., Шурганова Г. В. (2019) Видовая структура сообществ зоопланктона зарослей высших водных растений малой реки (на примере р. Сережа Нижегородской области). *Принципы экологии*, 3: 24–39 [Gavrilko D. E., Zolotareva T. V., Shurganova G. V. (2019) Species structure of zooplankton communities in the thickets of higher aquatic plants in a small river (on the example of the river Serezha of the Nizhny Novgorod region). *Principles of the Ecology* [Printsiipy ekologii], 3: 24–39 (in Russian)]

Коровчинский Н. М., Котов А. А., Бойкова О. С., Смирнов Н. Н. (2021a) *Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии, Т. I*. Москва, Товарищество научных изданий КМК, 481 с. [Korovchinsky N. M., Kotov A. A., Boikova O. S., Smirnov N. N. (2021a) *Branchiopod crustaceans (Crustacea: Cladocera) of Northern Eurasia, Vol. 1*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 481 p. (in Russian)]

Коровчинский Н. М., Котов А. А., Синёв А. Ю., Неретина А. Н., Гарибян П. Г. (2021b) *Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. Т. II*. Москва, Товарищество научных изданий КМК, 544 с. [Korovchinsky N. M., Kotov A. A., Sinyov A. Y., Neretina A. N., Garibyan P. G. (2021b) *Branchiopod crustaceans (Crustacea: Cladocera) of Northern Eurasia. Vol. 2*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 544 p. (in Russian)]

Крылов А. В. (2005) *Зоопланктон равнинных малых рек*. Москва, Наука, 263 с. [Krylov A. V. (2005) *Zooplankton of lowland small rivers*. Moscow, Nauka, 263 p. (in Russian)]

Курбатова С. А., Мыльникова З. М., Ершов И. Ю., Быкова С. Н., Виноградова О. Г. (2018) Влияние водных растений разных экологических групп на распределение и обилие зоопланктона. *Сибирский экологический журнал*, 25(1): 56–66 [Kurbatova S. A., Mylnikova Z. M., Yerшов I. Y., Bykova S. N., Vinogradova O. G. (2018) Influence of aquatic plants of different ecological groups on zooplankton distribution and abundance. *Contemporary Problems of Ecology*, 11(1): 45–53]

Методы гидробиологических исследований внутренних вод (2024) Крылов А. В., Барышев И. А., Безматерных Д. М. и др.; А. В. Крылов (ред.) Министерство науки и высшего образования Российской Федерации, Российская академия наук, Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН; Борок, Ярославская обл., ИБВВ РАН; Ярославль, Филигрань, 592 с. [Methods of hydrobiological studies of inland waters (2024) Krylov A. V., Baryshev I. A., Bezmaternykh D. M. et al.; Krylov A. V. (Ed.) Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation, Russian Academy of Sciences, I. D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences; Borok, Yaroslavl Region, IBIW RAS; Yaroslavl, Filigran, 592 p. (in Russian)]

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. I. Зоопланктон (2010) Алексеев В. Р., Цалолихин С. Я. (ред.) Москва, Товарищество научных изданий КМК, 495 с. [Identification Key to zooplankton and zoobenthos of fresh waters of European Russia. Vol. 1. Zooplankton (2010) Alekseev V. R., Tsalolikhin S. Y. (Eds.) Moscow, KMK Scientific Press, 495 p. (in Russian)]

Распопов И. М. (1977) Макрофиты, высшие водные растения (основные понятия). *Тезисы I Всесоюзной конференции «Высшие водные и прибрежно-водные растения»*. Борок, с. 91–94 [Raspopov I. M. (1977) Macrophytes, higher aquatic plants (basic concepts). *Theses of the 1st All-Union Conference “Higher aquatic and riparian plants”*. Borok, p. 91–94 (in Russian)]

Семенченко В. П., Разлуцкий В. И., Бусева Ж. Ф., Палаш А. Л. (2013) *Зоопланктон литоральной зоны озёр разного типа*. Минск, Беларуская навука, 181 с. [Semenchenko V. P., Razlutsky V. I., Buseva J. F., Palash A. L. (2013) *Zooplankton of the littoral zone of lakes of different types*. Minsk, Belaruskaya navuka, 181 p. (in Russian)]

Столбунова В. Н. (2007) Зоопланктон мелководий различных типов озер и водохранилищ под влиянием гидрологических, гидрохимических и трофических факторов среды. *Актуальные вопросы изучения микро-, мейо- зообентоса и фауны зарослей пресноводных*

водоемов. Тематические лекции и материалы I Международной школы-конференции, Россия, Борок, 2–7 октября 2007 г. Нижний Новгород, Вектор ТиС, с. 275–280 [Stolbunova V.N. (2007) Zooplankton of shallow waters of different types of lakes and reservoirs under the influence of hydrological, hydrochemical and trophic environmental factors. *Current issues in research into micro- and meiozoobenthos and fauna of aquatic vegetation in freshwater bodies. Thematic lectures and materials of the 1st International School-Conference, Russia, Borok, October 2–7, 2007.* Nizhny Novgorod, Vektor TiS, p. 275–280 (in Russian)]

Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. (2003) *Количественная гидроэкология: методы системной идентификации.* Тольятти, ИЭВБ РАН, 463 с. [Shitikov V.K., Rosenberg G.S., Zinchenko T.D. (2003) *Quantitative hydroecology: methods of systemic identification.* Togliatti, Institute of Ecology of Volga Baisin RAS, 463 p. (in Russian)]

Basinska A., Kuczynska-Kippen N. (2009) Differentiated macrophyte types as a habitat for rotifers in small mid-forest water bodies. *Biologia*, 64(6): 1100–1107

Bednarska A., Dawidowicz P. (2007) Change in filter-screen morphology and depth selection: uncoupled responses of *Daphnia* to the presence of filamentous cyanobacteria. *Limnology and Oceanography*, 52(6): 2358–2363

Borcard D., Gillet F., Legendre P. (2011) *Numerical ecology with R.* Springer, New York, USA, 306 p.

Carlson R. E. (1977) A trophic state index for lakes. *Limnology and Oceanography*, 22(2): 361–369

Celewicz-Goldyn S., Kuczynska-Kippen N. (2017) Ecological value of macrophyte cover in creating habitat for microalgae (diatoms) and zooplankton (rotifers and crustaceans) in small field and forest water bodies. *PLoS ONE*, 12(5): e0177317

Choi J.-Y., Jeong K.-S., La G.-H., Joo G.-J. (2014a) Effect of removal of free-floating macrophytes on zooplankton habitat in shallow wetland. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 414: 11

Choi J.-Y., Jeong K.-S., Kim S.-K., La G.-H., Chang K.-H., Joo G.-J. (2014b) Role of macrophytes as microhabitats for zooplankton community in lentic freshwater ecosystems of South Korea. *Ecological Informatics*, 24: 177–185

Choi J.-Y., Jeong K.-S., La G.-H., Chang K.-H., Joo G.-J. (2015) The influence of aquatic macrophytes on the distribution and feeding habits of two *Asplanchna* species (*A. priodonta* and *A. herrickii*) in shallow wetlands in South Korea. *Journal of Limnology*, 74(1): 1–11

Ejsmont-Karabin J. (2012) The usefulness of zooplankton as lake ecosystem indicators: rotifer trophic state index. *Polish Journal of Ecology*, 60(2): 339–350

Ejsmont-Karabin J., Zielinski P. (2012) Impact of river current on the uniformity of littoral communities of Rotifera. *Limnological Review*, 13(1): 13–19

Ferraõ-Filho A. da S., Kozłowsky-Suzuki B. (2011) Cyanotoxins: bioaccumulation and effects on aquatic animals. *Marine Drugs*, 9(12): 2729–2772

Gagic V., Bartomeus I., Jonsson T., Taylor A., Winqvist C., Fischer C., Slade E.M., Steffan-Dewenter I., Emmerson M., Potts S.G., Tschardt T., Weisser W., Bommarco R. (2015) Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1801): 20142620

Gliwicz Z.M. (1969) Studies on the feeding of pelagic zooplankton in lakes with varying trophy. *Ekologia Polska*, 17: 663–708

- Gliwicz Z. M., Lampert W. (1990) Food thresholds in *Daphnia* species in the absence and presence of blue-green filaments. *Ecology*, 71(2): 691–702
- Heino J., Melo A. S., Siqueira T., Soyninen J., Valanko S., Bini L. M. (2015) Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology*, 60(5): 845–869
- Jeong K.-Y., Choi J.-Y., Jeong K.-S. (2014) Influence of aquatic macrophytes on the interactions among aquatic organisms in shallow wetlands (Upo Wetland, South Korea). *Journal of Ecology and Environment*, 37(4): 185–194
- Jeppesen E., Jensen J. P., Søndergaard M., Lauridsen T., Landkildehus F. (2000) Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. *Freshwater Biology*, 45(2): 201–218
- Jeppesen E., Nöges P., Davidson T. A., Haberman J., Nöges T., Blank K., Lauridsen T. L., Søndergaard M., Sayer C., Laugaste R., Johansson L. S., Bjerring R., Amsinck S. L. (2011) Zooplankton as indicators in lakes: a scientific-based plea for including zooplankton in the ecological quality assessment of lakes according to the European Water Framework Directive (WFD). *Hydrobiologia*, 676(1): 279–297
- Jing H. W., Hua L., Sun C. H., Guo J. (2008) Analysis on urban lakes' eutrophication status in Beijing. *Journal of Lake Sciences*, 20(3): 357–363
- Karabin A. (1985) Pelagic zooplankton (Rotatoria + Crustacea) variation in the process of lake eutrophication. 1. Structural and quantitative features. *Ekologia Polska*, 33: 567–616
- Karpowicz M., Zieliński P., Grabowska M., Ejsmont-Karabin J., Kozłowska J., Feniova I. (2020) Effect of eutrophication and humification on nutrient cycles and transfer efficiency of matter in freshwater food webs. *Hydrobiologia*, 847(11): 2521–2540
- Karpowicz M., Ejsmont-Karabin J. (2021) Diversity and structure of pelagic zooplankton (Crustacea, Rotifera) in NE Poland. *Water*, 13(4): 456
- Kuczynska-Kippen N., Nagengast B. (2003) The impact of the architecture of macrophytes on the spatial structure of zooplankton of the Wielkowiejskie lake. *Roczniki Akademii Rolniczej w Poznaniu – CCCLIV*, 6: 121–129
- Kuczynska-Kippen N. (2006) Zooplankton structure in architecturally differentiated macrophyte habitats of shallow lakes in the Wielkopolska Region, Poland. *International Journal of Oceanography and Hydrobiology*, 35(2): 179–191
- Kurbatova S. A., Yershov I. Y. (2018) Zooplankton in monospecies and mixed phytocenoses of *Stratiotes aloides* L. and *Sagittaria sagittifolia* L. under experimental conditions. *Inland Water Biology*, 11(1): 46–55
- Lauridsen T. L., Jeppesen E., Søndergaard M., Lodge D. M. (1998) Horizontal migration of zooplankton: predator-mediated use of macrophyte habitat. *The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Ecological studies, Vol. 131*. Jeppesen E., Søndergaard M., Søndergaard M., Christoffersen K. (Eds.) Springer, New York, NY, p. 233–239
- Legendre P., Legendre L. (2012) *Numerical ecology*. Oxford, Elsevier, 990 p.
- Lucena-Moya P., Duggan I. C. (2011) Macrophyte architecture affects the abundance and diversity of littoral microfauna. *Aquatic Ecology*, 45(2): 279–287
- Maishanu H. M., Mainasara M. M., Magami I. M. (2018) Assessment of productivity status using Carlson's TSI and fish diversity of Goronyo Dam, Sokoto State, Nigeria. *Path of Science*, 4(1): 2001–2006

Manatunge J., Asaeda T., Priyadarshana T. (2000) The influence of structural complexity on fish-zooplankton interactions: a study using artificial submerged macrophytes. *Environmental Biology of Fishes*, 58(4): 425–438

Ochocka A. (2024) Zooplankton index for shallow lakes' assessment: elaboration of a new classification method for Polish lakes. *Water*, 16(19): 2730

Park K. S., Shin H. W. (2007) Studies on phyto-and-zooplankton composition and its relation to fish productivity in a west coast fish pond ecosystem. *Journal of Environmental Biology*, 28(2): 415–422

Porter K. G., McDonough R. (1984) The energetic cost of response to blue-green algal filaments by cladocerans. *Limnology and Oceanography*, 29(2): 365–369

R Core Team. R: a language and environment for statistical computing. 2020. Available online: <http://www.R-project.org/> (accessed on 23 January 2025)

Scheffer M. (2004) *Ecology of shallow lakes*. New York, Springer Science & Business Media, 457 p.

Selge F., Matta E., Hinkelmann R., Gunkel G. (2016) Nutrient load concept-reservoir vs. bay impacts: a case study from a semi-arid watershed. *Water Science & Technology*, 74(7): 1671–1679

Sinev A. Y., Gavrilko D. E. (2021) Longitudinal gradient in the *Camptocercus lilljeborgi* Schoedler, 1862 species group (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae). *Zootaxa*, 5047(2): 123–138

Spoljar M., Drazina T., Sargac J., Borojevic K. K., Zutinic P. (2012) Submerged macrophytes as a habitat for zooplankton development in two reservoirs of a flow-through system (Papuk Nature Park, Croatia). *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology*, 48(2): 161–175

Tereshina M., Erina O., Zhikharev V., Vodeneeva E., Sokolov D., Gavrilko D., Shurganova G. (2025) Nutrients and zooplankton as factors controlling phytoplankton growth in the Cheboksary Reservoir. *Hydrobiologia*, 852(19): 4793–4810

Tews J., Brose U., Grimm V., Tielborger K., Wichmann M. C., Schwager M., Jeltsch F. (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31(1): 79–92

Thienemann A. (1939) Grundzüge einer allgemeinen Oecologie. *Archiv für Hydrobiologie: Zeitschrift*, 35: 267–285 (in German)

Webster K. E., Peters R. H. (1978) Some size-dependent inhibitions of larger cladoceran filterers in filamentous suspensions. *Limnology and Oceanography*, 23(6): 1238–1245

Yoshida T., Urabe J., Elser J. J. (2003) Assessment of 'top-down' and 'bottom-up' forces as determinants of rotifer distribution among lakes in Ontario, Canada. *Ecological Research*, 18(6): 639–650

Zhang Y., Zhou Y., Shi K., Qin B., Yao X., Zhang Y. (2018) Optical properties and composition changes in chromophoric dissolved organic matter along trophic gradients: implications for monitoring and assessing lake eutrophication. *Water Research*, 131: 255–263

Zhikharev V., Vodeneeva E., Kudrin I., Gavrilko D., Startseva N., Kulizin P., Erina O., Tereshina M., Okhapkin A., Shurganova G. (2023) The species structure of plankton communities as a response to changes in the trophic gradient of the mouth areas of large tributaries to a lowland reservoir. *Water*, 15(1): 74

EDN: QSNORN

УДК 574:57.088.1:597:639.3.03/.09

The Use of Non-Invasive Ultrasound Diagnostic Method to Detect Pathologies of the Internal Organs in Sturgeon Fish Species

Marina A. Korentovich*,
Aial G. Egorov and Albina D. Batrshina
*State Agrarian University of Northern Trans Urals
Tyumen, Russian Federation*

Received 6.04.2025, received in revised form 19.06.2025, accepted 17.07.2025

Abstract. To restore the sturgeon stocks exhibiting depressed reproductive performance, it is necessary to form reproductive broodstocks in hatcheries. The formation of broodstocks using closed-water-supply installations remains imperfect due to low breeding performance of spawners. This study aimed to employ a non-invasive, rapid ultrasound diagnostic method for early detection of pathologies and diseases in sturgeon internal organs. In addition to two-dimensional black-and-white imaging, the following Doppler techniques were used: pulse-wave and continuous-wave Doppler imaging, tissue harmonic imaging, energy Doppler, and elastography. If 2D sonographic data did not provide sufficient information about the anatomy, panoramic ultrasound scanning was performed. Regular ultrasonographic studies of the abdominal organs in sturgeon, conducted in 2018–2024 at 20 fish farms across Eastern and Western Siberia, the Urals, the European part of Russia, and the Elbrus region, revealed a number of common pathologies and diseases: cystic and polycystic disease of the reproductive system and liver, fatty degeneration of the gonads and liver, atrophy and torsion of testes, neoplasms in the generative tissue, hermaphroditism, thickening of gallbladder walls and sludge, oedema and others. At some facilities, the number of individuals with internal-organ developmental disorders reached 67.9 %, with an average of 24.8 %. Ultrasonic scanning identified three stages of cystic degeneration of ovaries in females. Notably, there was a significant increase in females aged over 9 years with replacement of generative tissue by connective tissue (13.6 % of individuals). Through ultrasonic monitoring and histological studies of the nature of ‘ink spots’ on the skin epithelium of Siberian sturgeon spawners from the Lena population of natural origin, malignant cutaneous neoplasms were identified and treatment avenues outlined. Thus, annual ultrasonographic monitoring of sturgeon internal organs for early detection of pathological changes will enable timely preventive and therapeutic measures for the fish.

© 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: marinachep@yandex.ru

ORCID: 0000-0003-4368-3019 (Korentovich M.); 0009-0001-0119-4439 (Egorov A.); 0009-0000-9060-9706 (Batrshina A.)

Keywords: diseases, ovaries, testes, liver, gallbladder, 'ink spots'.

Acknowledgements. The study was funded by State assignment No. 075–03–2023–162/1 between the Ministry of Agriculture of the Russian Federation and FSBEI HE SAU of Northern Trans-Urals, contracts No. 07 NIO-09–02/2023 of 20.03.2023 and No. 7 ABTS/2024 of 04.03.2024 between FSBEI HE SAU of Northern Trans-Urals and SUE «Chernyshevsky Fish Hatchery», contract No. 10 ABTS/2022 dated 15.03.2022 between FSBEI HE SAU of Northern Trans-Urals and Limited Liability Company «Yugorsky Fish Hatchery», contracts No. 18 NIO-09–02/2022 dated 28.04.2022 and No. 05 NIO-09–02/2023 dated 01.03.2023 between FSBEI HE SAU of Northern Trans-Urals and Limited Liability Company «Maltat».

Citation: Korentovich M. A., Egorov A. G., Batrshina A. D. The use of non-invasive ultrasound diagnostic method to detect pathologies of the internal organs in sturgeon fish species. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2026, 19(1), 108–129 EDN: QSNORN



Использование неинвазивного метода ультразвуковой диагностики для выявления патологий внутренних органов осетровых рыб

М. А. Корентович, А. Г. Егоров, А. Д. Батршина
*Государственный аграрный университет Северного Зауралья
Российская Федерация, Тюмень*

Аннотация. Для восстановления запасов осетровых видов рыб, находящихся в депрессивном состоянии, необходимо формирование ремонтно-маточных стад в заводских условиях. Технология формирования маточных стад при применении установок замкнутого водоснабжения далека от совершенства из-за низких рыбоводных показателей производителей. Целью данной работы являлось использование неинвазивного экспресс-метода визуальной ультразвуковой диагностики для раннего выявления патологий и заболеваний внутренних органов осетровых рыб. Помимо двумерного черно-белого изображения применяли следующие доплеровские методики: импульсно-волновую и постоянно-волновую доплерографию, тканевую гармоническую визуализацию, энергетический доплер, эластографию. Если данные двумерной сонографии не давали достаточной информации об анатомическом объекте, выполняли панорамное сканирование. Регулярные сонографические исследования органов брюшной полости осетровых, проводимые в 2018–2024 гг. на 20 рыбоводных предприятиях Восточной и Западной Сибири, Урала, европейской части России и Приэльбрусья, позволили выявить ряд общих патологий и заболеваний: кистоз и поликистоз воспроизводительной системы и печени, водянку, жировую дегенерацию гонад и печени, атрофию и перекрут семенников, новообразования в генеративной ткани, гермафродитизм, утолщение стенок и сладж в желчном пузыре и некоторые другие. Количество особей с нарушениями в развитии внутренних органов на некоторых предприятиях достигало 67,9 %, в среднем 24,8 %. С помощью ультразвукового сканирования охарактеризованы три стадии кистозного перерождения яичников самок. Следует отметить значительное увеличение

числа самок в возрасте более 9 лет с замещением генеративной ткани на соединительную (13,6 % особей). С помощью ультразвукового мониторинга и гистологических исследований по изучению природы «чернильных пятен» на кожном эпителии производителей сибирского осетра ленской популяции естественного происхождения выявлены злокачественные новообразования кожи и намечены пути лечения. Итак, проведение ежегодного ультразвукового мониторинга внутренних органов осетровых рыб для раннего выявления патологических изменений позволит своевременно проводить мероприятия по профилактике и лечению рыб.

Ключевые слова: заболевания, яичники, семенники, печень, желчный пузырь, «чернильные пятна».

Благодарности. Научно-исследовательские работы выполнены в рамках государственного задания № 075–03–2023–162/1 между Министерством сельского хозяйства Российской Федерации и ФГБОУ ВО ГАУ Северного Зауралья, договоров № 07 НИО-09–02/2023 от 20.03.2023 г. и № 7 АБЦ/2024 от 04.03.2024 г. между ФГБОУ ВО ГАУ СЗ и ГУП «Чернышевский рыбоводный завод», в рамках договора № 10 АБЦ/2022 от 15.03.2022 г. между ФГБОУ ВО ГАУ СЗ и ООО «Югорский рыбоводный завод», договоров № 18 НИО-09–02/2022 от 28.04.2022 г. и № 05 НИО-09–02/2023 от 01.03.2023 г. между ГАУ СЗ и ООО «Малтат».

Цитирование: Корентович М. А. Использование неинвазивного метода ультразвуковой диагностики для выявления патологий внутренних органов осетровых рыб / М. А. Корентович, А. Г. Егоров, А. Д. Батришина // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(1). С. 108–129. EDN: QSNORN

Введение

Из-за перелома природные популяции осетровых рыб находятся под угрозой исчезновения, и для их сохранения необходимы эффективные меры по восстановлению численности их популяций и контролю за качеством среды обитания (Billard, Lecointre, 2000; Koshelev, Ruban, 2021). Текущая ситуация в искусственном воспроизводстве и аквакультуре осетровых рыб тоже характеризуется как кризисная (Пономарева и др., 2014). Комплексы, специализирующиеся на искусственном воспроизводстве этих особо ценных видов, испытывают дефицит зрелых производителей (Пономарева и др., 2014). Разрозненность нормативных требований и методологических принципов при формировании ремонтно-маточных стад на рыбоводных предприятиях подчеркивает насущную потребность в развитии инновационных

технологий репродукции осетровых, включая разработку неинвазивных методов контроля их физиологического состояния. Последние десять лет в Западной и Восточной Сибири с целью искусственного воспроизводства осетровых видов рыб для компенсационных мероприятий, а также для товарного выращивания реконструированы старые и построены новые рыбоводные предприятия. Большинство из них представляют собой полносистемные бассейновые комплексы с использованием установок замкнутого водоснабжения. Существующие технологии искусственного воспроизводства и формирования маточных стад, биотехнологические нормативы выращивания осетровых рыб в европейской части, Западно-Сибирском и Восточно-Сибирском рыбохозяйственных бассейнах существенно не отличаются (Кравченко и др., 2016; Korentovich, Litvinenko, 2018)

и направлены на наиболее эффективное использование имеющихся производственных мощностей.

Несмотря на определенные успехи в организации селекционно-племенной работы на рыбоводных заводах, при проведении ежегодного ультразвукового мониторинга ремонтно-маточных стад был выявлен ряд общих проблем, связанных с нарушениями биотехнологии их формирования, содержания и эксплуатации.

Экспресс-метод раннего определения пола и стадий зрелости гонад рыб с помощью ультразвукового сканирования, разработанный М. С. Чебановым и Е. В. Галич для осетровых видов (Чебанов, Галич, 2010), активно используется как при исследовании осетровых (Новокшенова и др., 2018; Chebanov, Galich, 2018; Korentovich, Litvinenko, 2018; Чебанов, Галич, 2019), так и других видов рыб, например, атлантического лосося, европейского угря, клариевого сомика, канального сома, пангасиуса (Kucharczyk et al., 2016; Novelo, Tiersch, 2016; Næve et al., 2018, 2019; Nguyen et al., 2024).

Из-за недостаточного опыта и грамотности операторов часто наблюдаются диагностические ошибки, особенно при оценке аномалий в развитии генеративной ткани и выявлении патологий внутренних органов. Современные ультразвуковые технологии (доплерография, эластография, панорамное сканирование, режим тканевых гармоник и другие) позволяют значительно улучшить качество визуализации и исследования структуры тканей животных для быстрой и точной диагностики аномалий и заболеваний (Mattoon, Nyland, 2015; Penninck, d'Anjou, 2015). Применение новых технологических приемов в сонографии может восполнить существующие пробелы и значительно повысить точность диагностики состояния репродуктивной системы, печени, желчного пузыря, сердца, желудочно-кишечного трак-

та, мышечной ткани и других внутренних органов.

Использование ультразвуковой диагностики (УЗД) открывает новые возможности для выявления аномалий кожного эпителия осетровых рыб, например, при появлении на коже так называемых чернильных пятен. Этиология появления «чернильных пятен» на коже осетровых естественного происхождения, которые не оказывают видимого негативного влияния на физиологическое состояние, до сих пор не выяснена. Высказываются различные предположения об их природе, но поскольку количество особей с пятнами невелико, детальное изучение этого явления ранее не проводилось. Согласно данным литературных источников, помимо сибирского осетра ленской популяции (Данилова, 2020) зафиксированы и описаны случаи обнаружения «чернильных пятен» у доместичированных производителей сибирского осетра Обь-Иртышского бассейна и русского осетра, одомашненных на волжских осетровых рыбоводных заводах (Данилова, 2020). Через год после обнаружения пятен специалистами Абалакского осетрового рыбоводного завода было отмечено увеличение как их количества на теле рыб, так и числа пораженных особей. Встречаемость рыб с пятнами в половозрелом стаде составила 10–15 % (Данилова, 2020). Наши исследования были направлены на изучение природы «чернильных пятен» с помощью ультразвукового и гистологического методов. Пятна появились на кожном эпителии у особей сибирского осетра ленской популяции через два года после начала одомашнивания рыбы в условиях Чернышевского рыбоводного завода Республики Саха (Якутия). Следует отметить, что данные работы в России проводились впервые и в научно-методической литературе не описаны.

Целью данной работы являлось использование неинвазивного экспресс-метода визуаль-

ной ультразвуковой диагностики для раннего выявления патологий и заболеваний внутренних органов осетровых рыб, выращиваемых на рыбоводных индустриальных хозяйствах.

Материалы и методы

Объектами исследований были разновозрастные группы сибирского осетра (*Acipenser baerii* Brandt, 1869) обской, байкальской, енисейской и ленской популяций, европейская стерлядь (*Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758) камской популяции, сибирская стерлядь (*Acipenser ruthenus marsiglii* Brandt, 1833) обской, иртышской, енисейской популяций, выращиваемые на рыбоводных заводах как в рамках плановых рыбоводных работ по искусственному воспроизводству, так и для аквакультуры. Научно-производственные работы проводили в 2018–2024 гг. на базах 20 рыбоводных предприятий Восточной и Западной Сибири, на Урале, в европейской части страны, на Кавказе: в Республике Саха (Якутия), Иркутской, Кемеровской, Новосибирской, Омской, Тюменской, Свердловской областях, Красноярском крае, Ямало-Ненецком и Ханты-Мансийском (ХМАО-Югра) автономных округах, в Мордовской и Кабардино-Балкарской республиках. Для выращивания рыбы в хозяйствах использовали различные источники водоснабжения: водохранилище, речная, артезианская и (или) геотермальная вода с использованием прямых или рециркуляционных систем.

Бонитировку и выбраковку осетровых рыб из маточных стад проводили в разные периоды: до и после искусственной зимовки, перед нерестом, в период активного нагула рыбы. В процессе проведения ультразвуковых исследований брюшной полости рыбы основным методом сканирования являлся В-режим (Brightness Mode – яркость), который позволял получить двухмерное очертание органа в черно-белом изображении, визуализировать

отдельные структуры в четком формате. В некоторых случаях, когда данные двухмерной сонографии не давали достаточной информации об анатомическом объекте (например, крупная опухоль), использовали опцию панорамного вида путем последовательного медленного сканирования. Панорамное сканирование позволяет отобразить пространственное расположение и соотношение анатомических структур по длине и глубине расположения. При исследовании полостей, кист, крупных сосудов применяли одномерный М-режим (Motion – движение). При М-режиме ультразвуковой луч проникает внутрь тканей в одной точке и отражается. Исследование крупных сосудов (например, в печени) выполняли с помощью различных доплеровских методик: постоянно-волновой доплерографии (CW), импульсно-волновой доплерографии (PW), цветового режима, энергетического доплера, тканевой гармонической визуализации (Mattoon, Nyland, 2015). Для сканирования органов брюшной полости использовали следующие портативные ультразвуковые сканеры: с серо-шкальным изображением – AcuVista, SonoScape-A6, Mindray моделей DP-50, 6600, 6900, с цветной доплерографией – модель SonoScape-S 2N. Для четкой визуализации гонад, мышечной ткани использовался стандартный высокочастотный линейный 2D-датчик с рабочей поверхностью 40 мм и частотой 5,5–12 МГц. Для ультразвукового сканирования сердца, печени, желчного пузыря и других внутренних органов применяли низкочастотные микроконвексные и конвексные 2D-датчики с меньшей апертурой и глубиной сканирования 2,5–5,0 МГц. Продолжительность ультразвукового исследования составляла от 2 до 10 секунд на одну особь. Исключение составляли сложные случаи, такие как аномалии развития репродуктивной системы, патологии печени и желчного пузыря, поликистоз, водянка и дру-

гие заболевания, требующие дополнительного времени для более глубокого изучения. Всего за 6 лет было проведено более 250 тысяч ультразвуковых исследований.

При проведении операции по удалению эпителия одного из «чернильных пятен» у сибирского осетра естественного происхождения в качестве анестезирующего препарата использовали раствор гвоздичного масла: 10 мл препарата на 100 л воды при температуре воды 10,7 °С. Кожный эпителий под «чернильным пятном» удаляли скальпелем, предварительно делая соскоб пятна. Биоптат «чернильного пятна» и удаленный участок кожи размером 1,1 × 1,3 см фиксировали 10 %-ным раствором формалина. После операции осетру внутримышечно вводили раствор викасола (витамин К). Раневую поверхность обрабатывали в течение 30 суток хлоргексидином биглюконатом (0,05 %), тетрамицином (спрей) и антисептическим препаратом «Second hide super» с серебром (рис. 1). Гистологические исследования кожи осетра без патологий (контроль), биоптатов «чернильного пятна» и эпителия пораженного участка кожи были выполнены сотрудниками лаборатории гистологии Государственного аграрного университета Северного Зауралья.

Биоптаты проводили через спирты разной крепости, заливали в парафин по общепринятой методике (Хонин и др., 2004). Срезы толщиной 5 мкм окрашивали гематоксилином и эозином по стандартной методике Ван-Гизона. Гистопрепараты изучали с помощью светового микроскопа Micros (увеличение 100, 200 и 400), оценивая состояние клеток и других структур.

В ходе проведения ультразвуковых исследований оценивали частоту встречаемости того или иного заболевания внутренних органов осетровых, которая позволяла установить статистическую вероятность появления патологий. Для расчета статистической вероятности использовали формулу: $p = f / n$, где f – частота встречаемости, n – объём выборочной совокупности (Шевалдина и др., 2021).

Результаты

В ходе бонитировок сибирских осетровых с помощью метода визуального анализа выявлены следующие патологии: аномалии обонятельных органов, повреждения (или отсутствие) плавников, сколиоз (искривление хрящевой структуры хорды), истощение, дефекты кожного покрова (выросты, папилломы, пигментные «чернильные пятна») и др. Использо-

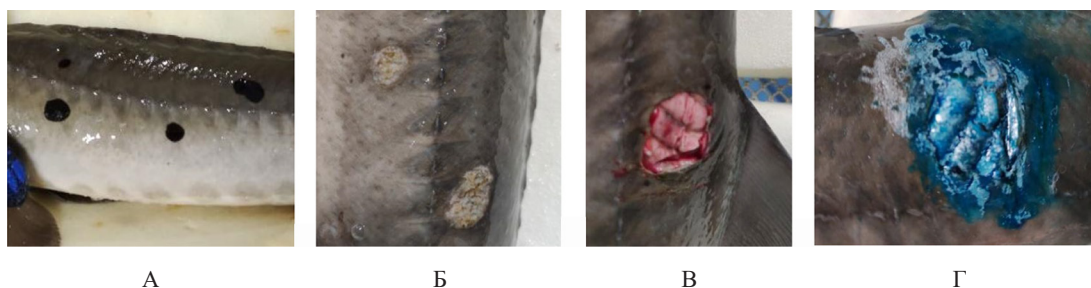


Рис. 1. Операция по удалению «чернильного пятна» у сибирского осетра леной популяции естественного происхождения, 9-годовик: А – вид «чернильных пятен» до операции; Б – участок пораженной кожи после соскоба «чернильного пятна»; В – послеоперационный участок мышечной ткани без кожного эпителия; Г – рана, обработанная препаратом «Вторая кожа»

Fig. 1. Removing the epithelial 'ink spot' in Siberian sturgeon, wild Lena population, 9-yr-old: А – 'ink spots' before surgery; Б – skin epithelium after removal of 'ink spots'; В – exposed muscle tissue after surgery; Г – wound treated with the 'Second Skin' preparation

вание линейного и микроконвексного датчиков, постоянно-волновой и импульсной доплерографии, цветного доплера позволило визуализировать ряд патологий внутренних органов: кистоз (поликистоз) генеративной ткани, жировое перерождение гонад, атрофия и дольчатость семенников, новообразования в генеративной ткани, кистозные образования в печени, холецистит, инородные тела в желудочно-кишечном тракте, воспаление плавательного пузыря, изменения сердечной мышцы и др.

Ультразвуковая картина при патологиях генеративной ткани

Кистоз (поликистоз) семенников и яичников. При ультразвуковом исследовании семенников (*testis*) и яичников (*ovarium*) на разных стадиях созревания у 1,2–1,4 % особей сибирских осетровых различных популяций визуализированы кистоз и поликистоз, причем кистоз яичников был отмечен в 62 % случаев. Кисты на эхограмме представляли собой одиночные или множественные образования округлой формы, содержащие анэхогенную жидкость (на эхограммах показаны стрелками). Стенки кист утолщены в различной степени; в некоторых случаях могут минерализовать-

ся. При поликистозе у мелких кист границы нечеткие, неровные. При визуализации более крупных кист наблюдается эффект дистального псевдоусиления и боковых теней (рис. 2, стрелки). Единично в крупных анэхогенных кистах визуализированы гиперэхогенные солидные новообразования округлой формы с крупнозернистой эхотекстурой. При УЗ исследовании кистоза с солидным образованием у одной и той же особи сибирского осетра ленской популяции в течение трех лет было выявлено, что при первом сканировании размер кисты в яичнике составил 15,35 x 6,60 мм (рис. 2А, стрелка). Через год при визуализации кисты было отмечено некоторое уменьшение ее размеров и утолщение стенок (13,81 x 6,30 x 0,80 мм). Внутри кисты вместо одного гипоэхогенного образования выявлено два округлой формы (рис. 2Б). У 5-годовалого осетра киста уменьшилась в 1,5 раза от первоначального размера (10,2 x 5,18 мм). В то же время стенка кисты увеличилась почти в 3 раза (2,3 мм), солидные образования заполнили почти всю анэхогенную область кисты (рис. 2В). Если размеры крупных кист будут не уменьшаться, а увеличиваться (более 2 см), тогда следует провести исследование с использованием контрастных

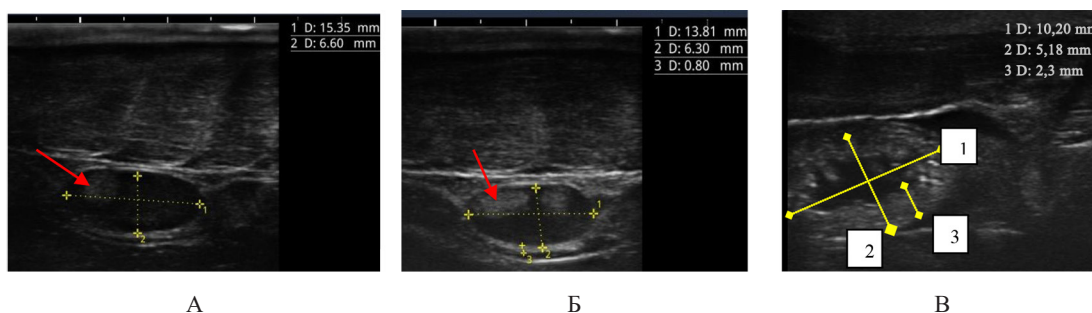


Рис. 2. Эхограммы яичника самки сибирского осетра ленской популяции с кистой, особь выращена в аквакультуре: А – 3-годовик, размер кисты 15,35x6,60 мм (стрелка – солидное образование); Б – 4-годовик, размер кисты 13,81x6,30 мм (стрелка – солидное образование); В – 5-годовик, размер кисты 10,20x5,18 мм

Fig. 2. Echograms of an ovary cyst in female Siberian sturgeon, farmed Lena population: А – 3-yr-old, cyst 15.35x6.60 mm (arrow indicates a solid formation); Б – 4-yr-old, cyst 13.81x6.30 mm (arrow indicates a solid formation); В – 5-yr-old, cyst 10.20x5.18 mm

препаратов (например, Соновью, этиловый эфир йод-дипамида), аспирационную биопсию под контролем ультразвука для выявления патогенных микроорганизмов, уточнения диагноза заболевания и определения способов лечения.

Перекрут, атрофия семенников. При атрофии и перекруте семенник уменьшается в размерах после его нормального развития вследствие нарушения в нем кровообращения. На эхограмме семенник при перекруте выглядит как гипоэхогенная петля, окруженная яркой гиперэхогенной оболочкой. Атрофия может быть связана с новообразованием в противоположном семеннике. Атрофированные семенники, как правило, небольшие по размерам, но их структура остается в норме. Имеются гипоэхогенные включения с участками сниженной эхогенности. Количество самцов с атрофией и перекрутом гонад у разных популяций сибирского осетра составляло от 0,25 % (обской) до 2,19 % (ленский). При УЗ исследовании самцов форма перекрута и атрофия, как правило, сохраняются, стадии зрелости семенников в течение ряда лет не меняются (рис. 3). Самцы с перекрутом и атрофией семенников подлежат выбраковке.

Жировое перерождение генеративной ткани. При несоблюдении биотехнологического режима содержания ремонтно-маточных стад

осетровых рыб случаи жирового перерождения генеративной ткани семенников и яичников довольно не редки и в отсутствие регулярного УЗ скрининга могут доходить до 23,6 %.

Самцы. В *норме* развитые семенники, начиная со стадии М2, на эхограмме визуализируются как мелкозернистая однородная структура повышенной эхогенности, имеющая гиперэхогенную светло-серую или почти белую оболочку (рис. 4А). При жировом перерождении генеративная ткань семенника не развивается, жировая ткань покрывает генеративную с медиальной и латеральной сторон. На эхограмме семенники визуализируются как неоднородная структура смешанной эхогенности, просматриваются короткие гиперэхогенные прерывистые перемычки. Иногда отдельные доли семенников имеют разнородную окраску – от темно-серой, почти черной до светлой (рис. 4Б). В некоторых случаях при нарушении биотехнологии выращивания наблюдалось резкое увеличение гонад за счет роста жировой ткани. На эхограммах семенники выглядят как крупные однородные дольчатые анэхогенные структуры. При ультразвуковом сканировании такие гонады внешне напоминают стадию М2. Идет нарушение развития стадий сперматогенеза, семенники в течение ряда лет не развиваются.

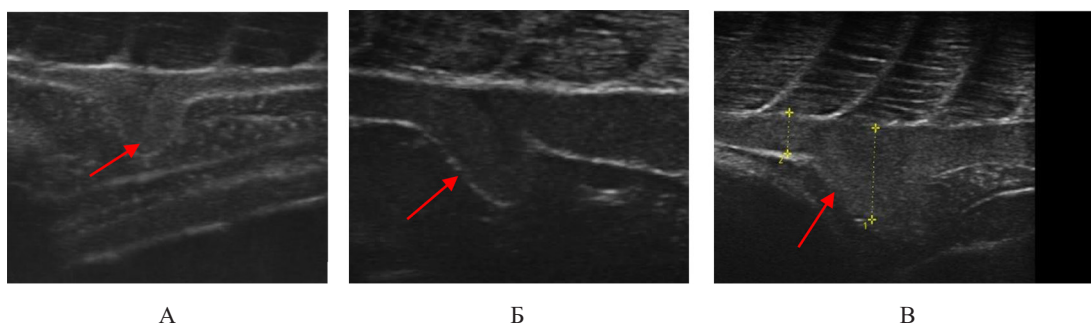


Рис. 3. Эхограммы семенника самца сибирского осетра ленской популяции с атрофией и перекрутом; вторая стадия зрелости (М2), особь выращена в аквакультуре: А – 3-годовик, Б – 4-годовик, В – 5-годовик

Fig. 3. Echograms of testis atrophy and kinking in male Siberian sturgeon, farmed Lena population, maturity stage M2: А – 3-yr-old, Б – 4-yr-old, В – 5-yr-old

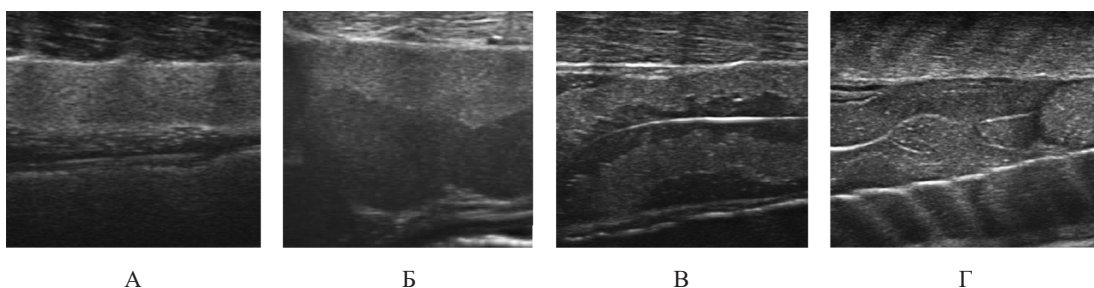


Рис. 4. Эхограммы продольных срезов семенников (А, Б) и яичников (В, Г) сибирского осетра, выращенного в аквакультуре: А – 4-годовик, ленская популяция, норма; Б – 10-годовик, обская популяция, патология; В – 4-годовик, ленская популяция, яичники на второй полужировой стадии зрелости (F2sf), норма; Г – 4-годовик, ленская популяция, патология

Fig. 4. Echograms of longitudinal cross-sections of testes (А, Б) and ovaries (В, Г) of Siberian sturgeon (aquaculture): А – 4-yr-old, Lena population, normal; Б – 10-yr-old, Ob population, pathology; В – 4-yr-old, Lena population, maturity stage 2, semi-fatty ovaries (F2sf), normal; Г – 4-yr-old, Lena population, pathology

Самки. В норме генеративная ткань яичника на эхограммах является зоной смешанной эхогенности, не прилегает к мышцам, не имеет четких границ (рис. 4В), на начальных стадиях отделена от мышечной ткани гипоэхогенной жировой тканью. При жировой деградации яичника идет нарушение оогенеза. На эхограмме гонады визуализируются как разнородные структуры смешанной эхогенности с отдельными гиперэхогенными включениями в виде коротких перегородок; генеративная ткань не выражена, не имеет границ (рис. 4Г). Осо-

би с жировой деградацией как семенников, так и яичников подлежат выбраковке.

Явление гермафродитизма. При несоблюдении технологического режима выращивания осетровых рыб с целью получения половых продуктов высокого рыбоводного качества наблюдается нарушение гаметогенеза. Ежегодное отсутствие зимовки с пищевой депривацией привело к синхронному и асинхронному гермафродитизму у 12 % восьмилетних особей стерляди камской популяции из 300 экземпляров исследованных рыб (рис. 5). На эхограммах

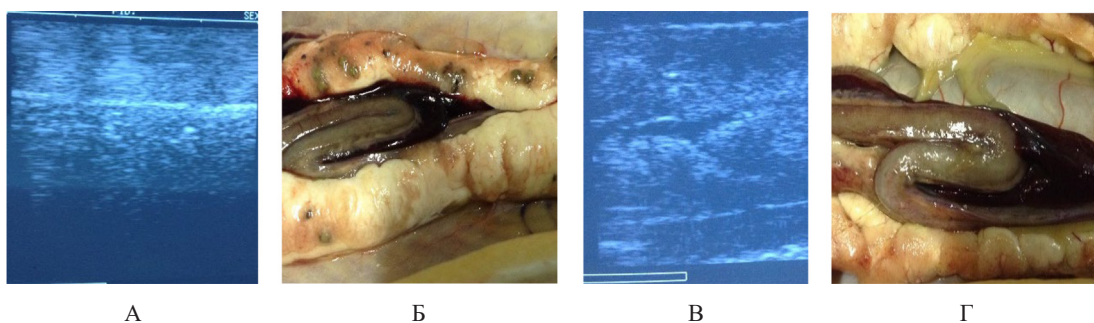


Рис. 5. Овотестисы стерляди (камская популяция, выращена в аквакультуре, 8-годовики) с синхронным (А, Б) и асинхронным гермафродитизмом (В, Г): А, В – эхограммы; Б, Г – вид овотестисов при вскрытии рыбы

Fig. 5. Ovotestes of sterlet (farmed Kama population, 8-yr-old) with synchronous (А, Б) and asynchronous (В, Г) hermaphroditism: А, В – echograms; Б, Г – ovotestes after autopsy

овотестисы таких рыб визуализируются как структуры смешанной эхогенности с размытыми краями, имеющие сходные черты как с семенниками, так и с яичниками.

Водянка. При ультразвуковом исследовании гонад, в основном самцов сибирского осетра, между парными семенниками визуализирована серозная анэхогенная жидкость (рис. 6). Случаи обнаружения водянки достаточно редкие и составляют не более 0,2 % от общего числа патологий генеративной ткани. Обычно этому способствуют бактериальные заболевания, травмы, удары и падения. В случае возникновения жидкость не исчезает самостоятельно и имеет тенденцию к прогрессированию. При обнаружении этого заболевания у осетровых рыб такие экземпляры подлежат выбраковке. При необходимости сохранения особей для воспроизводства (особенно это касается одомашненных осетров из природных популяций) возможно применение малоинвазивного метода лечения, например склеротерапии. Серозная жидкость отсасывается шприцем под контролем ультразвука, для чего выполняется пункция. После удаления жидкости в полость вводятся склерозирующие препараты. Механизм их действия основан на стимуляции воспалительной

клеточной реакции на введение химического вещества (Зубарев, Неменова, 2006). Для склеротерапии при водянке используются различные вещества, такие как тетрациклин, бетадин (поливидон-йод), полидоканол, этаноламин, фенол, 96 %-ный этиловый спирт.

Соединительнотканнные замещения яичников в период нереста. В норме на IV завершённой стадии зрелости яичники самок занимают практически всю полость тела, жир отсутствует, а полностью пигментированные ооциты (чёрного цвета) достигают дефинитивных размеров (диаметр – 1,8–2,5 мм). На эхограмме видны отдельные икринки в виде зернистых включений одинакового размера, яичник имеет зернистую неоднородную структуру. Ряды ооцитов хорошо выражены. Ультразвук практически полностью поглощается в верхнем (до 1 см) слое яичника, поэтому визуализация нижней (медиальной) части яичника отсутствует (рис. 7А). За счёт накопления в фолликулах значительного количества жидкости под ооцитами отмечается эффект дистального усиления, который на экране монитора выглядит как гиперэхогенные (белые) пунктирные линии, более контрастные, чем на эхограммах IV стадии (Чебанов, Галич, 2010). При замещении латеральной части яич-

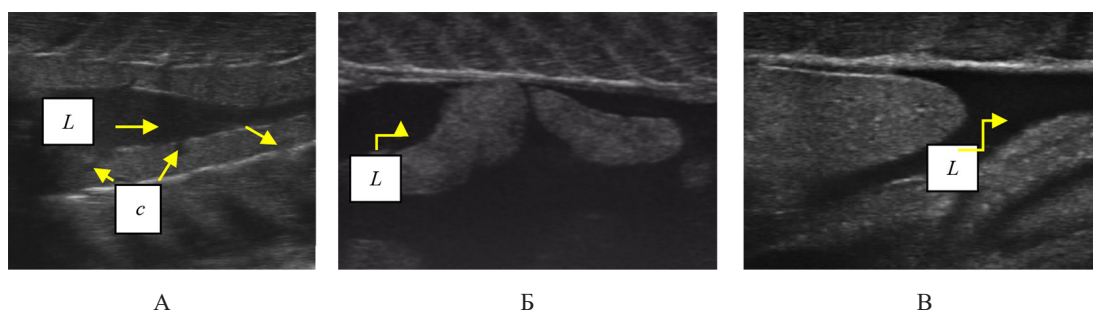


Рис. 6. Эхограммы семенников самцов сибирского осетра ленской популяции естественного происхождения, 10-годовики (А, Б) и обской популяции (выращивание в аквакультуре, 6-годовик) (В): между парными семенниками визуализируется анэхогенная жидкость (L); в семенниках имеются небольшие кисты (с)

Fig. 6. Echograms of testes in male Siberian sturgeon from the wild Lena population, 10-yr-old (A, B) and a farmed Ob population, 6-yr-old (B): anechoic liquid (L) accumulates between the paired testes; several small cysts (c) are visualised in the testes

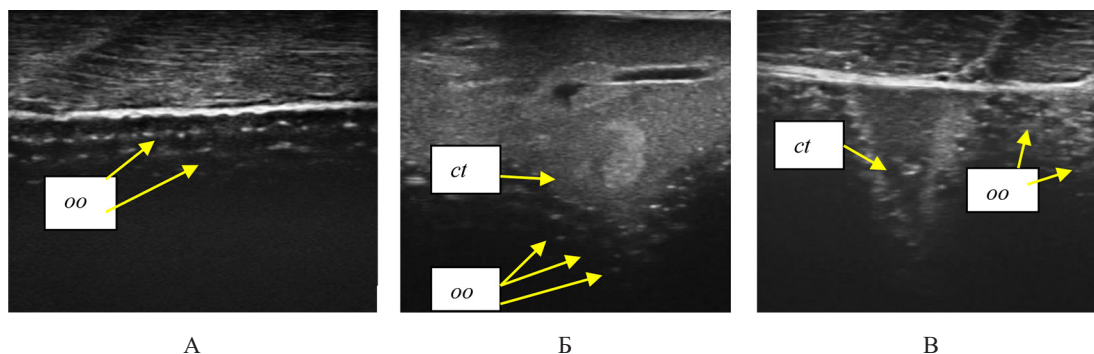


Рис. 7. Эхограммы продольных срезов яичников самок сибирского осетра, выращенных в аквакультуре, четвертая стадия зрелости (F4): А – енисейская популяция, 10-годовик, норма; Б, В – обская популяция, 11-годовики, замещение генеративной части ткани гонады соединительной тканью, патология; *ct* (*connective tissue*) – соединительная ткань, *oo* (*oocytes*) – ооциты

Fig. 7. Echograms of longitudinal ovary cross-sections in female Siberian sturgeon (aquaculture), maturity stage F4: А – Yenisei population, 10-yr-old, normal; Б, В – Ob population, 11-yr-old, partial replacement of generative tissue of gonad with connective tissue, pathology; *st* – connective tissue, *oo* – oocytes

ника на соединительную ткань (*патология*) на эхограмме овулировавшие икринки разноразмерные, правильность рядов нарушена. Перед отдельными ооцитами визуализируются островки соединительной ткани в виде гиперэхогенной структуры неправильной формы с анэхогенными включениями. Разрушенные ряды с икринками плотно прилегают к данной структуре (рис. 7Б, В).

Кистозное перерождение яичников, склеротизация. В некоторых случаях (3,6 %) при нарушении биотехнологии выращивания самок осетровых в промышленных условиях (отсутствие регулярной искусственной зимовки с периодом пищевой депривации, отсутствие заводского нереста с обязательным отбором овулировавшей икры) в яичниках остается резорбированная икра, в которой в дальнейшем образуются кистозные «гидрогелевые» образования различной формы и размеров. На эхограммах кистозные перерождения яичников визуализируются как анэхогенные структуры, напоминающие поликистоз. Можно выделить три основные степени поражения яичников «гидрогелевы-

ми» бляшками с дальнейшим формированием хрящевых новообразований.

Первая степень. Единичное количество бляшек в яичниках. На эхограмме кистозные образования визуализируются как одиночные структуры неправильной формы, более крупные (в 2–3 раза крупнее), чем ооциты. Икринки разноразмерные с анэхогенным содержимым, ряды ооцитов разрушены (рис. 8). *Вторая степень.* На эхограмме «гидрогелевые» образования с тонкими оболочками и жидким содержимым визуализируются по всей длине яичника как анэхогенные и гипозоногенные структуры с размытыми границами. Встречаются отдельные анэхогенные икринки с дистальным усилением (рис. 9). *Третья степень.* На эхограмме изоэхогенные и анэхогенные округлые образования неправильной формы с гиперэхогенными оболочками занимают всю площадь яичников. Отдельные ооциты встречаются крайне редко. При вскрытии рыбы кистозные образования имеют вид гроздьев более плотной консистенции, чем на первой и второй стадиях. Генеративная часть ткани гонады замещается соединительной тканью со сформированными хрящевыми

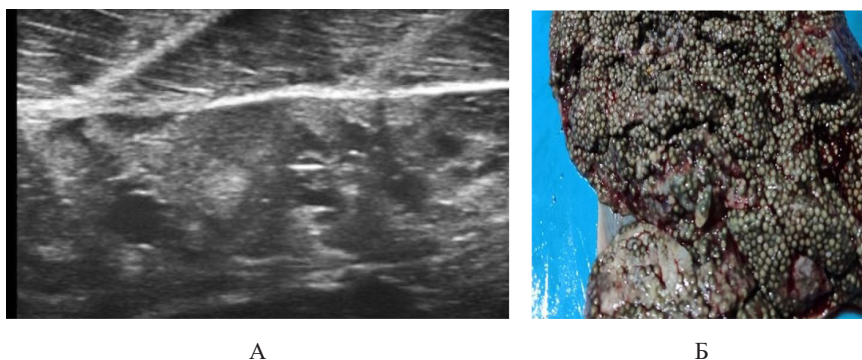


Рис. 8. Визуализация гидрогелевых бляшек (начальная стадия кистозного перерождения яичника), сибирский осетр енисейской популяции, 9-годовалик, выращен в аквакультуре: А – эхограмма яичника; Б – яичник после вскрытия

Fig. 8. Visualisation of hydrogel plaques (initial stage of cystic degeneration in the ovary), Siberian sturgeon, farmed Yenisei population, 9-yr-old: A – echogram of the ovary; Б – ovary after autopsy

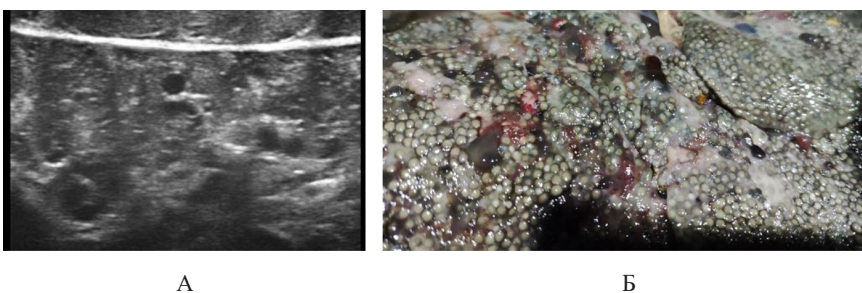


Рис. 9. Визуализация гидрогелевых бляшек (частичное кистозное перерождение яичника), сибирский осетр енисейской популяции, 10-годовалик, выращен в аквакультуре: А – эхограмма яичника; Б – яичник после вскрытия

Fig. 9. Visualisation of hydrogel plaques (partial cystic degeneration in the ovary), Siberian sturgeon, farmed Yenisei population, 10-yr-old: A – echogram of the ovary; Б – ovary after autopsy

новообразованиями. Происходит склеротизация (*sklerosis*) или затвердевание участков генеративной ткани, вызванное нарушением кровообращения (рис. 10). Для определения степени доброкачественности опухоли, уточнения диагноза заболевания и определения способов лечения необходимо провести аспирационную биопсию под контролем ультразвука.

Новообразования. Ультразвуковая диагностика позволяет быстро и достаточно точно определить локализацию и размеры опухоли в теле рыбы (рис. 11). На эхограммах крупные опухоли выглядят как однородные гипер- или гипозоногенные структуры с включениями раз-

личной степени эхогенности, с неровными краями, не позволяющие визуализировать нижележащие органы и ткани. Частота встречаемости особей с новообразованиями в генеративной ткани в среднем 1,4 %. Гистологические исследования опухолей генеративной ткани подтвердили наличие неоплазий (аденома, аденокарцинома и др.). Особи осетровых с крупными опухолями подлежат немедленной выбраковке.

Патологии печени и желчного пузыря

В норме паренхима печени (*hepar*) однородная, гипозоногенная, средней зернистости, края гладкие, заостренные, васкуляри-

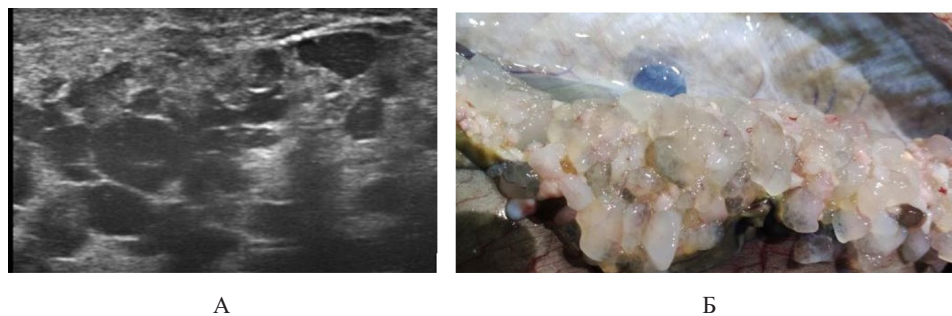


Рис. 10. Визуализация гидрогелевых бляшек (полное кистозное перерождение яичника, склеротизация), сибирский осетр енисейской популяции, 9-годовик, выращен в аквакультуре: А – эхограмма яичника; Б – яичник после вскрытия

Fig. 10. Visualisation of hydrogel plaques (total cystic degeneration in the ovary), Siberian sturgeon, farmed Yenisei population, 9-yr-old: А – echogram of the ovary; Б – ovary after autopsy

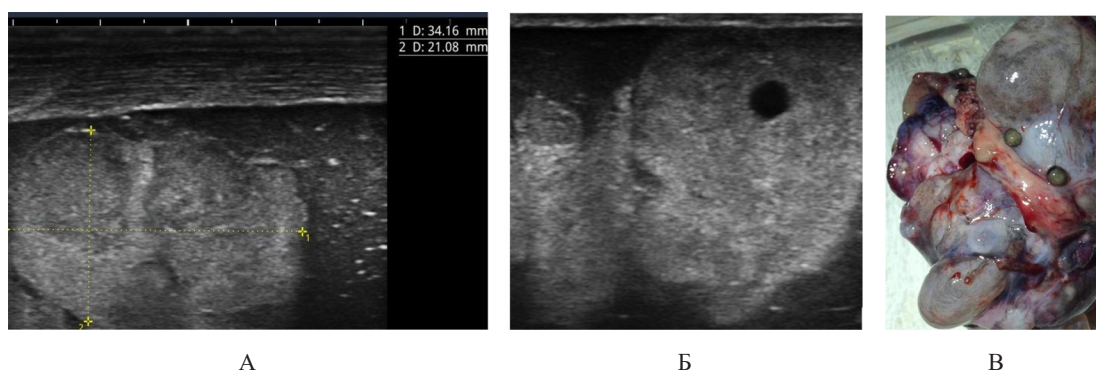


Рис. 11. Опухоли яичника (*патология*), сибирский осетр ленской популяции, 8-годовик, выращен в аквакультуре: А, Б – эхограммы продольных срезов опухолей; В – опухоль при вскрытии рыбы

Fig. 11. Tumours in the ovary (*pathology*) in Siberian sturgeon, farmed Lena population, 8-yr-old: А, Б – echograms of longitudinal cross-sections of tumours; В – tumour after fish autopsy

зация умеренно выраженная. Индекс печени составляет 8–10 % от веса тела рыбы. Стенки печеночных вен и воротной вены (*vena portae*) эхогенные. Из патологий в печени у 0,82–1,9 % особей (рандомная выборка) визуализированы одиночные и множественные кисты (рис. 12). Чаще всего кисты заполнены прозрачной жидкостью, не имеющей ни цвета, ни запаха. При кровоизлияниях в полость кисты печени содержимое становится геморрагическим, при инфекции – кремообразным, гнойным (Зубарев, Неменова, 2006). При поликистозе кисты сдавливают паренхиму и сосуды печени и могут повтор-

но инфицироваться. Крупные кисты на УЗИ характеризуются четкими контурами, округлой формой, анэхогенным содержимым, дистальным усилением. У мелких кистозных образований контуры нечеткие, имеются перегородки, внутреннее содержимое анэхогенное. Кисты не представляют серьезной угрозы для здоровья и жизни рыб, однако в случае разрыва крупных кист могут начаться гепатомегалия, инфекция, нагноение в полости кисты, перитонит, абсцесс печени, массивное кровотечение в брюшной полости, печеночная недостаточность, злокачественное перерождение и смерть (Зубарев,

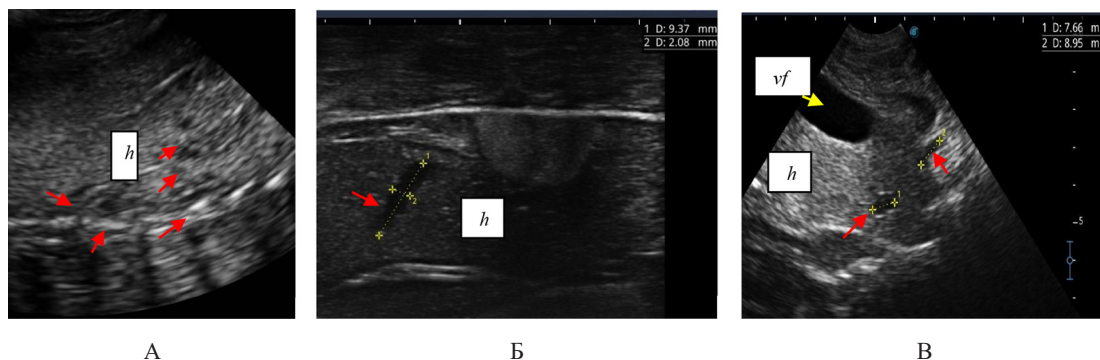


Рис. 12. Эхограммы печени (*h*) с кистами (красные стрелки) и желчного пузыря (*vf*), сибирский осетр ленаской популяции, выращен в аквакультуре: А – 3-годовик; Б, В – 4-годовики

Fig. 12. Echograms of the liver (*h*) with cysts (red arrows) and gallbladder (*vf*) in Siberian sturgeon, farmed Lena population: А – 3-yr-old; Б, В – 4-yr-old

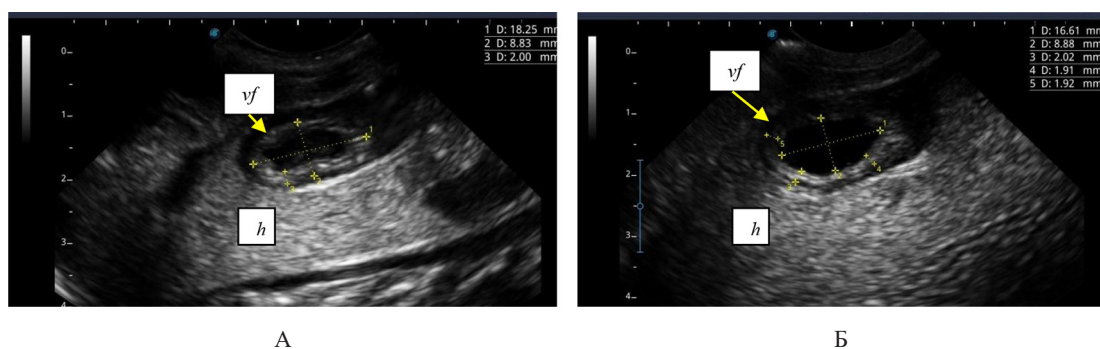


Рис. 13. Эхограммы печени (*h*) и желчного пузыря (*vf*), сибирский осетр, енисейская популяция, 9-годовики, выращены в аквакультуре; стенки желчного пузыря утолщенные: А – размер желчного пузыря 18,25x8,83x2,00 мм; Б – размер желчного пузыря 16,61x8,88x2,02 мм

Fig. 13. Echograms of the liver (*h*) and gallbladder (*vf*) in Siberian sturgeon, farmed Yenisei population, 9-yr-old; the walls of the gallbladder are thickened: А – gallbladder 18,25x8,83x2,00 mm; Б – gallbladder 16,61x8,88x2,02 mm

Неменова, 2006). Чаще всего кисты у осетровых рыб появляются после травм, падений или воспалительных процессов, инфекций и лечения антибиотиками. Наибольшее количество особей с поликистозом (до 30 %) отмечено на рыбоводных хозяйствах, где для пересадки и транспортировки производителей использовали пластиковые контейнеры без воды.

Пузырный проток в *норме* не визуализируется; размеры желчного пузыря (*vesica fellea*) зависят от кормления. Форма желчного пузыря в *норме* на эхограммах различ-

ная – грушевидная, овальная, полукруглая, круглая. При полном наполнении желчного пузыря желчью края ровные, при частичном – зазубренные. Содержимое анэхогенное. В *норме* стенка желчного пузыря представлена однородной тонкой границей умеренно повышенной эхогенности толщиной менее 0,5 мм. Утолщение стенок желчного пузыря выше нормы в 4–5 раз визуализировали у 1,48 % от общего числа исследованных рыб; толщина стенок составила около 2 мм (рис. 13). Для того чтобы выяснить, является ли повышенное накопление желчи с по-

следующим растяжением и уплотнением стенок этого органа патологией и причиной мукоцеле (водянки) или других заболеваний желчного пузыря, необходимо проводить повторное ультразвуковое исследование этого органа в период активного кормления рыб. Увеличение диаметра холедоха более 1 мм может быть одним из признаков обструкции (закупоривания или блокирования) общего желчного протока. Одним из первых признаков билиарной обструкции является увеличение размеров желчного пузыря. Стенка расширяется и становится более извилистой, чем в норме. Увеличение объема желчного пузыря визуализировали у 4,19 % особей; размеры – от 24,41 до 36,86 мм в длину, от 12,39 до 25,12 мм в максимальную ширину (рис. 14). У 1,2 % осетровых отмечали значительное уменьшение размеров желчного пузыря с утолщенными стенками – длина не более 11,74 мм, толщина стенки – до 2,10 мм. Образование билиарного сладжа может быть первой стадией холелитиаза или желчекаменной болезни. Если особь осетра крупная, с хорошо развитыми гонадами и представляет особую ценность для искусственного воспроизводства (например, про-

изводитель из естественной среды обитания), то сладж рекомендуется лечить, чтобы не допустить появления крупных опасных камней (Зубарев, Неменова, 2006).

Патологические изменения плавательного пузыря при УЗД

Плавательный пузырь (vesicarpneumatica) топографически занимает всю дорзальную область брюшной полости, плотно срастаясь верхней стенкой с брюшиной. В *норме* плавательный пузырь на эхограмме визуализируется как артефакт зеркального отражения или мираж реальной структуры (Чебанов, Галич, 2010), возникающий позади сильно отражающей границы между средами. Газ, находящийся в плавательном пузыре, экранирует расположенные позади него ткани и органы в результате преломления сигнала и акустической тени от газа (рис. 15А). Одной из *патологий* плавательного пузыря является наполнение его жидкостью (не более 0,01 % особей). На эхограмме такой пузырь визуализируется как анэхогенная структура с утолщенными гиперэхогенными стенками (рис. 15Б). Особи с таким поражением плавательного пузыря подлежат выбраковке.

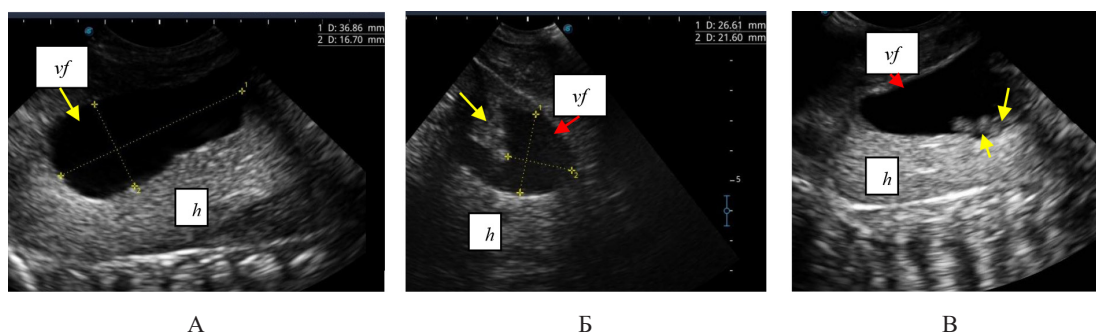


Рис. 14. Эхограммы печени (*h*) и желчного пузыря (*vf*), сибирский осетр, выращен в аквакультуре: А – увеличенный желчный пузырь (*vf*), размер 36,86x16,70 мм; ленская популяция, 6-годовик; Б, В – желчный пузырь (*vf*) со сладжем (желтые стрелки); енисейская популяция, 8-годовики

Fig. 14. Echograms of the liver (*h*) and gallbladder (*vf*) in Siberian sturgeon (aquaculture): А – enlarged gallbladder (*vf*), 36,86x16,70 mm, Lena population, 6-yr-old; Б, В – gallbladder (*vf*) with sludge (yellow arrows), Yenisei population, 8-yr-old

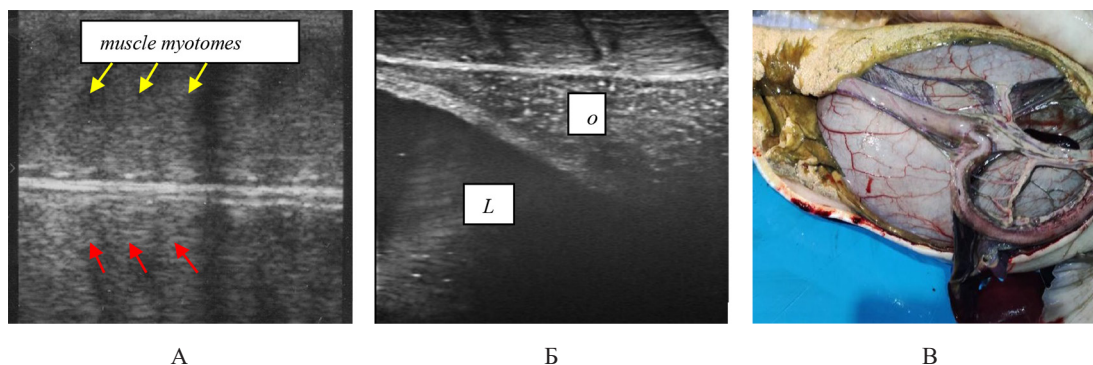


Рис. 15. Эхограммы плавательных пузырей, сибирский осетр, енисейская популяция, 9-годовики, выращены в аквакультуре: А – артефакт зеркального отражения миотом мышц (*muscle myotomes*, красные стрелки), норма; Б – визуализация жидкости в плавательном пузыре (L), яичник (o), патология; В – вид наполненного жидкостью плавательного пузыря

Fig. 15. Echograms of swim bladders in Siberian sturgeon, farmed Yenisei population, 9-yr-old: A – mirror reflection artefact of muscle myotomes (red arrows), normal; Б – fluid visualised in the swim bladder (L), the ovary (o), pathology; В – fluid-filled swim bladder

Изучение сибирских осетров ленской популяции с «чернильными пятнами»

При domestikации сибирского осетра ленской популяции из естественной среды обитания у двух особей после года «одомашнивания» в бассейнах Чернышевского рыбоводного завода с рециркуляционной системой водоснабжения на коже выявлено появление «чернильных пятен». Через год количество пятен у одной особи увеличилось более чем в 3 раза. С помощью УЗД выявлено утолщение кожного эпителия в области «чернильного пятна» в 2,0–2,5 раза по сравнению с кожей здорового осетра. Утолщение на эхограмме выглядит как полоса смешанной эхогенности между кожей и мышечной тканью, с двух сторон окантованная светлой гиперэхогенной границей.

Результаты гистологических исследований. Кожа осетра в норме имеет эпидермис (черная стрелка), дерму (синяя стрелка), гиподерму (зеленая стрелка) (рис. 16А). Эпидермис (рис. 16Б) представлен тремя рядами клеток плоского неороговевающего эпителия кубической формы (черная стрелка), ядра

овальные, расположенные в центре клетки. Эпидермис содержит меланоциты, в цитоплазме которых находится пигмент меланин (синяя стрелка). Они хорошо организованы и сгруппированы плотными группами по всей дерме под базальной мембраной эпидермиса. В основании эпидермиса находятся эластические волокна (рис. 16В). Дерма представлена коллагеновыми волокнами, которые идут в разных направлениях в несколько рядов и чередуются между собой.

Кожа осетра при патологии. В коже сибирского осетра при образовании «чернильных пятен» (рис. 17) наблюдали разrost клеток эпидермиса, при этом клетки вначале вытянутой прямоугольной формы, ядра смещены к периферии, остальные слои представлены кубической формой с небольшими участками эрозий. Количество меланоцитов с меланином увеличено, как в эпидермисе, так и в дерме, они располагаются скоплениями и содержат в очагах поражения пигмент. При этом отсутствуют эластические волокна эпидермиса при окраске по Ван-Гизону (рис. 17В).

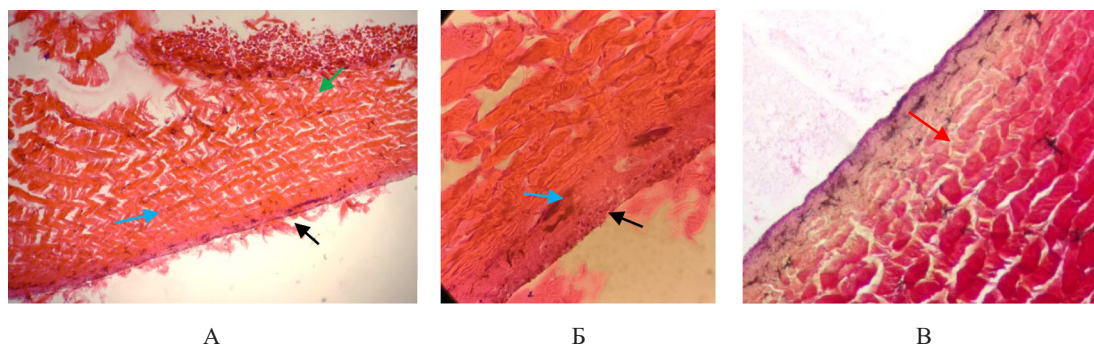


Рис. 16. Гистологическое строение кожи, *норма*; сибирский осетр, ленская популяция естественного происхождения, 9-годовик: А, Б – черная стрелка – эпидермис, синяя стрелка – дерма, зеленая стрелка – гиподерма; окраска гематоксилин-эозин, увеличение 100X (А), увеличение 400X (Б); В – оранжевый цвет – эластические волокна эпидермиса (бордовая стрелка), красный цвет – коллагеновые волокна дермы; окраска по Ван-Гизону, увеличение 100X

Fig. 16. Histological pattern of the skin, *normal*; Siberian sturgeon, wild Lena population, 9-yr-old: А, Б – epidermis (black arrow), dermis (blue arrow), hypodermis (green arrow); hematoxylin-eosin staining, 100X (А), 400X (Б); В – elastic fibers of the epidermis (orange), collagen fibers of the dermis (red); Van Gieson staining, 100X

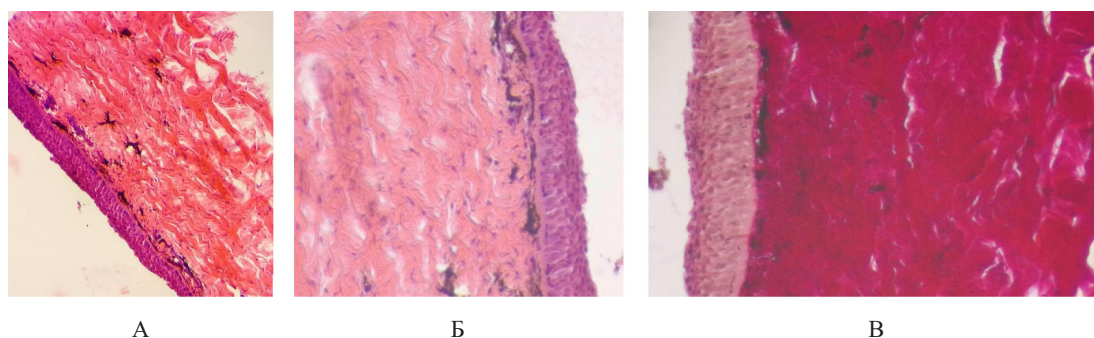


Рис. 17. Гистологическое строение кожи на участке «чернильного пятна», сибирский осетр, ленская популяция естественного происхождения, 9-годовик: А – утолщение эпидермиса, окраска гематоксилин-эозином, увеличение 100X; Б – увеличенное количество меланина, окраска гематоксилин-эозином, увеличение 400X; В – утолщение эпидермиса, красный цвет – коллагеновые волокна дермы; окраска по Ван-Гизону, увеличение 400X

Fig. 17. Histological pattern of the skin with an 'ink spot' in Siberian sturgeon, wild Lena population, 9-yr-old: А – epidermal thickening, haematoxylin-eosin staining, 100X; Б – increased amount of melanin, haematoxylin-eosin staining, 400X; В – epidermal thickening, collagen dermis fibres (red); Van Gieson staining, 400X

Гистологическое исследование «чернильного пятна» показало следующее. «Чернильное пятно» (рис. 18А) состоит по наружному краю из округлых клеток со светлой цитоплазмой, ядра смещены к периферии (имеют «перстневидную» форму), клетки располагаются в 2–3 ряда. При окрашивании по Ван-Гизону (рис. 18Б) и гематоксилин-эозином (рис. 18В) выявлено, что центральная часть

состоит из коллагеновых волокон и глыбок меланина от светло-голубого до фиолетового цвета. Данные изменения указывают на меланому. Обычно между предраковым меланозом и меланомой есть небольшая разница: в первом случае количество пигментных клеток (меланофоров) увеличено, но ограничено дермой (большинство поражений в данном исследовании). Во втором случае количество

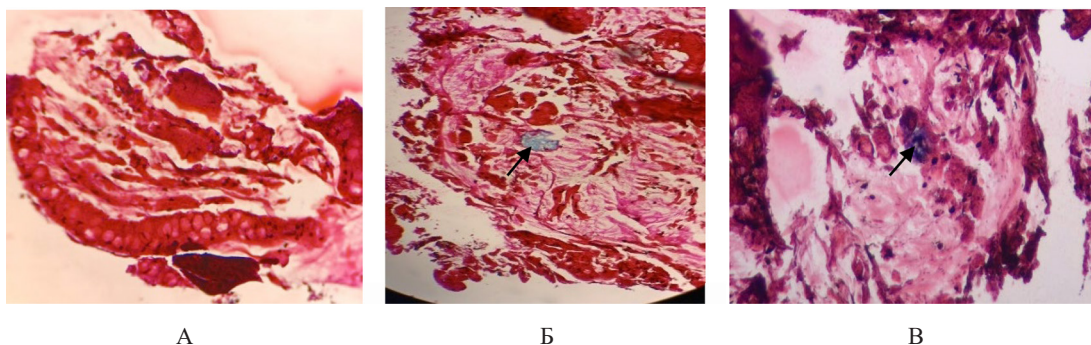


Рис. 18. Гистологическое строение «чернильного пятна»; сибирский осетр, ленская популяция естественного происхождения, 9-годовик: А – окраска гематоксилин-эозином, увеличение 100X; Б – образование голубого цвета – меланоциты с меланином (стрелка); окраска по Ван-Гизону, увеличение 200X; В – по центру – меланоциты с меланином (стрелка), окраска гематоксилин-эозином, увеличение 200X

Fig. 18. Histological pattern of an 'ink-spot' in Siberian sturgeon, wild Lena population, 8-yr-old: A – hematoxylin-eosin staining, 100X; Б – melanocytes with melanin (blue formation, arrow), Van Gieson staining, 200X; В – melanocytes with melanin (arrow), hematoxylin-eosin staining, 200X



Рис. 19. Самка сибирского осетра ленской популяции естественного происхождения, 9-годовик: А – до операции по удалению «чернильного пятна»; Б – через год после операции; очертания пятен размытые

Fig. 19. A female individual of Siberian sturgeon (wild Lena population): A – before 'ink spot' removal surgery; Б – one year after surgery; outlines of the spots are blurred

пигментных клеток (меланофоров) также увеличено, но меланофоры проникают в нижележащие ткани. Следует отметить, что через год после операции при визуальном осмотре особи выявлено, что все пятна имели размытые очертания, нечеткие контуры, сливались с естественным цветом кожного эпителия (рис. 19).

Обсуждение

Проведенные комплексные исследования при использовании различных методов ультразвукографии позволили впервые привести данные статистической вероятности появления некоторых патологий и заболеваний

внутренних органов осетровых рыб, выращиваемых на ряде рыбоводных предприятий Сибири и Урала (табл. 1). В ходе исследований выявлено, что при отсутствии регулярных бонитировок ремонтно-маточных стад с применением УЗД количество особей с патологиями в развитии внутренних органов (жировое перерождение гонад, атрофия семенников, новообразования в генеративной ткани, кистоз или поликистоз гонад и печени, заболевания желчного пузыря и другие) может достигать до 67,9 %, в среднем, 24,8 %. Впервые описаны три последовательные стадии визуализации кистозного перерождения яичников. Следует отметить, что ранее самок с этим

Таблица 1. Статистическая вероятность (%) появления некоторых патологий и заболеваний внутренних органов осетровых рыб, выращиваемых на рыбоводных предприятиях Сибири и Урала, выявленная при использовании метода ультразвуковых исследований

Table 1. Statistical probability (%) of internal-organ pathologies and diseases in sturgeon grown in fish farms of Siberia and the Urals revealed by the ultrasonic examination

Заболевание, патология (количество рыб – более 80 000)	Возраст, лет					среднее
	<3	3–5	6–8	9–11	>11	
Жировая деградация гонад	-	1,7	13,8	15,2	7,8	9,6±4,9
Кистоз, поликистоз гонад	-	0,6	1,2	1,4	1,8	1,3±0,4
Кистозное перерождение яичников	-	-	-	3,4	3,8	3,6±0,2
Опухоли в генеративной ткани	-	-	-	1,6	1,2	1,4±0,1
Гермафродитизм	-	-	0,3	0,1	0,1	0,2±0,1
Атрофия, перекрут семенников	0,4	1,3	1,4	1,6	1,3	1,2±0,3
Кистоз, поликистоз печени	-	-	0,8	1,4	1,9	1,4±0,1
Заболевания желчного пузыря	-	0,3	1,7	3,5	3,7	2,3±1,3
Воспаление плавательного пузыря	-	-	-	0,01	0,02	0,01±0,005
Водянка	-	0,05	0,2	0,4	-	0,2±0,1

заболеванием в ремонтно-маточном стаде не отмечалось, но в последние годы их число увеличилось до 13,6 % особей, в среднем, $3,6 \pm 0,2$ %. Данная патология связана в первую очередь с отсутствием или неполным отбором рыбоводной икры после искусственной зимовки. Это в дальнейшем приводит к снижению гамето-соматических индексов (в норме для сибирских осетровых – 20–25 %, при патологии – менее 5–8 %), увеличению продолжительности созревания икры, резорбции ооцитов, образованию злокачественных опухолей. Выявлено, что количество самок с этим заболеванием составило $1,4 \pm 0,1$ %. У части рыб ($2,3 \pm 1,3$ %) диагностированы различные патологии желчного пузыря – присутствие сладжа, значительное утолщение стенок, изменение формы и другие. Если число особей с данными патологическими изменениями желчного пузыря возрастает, то следует ограничить суточное количество корма с высоким содержанием холестерина и жирных кислот животного происхождения. Кроме того, возможно применение следующих препаратов: никодин, аллохол, фестал, оксафенамид, дигестал, гептрал (Зубарев, Неменова, 2006);

дозировки лекарств следует подбирать в каждом конкретном случае.

Первую оценку сибирских осетровых необходимо проводить не позднее полутора лет выращивания, руководствуясь следующими рекомендациями. Минимальная масса для проведения УЗИ: сибирский осетр обской, байкальской и енисейской популяций – 2,0–2,5 кг, ленской популяции естественного происхождения – 0,8–1,0 кг, от сформированного ремонтно-маточного стада – 1,5–2,0 кг; стерлядь (реки Обь, Енисей) – 0,5–0,7 кг, р. Иртыш – 0,3–0,5 кг. Необходимо выявлять особей с недоразвитием генеративной ткани, корректировать кормление. Во время последующих ультразвуковых исследований (до созревания рыбы) следует давать прогноз созревания самок в ближайший нерестовый сезон и определять количество икры для воспроизводства, выявлять заболевания и аномалии внутренних органов, при необходимости определять методы лечения, корректировать биотехнику выращивания.

Гистологические исследования кожного эпителия сибирского осетра естественного происхождения после впервые проведенной

при использовании ультразвука прижизненной операции по удалению «чернильного пятна» выявили наличие на коже меланомы. Необходимо отметить перспективность проведения данного хирургического вмешательства для «диких» производителей осетра, которое через год выращивания приводит к полному исчезновению пятен на теле рыбы. Пока этиология появления «чернильных пятен» не известна, но вполне вероятно, связана со стрессовым состоянием особей в период «доместикации» – значительной потерей в весе (до 25,6 %) и существенным замедлением гаметогенеза.

Заключение

Использование ультразвуковой диагностики для оценки состояния внутренних органов осетровых рыб открывает новые возможности для определения оптимального

температурного режима, норм кормления, рецептов кормов с ранним выявлением нарушений процесса созревания половых продуктов и аномалий внутренних органов. Это обуславливает продовольственную безопасность товарной рыбы, выращенной в промышленных условиях, и способствует устойчивому развитию рыбного хозяйства России. С помощью комплексных исследований патологий рыб: высокой диагностической информативности ультразвукового метода и лабораторного гистологического анализа, можно выявить на ранних стадиях такое опасное заболевание, как рак кожи рыб, и наметить пути его лечения. Вероятной причиной появления «чернильных пятен» является стрессовое состояние осетров из естественной среды обитания, перешедших в период «доместикации» к содержанию и кормлению в искусственных условиях.

Список литературы / References

Данилова Е.Р. (2020) Пигментные пятна на коже ленских осетров. *Рыбоводство*, 3–4: 63–64 [Danilova E. R. (2020) Pigment spots on the skin of the Lena River sturgeons. *Fish Farming* [Rybovodstvo], 3–4: 63–64 (in Russian)]

Зубарев А.Р., Неменова Н.А. (2006) *Ультразвуковое исследование опорно-двигательного аппарата у взрослых и детей: пособие для врачей*. Москва, Издательский дом Видар-М, 136 с. [Zubarev A. R., Nemenova N. A. (2006) *Ultrasound examination of musculoskeletal system in adults and children: manual for doctors*. Moscow, Vidar-M Publishing House, 136 p. (in Russian)]

Кравченко Ю.В., Амирханян А.Р., Дикусаров В.Г. (2016) Оценка условий выращивания рыб в УЗВ на примере лаборатории «Разведение ценных пород осетровых». *Стратегические ориентиры инновационного развития АПК в современных экономических условиях. Материалы Международной научно-практической конференции*. Волгоград, Волгоградский государственный аграрный университет, с. 356–360 [Kravchenko Y. V., Amirkhanyan A. R., Dikusarov V. G. (2016) Evaluation of fish farming in recirculating aquaculture systems (RASs) as a case study of the laboratory ‘Breeding of valuable sturgeon species’. *Strategic guidelines for innovative development of the agro-industrial complex in the current economic context. Proceedings of the International Scientific and Practical Conference*. Volgograd, Volgograd State Agrarian University, p. 356–360 (in Russian)]

Новокщенова А.И., Дикусаров В.Г., Коротаева О.С., Калмыков В.Г. (2018) Результаты диагностики пола и стадий зрелости гонад осетровых УЗИ-сканированием и методом биопсии. *Известия Нижневолжского агроуниверситетского комплекса: наука и высшее про-*

фессиональное образование, 2: 221–227 [Novokshenova A. I., Dikusarov V. G., Korotaeva O. S., Kalmykov V. G. (2018) The diagnostic results sex and maturity stages of the gonads of sturgeon ultrasound scanning an biopsy. *Izvestia of the Lower Volga Agro-University Complex: Science and Higher Professional Education* [Izvestiya Nizhnevolzhskogo agrouniversitetskogo kompleksa: nauka i vysshee professional'noe obrazovanie], 2: 221–227 (in Russian)]

Пономарева Е. Н., Сорокина М. Н., Григорьев В. А., Кочунов А. А., Абсалямев Р. Б. (2014) Формирование репродуктивных маточных стад осетровых рыб с целью повышения эффективности их воспроизводства в бассейнах южных морей России. *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*, 16(1–4): 1172–1175 [Ponomareva E. N., Sorokina M. N., Grigoryev V. A., Korchunov A. A., Absalyamov R. B. (2014) Formation of reproductive sturgeon broodstock for the purpose of increase the effectiveness of their reproduction in south seas basins of Russia. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences* [Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk], 16(1–4): 1172–1175 (in Russian)]

Хонин Г. А., Барашкова С. А., Семченко В. В. (2004) *Морфологические методы исследования в ветеринарной медицине*. Омск, Омская областная типография, 198 с. [Khonin G. A., Barashkova S. A., Semchenko V. V. (2004) *Morphological methods of research in veterinary medicine*. Omsk, Omsk Regional Printing House, 198 p. (in Russian)]

Чебанов М. С., Галич Е. В. (2010) *Ультразвуковая диагностика осетровых рыб*. Краснодар, Просвещение-Юг, 135 с. [Chebanov M. S., Galich E. V. (2010) *Ultrasound diagnostic of sturgeons*. Krasnodar, Prosveshchenie-Yug, 135 p. (in Russian)]

Чебанов М. С., Галич Е. В. (2019) Ультразвуковой скрининг осетровых рыб: отбраковка особей для оптимизации структуры маточных стад и ускорение созревания самок. *Рыбоводство*, 3–4: 10–19 [Chebanov M. S., Galich E. V. (2019) Ultrasonic screening of sturgeon fish: culling individuals for optimization of the structure of breeding stocks and acceleration of female maturation. *Fish Farming* [Rybovodstvo], 3–4: 10–19 (in Russian)]

Шевалдина О. Я., Выходец Е. В., Кузнецова О. Л., Трофимова Е. А., Гилев Д. В., Кисляк Н. В. (2021) *Теория вероятностей и математическая статистика: решение задач*. Екатеринбург, Издательство Уральского университета, 220 с. [Shevaldina O. Ya., Vyhodets E. V., Kuznetsova O. L., Trofimova E. A., Gilev D. V., Kislyak N. V. (2021) *Probability theory and mathematical statistics: problem solving*. Yekaterinburg, Publishing House of the Ural University, 220 p. (in Russian)]

Billard R., Lecointre G. (2000) Biology and conservation of sturgeon and paddlefish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 10(4): 355–392

Chebanov M., Galich E. (2018) Echography for Siberian sturgeon (*Acipenser baerii*) brood stock management. *The Siberian sturgeon (Acipenser baerii, Brandt, 1869). Volume 2 – Farming*. Williot P., Nonnotte G., Chebanov M. (Eds.) Springer, Cham, p. 529–567

Korentovich M., Litvinenko A. (2018) Artificial production of Siberian sturgeon fingerlings for restocking the Siberian rivers of the Ob'-Irtysk basin: a synthesis. *The Siberian sturgeon (Acipenser baerii, Brandt, 1869). Volume 2 – Farming*. Williot P., Nonnotte G., Chebanov M. (Eds.) Springer, Cham, p. 181–216

Koshelev V. N., Ruban G. I. (2021) Abnormalities of muscle and liver tissues structure in the Amur sturgeon *Acipenser schrenckii* and kaluga *Huso dauricus* (Acipenseridae). *Inland Water Biology*, 14(5): 606–615

Kucharczyk D., Żarski D., Krejszef S., Nowosad J., Biłas M., Targonska K., Palińska-Żarska K. (2016) Use of an ultrasound device to determine sex and to perform gonad biopsy in the European eel *Anguilla Anguilla*. *Brazilian Journal of Veterinary Research and Animal Science*, 53(2): 199–206

Mattoon J.S., Nyland T.G. (2015) *Small animal diagnostic ultrasound*. St. Louis, Elsevier Saunders, 705 p.

Næve I., Mommens M., Arukwe A., Kjørsvik E. (2018) Ultrasound as a non-invasive tool for monitoring reproductive physiology in female Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Physiological Reports*, 6(9): e13640

Næve I., Mommens M., Arukwe A., Virtanen J., Hoque M.E., Kjørsvik E. (2019) Ultrasound as a noninvasive tool for monitoring reproductive physiology in male Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Physiological Reports*, 7(13): e14167

Nguyen H. P., Tran T. T., Nguyen H. T. T., Bui L. N. T., Trung L. C. (2024) Using ultrasonography in observation of the gonadal development of striped catfish (*Pangasianodon hypophthalmus*). *Fisheries Aquatic Sciences*, 27(9): 565–571

Novelo N.D., Tiersch T.R. (2016) Development and evaluation of an ultrasound imaging reproductive index based on the ovarian cycle of channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *Journal of the World Aquaculture Society*, 47(4): 526–537

Penninck D., d'Anjou M.-A. (2015) *Atlas of small animal ultrasonography*. Wiley Blackwell, 704 p.

EDN: SGOFQE

УДК 574.522

Estimating the Possibility of Population Identification of *Artemia* Leach (Branchiopoda) by the Amino Acid Composition of Cysts

**Liudmila I. Litvinenko^{a*},
Tatyana V. Zakharova^b, Kirill V. Kutsanov^b,
Ivan M. Glukhikh^b and Aleksandr I. Litvinenko^a**

^a*Agrarian Institute of Tyumen State University
Tyumen, Russian Federation*

^b*Tyumen Branch of the State Scientific Center
of the Russian Federation “VNIRO” (“Gosrybcenter”)
Tyumen, Russian Federation*

Received 24.02.2025, received in revised form 17.07.2025, accepted 20.07.2025

Abstract. The biochemical composition of brine shrimp *Artemia* cysts is an important indicator of the nutritional value of *Artemia* for aquaculture facilities. The interest in such studies is also caused by the fact that *Artemia* cysts, which are easy to collect, especially in shallow waters, are subjected to illegal capture. Therefore, attempts are made to identify cysts in the population by various parameters. Data on the amino acid contents can serve as an addition to these studies. The purpose of the present research was to study the intra- and interpopulation variability of protein and amino acid composition in *Artemia* cysts, evaluate the quality of cysts in terms of amino acid content, and determine the possibility of their population identification based on these parameters. The study was conducted on cysts from Siberian populations (11 lakes), Kalmykia (Bolshoe Yashaltinskoye), Crimea (Sivash), and Uzbekistan (Aral) collected from the water bodies in the summer and autumn periods of 2010–2019. Before analysis, the cysts were decapsulated in a solution of sodium hypochlorite, washed, and dried. The amino acid composition was determined by capillary electrophoresis with spectrophotometric detection. The study showed lower intrapopulation variability in protein content (% of wet material) and some amino acids (Glu+Gln and Asp+Asn) in most cases compared to the interpopulation variability. Significant differences were found in the amino acid composition of cysts in some populations, making it possible, to some extent, to identify their population affiliation, which can be used along with other methods.

© 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.); 0000-0002-1322-6899 (Litvinenko A.)

A comparative analysis of our results and the literature data showed that the cysts from the populations we studied had lower contents of some amino acids compared to the populations of the tropics and subtropics.

Keywords: brine shrimp, diapausing eggs, biochemical composition, water salinity, interpopulation variability.

Acknowledgements. The work was carried out within the framework of the state assignment of the Tyumen Branch of the Federal State Budgetary Scientific Institution “VNIRO” (“Gosrybtsentr”) on the applied topic “Improving the system of fishery regulation and increasing the efficiency of using the resources of commercial invertebrates of hyperhaline water bodies of the Russian Federation” (No. 076–00005–20-PR).

Citation: Litvinenko L. I., Zakharova T. V., Kutsanov K. V., Glukhikh I. M., Litvinenko A. I. Estimating the possibility of population identification of *Artemia* Leach (Branchiopoda) by the amino acid composition of cysts. *J. Sib. Fed. Univ. Biol.*, 2026, 19(1), 130–152 EDN: SGOFQE



Оценка возможности популяционной идентификации *Artemia* Leach (Branchiopoda) по аминокислотному составу цист

Л. И. Литвиненко^а, Т. В. Захарова^б,
К. В. Куцанов^б, И. М. Глухих^б, А. И. Литвиненко^а

^аАграрный институт Тюменского государственного университета
Российская Федерация, Тюмень

^бТюменский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («Госрыбцентр»)
Российская Федерация, Тюмень

Аннотация. Биохимический состав цист артемии является важным показателем её кормовой ценности для объектов аквакультуры. Интерес к этим исследованиям вызван еще и тем, что цисты артемии ввиду легкости их сбора, особенно в мелководных водоемах, подвержены нелегальному промыслу. В связи с этим предпринимаются попытки популяционной идентификации цист по различным параметрам. Данные по содержанию аминокислот могут служить дополнением к этим исследованиям. Целью работы было изучить внутри- и межпопуляционную изменчивость протеинового и аминокислотного состава в цистах артемии, оценить качество цист по содержанию аминокислот и определить возможность их популяционной идентификации по этим показателям. Объектами исследования послужили цисты сибирских популяций (11 озер), Калмыкии (Большое Яшалтинское), Крыма (Сиваш) и Узбекистана (Арал), отобранные на водоемах в летне-осенний период 2010–2019 гг. Перед анализом цисты были декапсулированы в растворе гипохлорита натрия, промыты и высушены. Определение аминокислотного состава проводили методом капиллярного электрофореза со спектрофотометрическим детектированием. Исследование показало, что по содержанию белка (в % от сырого вещества) и некоторых аминокислот

(Glu+Gln и Asp+Asn) внутривидовая изменчивость была в большинстве случаев меньше межвидовой. В аминокислотном составе цист для отдельных популяций были обнаружены достоверные различия, что позволяет в некоторой степени идентифицировать их видовую принадлежность и может использоваться наряду с другими методами. Сравнительный анализ с литературными данными показал, что аминокислотный состав цист из исследованных нами популяций отличался от популяций тропиков и субтропиков более низким содержанием некоторых аминокислот.

Ключевые слова: артемия, диапаузирующие яйца, биохимический состав, соленость, межвидовая изменчивость.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания Тюменского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («Госрыбцентр») по прикладной теме «Совершенствование системы регулирования промысла и повышение эффективности использования ресурсов промысловых беспозвоночных гипергалинных водоёмов Российской Федерации» (№ 076–00005–20–ПР).

Цитирование: Литвиненко Л. И. Оценка возможности видовой идентификации *Artemia* Leach (Branchiopoda) по аминокислотному составу цист / Л. И. Литвиненко, Т. В. Захарова, К. В. Куцанов, И. М. Глухих, А. И. Литвиненко // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(1). С. 130–152. EDN: SGOFQE

Введение

Артемия (*Artemia*) гипергалинных водоёмов России относится не только к ценным, но и стратегически важным видам биоресурсов (Ковачева и др., 2019; Методические рекомендации..., 2019; Артемия..., 2024; Litvinenko et al., 2024). Это связано и со значимостью этого объекта в мировой аквакультуре, и с наличием в России больших природных запасов цист этих ракообразных. На мировом рынке цист Россия вместе с Казахстаном и Узбекистаном занимают вторую позицию после США, опередив Китай (Manual on Artemia..., 2024). Большая часть производимых в нашей стране цист артемии идет на экспорт, в основном в страны Юго-Восточной Азии.

Науплиусы и декапсулированные цисты *Artemia* широко используются в аквакультуре в качестве живого стартового корма при выращивании рыб и ракообразных. Этим объясняется наиболее пристальное внимание ученых к качественному составу питательных веществ

в цистах артемии, в том числе к содержанию белков и незаменимых аминокислот. Биохимический полиморфизм в цистах артемии из разных популяций неоднократно был отмечен как в зарубежной (Watanabe et al., 1978; Bengtson et al., 1991; Triantaphyllidis et al., 1998; Sorgeloos et al., 2001 и др.), так и в российской литературе (Руднева, 1987; Руднева, Щепкина, 1990; Верещагин, Баташов, 2008; Moruzi et al., 2017; Аникина и др., 2023 и др.). В последнее десятилетие появились публикации по биохимическому составу цист озер Казахстана и Арала (Оразова, Шарипова, 2018; Khajibayev et al., 2019). В имеющихся публикациях отсутствует анализ биохимического состава цист, полученных из одного водоема в различные годы, что препятствует установлению стабильности биохимических характеристик во времени.

Между тем интерес к биохимическому составу цист *Artemia* вызван еще и тем, что цисты артемии ввиду легкости их сбора, особенно в мелководных водоемах, подвержены

незаконному, несообщаемому и нерегулируемому промыслу (ННН-промыслу). В связи с этим предпринимаются многочисленные попытки популяционной идентификации цист по различным параметрам: размерам цист и хориона, длине половозрелых рачков, выращенных из цист, структуре оболочки цист, генетическому анализу (Егоркина и др., 2008; Munoz et al., 2010; Egorkina et al., 2012; Смирнов, Аганесова, 2016; Asem et al., 2016; Старовойтова, Бурмистрова, 2017; Литвиненко и др., 2018; и др.). Данные по биохимическому составу цист *Artemia*, в том числе по содержанию аминокислот, могут служить дополнением к этим исследованиям, поскольку известно, что аминокислотный состав определяется не только существующими генетическими кодами и кодонами (Liu et al., 2010), но и питанием взрослых особей в водоемах с разным составом фитопланктона. Свидетельством этому являются эксперименты по кормлению артемии различными водорослями (Cheban et al., 2020). При этом состав водорослей влияет не только на рост и размножение артемии, но и на питательную ценность цист (Ноа, Hong Van, 2019). Благодаря высокому содержанию белка и сбалансированному составу аминокислот цисты и науплиусы артемий входят в число лучших кормов для личинок рыб

и ракообразных (Колмаков, Колмакова, 2020). Особенно важным является то, что составом аминокислот артемий можно управлять путем изменения их микроводородорослевого питания (Balachandar, Rajaram, 2019).

Целью исследования было изучение внутри- и межпопуляционной вариабельности протеинового и аминокислотного состава декапсулированных цист *Artemia*, оценка качества цист по содержанию незаменимых аминокислот и определение возможности популяционной идентификации *Artemia* на основе анализа биохимического состава цист.

Материалы и методы

Объектами исследования послужили цисты сибирских популяций *Artemia* из озер: Невидим, Сорочье, Большое Медвежье, Малое Медвежье, Гашково, Ульжай, Эбейты, Кулундинское, Кучукское, Большое Яровое, Малое Яровое, а также цисты из Калмыкии (оз. Большое Яшалтинское), Крыма (залив Сиваш) и Узбекистана (Арал), отобранные на водоемах в летне-осенний период 2010–2019 гг. (табл. 1).

Расположение исследованных гипергалинных водоемов представлено на карте (рис. 1). Все водоемы изолированы друг от друга и расположены на значительном рас-

Таблица 1. Расположение и характеристика исследованных популяций артемии

Table 1. Location and characteristics of the studied *Artemia* populations

№ проб	Название водоема	Координаты	Год сбора цист	Площадь, га	Средняя глубина, м	Солёность, * г/л	Тип размножения
Российская Федерация							
Алтайский край							
10	Большое Яровое	52°52'N, 78°36'E	2019	6670	4,5	155 (135–204)	п
11	Малое Яровое	53°02'N, 79°07'E	2019	3500	2,4	220 (180–280)	п
8	Кулундинское	52°59'N, 79°31'E	2018	72000	2,3	100 (40–180)	п
9	Кучукское	52°42'N, 79°47'E	2017	18100	1,2	270 (216–320)	п

Таблица 1. Продолжение

Table 1. Continued

№ проб	Название водоема	Координаты	Год сбора цист	Площадь, га	Средняя глубина, м	Соленость, * г/л	Тип размножения
Омская область							
1	Ульжай	54°15'N, 75°06'E	2013, 2018	864	0,6	110 (49–235)	п
6	Эбейты	54°38'N, 71°42'E	2015, 2017	8330	0,8	207 (86–396)	п
Курганская область							
4	Малое Медвежье	55°12'N, 68°03'E	2014, 2017	14480	0,8	208 (124–321)	п
5	Большое Медвежье	55°11'N, 67°59'E	2014, 2017	3810	0,8	200 (110–293)	п
2	Невидим	55°08'N, 66°55'E	2011, 2015	718	0,7	116 (66–185)	п
7	Гашково	54°41'N, 64°31'E	2019	351	0,9	124 (53–172)	п
3	Сорочье	54°44'N, 63°47'E	2010, 2011	220	0,8	192 (68–371)	п
Калмыкия							
12	Большое Яшалтинское	46°16'N, 42°27'E	2017	4000	0,9	210 (72–400)	п
Крым							
13	Сиваш	46°07'N, 34°03'E	2016	256000	1,0	50 (22–87)	б
Республика Узбекистан							
14	Арал (ст. 2)	44°27'N, 58°16'E	2017	350000	15	150 (100–200)	п

Примечание: * соленость среднеголетняя, в скобках пределы солености за ряд лет; п – партеногенетические, б – бисексуальные популяции.

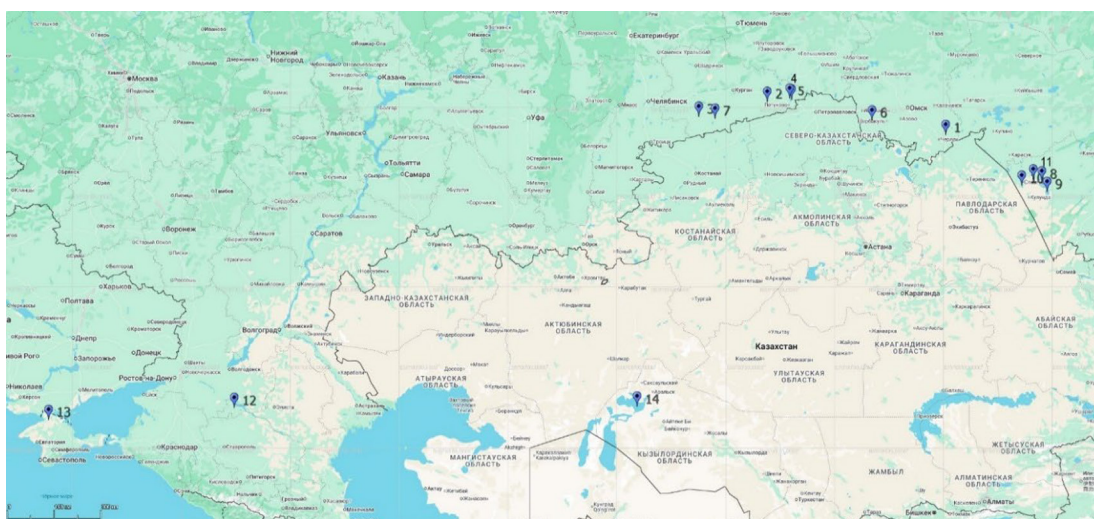


Рис. 1. Географическое расположение озер с исследованными популяциями артемии (1 – Ульжай, 2 – Невидим, 3 – Сорочье, 4 – Малое Медвежье, 5 – Большое Медвежье, 6 – Эбейты, 7 – Гашково, 8 – Кулундинское, 9 – Кучукское, 10 – Большое Яровое, 11 – Малое Яровое, 12 – Большое Яшалтинское, 13 – Сиваш, 14 – Арал)

Fig. 1. Geographical location of lakes with studied *Artemia* populations (1 – Ulzhay, 2 – Nevidim, 3 – Sorochoye, 4 – Maloe Medvezhye, 5 – Bolshoye Medvezhye, 6 – Ebeyty, 7 – Gashkovo, 8 – Kulundinskoye, 9 – Kuchukskoye, 10 – Bolshoye Yarovoye, 11 – Maloye Yarovoye, 12 – Bolshoye Yashaltinskoye, 13 – Sivash, 14 – Aral)

стоянии, за исключением озер Малое Медвежье и Большое Медвежье, между которыми имеется небольшая протока, пересыхающая в маловодные годы.

Всего было проанализировано 20 проб цист из 14 популяций. В шести популяциях исследования проведены в двух разных годах (см. табл. 1). Во всех водоемах отмечен партеногенетический тип размножения артемии, что позволяет отнести их к группе неопределенных до вида артемий – *Artemia parthenogenetica* (Barigozzi, 1974). Лишь в заливе Сиваш отмечено присутствие бисексуальной популяции с содержанием самцов около 30 % (Бойко и др., 2023).

Определение солености проводили двумя методами: в полевых условиях с использованием солемеров (рефрактометр HANNA HI 96821); в лабораторных – по аттестованным методикам (РД 52.24.514–2002, РД 52.24.493–2006, РД 52.24.403–2007, ПНД Ф 14.1:2.108–97, ПНД Ф 14.1:2.96–97) в стационарной аккредитованной лаборатории (аттестат № ROCC RU 0001511311).

Для биохимических анализов цисты артемии декапсулировали. При декапсуляции сухие цисты вымачивались в пресной воде в течение часа, затем помещались в раствор гипохлорита натрия (5 % активного хлора) на 20 минут при постоянном перемешивании до полного растворения хориона. После этого декапсулированные цисты промывали проточной теплой водой в течение 10 мин, высушивали до постоянной массы при температуре 105 °С и обезжиривали. Сухую обезжиренную пробу растирали в фарфоровой ступке до порошка.

Определение содержания белка проводили стандартными методами (ГОСТ 7636–85, 2010). Определение аминокислотного состава – по аттестованной методике (МУ 04–38–2009, издание 2014 г.). Методика

исследования включает в себя кислотный гидролиз проб раствором хлористоводородной кислоты с концентрацией 6 моль/дм³ при 110 °С в течение 14–16 часов с переводом аминокислот в свободные формы, получение фенилтиокарбамильных производных с дальнейшим разделением и определением аминокислот в гидролизате методом капиллярного электрофореза со спектрофотометрическим детектированием при длине волны 254 нм на системе «КАПЕЛЬ® – 105М». Биохимические анализы цист артемии проведены в лаборатории Тюменского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («Госрыбцентр»). Представленные данные выражены в процентном содержании от массы сырого или сухого вещества и обозначены как белок I (Б-I) или белок II (Б-II) соответственно. Аминокислотный состав выражен в виде массовой доли от общего содержания белка и представлен в граммах на 100 г протеина.

Внутрипопуляционная изменчивость (пробы цист из одного озера в разные годы) была исследована по шести водоемам: Ульжай, Невидим, Сорочье, Малое Медвежье, Большое Медвежье и Эбейты. Анализ межпопуляционной изменчивости (пробы цист из разных озер) осуществляли по 12 и 20 пробам цист. Анализ был проведен при использовании основных статистических характеристик количественной изменчивости: средняя арифметическая (M), ошибка средней арифметической (m), коэффициент вариации (Cv), стандартное отклонение (SD), выборка (n), коэффициент корреляции Пирсона (r). Для оценки достоверности различий выборок использовали t -критерий Стьюдента.

Результаты

Расположение исследованных гипергалинных водоемов представлено на карте (рис. 1).

Показатели солености воды (табл. 2) как в разных озерах, так и в одном озере в разные годы значительно различались и были в пределах 80–441 г/дм³. Содержание влаги, белков по сырому (Б-I) и сухому (Б-II) веществу в среднем составляли 71,9 %, 11,8 % и 42,8 % соответственно (см. табл. 2). Минимальные показатели влаги отмечены для цист из Ара-

ла, максимальные – из оз. Сорочье (2011 г.). Корреляционный анализ по Пирсону показал отсутствие достоверной связи между соленостью рапы озер как с показателями влаги в декапсулированных цистах, так и по сырому Б-I и сухому Б-II белку.

Анализ изменчивости (табл. 3) признаков показал, что внутривидовая

Таблица 2. Содержание влаги и белка в декапсулированных цистах артемии в пробах из разных озер

Table 2. Moisture and protein contents in decapsulated *Artemia* cysts in samples from different lakes

Название озера	Обозначения озер	Год сбора проб	Соленость (Σu), г/дм ³	Влага, %	Белок, % (от сырого и сухого вещества)	
					Б-I (по сырому)	Б-II (по сухому)
Ульжай	1a	2013	226	70,3	12,7	42,8
	1b	2018	92	72,4	10,2	37,0
Невидим	2a	2011	175	79,2	11,5	55,3
	2b	2015	112	73,5	9,2	34,7
Сорочье	3a	2010	279	74,1	10,5	40,5
	3b	2011	319	81,6	10,3	56,0
Малое Медвежье	4a	2014	220	70,8	10,6	36,3
	4b	2017	164	76,8	11,4	49,1
Большое Медвежье	5a	2014	218	71,4	11,2	39,2
	5b	2017	168	79,4	11,8	57,3
Эбейты	6a	2015	229	64,5	13,1	36,9
	6b	2017	135	70,3	13,3	44,8
Гашково	7	2019	162	72,5	11,6	42,2
Кулундинское	8	2018	80	76,0	10,1	42,1
Кучукское	9	2017	240	68,2	12,7	39,9
Большое Яровое	10	2019	139	71,7	11,7	41,3
Малое Яровое	11	2019	213	70,1	12,2	40,8
Б. Яшалтинское	12	2017	80–441	68,0	12,8	40,0
Сиваш	13	2016	90	70,3	13,1	44,1
Арал	14	2017	142–155*	57,3	15,2	35,6
r (Σu и влага и белок)				0,11	-0,02	0,19
max/min				1,40	1,70	1,70
M				71,92	11,76	42,80
m				1,25	0,33	1,54
SD				5,44	1,42	6,71
$Cv, \%$				7,50	12,10	15,70

Примечание: * – по литературным данным (Мусаев, Мирабдуллаев, 2020); черный – максимальные значения, серый – минимальные.

Таблица 3. Вариабельность показателей влаги и белка в цистах из популяций артемии в разные годы и вариабельность всех исследованных проб (Cv , %)Table 3. Variability of moisture and protein parameters in cysts from *Artemia* populations in different years and variability of all studied samples (Cv , %)

Показатели	Внутрипопуляционная вариабельность (Cv_2)						Межпопуляционная		По 20 пробам
	Ульжай	Эбейты	Невидим	Сорочье	М.Медвежье	Б.Медвежье	Cv_6	Cv_{12}	
Влага	2,1	6,1	5,3	6,8	5,7	7,5	5,2	6,7	7,5
Белок I	15,4	1,1	15,7	1,4	5,1	3,7	9,2	12,2	12,1
Белок II	10,3	13,6	32,3	22,6	21,3	26,6	8,2	18,0	15,7

Примечание: жирным шрифтом и серым фоном обозначены значения ниже межпопуляционной вариабельности; Cv_2 – вариабельность в отдельной популяции за два года; Cv_6 – между средними по 6 популяциям; Cv_{12} – между всеми данными по 6 популяциям, Cv_{20} – совокупная вариация по всему массиву данных.

изменчивость имела значения ниже межпопуляционной в 17 % случаев – по содержанию влаги, 67 % – по Б-I, отличий не обнаружено – по Б-II. Полученные данные свидетельствуют о слабой популяционной закреплённости показателей влаги и белка II и перспективности использования данных по Б-I (белок по сырому веществу) для идентификации популяций.

Абсолютные и средние значения содержания аминокислот (АК) в цистах артемии исследованных популяций представлены в табл. 4 и на рис. 2. Из всего массива данных выделяются две популяции: Арал (2017) и М. Медвежье (2017). В первом случае наблюдались максимальные показатели по 8 АК, во втором – минимальные по 9 АК. Однако признаки нельзя считать закреплёнными, поскольку в оз. М. Медвежье в 2014 г. содержание АК в цистах мало отличалось от других популяций.

Анализ аминокислотного состава цист одной популяции в разные годы исследования (см. табл. 4, рис. 2), в сравнении с общей совокупностью данных ($n=20$), показал, что цисты озера Ульжай отличаются достоверно более низким содержанием ($p \leq 0,05$) лизина (Lys), аргинина (Arg), триптофана (Trp) и более высоким – глутаминовой кис-

лоты и глутамин (Glu+Gln). Для цист озера Невидим отмечены достоверные отличия ($p \leq 0,05$) в более низком содержании Thr и более высоком – Glu+Gln и аспарагиновой кислоты и аспарагина (Asp+Asn). В цистах озер Эбейты и Сорочье отмечено достоверно более низкое содержание гистидина (His) ($p \leq 0,05$).

В аминокислотном составе цист из 8 водоемов с одной датой исследования (см. рис. 2, см. табл. 4) были отмечены более высокие показатели по Thr, His, Arg и более низкие по триптофану (Trp), цистеину (Cys) и Glu+Gln. Для подтверждения этих значений необходимо иметь статистический ряд данных за разные годы.

Суммарное содержание в исследованных цистах незаменимых (НАК), условно-заменимых (УАК) и заменимых (ЗАК) аминокислот (см. табл. 4), по усредненным данным равно соответственно 43,40, 10,35 и 45,27 (г/100 г протеина), свидетельствует о том, что на незаменимые и приравненные к ним аминокислоты приходится более 50 %.

Анализ влияния солёности на аминокислотный состав (см. табл. 4) показал отсутствие достоверных связей ($r < 0,2$; $n=20$). Можно лишь отметить, что с увеличением солёности воды в водоеме наблюдалась тен-

Таблица 4. Содержание аминокислот в пробах цист исследованных популяций артемии (г/100 г протеина)

Table 4. Amino acid contents in samples of cysts from the studied *Artemia* populations (g/100 g protein)

*	Название озера, год	НАК											ЗАК							Сумма аминокислот				
		Lys	Phe	Leu+Ile	Met	Val	Thr	Trp	Tyr	His	Arg	Ala	Cys	Ser	Pro	Gly	Glu+Gln	Asp+Asn	НАК	ЗАК				
1a	Ульжай, 2013	3,77	5,19	12,56	2,95	5,45	5,36	0,40	3,51	2,93	7,26	5,48	2,39	7,09	4,76	4,80	15,19	10,31	39,2	10,2	50,0			
1b	Ульжай, 2018	3,95	5,48	14,13	2,99	5,84	4,97	0,56	4,03	1,81	6,86	5,60	1,54	7,38	5,53	5,03	12,95	8,41	42,0	8,7	46,4			
2a	Невидим, 2011	2,94	3,81	9,61	2,40	4,27	4,83	8,99	2,89	0,84	5,93	4,32	17,03	5,91	3,64	3,74	11,90	8,15	39,7	6,8	54,7			
2b	Невидим, 2015	5,49	5,78	14,37	2,98	6,01	4,95	0,83	4,38	1,73	7,79	5,67	1,49	7,33	5,44	5,05	12,39	8,13	44,8	9,5	45,5			
3a	Сорочье, 2010	4,17	5,97	14,96	3,23	6,37	5,56	1,14	4,47	1,79	7,69	5,83	1,26	7,90	5,46	5,30	10,73	6,63	45,9	9,5	43,1			
3b	Сорочье, 2011	3,27	4,40	9,92	2,11	4,66	4,39	8,88	2,80	1,66	5,34	4,78	16,82	6,04	4,33	3,76	9,52	8,42	40,4	7,0	53,7			
4a	М. Медвежье, 2014	4,61	5,89	14,83	3,26	6,33	5,49	0,34	4,46	1,95	7,74	5,91	1,62	7,79	5,71	5,21	11,83	7,81	45,2	9,7	45,9			
4b	М. Медвежье, 2017	3,24	3,56	9,05	2,66	3,81	4,12	10,16	2,77	1,03	5,80	3,85	19,24	5,29	3,55	3,51	7,81	7,63	39,4	6,8	50,9			
5a	Б. Медвежье, 2014	4,98	5,96	14,96	3,30	6,61	5,65	0,39	4,52	2,32	8,09	5,62	1,38	7,11	5,87	5,36	10,76	6,74	46,4	10,4	42,8			
5b	Б. Медвежье, 2017	3,23	3,80	9,29	2,41	4,32	4,33	8,64	2,85	1,16	6,12	4,34	16,37	5,52	3,81	3,94	11,48	7,84	38,9	7,3	53,3			
6a	Эбейты, 2015	4,93	5,59	14,09	3,25	6,27	5,42	1,11	4,30	1,60	7,60	5,65	1,16	7,58	5,90	5,08	12,82	7,65	45,0	9,2	45,8			
6b	Эбейты, 2017	3,79	3,80	9,44	2,48	4,04	4,31	9,03	2,97	1,72	6,11	3,66	17,11	5,48	3,55	3,66	11,32	7,74	39,9	7,8	52,5			
7	Гашково, 2019	4,74	5,60	13,85	3,13	5,90	6,29	0,95	4,37	3,14	10,19	5,54	1,17	7,83	4,93	5,15	10,27	6,50	44,8	13,3	41,4			
8	Кулундинское, 2018	4,71	5,46	14,3	3,09	6,09	6,40	0,93	3,96	2,88	9,45	5,94	1,09	7,19	5,85	5,18	8,25	5,62	44,9	12,3	39,1			
9	Кукукеево, 2017	4,88	5,66	13,98	3,22	6,04	6,35	0,95	4,44	3,04	10,29	5,35	1,21	7,5	4,91	5,17	8,88	5,15	45,5	13,3	38,2			
10	Большое Яровое, 2019	6,24	5,35	13,36	3,07	5,83	6,07	0,56	4,21	2,81	10,80	5,3	1,36	7,25	4,74	5,08	9,43	5,83	44,7	13,6	39,0			
11	Малое Яровое, 2019	4,51	5,61	13,92	3,17	6,04	6,36	1,25	4,13	2,77	10,17	5,71	1,43	8,14	5,15	5,17	9,48	6,29	45,0	12,9	41,4			
12	Яшалтинское, 2017	4,47	5,71	14,05	2,88	6,23	6,32	0,68	4,33	2,88	9,65	5,99	0,92	8,27	5,72	5,12	8,85	6,03	44,7	12,5	40,9			
13	Сиваш, 2016	4,54	5,88	14,10	1,01	5,89	6,67	1,02	4,49	2,94	9,84	7,91	1,15	8,65	5,61	5,13	8,42	5,31	43,6	12,8	42,2			
14	Арал, 2017	4,64	6,07	14,98	3,43	6,7	6,79	0,82	4,60	2,96	10,28	6,22	1,24	8,95	5,83	5,58	9,25	1,66	48,0	13,2	38,8			
<i>r</i> (между АК и Σц)		-0,20	0,04	-0,04	0,20	0,07	-0,10	0,07	-0,05	-0,07	-0,18	-0,14	0,07	-0,01	-0,02	-0,02	0,06	0,19	0,03	-0,15	0,14			
<i>min</i>		2,94	3,56	9,05	1,01	3,81	4,12	0,34	2,77	0,84	5,34	3,66	0,92	5,29	3,55	3,51	7,81	1,66	38,9	6,8	38,2			
<i>max</i>		6,24	6,07	14,98	3,43	6,70	6,79	10,16	4,60	3,14	10,80	7,91	19,24	8,95	5,90	5,58	15,19	10,31	48,0	13,6	54,7			
<i>M</i>		4,36	5,23	12,99	2,85	5,64	5,53	2,88	3,92	2,20	8,15	5,43	5,35	7,21	5,01	4,80	10,58	6,89	43,40	10,35	45,27			
<i>m</i>		0,19	0,19	0,50	0,13	0,21	0,20	0,85	0,16	0,17	0,41	0,21	1,63	0,24	0,19	0,15	0,44	0,41	2,81	2,46	5,54			
<i>SD</i>		0,82	0,84	2,17	0,56	0,89	0,86	3,73	0,68	0,75	1,79	0,93	7,11	1,06	0,83	0,66	1,91	1,78	0,64	0,56	1,27			
<i>Cv, %</i>		19	16	17	20	16	15	129	17	34	22	17	133	15	17	14	18	26	7	24	12			
Сумма средних знач. АК		43,40																			10,35		45,27	

Примечание: НАК – незаменимые; ЗАК – условно-заменимые; УАК – заменимые аминокислоты; черный фон – максимальные значения, серый – минимальные; * – обозначения озер.

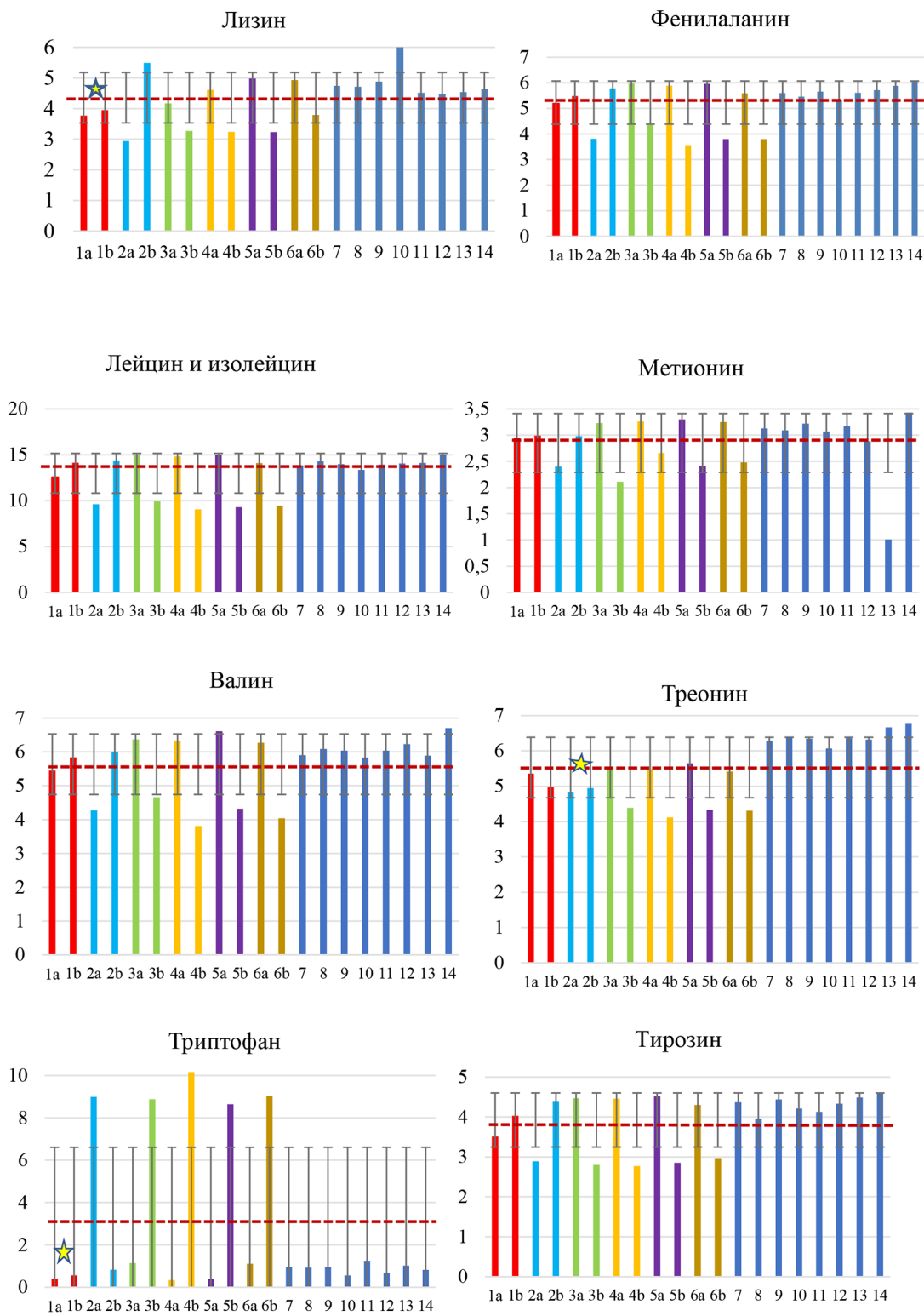


Рис. 2. Продолжение

Fig. 2. Continued

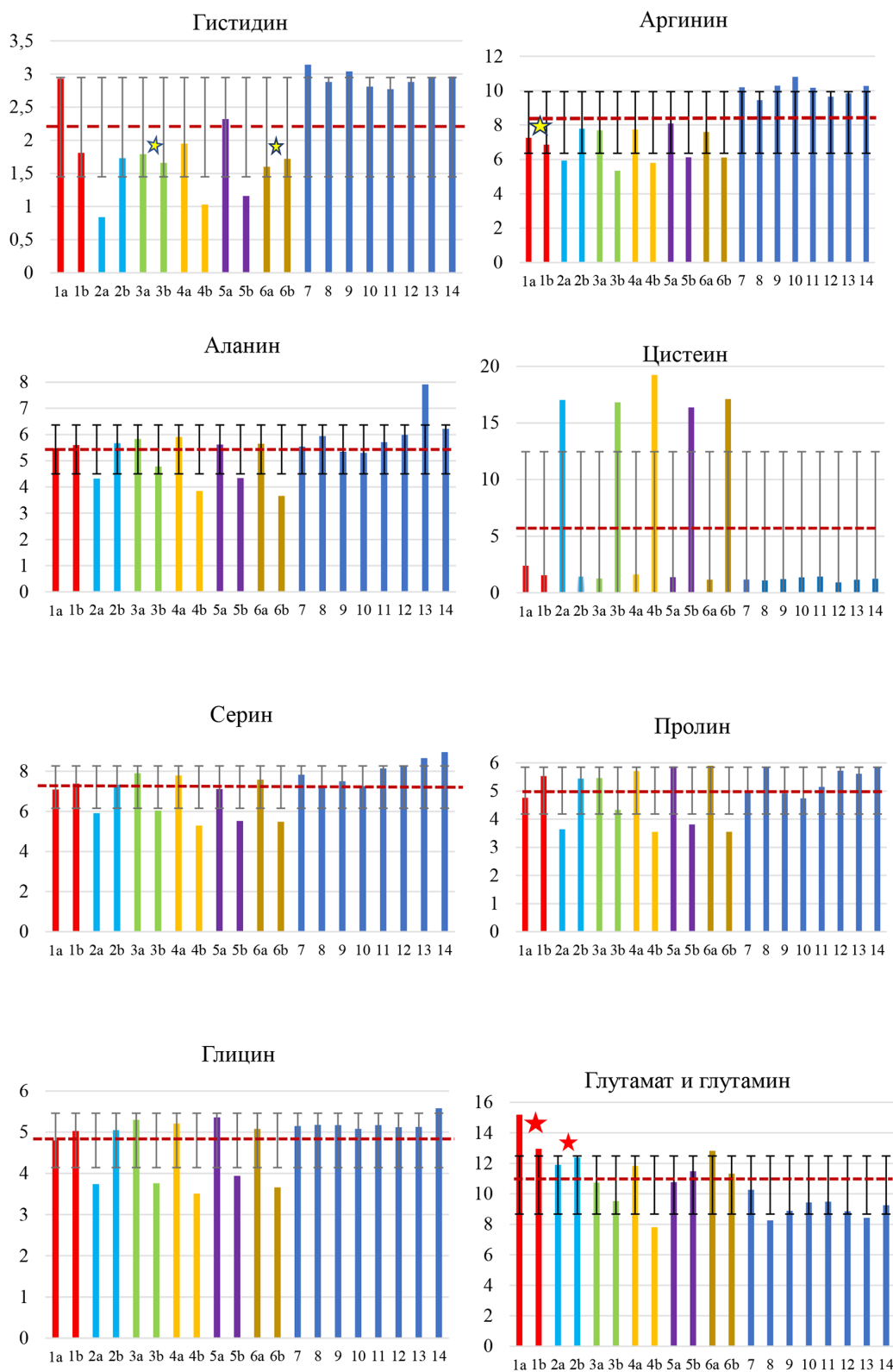


Рис. 2. Продолжение

Fig. 2. Continued

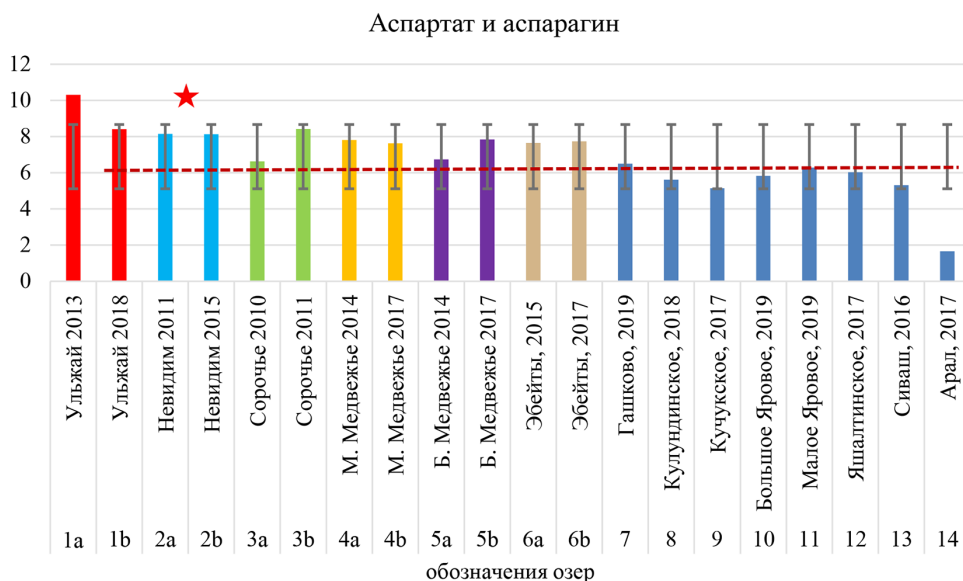


Рис. 2. Содержание аминокислот в пробах цист (г/100 г протеина), отобранных из разных озер с указанием:] – стандартного отклонения, -- – средней по всем данным, ★ – достоверно ниже от всей совокупности в цистах озера ($p \leq 0,05$), ★ – достоверно выше от всей совокупности в цистах озера ($p \leq 0,05$)

Fig. 2. Amino acid contents (g/100 g protein) in cyst samples taken from different lakes, indicating:] – standard deviation, -- – average for all data, ★ – significantly lower than the entire population in lake cysts, ★ – significantly higher than the entire population in lake cysts

денция к снижению Lys ($r = -0,20$) и Arg ($r = -0,18$), увеличению Met ($r = 0,20$) и Asp+Asn ($r = 0,19$). Между суммарными показателями НАК и соленостью воды связь не обнаружена ($r = 0,03$), отмечена тенденция снижения с увеличением солености показателей УАК ($r = -0,15$) и увеличения ЗАК ($r = 0,14$).

Вариабельность (C_v , %) содержания аминокислот в исследованных пробах (см.

табл. 4) была средней (14–20 %) у 12 АК, высокой (22–34 %) у 3 АК и очень высокой (129–133 %) у 2 АК (Trp и Cys).

Сравнение вариабельности аминокислот одной популяции в разные годы (C_{v_2}), а также их средних значений по всем анализируемым популяциям (M), с совокупной вариацией (C_{v_6} , $C_{v_{12}}$, $C_{v_{20}}$) показало, что для Glu+Gln и Asp+Asn внутрипопуляционная вариабель-

Таблица 5. Вариабельность признаков для популяций артемии в разные годы и вариабельность всех исследованных проб (C_v , %)

Table 5. Variability of traits in *Artemia* populations in different years and variability of all studied samples (C_v , %)

АК	Внутрипопуляционная вариабельность (C_{v_2})						Межпопуляционная			
	Ульжай	Невидим	Сорочье	М.Мед-вежье	Б.Мед-вежье	Эбейты	M	C_{v_6}	$C_{v_{12}}$	$C_{v_{20}}$
Lys	3	43	17	25	30	18	22,7	59	20	19
Phe	4	29	21	35	31	27	24,5	45	20	16
Leu+Ile	8	28	29	34	33	28	26,7	35	21	17

Таблица 5. Продолжение

Table 5. Continued

АК	Внутрипопуляционная вариабельность (Cv_2)						Межпопуляционная			
	Ульжай	Невидим	Сорочье	М.Мед- вежье	Б.Мед- вежье	Эбейты	M	Cv_6	Cv_{12}	Cv_{20}
Met	1	15	30	14	22	19	16,8	57	14	20
Val	5	24	22	35	30	31	24,5	44	20	16
Thr	5	2	17	20	19	16	13,2	58	11	15
Trp	24	118	109	132	129	110	103,7	39	104	129
Tyr	10	29	32	33	32	26	27,0	33	21	17
His	33	49	5	44	47	5	30,5	67	33	34
Arg	4	19	26	20	20	15	17,3	42	14	22
Ala	2	19	14	30	18	30	18,8	57	16	17
Cys	31	119	122	119	119	123	105,5	35	100	133
Ser	3	15	19	27	18	23	17,5	47	15	15
Pro	11	28	16	33	30	35	25,5	39	20	17
Gly	3	21	24	28	22	23	20,2	43	16	14
Glu+Gln	11	3	8	29	5	9	10,8	87	16	18
Asp+Asn	14	0	17	2	11	1	7,5	100	12	26

Примечание: серым обозначены значения ниже межпопуляционной вариабельности; Cv_2 – вариабельность в отдельной популяции за два года, Cv_6 – между средними по 6 популяциям, Cv_{12} – между всеми данными по 6 популяциям, Cv_{20} – совокупная вариация по всему массиву данных; M – средняя по Cv_2 .

ность значений в большинстве случаев оказалась меньше межпопуляционной (табл. 5).

Сравнение средних значений внутрипопуляционной вариабельности (M) с вариабельностью Cv_6 , Cv_{12} , Cv_{20} показало, что с увеличением анализируемых признаков (n) с 6 до 12 и 20 вариабельность приближается к значениям внутрипопуляционной изменчивости (M), а по 9 АК (Lys, Phe, Leu+Ile, Val, Tyr, Ala, Ser, Pro, Gly) была меньше ее. Низкая внутрипопуляционная изменчивость состава АК отмечена для цист из озера Ульжай, что с большей вероятностью позволит идентифицировать эту популяцию.

Из аминокислот, в качестве идентифицирующих популяцию, вероятно, можно использовать Glu+Gln и Asp+Asn. Внутрипопуляционная изменчивость по этим аминокислотам была наименьшая.

Обсуждение

О необходимости идентификации коммерческих образцов цист артемии было указано еще в 2004 г. (Ксяомей и др., 2004). К этому времени на мировой рынок стали поступать различные виды и расы артемии как с Американского континента, так и из Азии (Западная Сибирь, Казахстан, Туркменистан, Китай). По некоторым характеристикам эти цисты значительно отличались от цист Great Salt Lake (США, Юта), являющихся «стандартом» в аквакультурной практике. Это касается особенностей диапаузы, цвета хориона, биометрии цист и науплиусов, плавучести, процента и скорости вылупления, а также биохимического состава.

Содержание протеина в цистах, декапсулированных цистах и на зонтичной стадии вылупления цист артемии, согласно литературным данным (Руднева, 1991; Watanabe,

Kiron, 1994; Helland et al., 2000; Матвеева, 2003; Ben Naceur et al., 2010; Peukaran Mana et al., 2014; Залевская и др., 2017; Оразова, Шаропова, 2018; Manual on Artemia..., 2024), в разных популяциях колеблется в пределах 30–65 %. Причем для стадий циста и «зонтик» отмечены максимальные значения протеина (Helland et al., 2000), которые постепенно снижаются в процессе дальнейшего развития. В наших исследованиях содержание белка по сухому веществу в декапсулированных цистах колебалось в пределах 34,7–57,3 %, причем в одном озере в разные годы этот показатель отличался в 1,15–1,59 раза, что свидетельствует об отсутствии закрепленности этого признака и возможном влиянии на него факторов окружающей среды, таких как соленость воды, температура, состав фитоплankтона и другие.

Изменение в содержании белка в цистах артемии в разные годы было отмечено еще в работах И.И. Рудневой для водоемов Крыма (Руднева, 1991), что объяснялось влиянием питания рачков на этот показатель. Изменения касались не только белка в цистах, но и энергетической ценности цист. Так, согласно литературным данным (Матвеева, 2003), цисты из Сиваша и Куяльницкого лимана при содержании белка 41 и 44 % имели энергетическую ценность 176,75 и 70,02 ккал/моль соответственно. Наши исследования, проведенные в 2016 г., показали близкие значения содержания белка в цистах из залива Сиваш (44,1 %) и более низкие значения (35,6 %) для цист из Арала (2017 г.) по сравнению с литературными данными (Khajibayev et al., 2018) – 49,2 %.

Географически к озерам юга Западной Сибири близки соленые озера Павлодарской области Казахстана, в которых, согласно литературным источникам (Оразова и др., 2017), содержание белка в цистах артемии из 12 ги-

пергалинных озер (в 100 г сухой биомассы) находилось в пределах 25,6–63,1 г%, что расширяет известные границы в содержании минимальных показателей белка. Относительно низкие показатели белка в цистах артемии (26–37 мг%) приводятся для трех озер Крыма: Ойбургское, Конрадское и Сакское (Залевская и др., 2017). Авторы отмечают существенные различия кормовой ценности цист из разных водоемов.

Аминокислотный состав цист артемии, как показатель их кормовой ценности, изучался на протяжении многих лет. Так, в работах И.И. Рудневой (1991) для водоемов Крыма отмечалось, что в цистах артемии в отличие от науплиусов содержание АК варьирует в меньшей степени. А увеличение вариабельности НАК (Arg, Val, Phe, His, Leu, Ile) может являться следствием генетических особенностей рас артемии. Сравнительный анализ аминокислотного состава цист артемии российских популяций и Арала с литературными данными по цистам артемии из водоемов США (San Pablo Bay, Great Salt Lake), Бразилии (Macau), Австралии и Италии (Seidel et al., 1980) показал (табл. 6), что цисты исследованных нами популяций имеют близкие значения с популяциями умеренных и тропических стран по 5 АК (Thr, Val, Met, Ile+Leu), уступают в содержании по 11 АК (Lys, Phe, Tyr, His, Arg, Pro, Gly, Glu+Gln, Asp+Asn) и имеют достоверно более высокие значения по двум АК (Ala, Ser).

Сравнение литературных данных по аминокислотному составу цист артемии из Арала (Khajibayev et al., 2019) с собственными показателями (рис. 3) свидетельствует о том, что полученные нами данные по концентрации аминокислот в цистах Арала имеют более высокие показатели по Lys, Phe, Thr, Arg и Ser и значительно более низкие по Glu+Gln и Asp+Asn. Для свободных

Таблица 6. Содержание аминокислот (г/100г белка) в цистах артемии из разных популяций

Table 6. Amino acid contents (g/100 g protein) in *Artemia* cysts from different populations

		SPB ¹	GSL ¹	Макау ¹	Австра- лия ¹	Ита- лия ¹	<i>M</i>	<i>m</i>	<i>SD</i>	<i>Cv, %</i>	<i>t</i>
НАК	Lys	8,7	9,3	11,7	10,6	10,7	10,20	0,49	1,20	11,72	11,15↓
	Phe	10,4	8,5	5,1			8,00	1,10	2,69	33,56	2,49↓
	Leu+Ile	13,8	16,8	12,5	12,8	16,5	14,48	0,83	2,04	14,10	1,53
	Met	2,6	3,7	2,2			2,83	0,32	0,78	27,41	-0,05
	Val	5,5	5,2	5,3			5,33	0,06	0,15	2,86	-1,40
	Thr	6,0	4,8	5,2	5,5	5,5	5,40	0,18	0,44	8,18	-0,48
	Tyr	7,7	6,6	10,5			8,27	0,82	2,01	24,32	5,20↓
УАК	His	3,5	2,7	4,9	3,8	3,8	3,74	0,32	0,79	21,10	4,23↓
	Arg	9,8	9,7	11,5	10,9	9,8	10,34	0,33	0,81	7,87	4,15↓
ЗАК	Ala	4,2	4,9	4,6			4,57	0,14	0,35	7,69	-3,40↑
	Ser	7,7	5,4	4,5	5,9	5,1	5,72	0,50	1,22	21,28	-2,70↑
	Pro	4,9	5,9	5,7	5,4	5,9	5,56	0,17	0,42	7,59	2,14↓
	Gly	7,4	6	6	5,7	7,2	6,46	0,32	0,78	12,07	4,72↓
	Glu+Gln	10,2	13,5	13,1	16,3	14,5	13,52	0,91	2,23	16,49	2,91↓
	Asp+Asn	14,11	11,3	11	10,8	11,2	11,68	0,56	1,37	11,70	6,92↓
Сумма		83,6	79,7	84,5	64,3	63					

Примечание: ¹ – Seidel et al., 1980; SPB – San Pablo Bay, GSL – Great Salt Lake; черным цветом – максимальные значения, серым – минимальные; ↑ – достоверно выше ↓ – достоверно ниже данных по исследованным нами популяциям (при $p \leq 0,05$).

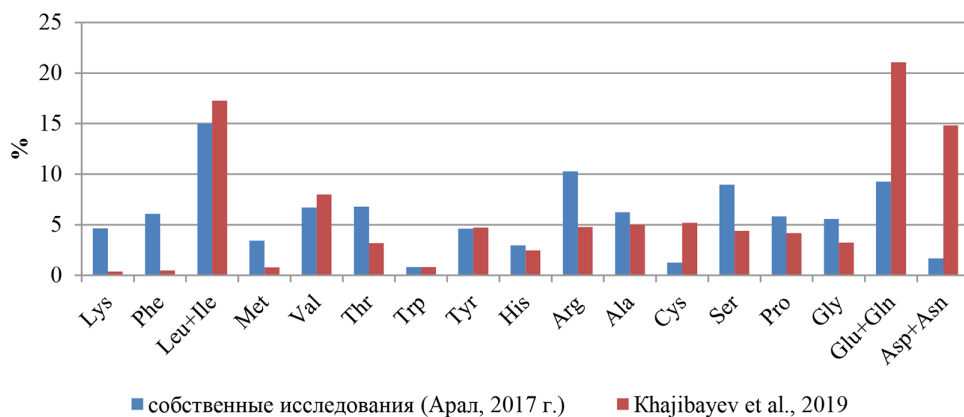


Рис. 3. Содержание аминокислот в цистах артемии из Арала

Fig. 3. Amino acid contents in *Artemia* cysts from the Aral Sea

аминокислот в цистах артемии из 12 озер Казахстана также отмечена значительная вариабельность в их содержании (в пределах 23,1–186,1 мг/100 г сухого веса, в среднем по популяциям – 68,06 мг/100 г сухих цист) (Оразова и др., 2017).

Биохимический анализ цист артемии из озер Новосибирской области показал, что из НАК в составе изученных проб преобладал Lys, среди ЗАК – Pro, при этом НАК в составе цист содержалось меньше, чем ЗАК (Дьяковская и др., 2016). В 10 озерах Западной Сибири, исследованных нами в разные годы, преобладающими НАК были Leu+Ile. Lys занимал лишь пятую позицию после Val, Thr и Phe. Среди ЗАК в наименьшем количестве был Pro. Суммарно НАК и УАК (43,03+9,91) было больше, чем ЗАК (46,1).

На рис. 4 представлены: известные предельные показатели АК (min, max); собственные данные по аминокислотам 14 популяций; литературные данные по популяциям США, Бразилии, Австралии, Италии; Арала (усредненные по нашим и литературным данным (Khajibayev et al., 2019)). Анализ полученных материалов свидетельствует о том,

что содержание аминокислот в цистах артемии исследованных нами популяций в основном не превышает известные минимальные и максимальные пределы. Отличия касаются лишь содержания Thr и Cys, которые приближены к максимально известным показателям и содержания Glu+Gln и Asp+Asn, которые приближены к минимальным значениям. В целом аминокислотный состав цист артемии азиатских популяций отличался от популяций тропиков и субтропиков (Америка, Австралия, Европа) более низким содержанием Lys, Phe, Leu+Ile, Tyr, Arg.

Анализ влияния солености на аминокислотный состав цист (см. табл. 4) показал отсутствие достоверных связей: показатели r не превышали значений 0,2 ($n=20$). Можно лишь отметить, что с увеличением солености воды в водоеме наблюдалась тенденция к снижению Lys ($r=-0,20$) и Arg ($r=-0,18$), увеличению Met ($r=0,20$) и Asn+Asp ($r=0,19$). Между суммарными показателями НАК и соленостью воды связь не обнаружена ($r=0,03$), отмечена тенденция снижения с увеличением солености показателей УАК ($r=-0,15$) и увеличения – ЗАК ($r=0,14$).

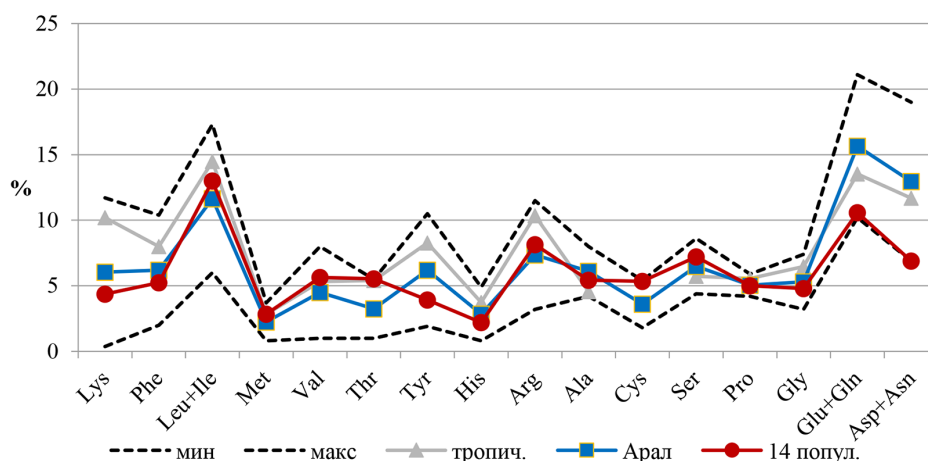


Рис. 4. Содержание аминокислот (%) в цистах артемии по литературным и собственным данным

Fig. 4. Amino acid contents (%) in *Artemia* cysts according to literature data and our own results

Известно, что соленость воды в гипергалинных артемиевых водоемах является основополагающим фактором качественных и количественных изменений в биоценозе (Wear, Haslett, 1987; Litvinenko et al., 2007, 2016 и др.). Влияние солености было отмечено и при вылуплении цист. Оказалось, что содержание свободных аминокислот и белка в цистах *A. franciscana* в условиях высокой солености значительно повышалось (Helland et al., 2000), такой же эффект наблюдался и при кормлении артемии водорослями, что свидетельствовало о влиянии диеты.

В литературе имеются сведения о влиянии АК на осмотическую регуляцию и баланс в водных жидкостях организма (Mazzarelli et al., 2015). В экспериментальных исследованиях в культуральной среде (Zdehmohseni et al., 2020) было доказано, что количество аминокислот в рачках *A. franciscana* повышается с увеличением солености от 10 до 150 г/л. При этом наибольшее количество общих аминокислот было зафиксировано в варианте с самой высокой соленостью (150 г/л). Причем наибольшие изменения среди НАК на 3 день культивирования касались Arg и Lis, на 13 день – к ним добавились Leu, Ile, Phe и Thr. Среди ЗАК наибольшие изменения были в содержании Gly+Glu на 3 день, и на 13 день к ним добавились Pro, Tyr и Asp. Подобные результаты получены для *A. franciscana* в более ранних исследованиях (Nakamura et al., 2007), а также для других гидробионтов, таких как копеподы *Calanus finmarchicus* (Lindley et al., 2011), белоногие креветки *Litopenaeus vannamei* (Shinji, Wilder, 2012). У грязевого краба *Scylla paramamosain* наибольший отклик на гипоосмотический стресс наблюдался для АК: Pro, Glu+Gly и Arg (Lu et al., 2015). Все эти данные свидетельствуют о том, что гидробионты, обитающие в разных условиях солености и трофики, могут нести информа-

цию об этом через содержание белков и тех или иных аминокислот.

Приведенные литературные данные лабораторных экспериментов свидетельствуют о значительном влиянии солености как на содержание белка, так и на аминокислотный состав различных гидробионтов, в том числе и артемии. Отсутствие таких тесных связей между аминокислотным составом в цистах артемии и соленостью воды озер в нашем исследовании, вероятно, объясняется тем, что в природных условиях, где были отобраны пробы цист, помимо солености проявляется действие других абиотических и, возможно, биотических факторов.

Заключение

Изучение внутри- и межпопуляционной изменчивости содержания белка и аминокислотного состава в декапсулированных цистах артемии разных популяций Западной Сибири, Крыма и Арала показало, что существуют перспективы использования этих данных для популяционной идентификации. Так, по содержанию белка (% от сырого вещества) и аминокислот (Glu+Gln и Asp+Asn) внутрипопуляционная изменчивость была в большинстве случаев меньше межпопуляционной.

В аминокислотном составе цист для некоторых популяций были обнаружены достоверные различия. Так, цисты озер Ульжай, Невидим, Эбейты, Сорочье достоверно отличались по содержанию отдельных аминокислот при сравнении с общей совокупностью данных по всем популяциям. При этом по 8 популяциям с данными только за один год исследований анализ не проводили. Однако в цистах оз. Гашково было обнаружено наибольшее содержание His, в цистах оз. Б. Яровое – Lys и Arg, а в оз. Сиваш – Ala, в Арале – Phe, Leu и Ile, Met, Val, Thr, Tyr, Ser

и Gly. В цистах оз. Яшалтинское обнаружено наименьшее содержание Cys, в Сиваше – Met, в Арале – Asp+Asn.

Аминокислотный состав цист артемии азиатских популяций отличался от популяций тропиков и субтропиков более низким содержанием Lys, Phe, Leu+Ile, Tyr, Arg.

Поскольку цисты артемии используются для кормления личинок рыб и ракообразных, важным является содержание в них незаменимых и условно-заменимых аминокислот. В среднем по цистам исследованных популяций на эти аминокислоты приходится 55 %

от всего аминокислотного состава. Однако имеются лидеры – с содержанием до 61–62 %. Это цисты из озер Кулундинское, Кучукское, Б. Яровое и Арал.

Таким образом, биохимический состав цист артемии позволяет в некоторой степени идентифицировать их популяционную принадлежность и может использоваться наряду с другими методами. Для более точных заключений необходимо расширить ряд данных, включающих биохимию цист не только в разных водоемах, но и в одном водоеме в различные сроки исследования.

Список литературы / References

Аникина И. Н., Макарова О. Г., Кутателадзе Г. Р. (2023) Определение аминокислотного состава субстанции, полученной из цист рачка *Artemia salina*. *Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Химия. Биология. Фармация*, 4: 5–10 [Anikina I. N., Makarova O. G., Kutateladze G. R. (2023) Analysis of the amino acid composition of a substance obtained from *Artemia salina* cyst. *Proceedings of Voronezh State University. Series: Chemistry. Biology. Pharmacy* [Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Khimiya. Biologiya. Farmatsiya], 4: 5–10 (in Russian)]

Артемия в гипергалинных водоемах России: география, биоразнообразие, экология, биология и практическое использование (2024) Литвиненко Л. И., Корентович М. А., Бойко Е. Г., Литвиненко А. И., Зенкович П. А. Тюмень, Государственный аграрный университет Северного Зауралья, 364 с. [*Artemia in hyperhaline water bodies of Russia: geography, biodiversity, ecology, biology, and practical use* (2024) Litvinenko L. I., Korentovich M. A., Boyko E. G., Litvinenko A. I., Zenkovich P. A. Tyumen, State Agrarian University of the Northern Trans-Urals, 364 p. (in Russian)]

Бойко Е. Г., Литвиненко Л. И., Мюге Л. Н., Мюге Н. С. (2023) Оценка популяционно-генетической структуры артемии в водоемах северной части Евразийского гаплотипного комплекса. *АПК: Инновационные технологии*, 4: 6–17 [Boiko E. G., Litvinenko L. I., Muge L. N., Muge N. S. (2023) The evolution of the population-genetic structure of *Artemia* in the water reservoirs of the northern part of the eurasian haplotype complex. *AIC: Innovative Technologies* [АПК: Innovatsionnye tekhnologii], 4: 6–17 (in Russian)]

Верещагин А. Л., Баташов Е. С. (2008) Изучение жирнокислотного состава цист *Artemia* sp., обитающих в соленых озерах Алтайского края. *Производные хитозана и стимуляторы роста в сельском хозяйстве. Материалы 5-й Межрегиональной научно-практической конференции*. Барнаул, АлтГТУ, с. 10–13 [Vereshchagin A. L., Batashov E. S. (2008) The study of the fatty acid composition of cysts *Artemia* sp., found in salt lakes of the Altai territory. *Chitosan derivatives and growth stimulants in agriculture. Proceedings of the 5th Interregional Scientific and Practical Conference*. Barnaul, Altai State Technical University, p. 10–13 (in Russian)]

ГОСТ 7636–85 (2010) *Рыба, морские млекопитающие, морские беспозвоночные и продукты их переработки. Методы анализа*. Москва, Стандартинформ, 124 с. [State Standard 7636–85 (2010) *Fish, marine mammals, invertebrates and products of their processing. Methods of analysis*. Moscow, Standartinform, 124 p. (in Russian)]

Дьяковская Е. Э., Морузи И. В., Пищенко Е. В. (2016) Биохимический анализ цист *Artemia* гипергалинных озер Купинского района Новосибирской области. *Рыбоводство и рыбное хозяйство*, 8: 24–32 [Djakovsky E. E., Moruzi I. V., Pishchenko E. V. (2016) Biochemical analysis of cysts *Artemia* hypersaline lakes of Kupinsky area of the Novosibirsk region. *Fish Breeding and Fisheries* [Rybovodstvo i rybnoe khozyaistvo], 8: 24–32 (in Russian)]

Егоркина Г. И., Павлова Е. К., Верещагин А. Л., Бычин Н. В., Кириллов В. В., Романова Н. С. (2008) К вопросу об идентификации партеногенетических популяций артемии в сибирском регионе. *Вестник Алтайского государственного аграрного университета*, 6: 44–47 [Yegorkina G. I., Pavlova Y. K., Vereshchagin A. L., Bychin N. V., Kirillov V. V., Romanova N. S. (2008) On identification of *Artemia* parthenogenetic populations in Siberian region. *Bulletin of Altai State Agrarian University* [Vestnik Altaiskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta], 6: 44–47 (in Russian)]

Залевская И. Н., Брехова Т. П., Руднева И. И., Шайда В. Г. (2017) Характеристика цист артемии из трех крымских озер евпаторийской группы. *Актуальные проблемы биоразнообразия и природопользования. Материалы Всероссийской научно-практической конференции (Керчь, 26 сентября – 1 октября 2017 г.)*. Симферополь, ИТ «АРИАЛ», с. 329–334 [Zalevskaya I. N., Brekhova T. P., Rudneva I. I., Shaida V. G. (2017) Characteristics of *Artemia* cysts from three Crimean lakes of the Eupatoria group. *Current issues of biodiversity and nature management. Proceedings of the All-Russian Scientific and Practical Conference (Kerch, September 26 – October 1, 2017)*. Simferopol, ARIAL, p. 329–334 (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* [Trudy VNIRO], 178: 150–171 (in Russian)]

Колмаков В. И., Колмакова А. А. (2020) Аминокислоты в перспективных кормах для аквакультуры рыб: обзор экспериментальных данных. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 13(4): 424–442 [Kolmakov V. I., Kolmakova A. A. (2020) Amino acids in prospective feeds for fish aquaculture: a review of experimental data. *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 13(4): 424–442 (in Russian)]

Ксяомей В., Катанья Ф., Думс Ф., Ван Стаппен Ж., Нассенс Э., Соржелос П., Босси П. (2004) Идентификация коммерческих образцов цист галофильного рачка *Artemia* методом RFLP-анализа митохондриальной RDNA. *Сборник докладов международного научно-исследовательского семинара «Биоразнообразие артемий в странах СНГ: современное состояние ее запасов и их использование»*. Тюмень, Госрыбцентр, с. 155–158 [Xiaomei V., Catania F., Dooms F., Van Stappen J., Nassens E., Sorgelos P., Bossi P. (2004) Identification of commercial samples of cysts of the halophilic crustacean *Artemia* by RFLP analysis of mitochondrial RDNA. *Collection of reports of the international research seminar Biodiversity of Artemia in the CIS countries: the current state of its reserves and their use*. Tyumen, Gosrybcenter, p. 155–158 (in Russian)]

Литвиненко Л.И., Бойко Е.Г., Куцанов К.В., Герасимов А.Г., Разова Л.Ф., Побединцева М.А., Литвиненко А.И. (2018) К вопросу идентификации популяционной принадлежности артемии водоемов России по цистам. *Вестник рыбохозяйственной науки*, 5(1): 4–25 [Litvinenko L.I., Boyko E.G., Kutsanov K.V., Gerasimov A.G., Razova L.F., Pobeditseva M.A., Litvinenko A.I. (2018) On matters of identification of the population of *Artemia* in waters of Russia by cysts. *Bulletin of Fisheries Science* [Vestnik rybokhozyaistvennoi nauki], 5(1): 4–25 (in Russian)]

Матвеева З.С. (2003) Изучение биохимического состава цист *Artemia salina* из различных географических источников. *Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. Серия «Биология»*, 16(2): 131–133 [Matveyeva Z.S. (2003) Study of biochemical composition in the eggs of artemia from different geographical places. *Scientific Notes of the V.I. Vernadsky Taurida National University. Series “Biology”* [Uchenye zapiski Tavricheskogo natsional'nogo universiteta im. V.I. Vernadskogo. Seriya «Biologiya»], 16(2): 131–133 (in Russian)]

Методические рекомендации по оценке запаса 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) Москва, ВНИРО, 50 с. [Methodological recommendations for evaluating stocks 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), 50 p. (in Russian)]

МУ 04–38–2009 (2014) *Корма, комбикорма и сырье для их производства. Методика измерений массовой доли аминокислот методом капиллярного электрофореза с использованием системы капиллярного электрофореза «Капель»*. Санкт-Петербург, ООО «Люмэкс-маркетинг», 52 с. [Methodological guidelines 04–38–2009 (2014) *Feed, compound feed, and raw materials for their production. Methodology for measuring the mass fraction of amino acids by capillary electrophoresis using the Kapel capillary electrophoresis system*. St. Petersburg Lumex-Marketing LLC, 52 p. (in Russian)]

Мусаев А.К., Мирабдуллаев И.М. (2020) Развитие популяции артемии Аральского моря. *Архивариус*, 7: 4–8 [Musaev A.K., Mirabdullaev I.M. (2020) Development of the *Artemia* population of the Aral Sea. *Archivist* [Arkhivarius], 7: 4–8 (in Russian)]

Оразова С.Б., Шарাপова Л.И., Кайрат Б.К., Сержанова С.С., Омирбекова Н.Ж. (2017) Биохимический анализ биомассы рачка *Artemia* sp. и его цист из популяций некоторых соляных озер Павлодарской области. *Вестник КазНУ. Серия биологическая*, 73(4): 104–114 [Orazova S.B., Sharapova L.I., Kairat B.K., Serzhanova S.S., Omirbekova N. Zh. (2017) Biochemical analysis of biomass and cysts of brine shrimp *Artemia* sp. from some salt lakes of the Pavlodar area populations. *KazNU Bulletin. Biological Series* [Vestnik KazNU. Seriya biologicheskaya], 73(4): 104–114 (in Russian)]

Оразова С.Б., Шарাপова Л.И. (2018) Биохимический состав артемии в заливах Большого Аральского моря. *Рыбоводство и рыбное хозяйство*, 11: 21–25 [Orazova S.B., Sharapova L.I. (2018) Biochemical composition *Artemia* in the bays of the Great Aral. *Fish Breeding and Fisheries* [Rybovodstvo i rybnoe khozyaistvo], 11: 21–25 (in Russian)]

Руднева И.И. (1987) Оценка качества цист озера Сиваш. *Рыбное хозяйство*, 3: 30–31 [Rudneva I.I. (1987) Assessment of the quality of cysts from Lake Sivash. *Fisheries* [Rybnoe khozyaistvo], 3: 30–31 (in Russian)]

Руднева И. И. (1991) *Артемия. Перспективы использования в народном хозяйстве*. Киев, Наукова Думка, 144 с. [Rudneva I. I. (1991) *Artemia. Prospects for use in the national economy*. Kyiv, Naukova dumka, 144 p. (in Russian)]

Руднева И. И., Щепкина А. М. (1990) Химический состав цист артемии из различных источников. *Рыбное хозяйство*, 5: 59–60 [Rudneva I. I., Shchepkina A. M. (1990) Chemical composition of *Artemia* cysts from various sources. *Fisheries* [Rybnое khozyaistvo], 5: 59–60 (in Russian)]

Смирнов Д. Ю., Аганесова Л. О. (2016) Морфологические характеристики цист и науплиусов крымских артемий *Artemia* spp. (Branchiopoda: Anostraca). *Морские биологические исследования: достижения и перспективы. Сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, приуроченной к 145-летию Севастопольской биологической станции (Севастополь, 19–24 сентября 2016 г.). Том 3*. Гаевская А. В. (Ред.) Севастополь, ЭКОСИ-Гидрофизика, с. 436–438 [Smirnov D. Yu., Aganesova L. O. (2016) Morphological characteristics of cysts and nauplii of Crimean brine shrimp, *Artemia* spp. (Branchiopoda: Anostraca). *Marine biological research: achievements and perspectives. Proceedings of All-Russian Scientific-Practical Conference with International Participation dedicated to the 145th anniversary of Sevastopol Biological Station (Sevastopol, 19–24 September, 2016). Volume 3*. Gaevskaya A. V. (Ed.) Sevastopol, EKOSI-Gidrofizika, p. 436–438 (in Russian)]

Старовойтова Д. А., Бурмистрова О. С. (2017) Размеры цист популяций артемии разнотипных озер Кулундинской низменности. *Известия Алтайского отделения Русского географического общества*, 4: 84–92 [Starovoitova D. A., Burmistrova O. S. (2017) Size of *Artemia* cysts in different lakes of Kulunda Lowland. *Bulletin of the Altay Branch of the Russian Geographical Society* [Izvestiya Altaiskogo otdeleniya Russkogo geograficheskogo obshchestva], 4: 84–92 (in Russian)]

Asem A., Eimanifar A., Sun S.-C. (2016) Genetic variation and evolutionary origins of parthenogenetic *Artemia* (Crustacea: Anostraca) with different ploidies. *Zoologica Scripta*, 45(4): 421–436

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

Bengtson D. A., Léger P., Sorgeloos P. (1991) Use of *Artemia* as a food source for aquaculture. *Artemia biology*. Boca Raton, CRC Press, p. 255–285

Ben Naceur H., Ben Rejeb Jenhani A., Romdhane M. S. (2010) Variability of *Artemia salina* cysts from Sabkhet El Adhibet (southeast Tunisia) with special regard to their use in aquaculture. *Inland Water Biology*, 3(1): 70–78

Cheban L., Khudiyi O., Prusińska M., Duda A., Khuda L., Wiszniewski G., Kushniryk O., Kapusta A. (2020) Survival, proximate composition, and proteolytic activity of *Artemia salina* bioencapsulated with different algal monocultures. *Fisheries & Aquatic Life*, 28(4): 205–215

Egorkina G. I., Romanova N. S., Bender Yu. A. (2012) Micromorphology of cyst chorion surface in *Artemia* parthenogenetic races of West Siberia: its functional and ecological importance. *Advances in zoology research. Volume 1*. Jenkins O. P. (Ed.) New York, Nova Science Publishers, Inc., p. 135–154

Helland S., Triantaphyllidis G. V., Fyhn H. J., Evjen M. S., Lavens P., Sorgeloos P. (2000) Modulation of the free amino acid pool and protein content in populations of the brine shrimp *Artemia* spp. *Marine Biology*, 137(5–6): 1005–1016

Hoa V.N., Hong Van N.T. (2019) *Principle of Artemia culture in solar saltworks*. Hoa V.N., Lam P.K. H. (Eds.) Ho Chi Minh City, Agriculture Publishing House, 219 p.

Khajibayev Q.G., Olimjonov Sh. S., Oshchepkova Y.I., Berdimbetova G.E. (2018) Determination of the quality and chemical composition of the Aral Sea *Artemia* cysts. *Science and Education in Karakalpakstan*, 4: 22–27

Khajibayev Q., Berdimbetova G., Qarlibayeva B., Oshchepkova Y. (2019) Determination of amino acids buffer of soluble proteins of the Aral sea *Artemia* cyst. *Chemistry and Chemical Engineering*, 2019(4): 25

Lindley L.C., Phelps R.P., Davis D.A., Cummins K.A. (2011) Salinity acclimation and free amino acid enrichment of copepod nauplii for first-feeding of larval marine fish. *Aquaculture*, 318(3–4): 402–406

Litvinenko L.I., Kozlov A.V., Kovalenko A.I., Bauer D.S. (2007) Salinity of water as a factor to determine the development of the brine shrimp *Artemia* populations in Siberian lakes. *Hydrobiologia*, 576(1): 95–101

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

Litvinenko L.I., Litvinenko A.I., Boyko E.G. (2024) *Artemia* in lakes in the Russian Federation. *Manual on Artemia production and use. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Papers, No. 702*. Van Stappen G., Sorgeloos P., Rombaut G. (Eds.) Rome, FAO, p. 32–36

Liu X., Zhang J., Ni F., Dong X., Han B., Han D., Ji Z., Zhao Y. (2010) Genome wide exploration of the origin and evolution of amino acids. *BMC Evolutionary Biology*, 10(1): 77

Lu J.Y., Shu M.A., Xu B.P., Liu G.X., Ma Y.Z., Guo X.L., Liu Y. (2015) Mud crab *Scylla paramamosain* glutamate dehydrogenase: molecular cloning, tissue expression and response to hyposmotic stress. *Fisheries Science*, 81(1): 175–186

Manual on Artemia production and use. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Papers, No. 702 (2024) Van Stappen G., Sorgeloos P., Rombaut G. (Eds.) Rome, FAO, 190 p.

Mazzarelli C.C. M., Santos M.R., Amorim R.V., Augusto A. (2015) Effect of salinity on the metabolism and osmoregulation of selected ontogenetic stages of an amazon population of *Macrobrachium amazonicum* shrimp (Decapoda, Palaemonidae). *Brazilian Journal of Biology*, 75(2): 372–379

Moruzi I.V., Vesnina L.V., Tokarev V.S., Pishchenko E.V., Djakovskay E.E., Kropachev D.V., Farhod R.M., Bibikov I.V. (2017) Biochemical composition of *Artemia* cysts used as food for juvenile fish from different hypersaline lakes of the Altai Territory. *Ekoloji*, 26(102): 1–4

Munoz J., Gomez A., Green A.J., Figuerola J., Amat F., Rico C. (2010) Evolutionary origin and phylogeography of the diploid obligate parthenogen *Artemia parthenogenetica* (Branchiopoda: Anostraca). *PLoS ONE*, 5(8): e11932

Nakamura K., Iwaizumi K., Yamada S. (2007) Hemolymph patterns of free amino acids in the brine shrimp *Artemia franciscana* after three days starvation at different salinities. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 147(1): 254–259

Peykaran Mana N., Vahabzadeh H., Seidgar M., Hafezieh M., Pourali H.R. (2014) Proximate composition and fatty acids profiles of *Artemia* cysts, and nauplii from different geographical regions of Iran. *Iranian Journal of Fisheries Sciences*, 13(3): 761–775

Seidel C.R., Kryznowek J., Simpson K.L. (1980) International study on *Artemia*: XI. Amino acid composition and electrophoretic protein patterns of *Artemia* from five geographical locations. *The brine shrimp Artemia: proceedings of the International Symposium on the brine shrimp Artemia salina, Corpus Christi, Texas, USA, August 20–23, 1979. 3. Ecology, culturing, use in aquaculture.* Persone G., Sorgeloos P., Roels O., Jaspers E. (Eds.) Wetteren, Universa Press, p. 376–382

Shinji J., Wilder M.N. (2012) Dynamics of free amino acids in the hemolymph of Pacific whiteleg shrimp *Litopenaeus vannamei* exposed to different types of stress. *Fisheries Science*, 78(6): 1187–1194

Sorgeloos P., Dhert P., Candreva P. (2001) Use of the brine shrimp, *Artemia* spp., in marine fish larviculture. *Aquaculture*, 200(1–2): 147–159

Triantaphyllidis G.V., Abatzopoulos T.J., Sorgeloos P. (1998) Review of the biogeography of the genus *Artemia* (Crustacea, Anostraca). *Journal of Biogeography*, 25(2): 213–226

Watanabe T., Oowa F., Kitajima C., Fujita S. (1978) Nutritional quality of the brine shrimp *Artemia salina* as a living feed from the view point of essential fatty acids. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 44(10): 1115–1121

Watanabe T., Kiron V. (1994) Prospects in larval fish dietetics. *Aquaculture*, 124(1–4): 223–251

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. 3. Ecology, culturing, use in aquaculture. Proceedings of the Second International Symposium on the brine shrimp Artemia.* Sorgeloos P., Bengtson D.A., Declair W., Jaspers E. (Eds.) Wetteren, Universa Press, p. 101–126

Zdehmohseni B., Zakeri M., Yavari V., Haghi M. (2020) Effects of different salinities on amino acid profile in *Artemia franciscana*. *Aquaculture Research*, 51(8): 3443–3451

EDN: RDONTS

УДК 574.55:574.583(285.2:212.3)

Interannual Variability of Secondary Production Based on Long-Term Zooplankton Studies in a Subarctic Lake

Larisa F. Litvinchuk and Alexey A. Maximov*
*Zoological Institute of Russian Academy of Sciences
Saint-Petersburg, Russian Federation*

Received 10.03.2025, received in revised form 26.05.2025, accepted 20.06.2025

Abstract. Despite a long tradition of production studies in freshwater ecosystems, the interannual dynamics of secondary production remains poorly understood, because long-term monitoring programs focus mainly on structural changes. This study estimates the interannual variability of zooplankton abundance, biomass and production in a small subarctic lake using observations from 2002 to 2023, and examines its relationship with primary production (chlorophyll “a”) and meteorological drivers. Samples were collected during the open-water period (May–October), typically three times per year: May–June, July and September. Production was calculated using the physiological method. The zooplankton community comprised 31 species across three groups: rotifers (11 species), copepods (6 species) and cladocerans (14 species). Abundance and biomass varied widely, with maximum and minimum values differing by a factor of three. No clearly expressed long-term trend was detected in any quantitative zooplankton parameter over the study period. Peak biomass and production coincided with the mass development of the rotifer *Asplanchna priodonta* in 2011. Zooplankton production negatively correlated with air temperature during freeze-up and with the North Atlantic Oscillation index (1-year lag) and positively correlated with chlorophyll “a” concentration (2-year lag). The productivity increase following severe winters is likely linked to more favourable overwintering conditions for planktonic organisms, as early ice formation prevents water cooling. A 1–2-year delay in zooplankton response to environmental changes may reflect internal community processes, such as interspecific competition and predator-prey relationships.

Keywords: water ecosystems, climate variability, small lakes, long-term dynamics, North Atlantic Oscillation, northern lakes.

Acknowledgements. The work was carried out at the White Sea Biological Station of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences. The authors thank O. B. Maximova (VNIRO, St. Petersburg)

© 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: alexeymaximov@mail.ru

ORCID: 0000-0001-9624-1359 (Litvinchuk L.); 0000-0002-8581-6994 (Maximov A.)

for determining the chlorophyll concentration. The work was supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (No. 125012800888–5 and 125012800889–2) and the grant “Fund Collections of the Zoological Institute”.

Citation: Litvinchuk L. F., Maximov A. A. Interannual variability of secondary production based on long-term zooplankton studies in a subarctic lake. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2026, 19(1), 153–169 EDN: RDONTS



Межгодовая изменчивость вторичной продукции по результатам долговременных исследований зоопланктона субарктического озера

Л. Ф. Литвинчук, А. А. Максимов

*Зоологический институт Российской академии наук
Российская Федерация, Санкт-Петербург*

Аннотация. Несмотря на длительную историю исследований продукции в пресных водах, межгодовая динамика вторичной продукции до сих пор изучена недостаточно, поскольку программы долговременного мониторинга отслеживают преимущественно изменения структурных характеристик. Цель данной работы – на основе данных многолетних (2002–2023 гг.) наблюдений, проведенных на небольшом субарктическом озере, оценить межгодовую изменчивость численности, биомассы и продукции зоопланктона; выявить ее связь с первичной продукцией (хлорофиллом «a») и метеорологическими факторами. Пробы отбирали в период открытой воды (май – октябрь), как правило, 3 раза в год: в мае–июне, июле и сентябре. Продукцию рассчитывали физиологическим методом. В составе зоопланктона обнаружен 31 вид, относящийся к следующим группам: коловратки (11 видов), веслоногие и ветвистоусые ракообразные (6 и 14 видов соответственно). Численность и биомасса варьировались в широких пределах. Максимальные и минимальные величины различались примерно в 3 раза. Четко выраженная многолетняя тенденция в изменении всех количественных характеристик зоопланктона на протяжении периода исследований отсутствовала. Наиболее высокая биомасса и продукция были приурочены к массовому развитию коловратки *Asplanchna priodonta* в 2011 г. Продукция зоопланктона отрицательно коррелировала с температурой воздуха в период ледостава и индексом Североатлантического колебания (лаг 1 год) и положительно с концентрацией хлорофилла «a» (лаг 2 года). Повышение продуктивности после суровых зим, очевидно, связано с более благоприятными условиями для зимовки планктонных организмов: в суровые зимы раннее замерзание озера препятствует выхолаживанию водной массы. Запаздывание на 1–2 года реакции зоопланктона на изменения внешней среды, по-видимому, объясняется внутренними процессами в озерных сообществах, такими как межвидовая конкуренция и отношения хищник – жертва.

Ключевые слова: водные экосистемы, изменчивость климата, малые озера, многолетняя динамика, Североатлантическое колебание, северные озера.

Благодарности. Работа выполнена на Беломорской биологической станции ЗИН РАН. Авторы благодарят О. Б. Максимова (ВНИРО, Санкт-Петербург) за определение концентрации хлорофилла. Работа поддержана Министерством науки и высшего образования Российской Федерации (№ 125012800888–5 и 125012800889–2) и грантом «Фондовые коллекции Зоологического института».

Цитирование: Литвинчук Л. Ф. Межгодовая изменчивость вторичной продукции по результатам долговременных исследований зоопланктона субарктического озера / Л. Ф. Литвинчук, А. А. Максимов // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(1). С. 153–169. EDN: RDONTS

Введение

История изучения вторичной продукции водных животных насчитывает уже более 100 лет. Теоретические основы продукционной гидробиологии были заложены Г. Г. Винбергом в первой половине прошлого века (Рижинашвили, 2021). Особенно большое количество продукционных исследований было выполнено в рамках Международной биологической программы. К настоящему времени накоплен огромный материал, обобщенный в серии обзорных работ (Иванова, 1973; Waters, 1977; Benke, 2010; Алимов и др., 2013). Несмотря на успехи продукционной биологии, межгодовая изменчивость вторичной продукции до сих пор изучена недостаточно, поскольку программы долговременного мониторинга отслеживают преимущественно изменения структурных характеристик, таких как видовое разнообразие, численность и биомасса. По мнению ряда авторов, использование продукционных расчетов при интерпретации данных мониторинга повысит уровень нашего понимания функционирования и динамики водных экосистем (Dolbeth et al., 2012; Layman, Rypel, 2020).

Зоопланктон – важный биоиндикатор изменений водной среды, который широко используется в мониторинге состояния водных экосистем при оценке последствий антропогенного эвтрофирования и загрязнения водоёмов (Кулаков, 2017; Кучко и др., 2018; Mashkova et al., 2021; Деревенская, 2025), проведения гидротехнических работ и природоохранных

мероприятий (Setubal, Riccardi, 2020; Вежновец и др., 2024). Результаты многолетних исследований зоопланктона также часто используются в качестве показателя климатических изменений (Lehtovaara et al., 2014; Primo et al., 2023; Вежновец, 2024; Caroni et al., 2025). В частности, в высокоширотных и высокогорных регионах структура и сезонная динамика зоопланктонного сообщества тесно связаны с продолжительностью ледового периода, чутко реагируя на потепление климата (Beaver et al., 2019; Loria et al., 2020). При интерпретации данных мониторинга зоопланктона водоемов севера европейского континента для характеристики климатических условий в зимний период часто используют индекс Североатлантического колебания (Primo et al., 2023; Rousi et al., 2024).

Вышеперечисленные исследования основаны на традиционных структурных характеристиках зоопланктонного сообщества. Продукция зоопланктона считается более чувствительным индикатором изменений внешней среды по сравнению с его численностью и биомассой (Dias et al., 2024; Roucaute et al., 2024), в связи с чем многие авторы рекомендуют включить определение вторичной продукции зоопланктона в программы экологического мониторинга (Setubal et al., 2020; Dias et al., 2024). Между тем продукционные исследования зоопланктона, выполненные на базе многолетних наблюдений, все еще немногочисленны (Primo et al., 2023).

Цель данной работы – на основе данных многолетних (2002–2023 гг.) наблюдений, проведенных на небольшом субарктическом озере, оценить и сравнить межгодовые изменения численности, биомассы и продукции зоопланктона, а также выявить их связь с межгодовой изменчивостью первичной продукции (хлорофилла «а») и метеорологических факторов.

Материалы и методы

Озеро Кривое – небольшой (0,5 км²) олиготрофный водоем, расположенный в Северной Карелии в 30 км южнее полярного круга. Средняя глубина озера – 12 м, максимальная достигает 32 м. Озеро окружено скалами, покрытыми лишайниками и редкой лесной растительностью. Постоянное население на водосборе отсутствует. В озеро впадает ручей, несущий гумифицированную воду из соседнего оз. Круглое и торфяного болота. Озеро Кривое – димиктический водоем. Период ледостава длится с ноября до конца мая. В летнее время формируется слой эпилимниона (0–5 м), ниже которого температура быстро снижается. Слой воды глубже 15 м характеризуется постоянно низкой температурой (около 4–6 °С) в течение всего года. На протяжении большей части года воды озера насыщены кислородом (60–100 %), только в придонном горизонте наиболее глубокого участка к концу ледостава (в апреле–мае) отмечались гипоксично-аноксичные условия. После таяния льда в мае вся водная толща быстро насыщалась кислородом (Биологическая..., 1975; Максимов и др., 2023а).

В данной работе использовали сборы зоопланктона, проведенные на станции, расположенной в наиболее глубокой части озера (глубина около 30 м), в конце мая – начале июня (сразу после вскрытия озера), в июле и сентябре. Для этих дат имелся непрерывный ряд

наблюдений с 2002 по 2023 г. Зоопланктон отбирали путем облова сетью Джеди (диаметр верхнего кольца 18 см, размер ячеек 0,082 мм) горизонтов 0–5, 5–15 и 15–30 м. Пробы фиксировали 4 %-ным формалином. Численность и биомассу зоопланктона определяли по стандартной методике (Методические..., 1984). Поскольку целью работы был анализ межгодовой динамики, рассчитали средние величины численности и биомассы для сезона, когда проводили наблюдения.

Продукцию рассчитывали физиологическим методом. Необходимые для этого уравнения и коэффициенты были заимствованы из литературы (Сушения, 1972; Методические..., 1984). Определение трат на обмен у животных проводили по скорости потребления кислорода при помощи следующих уравнений: $Q_R = 0,106W^{0,796}$ и $Q_C = 0,125W^{0,759}$, где Q_R и Q_C – скорость потребления кислорода (Q , мл O_2 /экз. час) коловраток и ракообразных планктона соответственно, W – масса тела (г). При этом вводилась температурная поправка с помощью коэффициента $Q_{10} = 2,25$. Величину коэффициента использования ассимилированной пищи на рост (K_2) для copepod приняли равной 0,20, для ветвистоусых ракообразных – 0,3, для коловраток – 0,4. Величины продукции и трат на обмен были выражены в эквивалентных единицах массы органического углерода, приняв, что 1 мг углерода соответствует 3,15 мг кислорода (Алимов и др., 2013). Данные по продукции и тратам на обмен в даты отбора проб использовали для расчета суммарных показателей для всего сезона. При этом данные разных лет были приведены к одному расчетному периоду продолжительностью 122 дня (с 1 июня по 30 сентября).

При расчете продукции отдельно была выделена группа видов, способных к хищному питанию. Последние представлены в оз.

Кривое коловратками *Asplanchna priodonta* Gosse, веслоногим ракообразным *Cyclops scutifer* Sars и хищной клadoцерой *Polyphemus pediculus* (Linnaeus) (Litvinchuk et al., 2023). Для наиболее многочисленных *A. priodonta* и *C. scutifer* характерен смешанный характер питания. Поскольку доля животной пищи в рационе этих видов точно неизвестна и, по-видимому, варьируется по годам, мы решили отказаться от учета рациона хищников при расчете продукции зоопланктонного сообщества. В данной статье под продукцией зоопланктона понимается сумма величин продукции всех входящих в него видов.

Для оценки взаимодействия между мирными видами и факультативными хищниками рассчитывали коэффициенты корреляции Пирсона между количественными (численность и биомасса) и продукционно-энергетическими характеристиками (траты на обмен и продукция) этих двух трофических групп. Коэффициенты корреляции Пирсона также использовали для оценки связи межгодовой изменчивости характеристик зоопланктона с факторами внешней среды. Поскольку биологические явления часто реагируют с запаздыванием на изменения среды, при расчетах корреляции применялся также сдвиг ряда вперед на 1–2 года. Для характеристики климатических условий во время исследований использованы зимний (декабрь–март) индекс Североатлантического колебания (Hurrell et al., 2003) и данные по среднемесячной температуре приземного воздуха на ближайшей метеостанции в пос. Умба. Величины индекса Североатлантического колебания были получены с сайта Секции анализа климата Национального центра атмосферных исследований США (<https://climatedataguide.usgcrp.gov/>; доступ к сайту осуществлен 22 января 2024 г.). Данные метеостанции заимствованы

с веб-портала «Погода и климат» (<http://www.pogodaiklimat.ru/history/22312.htm>). Были рассчитаны средняя температура воздуха в период открытой воды (июнь–октябрь), в период ледостава (декабрь–апрель), в ноябре (формирование ледового покрова) и мае (вскрытие озера). Средняя концентрация хлорофилла «a» на исследованной станции в слое эпилимниона в период открытой воды использовалась в качестве показателя первичной продукции и количественного развития фитопланктона. Данные по хлорофиллу за 2002–2017 гг. были опубликованы ранее (Maximov et al., 2021), за более поздние годы были любезно предоставлены О.Б. Максимовой. Расчеты проводили с помощью программ Microsoft Excel 2016 и Statistica 12.

Результаты

В составе зоопланктона озера обнаружен 31 вид, относящийся к следующим группам: коловратки (11 видов), веслоногие и ветвистоусые ракообразные (6 и 14 видов соответственно). Большинство видов встречалось редко и в незначительных количествах. Основу биомассы составляли копеподы *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg), *C. scutifer*, ветвистоусые ракообразные *Daphnia cristata* Sars, *Ceriodaphnia pulchella* Sars, *Bosmina longirostris* (O. F. Müller), *P. pediculus* и коловратки *A. priodonta* (рис. 1), на долю которых в общей сложности приходилось около 98 % суммарной биомассы зоопланктона. По численности, кроме этих семи видов, заметную роль играли также коловратки *Conochilus unicornis* Rousset, *Kellicottia longispina* (Kellicott) и *Polyarthra* spp. (рис. 2).

Максимальные и минимальные величины численности и биомассы зоопланктона различались примерно в 3 раза. Наиболее высокая численность наблюдалась в первые годы исследования за счет развития мелких

коловраток. Максимум биомассы был приурочен к массовому развитию коловратки *A. priodonta* в 2011 г. Минимум численности и минимум биомассы совпадали, они были отмечены в 2010 г. (рис. 1 и 2).

Наиболее высокие траты на обмен и продукция зоопланктона также были связаны со вспышкой численности *A. priodonta* в 2011 г. (рис. 3 и 4). Четко выраженная многолетняя тенденция в изменении всех

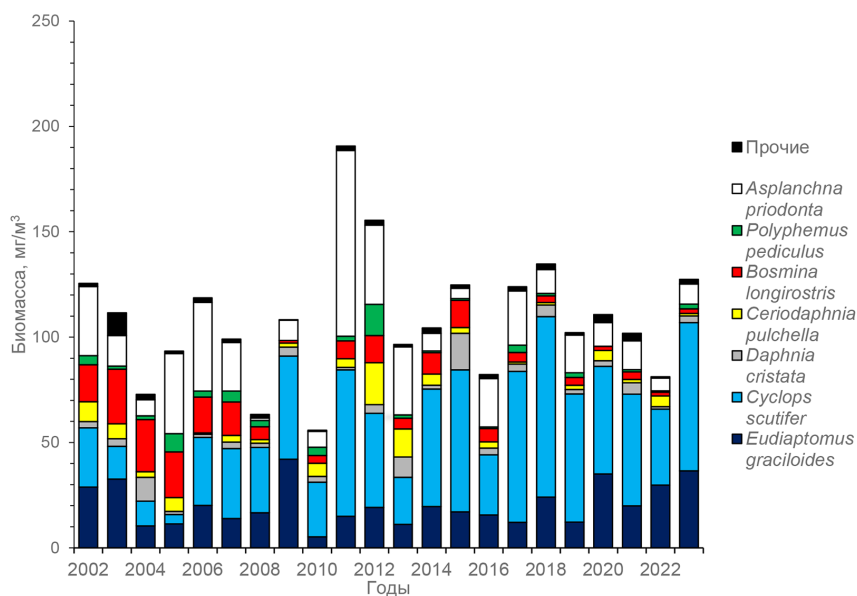


Рис. 1. Средняя биомасса (mg/m^3) зоопланктона в июне–сентябре в оз. Кривое в 2002–2023 гг.

Fig. 1. Average biomass (mg/m^3) of zooplankton during June–September in Lake Krivoe, 2002–2023

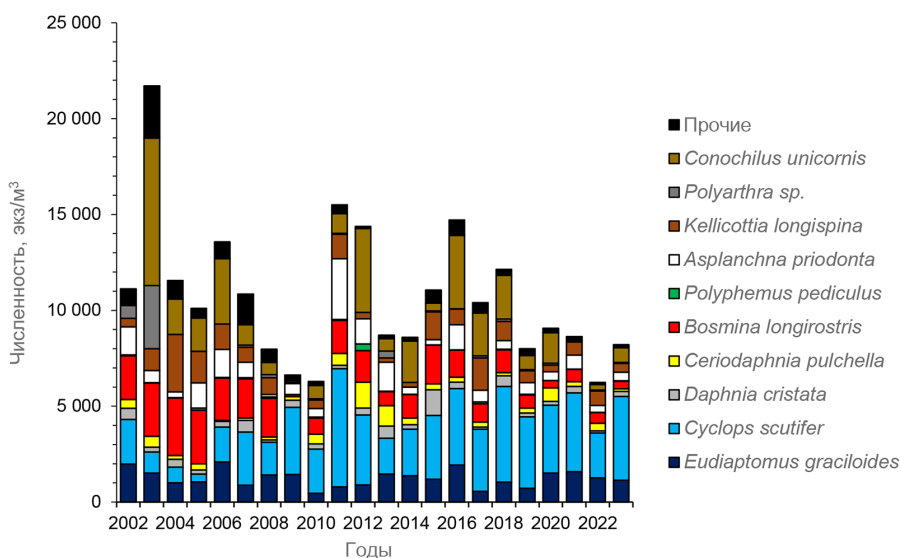


Рис. 2. Средняя численность ($\text{экз.}/\text{m}^3$) зоопланктона в июне–сентябре в оз. Кривое в 2002–2023 гг.

Fig. 2. Average abundance ($\text{ind.}/\text{m}^3$) of zooplankton during June–September in Lake Krivoe, 2002–2023

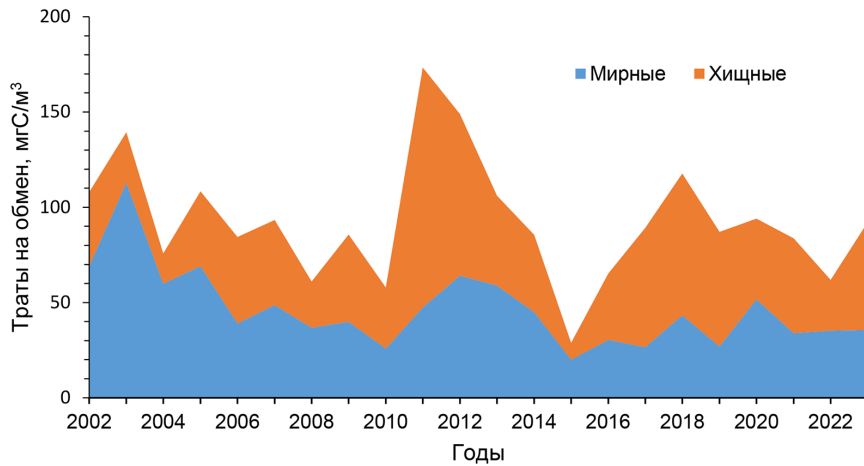


Рис. 3. Траты на обмен (mgC/m^3) зоопланктона в июне–сентябре в оз. Кривое в 2002–2023 гг. Показана доля мирных видов и факультативных хищников

Fig. 3. Respiration (mgC/m^3) of zooplankton during June–September in Lake Krivoe, 2002–2023. Contributions of nonpredatory species and facultative predators

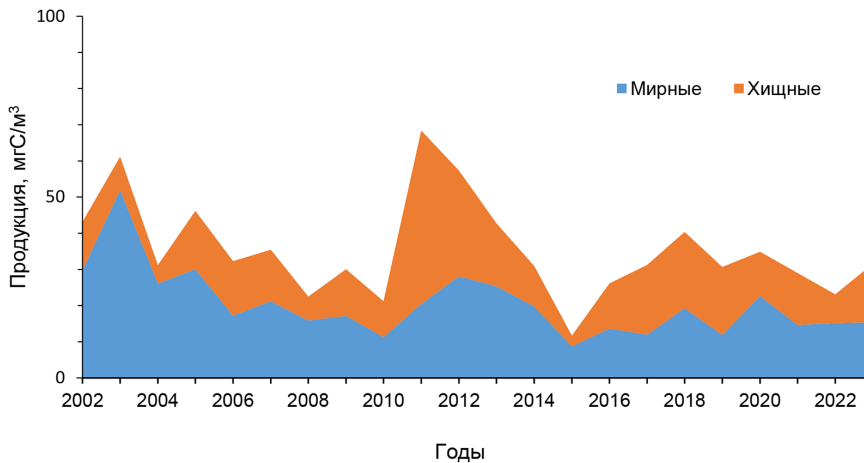


Рис. 4. Продукция (mgC/m^3) зоопланктона в июне–сентябре в оз. Кривое в 2002–2023 гг. Показана доля мирных видов и факультативных хищников

Fig. 4. Production (mgC/m^3) of zooplankton during June–September in Lake Krivoe, 2002–2023. Contributions of nonpredatory species and facultative predators

исследованных характеристик зоопланктона на протяжении периода исследований отсутствовала. Можно отметить некоторое снижение доли мирных видов за счет уменьшения численности мелких коловраток и босмины и, напротив, увеличение роли всеядных видов, главным образом за счет *C. scutifer*.

Статистически значимые линейные тренды уменьшения доли мирных видов были отмечены для численности ($R = -0,649$, $P = 0,001$), биомассы ($R = -0,505$, $P = 0,017$), трат на обмен ($R = -0,549$, $P = 0,008$) и продукции ($R = -0,468$, $P = 0,028$). Численность, биомасса, продукция и траты на обмен факультативных хищников отрицательно кор-

релировали с характеристиками мирных видов в предшествующий год (табл. 1).

Количественные характеристики зоопланктона (численность и биомасса) демонстрировали очень слабую связь с факторами внешней среды (табл. 2). Статистически значимая корреляция была отмечена только между численностью и температурой возду-

ха в ноябре. Продукционно-энергетические характеристики (траты на обмен и продукция) отрицательно коррелировали с температурой в период ледостава, индексом Североатлантического колебания и положительно с концентрацией хлорофилла «а». Продукция также отрицательно коррелировала с температурой в ноябре (табл. 2). Осо-

Таблица 1. Коэффициенты корреляции Пирсона количественных и продукционно-энергетических характеристик факультативных хищников с характеристиками мирного зоопланктона в предыдущий год. N, B, P и R – соответственно численность, биомасса, продукция и траты на обмен. *P<0,5, **P<0,01, ***P<0,001

Table 1. Pearson correlation coefficients between quantitative, production and bioenergetic parameters of facultative predators and those of nonpredatory zooplankton from the preceding year. N, B, P and R – abundance, biomass, production and respiration, respectively. *P<0.5, **P<0.01, ***P<0.001

	N, хищные	B, хищные	P, хищные	R, хищные
N, мирные	-0,465*	-0,357	-0,246	-0,301
B, мирные	-0,628**	-0,693***	-0,504*	-0,593**
P, мирные	-0,616**	-0,485*	-0,348	-0,412
R, мирные	-0,625**	-0,490*	-0,350	-0,415

Таблица 2. Коэффициенты корреляции Пирсона количественных и продукционно-энергетических характеристик зоопланктона с факторами внешней среды. N, B, P и R – соответственно численность, биомасса, продукция и траты на обмен. T_{XI}, T_{XII-IV}, T_V и T_{VI-X} – температура приземного воздуха соответственно в ноябре, в период ледостава (декабрь–апрель), в мае и в период открытой воды (июнь–октябрь). NAO – индекс Североатлантического колебания. Chl «а» – концентрация хлорофилла «а». В скобках указан лаг-период (годы). *P<0,5, **P<0,01. нд – отсутствие статистически достоверной корреляции

Table 2. Pearson correlation coefficients between quantitative, production and bioenergetic parameters of zooplankton and environmental factors. N, B, P and R denote abundance, biomass, production and respiration, respectively. T_{XI}, T_{XII-IV}, T_V and T_{VI-X} represent surface air temperatures in November, during the ice-cover period (December–April), in May and during the open water period (June–October), respectively. NAO: North Atlantic Oscillation index. Chl “a”: chlorophyll “a” concentration. Lag periods (years) are indicated in parentheses. *P<0.5, **P<0.01. нд – no statistically significant correlation

	N	B	R	P
T _{XI}	-0,440*(1)	нд	нд	-0,424*
T _{XII-IV}	нд	нд	-0,438* -0,570**(1)	-0,486* -0,621**(1)
T _V	нд	нд	нд	нд
T _{VI-X}	нд	нд	нд	нд
NAO	нд	нд	-0,544*(1)	-0,538*(1)
Chl «а»	нд	нд	+0,543*(2)	+0,529*(2)

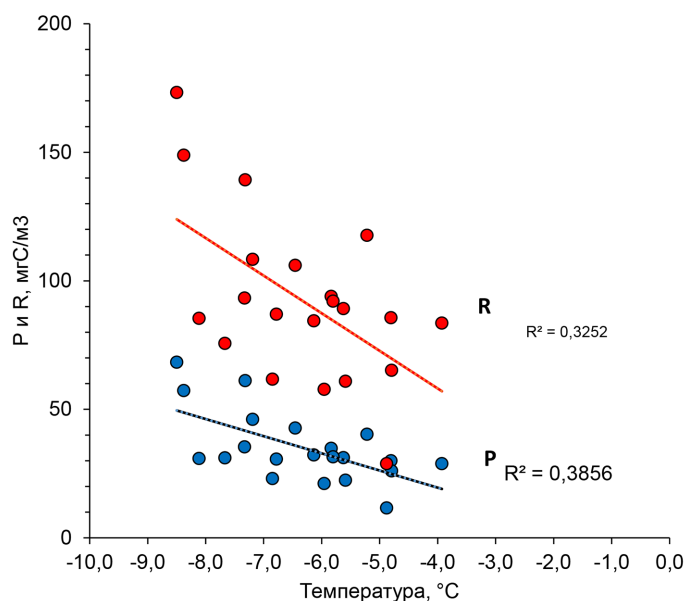


Рис. 5. Зависимость продукции (P , mgC/m^3) и трат на обмен (R , mgC/m^3) зоопланктона от температуры воздуха в период ледостава (декабрь–апрель) (лаг 1 год)

Fig. 5. Dependence of zooplankton production (P , mgC/m^3) and respiration (R , mgC/m^3) on air temperature during the ice-cover period (December–April) (1-year lag)

бенно тесная связь ($P < 0,01$) наблюдалась между продукционно-энергетическими характеристиками зоопланктона и температурой воздуха в прошлогоднюю зиму (рис. 5). Ни один из исследованных нами показателей не был связан с температурой воздуха в мае и в период открытой воды (июнь–октябрь) (табл. 2).

Обсуждение

Видовой состав, количественные и продукционные характеристики зоопланктона оз. Кривое вполне обычны для озер карельского побережья Белого моря (Стогов, 1988, 1989; Стогов и др., 2010; Куликова, 2010). Зоопланктон представлен холодолюбивыми и эвритопными видами, широко распространенными в озерах таежной и тундровой зон России. Уровень его количественного развития соответствует олиготрофным водоемам северной Карелии. В частности, близкие величины численности и биомассы зоопланкто-

на отмечены в оз. Верхнее Пулонгское (Стерлигова и др., 2018).

Вопреки нашим ожиданиям, все характеристики зоопланктона не были скоррелированы с температурными и погодными условиями в период открытой воды озера, тогда как в зимнее время была отмечена их тесная связь с погодными условиями. Траты на обмен и продукция отрицательно коррелировали с температурой воздуха в период ледостава и индексом Североатлантического колебания, характеризующим климат зимой, т.е. более высокая вторичная продукция зоопланктона была отмечена после суровых зим. Статистически значимой корреляции численности и биомассы зоопланктона с зимней температурой не обнаружено, однако его численность отрицательно коррелировала с температурой воздуха в ноябре, определяющей сроки образования ледового покрова. Таким образом, исследованные характеристики зоопланктона (за исключением биомассы) кор-

релировали с тем или иным показателем, связанным с продолжительностью ледового периода озера.

Увеличение продуктивности зоопланктона в оз. Кривое после суровых зим (для них характерно раннее установление льда и толстый ледовый покров в течение зимы) можно объяснить более благоприятными условиями зимовки планктонных организмов. Раннее замерзание озера в суровые зимы препятствует выхолаживанию водной массы, благодаря чему подо льдом сохраняется более высокая температура воды, чем при отсутствии льда в мягкие зимы (Kirillin et al., 2012). В частности, позднее образование ледового покрова в конце 2020 г. на оз. Кривое из-за низкой температуры придонных вод привело к двухнедельной задержке пополнения молодью популяции донных ракообразных *Monoporeia affinis* (Lindström) весной следующего года (Максимов и др., 2023b). Выход молоди каланоид *E. graciloides* в этом озере также начинается в апреле. У циклопид *C. scutifer* развитие яиц и науплиальных стадий протекает в подледный период (Биологическая..., 1975). Очевидно, что охлаждение водной массы в мягкие зимы будет отрицательно сказываться на развитии этих доминирующих в зоопланктоне видов.

Полученные данные свидетельствуют о существовании связи между вторичной и первичной продукциями в пелагиали оз. Кривое. Межгодовые изменения зоопланктона следовали за изменениями концентрации хлорофилла «а» с задержкой в два года. Аналогичная зависимость была ранее отмечена в литоральной зоне оз. Кривое для макрозообентоса, биомасса которого коррелировала с содержанием хлорофилла «а» в воде с лагом 1–2 года (Maximov et al., 2021). Таким образом изменения в зоопланктоне соответствуют общему ходу продукционных процессов в озере.

Биологическая продуктивность оз. Кривое тесно связана с гидрометеорологическими условиями в зимний период, что, очевидно, объясняется межгодовой изменчивостью поступления в озеро растворенных органических и биогенных веществ, влияющих на развитие фитопланктона, поскольку в северных широтах суровость зимы и развитие снежного покрова являются основными факторами, контролирующими вынос органических и минеральных веществ с водосбора. Наиболее высокая концентрация хлорофилла наблюдалась через 2 года после мягких зим (Maximov et al., 2021). Изменения в доступности пищи в результате межгодовых колебаний продуктивности фитопланктона, по-видимому, являются одним из факторов, определяющим межгодовую динамику зоопланктона, так же как и литорального зообентоса, максимум развития которых наблюдался на второй или третий год после максимальной продуктивности фитопланктона.

Одно-, двухлетний лаг-период обычен для донных сообществ, реагирующих на изменения внешней среды, в частности на развитие фитопланктона, с некоторой задержкой (Wiederholm, 1978; Goedkoop, Johnson, 2001; Specziár, Vörös, 2001). В Рыбинском водохранилище выявлен такой же лаг, где запаздывание отклика сообщества зоопланктона на изменения индекса Североатлантического колебания и концентрации хлорофилла составляло 1–2 года (Лазарева, 2010; Лазарева, Соколова, 2013).

Отложенная реакция зоопланктона оз. Кривое на изменения внешней среды, по-видимому, объясняется внутренними процессами в самом зоопланктонном сообществе, такими как межвидовая конкуренция за пищевые ресурсы или отношения хищник – жертва. Отрицательная связь между изученными характеристиками мирных

и всеядных видов указывает на наличие межвидовой конкуренции за пищевые ресурсы. Еще одним фактором, способным существенно влиять на динамику показателей зоопланктона и ее связь с первичной продукцией, является пресс со стороны рыб-планктофагов. В оз. Кривое зарегистрировано три вида рыб: окунь *Perca fluviatilis* Linnaeus, ряпушка *Coregonus albula* (Linnaeus) и девятиглая колюшка *Pungitius pungitius* (Linnaeus). Все они, особенно ряпушка, потребляют в пищу представителей зоопланктона (Березина и др., 2021; Strelnikova, Berezina, 2021; Терентьев, Березина, 2022).

К настоящему времени установлено, что зимние условия являются фактором, существенно влияющим на состояние биологических сообществ водоемов в остальное время года (Weyhenmeyer et al., 2008; Bertilsson et al., 2013; Yang et al., 2016; Hampton et al., 2017). Для большинства (по крайней мере, большинства изученных) европейских озер характерна положительная корреляция развития зоопланктона с зимней температурой воздуха и индексом Североатлантического колебания (Straile, 2002; Straile et al., 2003; Blenckner et al., 2007; Лазарева, Соколова, 2013). Реакция зоопланктона в оз. Кривое не столь однозначна. С одной стороны, вторичная продукция естественно зависит от первичной продукции (содержание хлорофилла) фитопланктона, которая увеличивалась после мягких зим и положительно коррелировала с индексом Североатлантического колебания. При этом, в отличие от озер более южных широт, изученные нами сообщества оз. Кривое реагировали на изменения метеорологических факторов с лаг-периодом продолжительностью в несколько лет (Maximov et al., 2021). С другой стороны, имеет место непосредственное влияние на зоопланктон погодных условий в зимний период, которые наиболее благопри-

ятны в суровые зимы. Вследствие чего отмечается отрицательная корреляция вторичной продукции с зимней температурой воздуха и индексом Североатлантического колебания. Необходимо отметить, что в этом отношении оз. Кривое отличается от водоемов, расположенных в зоне более мягкого климата, где стабильный ледовый покров не образуется или существует непродолжительное время. Отсутствие льда, изолирующего толщу воды от атмосферы, приводит к сильному охлаждению воды в суровые зимы. Более благоприятные температурные условия для зоопланктона в таких водоемах складываются в годы, для которых характерны теплые зимы и высокий индекс Североатлантического колебания (Straile et al., 2003; Blenckner et al., 2007).

Зоопланктон и его продукция в оз. Кривое ранее были изучены в рамках Международной биологической программы в 1968–1969 гг. (Alimov, Winberg, 1972; Биологическая..., 1975). Биомасса зоопланктона в 1968 г. составляла 0,375 г/м³, в 1969 г. – 0,094 г/м³. Столь сильная межгодовая изменчивость затрудняет выявление многолетних тенденций. В 2002–2023 гг. общая биомасса зоопланктона варьировалась в пределах 0,056–0,191 г/м³ и в среднем составляла 0,108±0,006 г/м³. В целом для 2000-х гг. характерна меньшая биомасса коловраток и ветвистоусых ракообразных, в то время как величина биомассы копепод находится в пределах изменений, отмеченных в 1960-е гг. (табл. 3).

Данные по продукции и биомассе отдельных видов (табл. 4) свидетельствуют об уменьшении количества ветвистоусых рачков *D. cristata* и *C. pulchella*. Показатели для доминирующих в планктоне копепод *E. graciloides* и *C. scutifer*, а также ветвистоусых рачков *B. longirostris* в оба периода были близки (табл. 4). Однако трудно сказать, отражают ли отмеченные различия между пе-

Таблица 3. Средняя биомасса ($\text{г}/\text{м}^3$) отдельных групп зоопланктона для периода открытой воды в оз. Кривое в 1968–1969 гг. (Биологическая..., 1975) и 2002–2023 гг. (наши данные). Для 2002–2023 гг. приведены стандартная ошибка, минимальные и максимальные величины средней биомассы

Table 3. Mean biomass (g/m^3) of individual zooplankton groups during the open-water period in Lake Krivoe for the years 1968–1969 (Biological..., 1975) and 2002–2023 (this study). For the period 2002–2023, values include the standard error, minimum and maximum of mean biomass

Группа	1968 г.	1969 г.	2002–2023 гг.
Коловратки	0,026	0,012	0,001±0,0004 (0,000–0,009)
Asplanchna	0,167	0,031	0,021±0,0041 (0,001–0,088)
Cladocera	0,083	0,008	0,022±0,0027 (0,008–0,052)
Eudiaptomus	0,043	0,020	0,020±0,0021 (0,005–0,042)
Cyclops	0,054	0,026	0,043±0,0047 (0,005–0,073)

Таблица 4. Биомасса (В, $\text{мгС}/\text{м}^3$) и продукция (Р, $\text{мгС}/\text{м}^3$) доминирующих видов планктонных ракообразных в озере Кривое в 1968–1969 гг. (Биологическая..., 1975) и 2002–2023 гг. (наши данные). Для 2002–2023 гг. приведены стандартная ошибка, минимальные и максимальные величины средней биомассы и продукции

Table 4. Biomass (В, mgC/m^3) and production (Р, mgC/m^3) of dominant planktonic crustacean species in Lake Krivoe for the years 1968–1969 (Biological..., 1975) and 2002–2023 (this study). For the period 2002–2023, values include the standard error, the minimum and maximum values of mean biomass

Вид	1968 г.		1969 г.		2002–2023 гг.	
	В	Р	В	Р	В	Р
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	2,47	11,27	1,11	6,57	0,95±0,10 (0,24–1,97)	7,15±0,76 (2,54–17,03)
<i>Cyclops scutifer</i>	3,06	12,18	1,49	5,49	2,02±0,22 (0,21–4,0)	7,39±0,85 (1,07–16,14)
<i>Daphnia cristata</i>	1,09	36,77	0,05	1,67	0,20±0,04 (0,05–0,81)	2,01±0,33 (0,44–7,43)
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	0,99	19,34	0,03	0,46	0,22±0,05 (0,03–0,93)	2,91±0,53 (0,25–8,98)
<i>Bosmina longirostris</i>	0,59	7,84	0,33	5,28	0,45±0,08 (0,06–1,21)	6,55±1,18 (0,76–18,68)

риодами реальную многолетнюю тенденцию изменения зоопланктонного сообщества или высокие количественные показатели коловраток и двух видов кладоцер являются особенностью 1968 г., поскольку необходимо учитывать следующие два обстоятельства. Во-первых, заметные различия касаются только тех видов, количество которых в 1969 г. сильно сократилось по сравнению с 1968 г. Так, биомасса кладоцер снизилась по сравнению с 1968 г. на порядок за счет почти полного исчезновения *D. cristata* и *C. pulchella*. Биомасса коловратки *A. priodonta* уменьшилась

более чем в пять раз. Во-вторых, исследованиям 1968 г. предшествовали три аномально холодных зимы, когда на ближайшей к озеру метеостанции зарегистрированы рекордно низкие за 100 лет величины температуры воздуха. Учитывая выявленную нами отрицательную корреляцию между продукцией зоопланктона и зимней температурой, такое отклонение климатических условий вполне могло вызвать резкое увеличение количества зоопланктона вследствие благоприятных условий для его зимовки на протяжении нескольких лет.

Заключение

Проведенные исследования показали, что межгодовая динамика зоопланктона исследованного субарктического озера в значительной степени определяется гидрометеорологическими условиями в зимний период. Продукционно-энергетические характеристики зоопланктона теснее коррелировали с факторами внешней среды (в частности, с климатическими), чем численность и биомасса. Это подтверждает распространенное

мнение, что продукция обладает преимуществами с точки зрения интерпретации многолетней динамики природных сообществ по сравнению с традиционными структурными показателями, оцениваемыми в мониторинге. Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что реакция сообществ субарктических озер на климатические изменения, по-видимому, может существенно отличаться от реакции сообществ озер зон с более мягким климатом.

Список литературы / References

- Алимов А. Ф., Богатов В. В., Голубков С. М. (2013) *Продукционная гидробиология*. Санкт-Петербург, Наука, 343 с. [Alimov A. F., Bogatov V. V., Golubkov S. M. (2013) *Production hydrobiology*. Saint-Petersburg, Nauka, 343 p. (in Russian)]
- Березина Н. А., Литвинчук Л. Ф., Максимов А. А. (2021) Связь пищевого спектра рыб с составом зоопланктона и зообентоса в субарктическом озере. *Биология внутренних вод*, 4: 406–416 [Berezina N. A., Litvinchuk L. F., Maximov A. A. (2021) Relations between the food spectrum of fishes and the composition of zooplankton and benthos in a subarctic lake. *Inland Water Biology*, 14(4): 438–448]
- Биологическая продуктивность северных озер. 1. Озера Кривое и Круглое* (1975) Ленинград, Наука, 228 с. [*Biological productivity of northern lakes. 1. Lakes Krivoe and Krugloe*. Leningrad, Nauka, 228 p. (in Russian)]
- Вежновец В. В. (2024) Состояние зоопланктона в озерах Беларуси при изменении климата. *Биология внутренних вод*, 17(1): 167–178 [Vezhnovets V. V. (2024) Zooplankton condition in lakes of Belarus under climate change. *Inland Water Biology*, 17(1): 162–173]
- Вежновец В. В., Кураев А. В., Гукасян Э. Х., Габриелян Б. К. (2024) Исследование зоопланктона оз. Севан как показателя устойчивости экосистемы в условиях глобального изменения климата. *Биология внутренних вод*, 17(1): 55–66 [Vezhnovets V. V., Kuraev A. V., Gukasyan E. Kh., Gabrielyan B. K. (2024) Zooplankton study of Lake Sevan as an indicator of ecosystem stability in the context of global climate change. *Inland Water Biology*, 17(1): 48–58]
- Деревенская О. Ю. (2025) Изменение зоопланктона водоемов г. Казани после проведения мероприятий по экореставрации. *Трансформация экосистем*, 8(1): 161–184 [Derevenskaya O. Yu. (2025) Changes in zooplankton communities in Kazan city waterbodies after remediation activities. *Ecosystem Transformation* [Transformatsiya ekosistem], 8(1): 161–184 (in Russian)]
- Иванова М. Б. (1973) Продукция популяций планктонных животных в пресных водах СССР. *Экология*, 3: 52–62 [Ivanova M. B. (1973) Production in planktonic animal populations in freshwater bodies of the USSR. *Ecology* [Ekologiya], 3: 52–62 (in Russian)]
- Кулаков Д. В. (2017) Использование показателей зоопланктона в оценке качества вод двух озер бассейна Финского залива. *Принципы экологии*, 3: 93–100 [Kulakov D. V. (2017) Using of

zooplankton indicators in assessing the quality of waters in two lakes in the Gulf of Finland basin. *Principles of the Ecology* [Printsipy ekologii], 3: 93–100 (in Russian)]

Куликова Т.П. (2010) *Зоопланктон водных объектов бассейна Белого моря*. Петрозаводск, Карельский научный центр РАН, 325 с. [Kulikova T. P. (2010) *Zooplankton in waters of the White Sea drainage basin*. Petrozavodsk, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science, 325 p. (in Russian)]

Кучко Я.А., Ильмаст Н.В., Кучко Т.Ю. (2018) Характеристика зоопланктона Сязозера (Южная Карелия) по результатам многолетнего мониторинга. *Известия Российской академии наук. Серия биологическая*, 5: 557–564 [Kuchko Ya. A., Ilmast N. V., Kuchko T. Yu. (2018) Characteristics of zooplankton in Syamozero Lake (South Karelia) based on the results of long-term monitoring. *Biology Bulletin*, 45(5): 497–504]

Лазарева В.И. (2010) *Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища*. Москва, Товарищество научных изданий КМК, 183 с. [Lazareva V. I. (2010) *Structure and dynamics of zooplankton of Rybinsk Reservoir*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 183 p. (in Russian)]

Лазарева В.И., Соколова Е.А. (2013) Динамика и фенология зоопланктона крупного равнинного водохранилища: отклик на изменение климата. *Успехи современной биологии*, 133(6): 564–574 [Lazareva V. I., Sokolova E. A. (2013) Dynamics and phenology of zooplankton in a large plain reservoir: a response to climate changes. *Advances in Current Biology* [Uspekhi sovremennoi biologii], 133(6): 564–574 (in Russian)]

Максимов А.А., Березина Н.А., Литвинчук Л.Ф., Шаров А.Н., Максимова О.Б., Смирнов В.В., Усов Н.В. (2023a) Гидробиологическая характеристика малых озер Северной Карелии в период ледостава. *Труды Зоологического института РАН*, 327(3): 451–467 [Maximov A. A., Berezina N. A., Litvinchuk L. F., Sharov A. N., Maximova O. B., Smirnov V. V., Usov N. V. (2023a) Hydrobiological characteristic of small lakes in northern Karelia during the ice-covered period. *Proceedings of the Zoological Institute RAS* [Trudy Zoologicheskogo instituta RAN], 327(3): 451–467 (in Russian)]

Максимов А.А., Максимова О.Б., Усов Н.В. (2023b) Сезонная динамика роста и продукции *Monoporeia affinis* (Amphipoda: Pontoporeiidae) в субарктическом озере: роль температуры и трофических условий. *Биология внутренних вод*, 5: 688–698 [Maximov A. A., Maximova O. B., Usov N. V. (2023b) Seasonal dynamics of growth and production of *Monoporeia affinis* (Amphipoda: Pontoporeiidae) in a subarctic lake: the role of temperature and trophic conditions. *Inland Water Biology*, 16(5): 912–922]

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция (1984) Ленинград, Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства, 51 с. [Methodological recommendations for collection and processing materials in hydrobiological studies on freshwater bodies: zooplankton and its production (1984) Leningrad, State Research Institute of Lake and River Fisheries, 51 p. (in Russian)]

Рижинашвили А.Л. (2021) *Развитие экосистемных представлений в водной экологии (Российская Империя – СССР, первая половина XX века)*. Москва, Товарищество научных изданий КМК, 231 с. [Rizhinashvili A. L. (2021) *The development of ecosystemic views in aquatic ecology (Russian Empire – USSR, the first half of the 20th century)*. Moscow, KMK Scientific Press, 231 p. (in Russian)]

Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В., Кучко Я.А., Комулайнен С.Ф., Савосин Е.С., Барышев И.А. (2018) *Состояние пресноводных водоемов Карелии с товарным выращиванием радужной форели в садках*. Петрозаводск, КарНЦ РАН, 127 с. [Sterligova O. P., Ilmast N. V., Kuchko Ya. A., Komulainen S. F., Savosin E. S., Baryshev I. A. (2018) *Assessment of Karelian freshwater bodies with commercial cultivation of rainbow trout in cages*. Petrozavodsk, Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences, 127 p. (in Russian)]

Стогов И. А. (1988) Динамика зоопланктона малых озер Карельского берега Белого моря. 1. Видовое разнообразие и закономерности распределения. *Вестник Ленинградского университета. Серия 3. Биология*, 4(24): 17–23 [Stogov I. A. (1988) Dynamics of zooplankton in small lakes on the Karelian coast of the White Sea. 1. Species diversity and distribution patterns. *Bulletin of Leningrad University. Series 3. Biology* [Vestnik Leningradskogo universiteta. Seriya 3. Biologiya], 4(24): 17–23 (in Russian)]

Стогов И. А. (1989) Динамика зоопланктона малых озер Карельского берега Белого моря. 2. Продукционные характеристики. *Вестник Ленинградского университета. Серия 3. Биология*, 1(3): 108–109 [Stogov I. A. (1989) Dynamics of zooplankton in small lakes on the Karelian coast of the White Sea. 2. Production characteristics. *Bulletin of Leningrad University. Series 3. Biology* [Vestnik Leningradskogo universiteta. Seriya 3. Biologiya], 1(3): 108–109 (in Russian)]

Стогов И. А., Полякова Н.В., Старков А.И., Мовчан Е. А. (2010) Планктонные коловратки и ракообразные водоемов в районе МБС СПбГУ (о. Средний, Керетский архипелаг, Кандалакшский залив Белого моря). *Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология*, 4: 44–51 [Stogov I. A., Polyakova N. V., Starkov A. I., Movchan E. A. (2010) Planktonic Rotifera and Crustacea of reservoirs near Marine Biostation of St. Petersburg State University (an Island Sredniy, Keretsky archipelago, Kandalaksha bay White sea). *Vestnik of Saint Petersburg University. Series 3. Biology* [Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Seriya 3. Biologiya], 4: 44–51 (in Russian)]

Сущенко Л.М. (1972) *Интенсивность дыхания ракообразных*. Киев, Наукова Думка, 195 с. [Suschenya L. M. (1972) *Respiration rate of crustaceans*. Kiev, Naukova Dumka, 195 p. (in Russian)]

Терентьев П.М., Березина Н.А. (2022) Эколого-морфологические характеристики и особенности питания окуня (*Perca fluviatilis*) в осенне-зимний период в дистрофном и олиготрофном озерах Северной Карелии (Россия). *Биология внутренних вод*, 6: 818–832 [Terentjev P. M., Berezina N. A. (2022) Ecological and morphological characteristics and feeding of perch (*Perca fluviatilis*) in the autumn–winter period in dystrophic and oligotrophic lakes of northern Karelia (Russia). *Inland Water Biology*, 15(6): 915–928]

Alimov A. F., Winberg G. G. (1972) Biological productivity of two northern lakes. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Verhandlungen*, 18(1): 65–70

Beaver J. R., Arp C. D., Tausz C. E., Jones B. M., Whitman M. S., Renicker T. R., Samples E. E., Ordosch D. M., Scotese K. C. (2019) Potential shifts in zooplankton community structure in response to changing ice regimes and hydrologic connectivity. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 51(1): 327–345

Benke A. C. (2010) Secondary production as part of bioenergetic theory – contributions from freshwater benthic science. *River Research and Applications*, 26(1): 36–44

Bertilsson S., Burgin A., Carey C. C., Fey S. B., Grossart H.-P., Grubisic L. M., Jones I. D., Kirillin G., Lennon J. T., Shade A., Smyth R. L. (2013) The under-ice microbiome of seasonally frozen lakes. *Limnology and Oceanography*, 58(6): 1998–2012

- Blenckner T., Adrian R., Livingstone D.M., Jennings E., Weyhenmeyer G.A., George D.G., Jankowski T., Järvinen M., Aonghusa C.N., Nöges T., Straile D., Teubner K. (2007) Large-scale climatic signatures in lakes across Europe: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 13(7): 1314–1326
- Caroni R., Piscia R., Manca M. (2025) Indicators of climate-driven change in long-term zooplankton composition: insights from Lake Maggiore (Italy). *Water*, 17(4): 511
- Dias J.D., Simões N.R., Miracle M.R., de Melo T.X., Bonecker C.C. (2024) Community attributes reflecting the zooplankton secondary production: using field and experimental approaches. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 36: e102
- Dolbeth M., Cusson M., Sousa R., Pardal M.A. (2012) Secondary production as a tool for better understanding of aquatic ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 69(7): 1230–1253
- Goedkoop W., Johnson R.K. (2001) Factors affecting population fluctuations of the glacial relict amphipod *Monoporeia affinis* (Lindström) in Sweden's largest lakes. *Ambio*, 30(8): 552–558
- Hampton S.E., Galloway A.W.E., Powers S.M., Ozersky T., Woo K.H., Batt R.D., Labou S.G., O'Reilly C.M., Sharma S., Lottig N.R., Stanley E.H., North R.L., Stockwell J.D., Adrian R., Weyhenmeyer G.A., Arvola L., Baulch H.M., Bertani I., Bowman L.L., Carey C.C., Catalan J., Colom-Montero W., Domine L.M., Felip M., Granados I., Gries C., Grossart H.-P., Haberman J., Haldna M., Hayden B., Higgins S.N., Jolley J.C., Kahilainen K.K., Kaup E., Kehoe M.J., MacIntyre S., Mackay A.W., Mariash H.L., McKay R.M., Nixdorf B., Nöges P., Nöges T., Palmer M., Pierson D.C., Post D.M., Pruett M.J., Rautio M., Read J.S., Roberts S.L., Rucker J., Sadro S., Silow E.A., Smith D.E., Sterner R.W., Swann G.E.A., Timofeyev M.A., Toro M., Twiss M.R., Vogt R.J., Watson S.B., Whiteford E.J., Xenopoulos M.A. (2017) Ecology under lake ice. *Ecology Letters*, 20(1): 98–111
- Hurrell J.W., Kushnir Y., Ottersen G., Visbeck M. (2003) An overview of the North Atlantic Oscillation. *The North Atlantic Oscillation: climatic significance and environmental impact. Geophysical Monograph Series, Volume 134*. Hurrell J.W., Kushnir Y., Ottersen G., Visbeck M. (Eds.) Washington, American Geophysical Union, p. 1–35
- Kirillin G., Leppäranta M., Terzhevik A., Granin N., Bernhardt J., Engelhardt C., Efremova T., Golosov S., Palshin N., Sherstyankin P., Zdrovennova G., Zdrovennov R. (2012) Physics of seasonally ice-covered lakes: a review. *Aquatic Sciences*, 74(4): 659–682
- Layman C.A., Rypel A.L. (2020) Secondary production is an underutilized metric to assess restoration initiatives. *Food Webs*, 25: e00174
- Lehtovaara A., Arvola L., Keskitalo J., Olin M., Rask M., Salonen K., Sarvala J., Tulonen T., Vuorenmaa J. (2014) Responses of zooplankton to long-term environmental changes in a small boreal lake. *Boreal Environment Research*, 19(Suppl. A): 97–111
- Litvinchuk L.F., Sharov A.N., Chernova E.N., Smirnov V.V., Berezina N.A. (2023) Mutual links between microcystins-producing cyanobacteria and plankton community in clear and brown northern lakes. *Food Webs*, 35: e00279
- Loria K.A., Christianson K.R., Johnson P.T. J. (2020) Phenology of alpine zooplankton populations and the importance of lake ice-out. *Journal of Plankton Research*, 42(6): 727–741
- Mashkova I.V., Kostryukova A.M., Shchelkanova E.E., Trofimenko V.V. (2021) Short communication: zooplankton as indicator of trophic status of lakes in Ilmen State Reserve, Russia. *Biodiversitas*, 22(3): 1448–1455

Maximov A. A., Berezina N. A., Maximova O. B. (2021) Interannual changes in benthic biomass under climate-induced variations in productivity of a small northern lake. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie*, 194(3): 187–199

Primo A. L., Cruz C., Martinho F., Guerreiro M. A., Rodrigues M. J., Pardal M. (2023) Climate forcing on estuarine zooplanktonic production. *Marine Pollution Bulletin*, 194(Part B): 115287

Roucaute M., Aubin J., Nahon S., Jaeger C. (2024) Influence of a new fishpond design on invertebrate community biodiversity and secondary production. *Aquatic Living Resources*, 37: 15

Rousi H., Fält-Nardmann J., Niemelä P., Hänninen J. (2024) Changes in Atlantic climatic regulation mechanisms that underlie mesozooplankton biomass loss in the northern Baltic Sea. *Heliyon*, 10(10): e31268

Setubal R. B., Riccardi N. (2020) Long-term effects of fish biomanipulation and macrophyte management on zooplankton functional diversity and production in a temperate shallow lake. *Limnology*, 21(3): 305–317

Setubal R. B., Araújo do Nascimento R., Bozelli R. L. (2020) Zooplankton secondary production: main methods, overview and perspectives from Brazilian studies. *International Aquatic Research*, 12(2): 85–99

Specziár A., Vörös L. (2001) Long-term dynamics of Lake Balaton's chironomid fauna and its dependence on the phytoplankton production. *Archiv für Hydrobiologie*, 152(1): 119–142

Straile D. (2002) North Atlantic Oscillation synchronizes food-web interactions in central European lakes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269(1489): 391–395

Straile D., Livingstone D. M., Weyhenmeyer G. A., George D. G. (2003) The response of freshwater ecosystems to climate variability associated with the North Atlantic Oscillation. *The North Atlantic Oscillation: climatic significance and environmental impact. Geophysical Monograph Series, Volume 134*. Hurrell J. W., Kushnir Y., Ottersen G., Visbeck M. (Eds.) Washington, American Geophysical Union, p. 263–279

Strelnikova A. P., Berezina N. A. (2021) Diversity of food spectra of vendace in the water bodies of Eurasia. *Ecosystem Transformation*, 4(3): 42–56

Waters T. F. (1977) Secondary production in inland waters. *Advances in Ecological Research*, 10: 91–164

Weyhenmeyer G. A., Westöo A.-K., Willén E. (2008) Increasingly ice-free winters and their effects on water quality in Sweden's largest lakes. *Hydrobiologia*, 599(1): 111–118

Wiederholm T. (1978) Long-term changes in the profundal benthos of Lake Malaren. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, 20(2): 818–824

Yang Y., Stenger-Kovács C., Padisák J., Pettersson K. (2016) Effects of winter severity on spring phytoplankton development in a temperate lake (Lake Erken, Sweden). *Hydrobiologia*, 780(1): 47–57

EDN: MRTJIH

УДК 556.551

Comparative Characteristics of Planktonic Communities in Locks and Reservoirs of the Volga-Don Shipping Canal

Natalya G. Tarasova^a, Anna S. Semenova^{a, b},
Oksana V. Mukhortova^{a*} and Svetlana V. Bykova^c

^a*Papanin Institute for Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Sciences
Borok, Russian Federation*

^b*Atlantic Branch of the Federal State Budget Scientific Institution
“Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography”
Kaliningrad, Russian Federation*

^c*Samara Federal Research Center RAS,
Institute of Ecology of the Volga Basin RAS
Tolyatti, Russian Federation*

Received 13.03.2025, received in revised form 21.06.2025, accepted 16.07.2025

Abstract. The study presents the results of investigations on components of the plankton community (phytoplankton, ciliates, and metazooplankton) in the Volga-Don Shipping Canal (VDSC) lock chambers and reservoirs (Varvarovskoye, Breslavskoye, and Karpovskoye). The water along the whole length of the canal had high electrical conductivity (relative to the Volga and Don), alkaline composition, and high temperature. All components of the plankton community of the lock chambers and reservoirs had rather similar species composition (70 %). However, the planktonic community in the canal lock chambers on opposite sides (locks 1–3 and 13) showed dramatically different compositions of the dominating species complexes. The plankton community of the Varvarovskoye reservoir was remarkable for its great species richness, good quantitative traits, and low death rates. The total biomass of the VDSC plankton population increased as it approached the Tsimlyansk reservoir, which coincided with the highest rate of phytoplankton growth. The zooplankton mortality rates were similarly low in the VDSC lock chambers and reservoirs, indicating high viability of plankton organisms despite unfavorable hydrological conditions. Invasive species, mainly of Ponto-Caspian origin, were found in all groups of the plankton community, and their mortality was low as well. Apparently, the VDSC plays an important role in the dispersal of alien species.

© 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: mukhortova-o@mail.ru

ORCID: 0000-0003-2206-9095 (Tarasova N.); 0000-0001-6932-9566 (Semenova A.); 0000-0002-4134-223X (Mukhortova O.); 0000-0002-4486-9416 (Bykova S.)

Keywords: reservoir, lock, phytoplankton, ciliates, zooplankton, necrozooplankton, dominant species.

Acknowledgements. The authors express their sincere gratitude to the crew of the vessel “Akademik Topchiev”, to Ya. S. Rykov, Ya. V. Stroynov and I. S. Mikryakova (Institute of Biology and Inland Waters of the Russian Academy of Sciences) for their assistance during investigations, as well as to the anonymous reviewers for their careful reading of the work and useful recommendations. The work was performed within the framework of state assignments No. 124032100076–2 of the state theme «Structure, functioning and diversity of primary producers of continental waters», No. 124032500016–4 of the state theme «Diversity, biology and ecology of aquatic and near-aquatic invertebrates of continental waters» (Institute of Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences), No. 1024032600218–3–1.6.20 (FMRW-2025–0046) State topics «The impact of changes in natural and climatic conditions on the state of biodiversity and the functioning of natural and anthropogenic-altered ecosystems» (Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences – Branch of the Samara Federal Research Center RAS).

Citation: Tarasova N. G., Semenova A. S., Mukhortova O. V., Bykova S. V. Comparative characteristics of planktonic communities in locks and reservoirs of the Volga-Don Shipping Canal. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2026, 19(1), 170–194 EDN: MRTJH



Сравнительная характеристика сообществ планктонных организмов шлюзовых камер и водохранилищ Волго-Донского судоходного канала

**Н. Г. Тарасова^а, А. С. Семенова^{а, б},
О. В. Мухортова^а, С. В. Быкова^в**

*^аИнститут биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Российская Федерация, Борок*

*^бАтлантический филиал федерального государственного
бюджетного научного учреждения
«Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии»
Российская Федерация, Калининград*

*^вСамарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН
Российская Федерация, Тольятти*

Аннотация. В работе представлены результаты исследований компонентов планктонного сообщества (фитопланктона, инфузорий и метазоопланктона) шлюзовых камер и водохранилищ Волго-Донского судоходного канала (Варваровского, Бреславского и Карповского). Вода на всем протяжении канала характеризовалась высоким уровнем электропроводности (по сравнению с Волгой и Доном), щелочной реакцией и высокими температурами. Видовой состав всех

компонентов планктонного сообщества шлюзовых камер и водохранилищ был достаточно схожим (70 %). Однако в шлюзовых камерах канала, расположенных на его противоположных сторонах (шлюзы 1–3 и 13), сформировались сообщества, кардинально отличающиеся по составу доминирующих видов. Максимальным видовым богатством всех компонентов планктонного сообщества и максимальными показателями количественного развития инфузорий и метазоопланктона характеризовалось водораздельное Варваровское водохранилище, в нем же отмечены минимальные показатели смертности зоопланктона. Общая биомасса планктонной популяции Волго-Донского судоходного канала (ВДСК) увеличивалась по мере приближения к Цимлянскому водохранилищу, что совпало с максимальным развитием фитопланктона. Показатели смертности зоопланктона были низкими, сходно в шлюзах и водохранилищах ВДСК, свидетельствуя о хорошем состоянии организмов планктона, несмотря на неблагоприятные гидрологические условия. Чужеродные виды, в основном понто-каспийского происхождения, обнаружены во всех группах планктонного сообщества; для них также отмечена низкая смертность. По-видимому, ВДСК играет важную роль в расселении инвазионных видов.

Ключевые слова: водохранилище, шлюз, фитопланктон, инфузории, зоопланктон, некрозоопланктон, доминирующие виды.

Благодарности. Авторы выражают искреннюю благодарность команде судна «Академик Топчиев», сотрудникам ИБВВ РАН Я. С. Рыкову, Я. В. Стройнову и И. С. Микряковой за помощь в проведении исследований, а также анонимным рецензентам за внимательное прочтение работы и полезные рекомендации. Работа выполнена в рамках государственных заданий № 124032100076–2 гос. темы «Структура, функционирование и разнообразие первичных продуцентов континентальных вод», № 124032500016–4 гос. темы «Разнообразие, биология и экология водных и околосредовых беспозвоночных континентальных вод» (Институт биологии внутренних вод РАН), № 1024032600218–3–1.6.20 (FMRW-2025–0046) гос. темы «Влияние изменений природно-климатических условий на состояние биоразнообразия и функционирование природных и антропогенно-измененных экосистем» (Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал Самарского федерального исследовательского центра РАН).

Цитирование: Тарасова Н. Г. Сравнительная характеристика сообществ планктонных организмов шлюзовых камер и водохранилищ Волго-Донского судоходного канала / Н. Г. Тарасова, А. С. Семенова, О. В. Мухортова, С. В. Быкова // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(1). С. 170–194. EDN: MRTJIN

Введение

Волго-Донской судоходный канал имени В. И. Ленина (ВДСК), соединяющий реки Волгу и Дон в месте их максимального сближения, представляет собой сложное техническое сооружение. Всего на канале построено около 100 гидротехнических сооружений, в том числе: 13 однокамерных шлюзов, три насосные станции,

22 участка судоходного канала, два ремонтных заграждения, три плотины, 17 дамб, 11 лотков. Длина канала 101 км, из них 45 км приходится на водохранилища: Варваровское, Бреславское, Карповское (Драчев, 1956; Гангардт, Дровальская, 1968; Овчарова, 2025). На водохранилищах ВДСК расположены три насосные станции (№ 31–33), через которые вода из Цимлянско-

го водохранилища поступает сначала в Карповское, затем Бреславское, и в последнюю очередь – в Варваровское водохранилище, откуда стекает по донскому и волжскому склонам. Шлюзовые камеры на волжском участке удалены друг от друга на 700 м, на донском – на 20 км. Ежегодно по ВДСК проходит около 5000 судов. Специфические гидрологические условия на различных участках канала, которые зависят от режима работы гидротехнических сооружений, источника питания водохранилищ, аридного климата региона, оказывают влияние на формирование структуры сообществ гидробионтов.

Первые работы по изучению фитопланктона ВДСК были проведены в 1952 г., непосредственно после его заполнения (Вертебная и др., 1954; Вертебная, 1956). В них приводятся первые сведения по видовому составу и уровню развития водорослей в Варваровском водохранилище и канале. В составе альгофлоры канала зарегистрировано 38 таксонов водорослей рангом ниже рода, в водохранилище встречено 39 видов, разновидностей и форм. Отмечается, что в канале и водохранилище уровень развития водорослей был достаточно высок, с преобладанием цианобактерий и вызывал явление «цветения» воды. Позже эти работы были обобщены Окснюк О. П. в монографии «Водоросли каналов мира» (1973). Исследования гидробионтов в современный период были проведены сотрудниками ИБВВ РАН в комплексных экспедициях по ВДСК в 2018 и 2023 гг. В каждом водохранилище ВДСК в 2018 г. изучали фитопланктон на 1–2 станциях (Корнева и др., 2025). Отмечено, что в водохранилищах ВДСК зарегистрировано наименьшее удельное видовое богатство водорослей, по сравнению с Цимлянским, водохранилищами р. Волги и Камы. Максимальные показатели численности и биомассы фитопланктона в каскаде водохранилищ

были зарегистрированы в Карповском водохранилище, в которое поступает вода из Цимлянского водохранилища.

Зоопланктон в зоне водораздела и в водохранилищах ВДСК подробно изучался ранее (Лазарева, Сабитова, 2021; Лазарева, 2022). Исследования зоопланктона шлюзовых камер были проведены нами впервые. Среднее удельное видовое богатство зоопланктона в водохранилищах ВДСК было достаточно высоким и составляло в Варваровском и Карповском водохранилищах 30–31 вид, основу зоопланктона (до 60 % от общего числа видов) составляли коловратки (Лазарева, Сабитова, 2021). При этом численность и биомасса зоопланктона в водохранилищах канала были ниже, чем в Цимлянском, в 1,4–2 раза. Показано, что состав зоопланктона водоемов канала Волга-Дон характеризовался высоким сходством (79 %) с зоопланктоном Цимлянского водохранилища, что объясняется постоянным поступлением донских видов в канал с водой водохранилища (Лазарева, Сабитова, 2021).

Свободноживущие инфузории являются структурно и функционально значимым компонентом в планктоне морских и пресных экосистем. Несмотря на это, в большинстве водоемов, особенно пресных, им всегда уделяется недостаточно внимания в гидробиологических исследованиях. Тем не менее имеются, пусть и немногочисленные, сведения по инфузориям р. Волги (Мамаева, 1979; Жариков, Ротарь, 1994; Быкова, 2021; Копылов и др., 2024 и др.) и р. Дона (Матишов и др., 2016; Кренёва, 2023). Исследователи, занимающиеся изучением инфузорий всей Волги и, в частности, Нижней Волги, как правило, доходили до Астрахани (Мамаева, 1979). Исследования же цилиатопланктона Нижнего Дона в лучшем случае охватывали район Цимлянского водохранилища (Кренёва, 2023)

либо участок ниже Волгодонска до Ростова-на-Дону (Матишов и др., 2016), а также Таганрогский залив Азовского моря (Кренёва, 2020). Таким образом, в доступной литературе сведений об инфузориях канала, соединяющего две реки, нет.

Во всех компонентах планктонного сообщества ВДСК были обнаружены виды-вселенцы, в основном из понто-каспийского комплекса (Лазарева, Сабитова, 2021; Лазарева, 2022; Тарасова и др., 2025). В составе фитопланктона шлюзовых камер – *Skeletonema subsalsum* (A. Cleve) Bethge, вид из понто-каспийского комплекса. В составе инфузорий обнаружен морской вид *Leprotintinnus pellucidus* (Cleve), а в составе зоопланктона – девять видов из различных биогеографических комплексов: понто-каспийские *Heterocope caspia* Sars, *Eurytemora caspica* Sukhikh & Alekseev, *Cercopagis (Cercopagis) pengoi* (Ostroumov); понто-азовский *Cornigerius maeoticus maeoticus* (Pengoi); средиземноморский *Calanipeda aquaedulcis* Krichagin; восточно-азиатский *Thermocyclops taihokuensis* Harada, американский *Acanthocyclops americanus* (Marsh) и криптический вид *Moina cf. micrura* Kurz. Установлено, что, несмотря на интенсивное перемешивание воды в шлюзовых камерах, инвазионные (чужеродные) виды активно развивались в них и входили в число доминирующих видов.

Целью работы было исследование состава и показателей развития фитопланктона, протозоопланктона и метазоопланктона, включая оценку смертности зоопланктеров, в динамичных условиях шлюзовых камер и относительно стабильных – в водохранилищах ВДСК. В данной работе приведены данные, полученные при исследовании планктонного сообщества непосредственно в шлюзовых камерах во время их работы,

и более подробные сведения по его распространению в водохранилищах ВДСК. Следует отметить, что учет некромассы зоопланктона в шлюзовых камерах и водохранилищах ВДСК ранее не проводился, что подчеркивает новизну данного исследования.

Материал и методы исследований

ВДСК является единой водной системой европейской части России. Он включает в себя 13 шлюзовых камер и 3 водохранилища. По первым 9 волжским шлюзам (участок с 4-го по 9-й шлюз имеет название – «Чапурниковская лестница») суда поднимают к зоне водораздела, а именно – Варваровскому водохранилищу, по 4 донским – спускают к Цимлянскому водохранилищу (рис. 1). Шлюзы представляют собой прямоугольные камеры длиной 145 м, шириной 18 м и глубиной 4 м (Овчинников и др., 2020). Водоохранилища ВДСК, как и сам канал, были созданы в период 1948–1952 гг. Варваровское и Бреславское образовались при затоплении р. Червленной, Карповское – р. Карповки. Основные характеристики водохранилищ ВДСК приведены в табл. 1.

Исследования сообщества планктонных организмов, развивающихся в шлюзовых камерах и водохранилищах ВДСК, были проведены в августе 2023 г. в комплексной экспедиции Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН с судна «Академик Топчиев» (рис. 1).

В работе использовали данные, полученные при анализе проб фитопланктона, инфузорий и метазоопланктона, отобранных из поверхностного горизонта 0–1 м в шлюзовых камерах и интегральных проб в водохранилищах (рис. 1). Их получали, сливая воду, отобранную с шагом в 1 м от поверхности до дна батометром Элгморка (модификация батометра Фридингера) объемом 4 л. Парал-

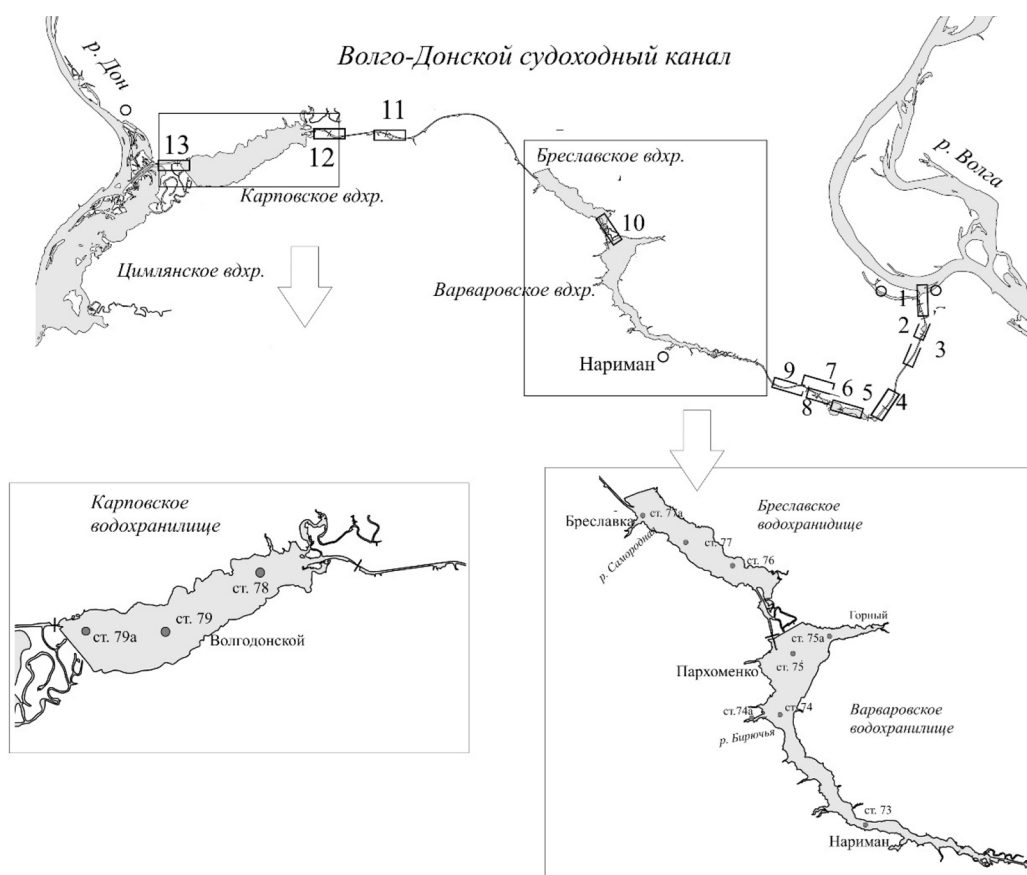


Рис. 1. Схема станций отбора проб в Волго-Донском судоходном канале

Fig. 1. Scheme of sampling stations in the Volga-Don Shipping Canal

Таблица 1. Координаты и основные характеристики водохранилищ Волго-Донского судоходного канала (по: Овчинников и др., 2020)

Table 1. Coordinates and main characteristics of reservoirs of the Volga-Don Shipping Canal (according to Ovchinnikov et al., 2020)

Водохранилище	Координаты, °	Площадь, км ²	Объем, млн м ³	Длина, км	Ширина, км	Глубина, м
Варваровское	48,42 / 44,44	27	124	18	6	4,61–10,70
Бреславское	48,57 / 44,15	14–16	50	9	2,5	4–6
Карповское	48,63 / 43,64	27	155	15	3	4

лельно проводили измерение абиотических параметров ручным многофункциональным зондом Aqua TROLL 500, который регистрировал координаты (°), глубину (м), электропроводность (S, мкСм/см), мутность (НЕМ),

насыщенность водной толщи кислородом (%), рН и температуру воды (°С).

Пробы фитопланктона, объемом 0,5 л, концентрировали путем последовательной фильтрации через мембранные фильтры с ди-

аметром пор 5 мкм и 1,2 мкм до 5 мл с использованием вакуумного насоса. Материал консервировали раствором Люголя с добавлением формалина и ледяной уксусной кислоты (Корнева, 2015; Методы ..., 2024). Для оценки численности подсчет клеток водорослей проводили в камере «Учинская-2» объемом 0,01 мл (Гусева, 1956). Биомассу определяли методом геометрического подобия.

Количественный учет инфузорий проводили на временных глицериновых препаратах. Для этого 250 мл пробы концентрировали фильтрованием через мембранный фильтр с диаметром пор 4–8 мкм до объема 10 мл, фиксировали насыщенным раствором сулемы (модификация метода Береску (Berezku, 1985; Ротарь, 1995)) и просматривали под микроскопом весь объем. Видовую идентификацию и подсчет инфузорий проводили на микроскопе Leica 5500 DM с увеличением $\times 400$ и $\times 1000$.

Зоопланктон учитывали в тотальных пробах, которые отбирали мерным цилиндром (объем пробы 10 л) с последующей фильтрацией через сеть Апштейна с диаметром входного отверстия 12 см и ситом с диагональю ячеек 105 мкм. Сборы фиксировали 40%-ным формалином до конечной концен-

трации в пробе 4 % (Методы ..., 2024). Для выявления и учета мертвых особей зоопланктона пробы, отобранные по указанной выше методике, прижизненно окрашивали 7,5%-ным раствором анилинового голубого красителя (С.И. 42780, $C_{37}H_{27}N_3Na_2O_9S_3$, М.м. 799.8) (Дубовская, 2008; Семенова, 2024). Окрашивание зоопланктона производили сразу же после его отбора, на борту судна, что исключало дополнительную гибель зоопланктеров в результате транспортировки проб (рис. 2). После окрашивания пробы промывали и фиксировали 40%-ным формалином с сахарозой. В качестве показателя относительной смертности использовали долю мертвых особей в численности и биомассе живых и мертвых особей (Дубовская, 2008; Семенова, 2024).

Статистический анализ полученных данных проводили в пакете программ Microsoft Office 2021 и PRIMER 6. За нижнюю границу доминирования видов принимали 10 %. Для расчета биомассы инфузорий, фитопланктона и зоопланктона в единицах углерода использовали пересчетные коэффициенты (Strickland, 1960; Dumont et al., 1975; Børshheim, Bratbak, 1987; Putt, Stoecker, 1989; Методы..., 2024). Сходство сообществ на исследованных станциях оценивали методами кластерно-



Рис. 2. Окрашенные виды зоопланктона: а – *Thermocyclops taihokuensis* Harada, 1931 (размер 0,98 мм) и б – *Cornigerius maeoticus maeoticus* (Pengo, 1879) (размер 0,65 мм)

Fig. 2. Stained species of zooplankton: а – *Thermocyclops taihokuensis* Harada, 1931 (size 0.98 mm) and б – *Cornigerius maeoticus maeoticus* (Pengo, 1879) (size 0.65 mm)

го анализа и многомерного неметрического шкалирования (MDS-анализ) стандартизированных и трансформированных данных по численности и биомассе таксонов по коэффициенту Брея-Кертиса. Также для оценки сходства видового состава сообществ применяли коэффициент Сёренсена. В работе использовали канонический анализ соответствий (Canonical Correlation Analysis = CCA) и диаграммы тепловых карт (Canoco 45).

Результаты

Абиотические показатели

Практически на протяжении всего ВДСК в аридных условиях сохранялась высокая электропроводность. Максимальные ее показатели были зарегистрированы в волжских шлюзах, в донских она была ниже в 1,3 раза (табл. 2). Минимальные значения отмечали в Карповском водохранилище, в которое происходит закачка воды непосредственно из Цимлянского водохранилища. Здесь электропроводность была ниже, чем в волжской и в донской частях в 1,7 раза и в 1,3 раза со-

ответственно. Температура воды была повсеместно высокой и изменялась от 22,9 °C в шлюзовой камере № 6 (волжская часть) до 25,3 °C в шлюзовых камерах № 1 и 3 (волжская часть) (табл. 2). Значение pH изменялось незначительно на протяжении всего ВДСК от 8,5 (шлюз № 8, волжская часть) до 9,49 (Варваровское водохранилище, р. Бирючья), что соответствовало щелочному характеру среды (табл. 2).

Насыщение кислородом на протяжении всего ВДСК было достаточным для развития гидробионтов и в среднем составляло 85,2 % на всех станциях. Максимальное насыщение регистрировали в шлюзах волжского склона (91–108 %), а минимальное – в Карповском водохранилище (66–81 %). Среди водохранилищ наиболее аэрированной была толща воды Бреславского водохранилища: более мелководного, чем Варваровское, и менее мутного, чем Карповское.

Максимальные показатели мутности были зарегистрированы в Карповском водохранилище (табл. 2). В шлюзовых камерах

Таблица 2. Электропроводность (S, мкСм/см, при 25 °C), pH, содержание кислорода (O₂, мг/л), температура воды (T, °C) и мутность (НЕМ) в ВДСК

Table 2. Electrical conductivity (S, μ S/cm at 25 °C), pH, oxygen (O₂, mg/l), water temperature (T, °C), and turbidity (NTU) in the VDSC

Волго-Донской судоходный канал		S, мкСм/см при 25 °C	pH	O ₂ , мг/л	T, °C	Мутность, НЕМ
Шлюзы	Волжская шлюзовая лестница (1–9 шлюз)	1396±106	9,01±0,10	8,17±0,13	24,17±0,75	11,49±15,94
	Водохранилища					
	Варваровское	1309±48	9,03±0,02	7,01±0,19	23,83±0,46	4,14±3,43
	Бреславское	1152±138	9,04±0,03	7,99±0,17	23,46±0,38	5,93±7,32
	Карповское	810±2	8,92±0,05	6,55±0,36	23,61±0,27	20,18±7,26
Шлюзы	Донская шлюзовая лестница (10–13 шлюз)	1053±208	8,85±0,12	7,16±0,48	23,92±0,28	18,67±9,23

донской шлюзовой лестницы она была значительно ниже этого показателя (в 1,1 раза), а в шлюзовых камерах волжской лестницы – в 1,8 раза. В Варваровском и Бреславском водохранилищах мутность была значительно ниже, чем максимальный показатель, в 4,9 и 3,4 раза соответственно (табл. 2).

Показатели планктонного сообщества

В составе альгофлоры планктона шлюзовых камер и водохранилищ ВДСК было зарегистрировано 226 таксонов водорослей рангом ниже рода. Альгофлора шлюзовых камер была более разнообразной (196 видов, разновидностей и форм) и более специфичной (только в них был зарегистрирован 61 вид), чем альгофлора водохранилищ (175 и 39 таксономических единиц рангом ниже рода соответственно). Протозоопланктон был представлен 74 видами свободноживущих инфузорий: в шлюзовых камерах – 63 вида, в водохранилищах – 55. В составе метазоопланктона выявлено 125 видов зоопланктона: в шлюзовых камерах – 93, в водохранилищах – 62 (рис. 3).

Сходство видового состава (коэффициент Сёренсена) всех компонентов планктон-

ного сообщества водохранилищ и шлюзовых камер было достаточно велико и составило около 70 %. Сходство между планктоном шлюзов волжской и донской лестниц было меньше и составило около 50 %. Видовой состав всех компонентов планктонного сообщества отдельных шлюзовых камер различался значительно, особенно это отмечалось в волжской части ВДСК. Здесь коэффициент видового сходства Сёренсена между планктоном отдельных шлюзовых камер составил около 40 %. В водораздельном Варваровском водохранилище сходство между компонентами планктонного сообщества разных станций составило 46 %. В Карповском водохранилище, в которое непосредственно закачивается вода из Цимлянского водохранилища, сходство видового состава планктона между отдельными станциями вновь увеличивалось и составляло более 50 %.

Среди водохранилищ максимальным видовым богатством всех компонентов планктона отличалось крупное водораздельное Варваровское. По направлению к Цимлянскому водохранилищу число видов в планктонном сообществе водохранилищ ВДСК уменьшалось. В таксономическом составе альгофло-

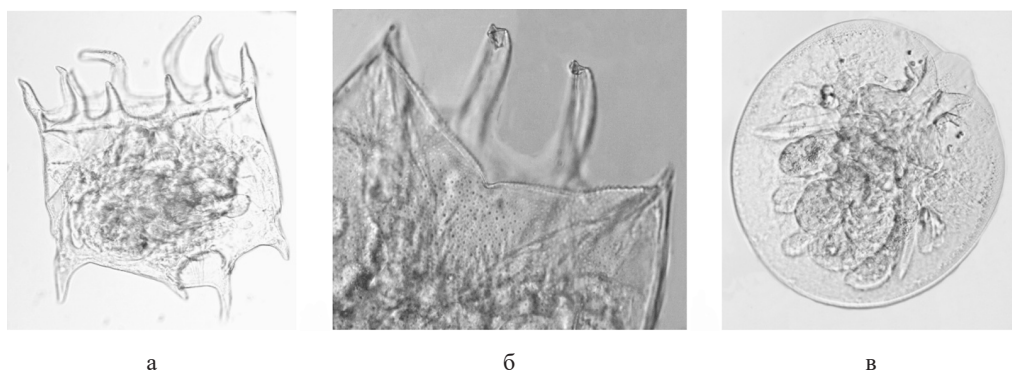


Рис. 3. Колувратки из Варваровского водохранилища: а – *Platyias patulus patulus* (Müller, 1786) (размер 190 мкм), б – *Platyias quadricornis* (Ehrenberg, 1832) (размер 210 мкм), в – *Testudinella patina* (Hermann, 1783) (размер 180 мкм)

Fig. 3. Rotifers from the Varvarovskoye Reservoir: a – *Platyias patulus patulus* (Müller, 1786) (size 190 μm), b – *Platyias quadricornis* (Ehrenberg, 1832) (size 210 μm), c – *Testudinella patina* (Hermann, 1783) (size 180 μm)

ры водохранилищ, по сравнению с шлюзами, большую роль в формировании видового богатства играли цианобактерии, в то время как в шлюзах выше доля диатомовых водорослей.

Показатели количественного развития всех компонентов (фитопланктон, инфузории, зоопланктон) планктонного сообщества изменялись в очень широких пределах (табл. 3). Численность и биомасса фитопланктона варьировали от 1,00 млн кл/л и 0,15 мг/л в шлюзе № 7 до 555,54 млн кл/л и 21,78 мг/л в шлюзе № 13, соединяющем ВДСК с Цимлянским водохранилищем. Численность свободноживущих инфузурий варьировала от 12 до 2200 тыс. экз./м³ в шлюзовых камерах и от 40 до 2876 тыс. экз./м³ в водохранилищах; биомасса колебалась в пределах 0,12–45,8 и 0,31–120,2 мг/м³ соответственно. Максимальная численность зарегистри-

рована в шлюзе 4 и на ст. 74а (р. Бирючья, Варваровское вдхр.), максимальная биомасса – в шлюзе 9 и на ст. 75а (в затоне Варваровского вдхр.). Минимальные показатели (практически отсутствие инфузурий) отмечались в шлюзе 11. Максимальные показатели количественного развития зоопланктона были зарегистрированы на станции, расположенной в начале водораздельного Варваровского (ст. 73, 710 тыс. экз./м³ и 2,86 г/м³) и в Карповском (ст. 78, 750 тыс. экз./м³ и 7,96 г/м³) водохранилищах; минимальные показатели – в шлюзе 7 (78 тыс. экз./м³ и 0,33 г/м³).

Суммарная биомасса компонентов планктона (фитопланктона, инфузории, зоопланктон) имела тенденцию увеличения от Волжского склона к Донскому (рис. 4). Это закономерно, поскольку закачка воды в шлюзовую систему канала идет из более про-

Таблица 3. Показатели количественного развития компонентов (фитопланктон, инфузории, зоопланктон) планктонного сообщества ВДСК

Table 3. Indicators of quantitative development of the components (phytoplankton, ciliates, zooplankton) of the VDSC plankton community

Волго-Донской судоходный канал		<i>N</i>	<i>B</i>	<i>n</i>	Доля мертвых особей зоопланктона	
					от <i>N</i> (%)	от <i>B</i> (%)
Шлюзы	Волжская лестница (1–9 шлюз)	<u>5,9±2,5*</u> <u>611±224**</u> 133±52***	<u>0,92±0,19*</u> <u>13,02±5,14**</u> 1,17±0,56***	<u>44±3</u> <u>15±2</u> 9±2	3,7±0,7	2,8±0,6
Водоохранилища	Варваровское	<u>14,9±3,3</u> <u>1507±392</u> 226±139	<u>2,50±0,47</u> <u>69,28±22,28</u> 0,91±0,98	<u>55±4</u> <u>24±3</u> <u>24±2</u>	3,3±0,3	3,1±0,4
	Бреславское	<u>10,5±3,1</u> <u>253±116</u> 226±102	<u>1,83±0,59</u> <u>3,96±1,90</u> 2,11±1,12	<u>58±2</u> <u>13±2</u> 23±3	4,8±1,8	2,9±0,9
	Карповское	<u>258,3±128,7</u> <u>323±160</u> 402±163	<u>10,13±4,49</u> <u>8,01±4,91</u> 4,12±1,23	<u>53±1</u> <u>14±6</u> 25±7	3,4±0,8	2,0±0,6
Шлюзы	Донская лестница (10–13 шлюз)	<u>141,7±137,9</u> <u>390±196</u> 101±71	<u>5,93±5,29</u> <u>13,62±9,20</u> 0,69±0,12	<u>56±6</u> <u>14±6</u> 10±3	5,9±0,7	3,7±1,1

Примечание: *N* – численность, *B* – биомасса, *n* – число видов (экз.), * – фитопланктон (*N* – млн кл/л, *B* – мг/л), ** – инфузории (*N* – тыс. экз./м³, *B* – мг/м³), *** – зоопланктон (*N* – тыс. экз./м³, *B* – г/м³).

дуктивного Цимлянского водохранилища. По биомассе преимущественно преобладал фитопланктон. Лишь в 3 шлюзовых камерах (3, 8 и 11) биомасса зоопланктона выше, чем у фитопланктона (рис. 4 а). Вклад инфузорий в формирование этого показателя ничтожно мал (менее 1 %) (рис. 4 б). На станциях с максимальной численностью инфузорий в Варваровском водохранилище их роль (вклад) увеличивается лишь до 5,7 %.

Ординация сообществ методом многомерного шкалирования и кластеризации данных методом многофакторного анализа почти для всех компонентов планктона выявила две большие группы: «водохранилищную» и «шлюзовую» (рис. 5). Особенно четко это показано на примере фитопланктона (рис. 5 а-б). Внутри каждой группы выделяются подгруппы наиболее сходных сообществ по видовому составу и вкладу отдельных видов в формировании общей численности: например, первых трех волжских шлюзов, с одной стороны, и последней станции Карповского водохранилища и замыкающего шлюза 13 – с другой. Однако большое количество мелких группировок в группе «шлюзы» свидетельствует о высокой специфичности их

сообществ. Аналогичная картина формирования группировок сообществ с небольшими вариациями характерна и для инфузорий, зоопланктона и некрозоопланктона (см. ниже). Это закономерно и логично объясняется влиянием факторов (рис. 6).

Все три компонента планктона (фитопланктон, инфузории и зоопланктон, включая и мертвые особи зоопланктона) демонстрируют аналогичное распределение сообществ в пространстве факторов в шлюзах и водохранилищах ВДСК (рис. 6). По отношению к факторам электропроводности, содержания кислорода, температуры и pH выделились с небольшой долей допущения: сообщества начальных (1–3) волжских шлюзов; шлюзов 4–9 Волжской шлюзовой лестницы – «Чапурниковская лестница» (особенно это разделение проявилось в случае с инфузориями); Бреславского водохранилища и 11, 12 шлюзов Донской лестницы; сообщества Карповского водохранилища и замыкающего 13 шлюза. Сообщества Варваровского водохранилища и замыкающего его шлюза 10 с высокой прозрачностью воды часто отделяются от других по фактору мутности-прозрачности (рис. 6).

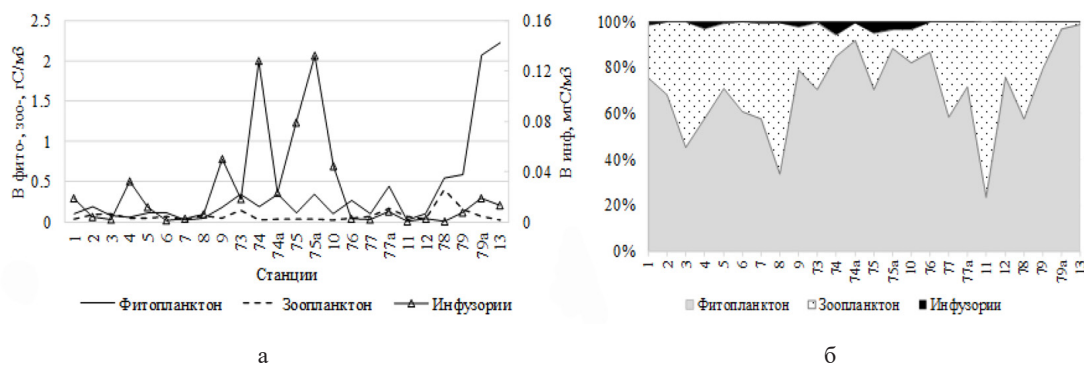


Рис. 4. Суммарная биомасса компонентов планктона (фитопланктон, инфузории, зоопланктон) ВДСК: абсолютные значения (а), относительные (б)

Fig. 4. Total biomass of plankton components (phytoplankton, ciliates, zooplankton) in the VDSC: absolute values (a), relative values (b)

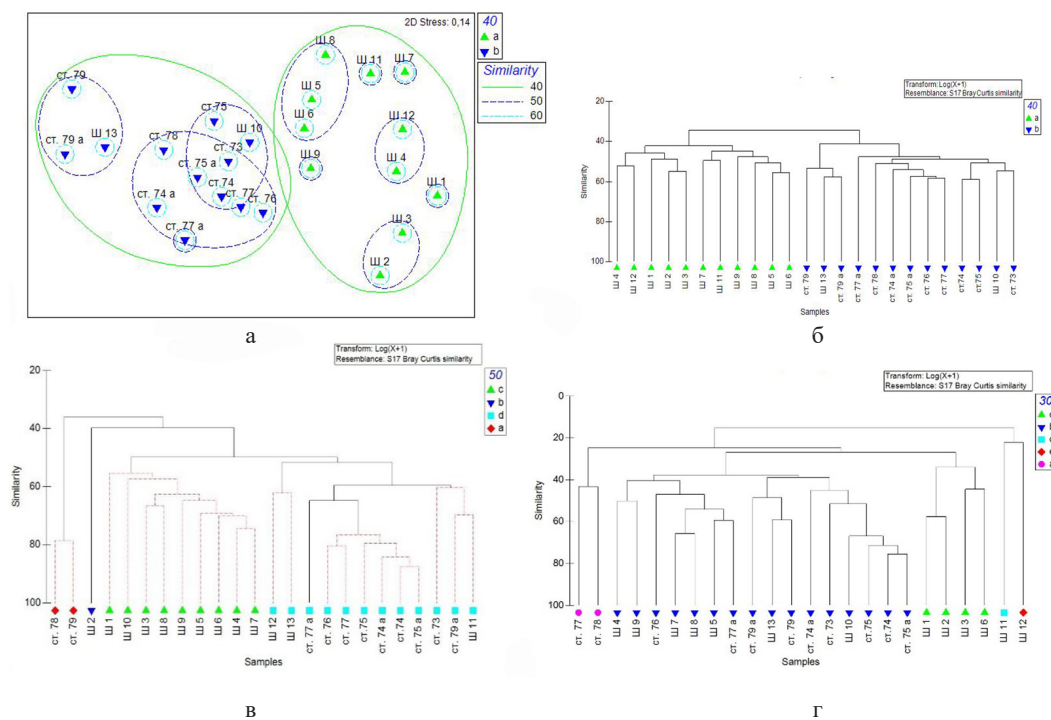


Рис. 5. Ординация сообществ методом многомерного шкалирования и кластеризации данных методом многофакторного анализа для всех компонентов планктона ВДСК: а-б – фитопланктон, в – зоопланктон, г – инфузории

Fig. 5. Ordination of communities by multidimensional scaling and clustering of data by multifactorial analysis for all components of the VDSC plankton: a-b – phytoplankton, c – zooplankton, d – ciliates

Состав доминирующего по численности комплекса видов водорослей включал в основном цианобактерий. В шлюзовых камерах чаще других основным доминантом являлась цианобактерия *Leptolyngbya foveolarum* (Rabenhorst ex Gomont) Anagnostidis et Komárek, которая составляла от 8 до 86 % от общей численности фитопланктона (рис. 7 а). В первых трех шлюзах волжской лестницы в качестве доминирующих по численности видов регистрировалась диатомовая водоросль *Skeletonema subsalsum* – эвригалинный, теплолюбивый вид, понто-каспийский вселенец, составляя от 11 до 66 % от этого показателя. В замыкающем 13 шлюзе абсолютным доминантом является цианобактерия *Planktothrix agardhii* Gomont. В Варваровском водохранилище на различ-

ных станциях доминирующий комплекс видов водорослей состоял из разных видов цианобактерий (рис. 7 а). В его состав входили *Anabaena flos-aquae* Bréb., *Aphanocapsa incerta* (Lemm.) Croberg et Krámer, *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz., *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Pseudanabaena limnetica* (Lemmermann) Komárek. В Бреславском водохранилище на всех станциях доминировала *Pseudanabaena limnetica*, а в Карповском – *Planktothrix agardhii* (рис. 7 а) – широко распространенный в планктоне континентальных водоёмов и опресненных морских акваторий вид, развивается в широком диапазоне условий, а именно при высоком содержании органических веществ, может переходить на гетеротрофный рост и считается индикатором гиперэвтрофного состояния водоёмов.

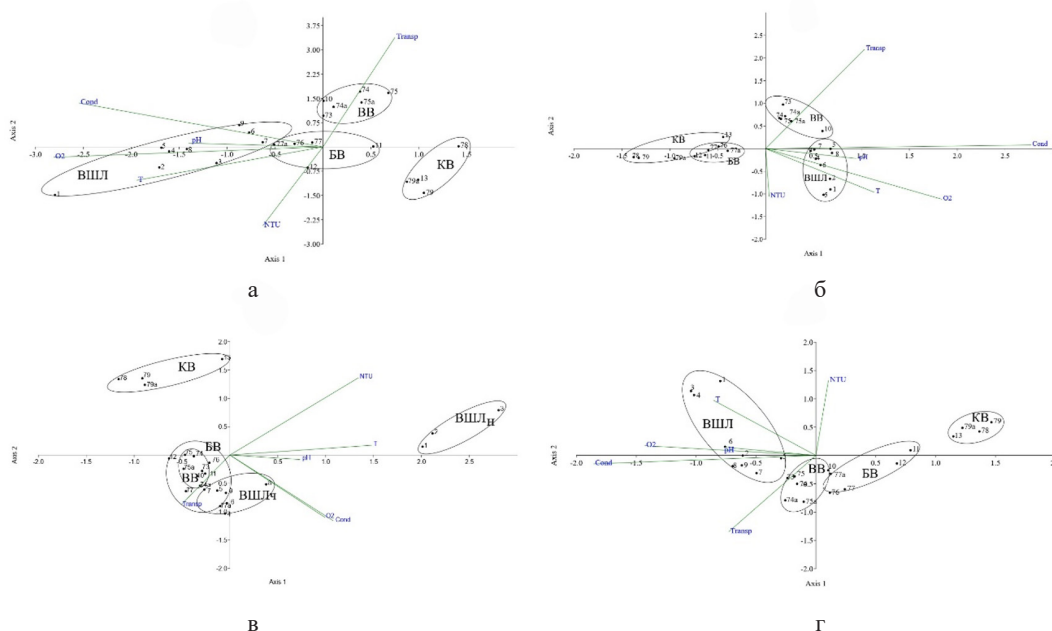


Рис. 6. Результаты канонического анализа соответствий (ССА): фитопланктон (а), зоопланктон (б), инфузории (в), мертвые особи зоопланктона (г). Обозначения: ВШЛ – Волжская шлюзовая лестница (ВШЛн – начальные шлюзы (1–3) + ВШЛч – «Чапурниковская лестница» (шлюзы 4–9)), ВВ – Варваровское водохранилище, ББ – Бреславское водохранилище, КВ – Карповское водохранилище, Cond – электропроводность, NTU – мутность, T – температура, O₂ – кислород, pH – водородный показатель, Transp – прозрачность

Fig. 6. The results of the canonical correspondence analysis (CCA): phytoplankton (a), zooplankton (b), ciliates (c), dead zooplankton (d). Designations: ВШЛ – Upper Volga lock steps (ВШЛн – first locks (1–3) + ВШЛч – «Chapurnikovskaya Steps» (locks 4–9)), ВВ – the Varvarovskoye reservoir, ББ – the Breslavskoye reservoir, КВ – the Karpovskoye reservoir, Cond – conductivity, NTU – turbidity, T – temperature, O₂ – oxygen, pH – hydrogen ion concentration, Transp – transparency

Он является одним из частых возбудителей «цветения» воды, его цианотоксины чрезвычайно опасны для рыбы и человека (Белякова и др., 2006).

Состав доминирующего комплекса видов метазоопланктона включал в себя в основном ракообразных, которые составляли более 65 % общей численности. При этом на различных участках ВДСК он был представлен разными видами: в шлюзовых камерах 1–3 преобладали *Bipalpus hudsoni* (Imhof), *Bosmina (Bosmina) longirostris* (O.F. Müller), Соперодит Calanoida (в основном *Heterocope caspia* G.O. Sars), Соперодит Cyclopoida; в шлюзах 4–9 – *Thermocyclops taihokuensis* (Harada), *Filinia longiseta* (Ehrenberg), Соперодит

Calanoida (в основном *Eurytemora caspica* Sukhikh & Alekseev), Соперодит Cyclopoida; в водораздельном Варваровском водохранилище и шлюзе № 10 – *B. (B.) longirostris*, *F. longiseta*, *Podonevadne trigona ovum* (Zernov), *Moina cf. micrura* Kurz, *Keratella quadrata quadrata* (Müller), *Trichocerca capucina* (Wierzejski & Zacharias); в Бреславском, Карповском водохранилищах и конечных шлюзах (№ 11–13) – *T. taihokuensis*, *B. (B.) longirostris*, *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller) (рис. 7 б).

Среди ракообразных, зарегистрированных в шлюзах и водохранилищах, 9 видов относятся к вселенцам с различным статусом: *H. caspia*, *E. caspica*, *Calanipeda*

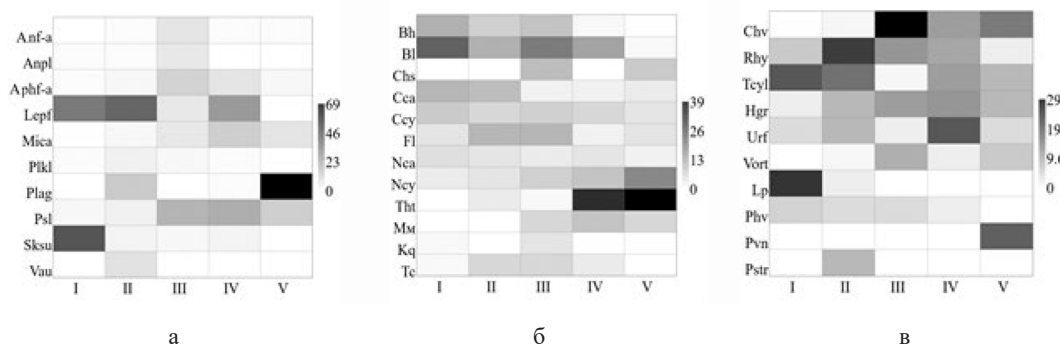


Рис. 7. Доминирующие по численности (%) виды отдельных компонентов планктона: фитопланктона (а), зоопланктона (б), инфузорий (в) в системе ВДСК в августе 2023 г. Обозначения: I–V – сообщества разных групп станций (I – шлюзы 1–3, II – шлюзы 4–9 («Чапурниковская лестница»), III – Варваровское водохранилище + шлюз 10, IV – Бреславское водохранилище + шлюзы 11 и 12, V – Карповское водохранилище + шлюз 13). Виды фитопланктона: Anf-a – *Anabaena flos-aquae*, Anpl – *A. planctonica*, Aphf-a – *Aphanizomenon flos-aquae*, Lepf – *Leptolyngbya foveolarum*, Mica – *Microcystis aeruginosa*, Plkl – *Planktolyngbia limnetica*, Plag – *Planktothrix agardhii*, Psl – *Pseudoanabaena limnetica*, Sksu – *Skeletonema subsalsum*, Vau – *Volvox aureus*; виды зоопланктона: Bh – *Bipalpus hudsoni*, Bl – *Bosmina (Bosmina) longirostris*, Chs – *Chydorus sphaericus*, Cca – Copepodit Calanoida, Ccy – Copepodit Cyclopoida, Fl – *Filinia longiseta*, Nca – Nauplia Calanoida, Ncy – Nauplia Cyclopoida, Tht – *Thermocyclops taihokuensis*, Мм – *Moina cf. micrura*, Kq – *Keratella quadrata*, Tc – *Trichocerca capucina*; виды инфузорий: Chv – *Coleps hirtus viridis*, Rhy – *Rimostrombidium hyalinum*, Tcyl – *Tintinnopsis cylindrata*, Hgr – *Halteria grandinella*, Urf – *Urotricha furcata+farcta*, Vort – *Vorticella* spp., Lp – *Leprotintinnus pellucidus*, Phv – *Pelagohalteria viridis*, Pvn – *Pelagovorticella natans*, Pstr – *Pelagostrobilidium* sp.

Fig. 7. The dominant species (%) of individual plankton components: phytoplankton (a), zooplankton (b), ciliates (c) in the VDSC system in August 2023. Note: I–V – communities of different station groups (I – locks 1–3, II – locks 4–9 («Chapurnikovskaya Steps»), III–Varvarovskoye reservoir + lock 10, IV – Breslavskoye reservoir + locks 11 and 12, V – Karpovskoye reservoir + lock 13). Phytoplankton species: Anf-a – *Anabaena flos-aquae*, Anpl – *A. planctonica*, Aphf-a – *Aphanizomenon flos-aquae*, Lepf – *Leptolyngbya foveolarum*, Mica – *Microcystis aeruginosa*, Plkl – *Planktolyngbia limnetica*, Plag – *Planktothrix agardhii*, Psl – *Pseudoanabaena limnetica*, Sksu – *Skeletonema subsalsum*, Vau – *Volvox aureus*; zooplankton species: Bh – *Bipalpus hudsoni*, Bl – *Bosmina (Bosmina) longirostris*, Chs – *Chydorus sphaericus*, Cca – Copepodit Calanoida, Ccy – Copepodit Cyclopoida, Fl – *Filinia longiseta*, Nca – Nauplia Calanoida, Ncy – Nauplia Cyclopoida, Tht – *Thermocyclops taihokuensis*, Мм – *Moina cf. micrura*, Kq – *Keratella quadrata*, Tc – *Trichocerca capucina*; species of ciliates: Chv – *Coleps hirtus viridis*, Rhy – *Rimostrombidium hyalinum*, Tcyl – *Tintinnopsis cylindrata*, Hgr – *Halteria grandinella*, Urf – *Urotricha furcata+farcta*, Vort – *Vorticella* spp., Lp – *Leprotintinnus pellucidus*, Phv – *Pelagohalteria viridis*, Pvn – *Pelagovorticella natans*, Pstr – *Pelagostrobilidium* sp.

aquaedulcis Krichagin, *T. taihokuensis* (рис. 2), *Acanthocyclops americanus* (Marsh), *Moina cf. micrura*, *Cercopagis (Cercopagis) pengoi* (Ostroumov), *Cornigerius maeoticus maeoticus* (Pengo) (рис. 2), *P. trigona* (G. O. Sars). Впервые нами для ВДСК зарегистрирован *Bythotrephes cederstromii* Schödler (Crustacea: Cladocera: Onychopoda) (возможно, гибрид) (рис. 8). Впервые этот вид был зарегистрирован в оз. Онтарио в 1982 году. К 1987 году он распространился на все Великие озера. Вид встре-

чается во многих внутренних озерах Мичигана, Миннесоты, Нью-Йорка, Висконсина и Огайо, во внутренних озерах Онтарио (Канада), он считается инвазивным в Бельгии и Нидерландах (Berg, 1992; Barnhisel, Harvey, 1995). Для РФ вид отмечен для Волги (Попов, 2006). В наших исследованиях *Bythotrephes cederstromii* был зарегистрирован во всех водохранилищах ВДСК, в шлюзовых камерах не встречался. Особое внимание следует обратить на то, что вид очень крупный, хорошо

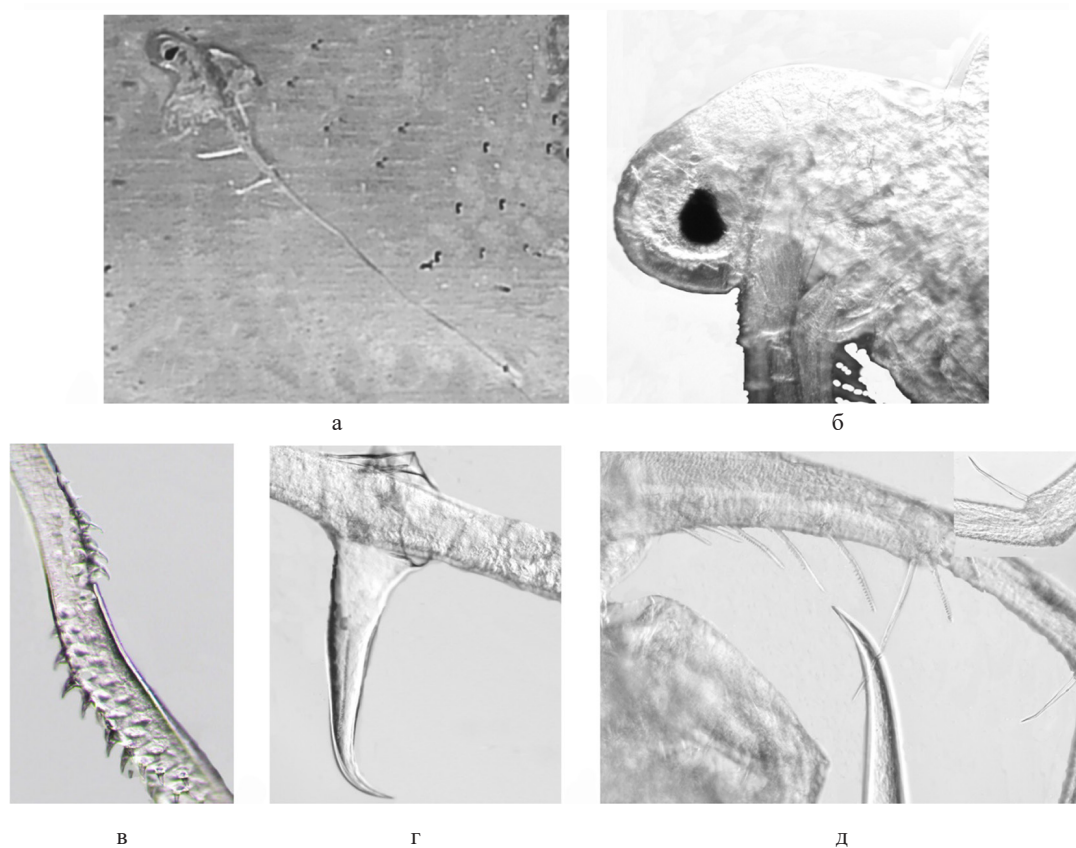


Рис. 8. Основные систематические признаки вида-вселенца (возможен гибрид) *Bythotrephes cederstroemii* Schodler, 1877 (по: Korovchinsky, 2015): а – крупный (4,9 мм) вид снят в камере Богорова, б – общий вид с боковой стороны, в – изгиб заднего игловидного придатка, г – коготок заднего игловидного придатка, д – щетинки дистального конца проксимального и второго члеников эндоподита торокальной конечности I пары

Fig. 8. Main systematic features of the invasive species (possibly a hybrid) *Bythotrephes cederstroemii* Schodler, 1877 (according to Korovchinsky, 2015 with modifications): а – large (4.9 mm) view taken in Bogorov's chamber, б – general view from the side, в – bend of the posterior needle-like appendage, г – claw of the posterior needle-like appendage, е – setae of the distal end of the proximal and second segments of the endopodite of the thoracic limb of the first pair

виден даже невооруженным глазом (рис. 8 а). Соответственно, он вносит значительный вклад в формирование общей биомассы зоопланктона даже при очень низких показателях численности.

Видовой состав инфузорий Волго-Донского канала был представлен в основном типичными для равнинных водохранилищ видами (рис. 7 в). В первых трех волжских шлюзах доминировали волжские тинтиниды (*Tintinnopsis cylindrata* Kof. & Cam.) с ли-

дирующей позицией вселенца *Leprotintinnus pellucidus* (Cleve) (отр. Tintinnida). Начиная с 4-го шлюза (г.н. Чапурниковская лестница) значительную роль играли представители отр. Choreotrichida: *Rimostrombidium hyalinum* (Mirabdulaev) Petz & Foissner, *Pelagostrobilidium* sp. В водохранилищах и шлюзах между ними (рис. 7 в) основу численности формировали *Coleps hirtus viridis* Ehrenberg, мелкие и средние представители р. *Urotricha* и *Pelagovorticella natans* (Faure-

Fremiet) Jankowski. Основной вклад в биомассу инфузорий в шлюзовых камерах, наряду с доминантами по численности, вносили немногочисленные крупные виды (*Obertrumia aurea* (Ehrenberg) Foissner), отличные пловцы – *Rimostrombidium lacustris* (Foissner, Skogstad & Pratt) Petz & Foissner, 1992, в водохранилищах – *Stokesia vernalis* Wenrich, колониальный *Epistylis procumbens* Zacharias и крупные уротрихи *Urotricha simonsbergeri* Foissner, Berger et Schaumburg и *Urotricha venatrix* Kahl.

Роль отдельных таксономических групп инфузорий значительно менялась в системе ВДСК. Так, в шлюзах Волжской лестницы наблюдалось явное преобладание представителей кл. Spirotrichea (77 % общей численности), в том числе п/кл. Choreotrichia (50 %) и п/кл. Stichotrichia (20 %), особенно выраженное в первых 3 волжских шлюзах (рис. 7 а). Их вклад существенно (более чем вдвое) снижался как в водораздельных водохранилищах, так и в шлюзовых камерах донского склона. При этом возрастал вклад представителей кл. Prostomatea (с 18 % в шлюзах на Волжском склоне до 50 % и 36 % в водохранилищах и шлюзах Донского склона). В Карповском водохранилище и замыкающем шлюзе 13 достигали своего максимума (39–40 % численности) перитрихи (п/кл. Peritrichia), что связано, вероятно, с активным развитием нитчатых цианобактерий и «цветением воды», поступающей из Цимлянского водохранилища. Помимо *L. pellucidus*, интересными находками можно считать довольно редкий для водохранилищ Волги *Membranicola tamari* Foissner, Berger & Schaumburg (мелководная ст. 75а Варваровского водохранилища) и эупланктонную перитриху *Pelagovorticella mayeri* (Faugere-Fremiet) Jankowski (все станции Варваровского и Карповского водохранилищ). Все эти

виды предпочитают повышенную минерализацию, что, предположительно, указывает на их характер вселенцев. Последние два вида встречались только в водохранилищах и ни разу не были отмечены в шлюзах. Из недавно обнаруженных для бассейна Волги видов в ВДСК зарегистрированы *Nassula citrea* Kahl, *Pelagostrombidium* sp., *Strombidium* sp.

Некрозоопланктон

Мертвые особи были обнаружены в популяциях 26 видов зоопланктона, как массовых и доминирующих видов, так и видов, встреченных единично (рис. 2). По результатам кластерного и MDS-анализа при уровне сходства в 40 % все станции подразделялись на три группы, наиболее сходных по доле отдельных видов в численности некрозоопланктона (рис. 6, 9). В первую группу входили все три водохранилища ВДСК, а также три шлюза Донской лестницы. При уровне сходства в 50 % эта группа также подразделялась на две подгруппы: в первую из которых входили все станции Карповского водохранилища и 13 шлюзов, а во вторую – все станции Бреславского и Варваровского водохранилищ, а также 11 и 12 шлюзы. Основу некрозоопланктона в этой группе формировали такие виды, как *Asplanchna priodonta* Gosse, *Trichocerca capucina*, *Bosmina* (*Bosmina*) *longirostris*, *Daphnia cucullata* G.O. Sars, *Diaphanosoma orghidani* Negrea, *Moina* cf. *micrura*, *Thermocyclops taihokuensis* и науплиусы Cyclopoida. Во вторую группу входила всего одна станция (10 шлюзов), которая на уровне сходства в 30 % объединялась с остальными шлюзами (1–9) Волжской лестницы (рис. 6 б). Основу некрозоопланктона в 10 шлюзе формировали *Synchaeta pectinata* Ehrenberg, а также молодь и науплиусы Cyclopoida. В третьей группе основу некрозоопланктона составляли *A. priodonta*, *Bipalpus hudsoni*, *B. (B.)*

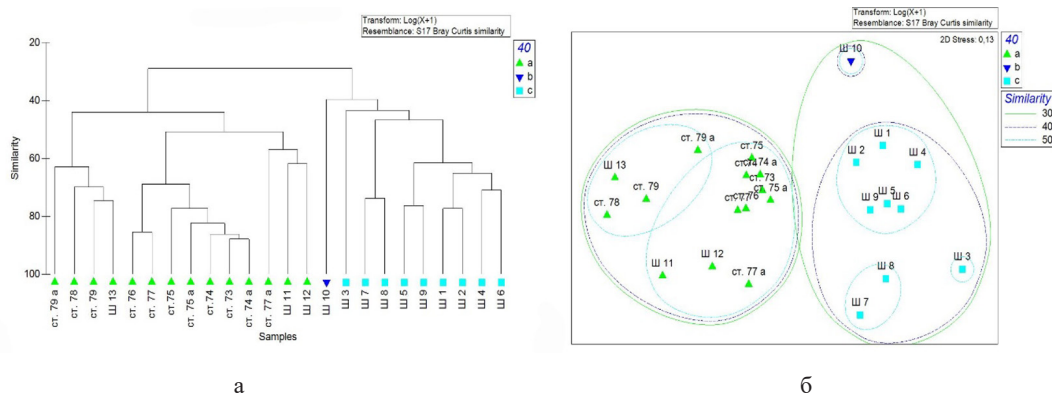


Рис. 9. Результаты кластерного (а) и MDS-анализа (б) по составу некрозоопланктона ВДСК
 Fig. 9. Results of cluster analysis (a) and MDS-analysis (b) on the composition of necrozooplankton of the VDSC

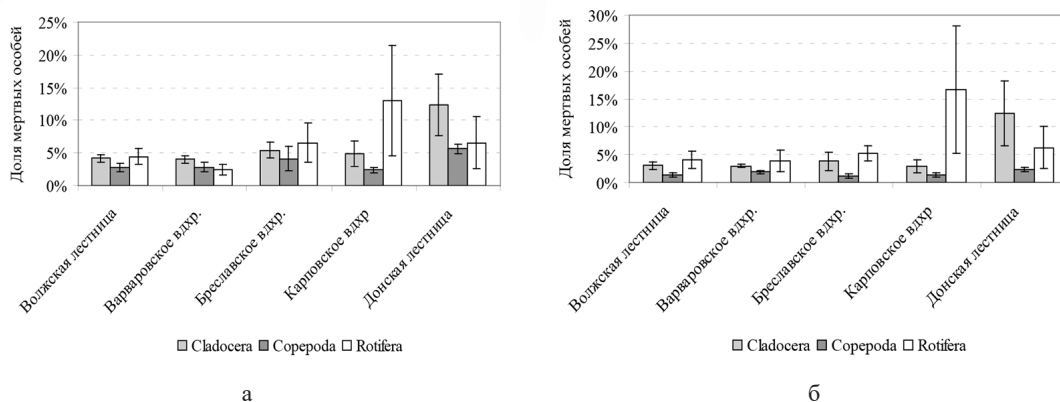


Рис. 10. Доля мертвых особей от численности (а) и биомассы (б) для различных таксономических групп зоопланктона в шлюзах и водохранилищах ВДСК
 Fig. 10. The proportions of dead individuals of the abundance (a) and biomass (б) in various taxonomic groups of zooplankton in the locks and reservoirs of the VDSC

longirostris, *Podonevadne trigona ovum*, науплиусы *Calanipeda aquaedulcis* и Cyclopoidea. В третьей группе на уровне сходства в 50 % также выделялись три подгруппы, объединяющие в себя 1, 2, 4–6, 9 шлюзы, 7 и 8 шлюзы и отдельно только 3 шлюз.

Доля мертвых особей в шлюзах и водохранилищах ВДСК менялась по станциям от 1,2 до 8,4 % от численности и от 0,6 до 6,5 % от биомассы зоопланктона, в среднем в водохранилищах ВДСК и шлюзах она отличалась незначительно и изменялась в пределах 3,3–5,9 % от численности и 2,0–3,7 % от биомассы

зоопланктона (табл. 3, рис. 10). Наибольшие средние доли мертвых особей были отмечены в шлюзах Донской лестницы и Бреславском водохранилище, наименьшие – в Варваровском и Карповском водохранилищах. При этом наблюдались различия в доле мертвых особей как для отдельных видов, так и для различных таксономических групп зоопланктона. Наименьшие показатели смертности во всех водохранилищах и шлюзах были зафиксированы для веслоногих ракообразных, тогда как для ветвистоусых ракообразных и коловраток они были выше, в особенности

в Карповском водохранилище и шлюзах Донской лестницы (рис. 10).

Высокая доля мертвых особей до 14–50 % от численности и биомассы была отмечена в шлюзах Волжской лестницы для *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, *Keratella quadrata* и *Diaphanosoma orghidani*. В Варваровском водохранилище не наблюдалось повышенной доли мертвых особей ни для одного из встреченных видов, максимальные отмеченные доли мертвых особей для отдельных видов не превышали 5–7 % от численности и биомассы. В Бреславском водохранилище высокая доля мертвых особей до 12–21 % от численности и биомассы была отмечена для *B. hudsoni*, *T. capucina* и науплиусов Cyclopoidea. В Карповском водохранилище высокая доля мертвых особей до 12–100 % от численности и биомассы была отмечена для *Brachionus calyciflorus* f. *amphiceros* Ehrenberg, *Brachionus diversicornis* (Daday), *K. quadrata* и *T. capucina*. В шлюзах Донской лестницы высокая доля мертвых особей до 11–100 % от численности и биомассы была отмечена для *Polyarthra luminosa* Kutikova, *S. pectinata*, *B. (Bosmina) longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Cornigerius maeoticus maeoticus*, *Daphnia cucullata* и *D. orghidani*.

Показатели смертности для большинства зарегистрированных инвазивных видов зоопланктона как в шлюзах, так и в водохранилищах ВДСК находились на очень низком уровне, доля мертвых особей для них в среднем изменялась от 0 до 5 %, исключением был лишь *C. maeoticus maeoticus*, все встреченные единичные особи которого были мертвы (рис. 2 б).

Обсуждение

Вопросам инженерно-технических работ на ВДСК посвящено пять томов, изданных непосредственно после его заполнения. В томе

3, посвящённом вопросам землеустройства (Соболев, 1956), сказано: «К сожалению, до сих пор не изжито мнение о том, что производство работ – это «прорабское искусство» и что науке здесь делать нечего». Повышенный, по сравнению с р. Волгой и Доном, уровень минерализации в ВДСК и его водохранилищах можно объяснить специфическими природными и антропогенными условиями, складывающимися на территории Волгоградской области. В 50–60-х годах XX века в Волгоградской области были построены крупные оросительные системы. Однако неправильная эксплуатация орошаемых земель вызвала к началу 1990-х годов подъем уровня грунтовых вод, подтопление, возникновение очагов вторичного засоления, осолонцевание почв и др. (Горохова и др., 2023). Щелочной характер среды на всем протяжении ВДСК, вероятнее всего, связан с активным развитием в летний период цианобактерий, которые, вызывая «цветение» воды, вызывают и повышение этого показателя. Высокая мутность в волжских шлюзовых камерах обусловлена высокой турбулентностью, в донских шлюзах и Карповском водохранилище – «цветением» воды. Здесь преобладающим по численности и биомассе видом был *P. agardhii*, активная вегетация которого сопровождается такими отрицательными эффектами, как низкая прозрачность и освещенность, повышение pH > 8–9, в структуре альгоценозов – монодоминирование и снижение разнообразия (Белякова и др., 2006); именно эти явления были нами зарегистрированы в Карповском водохранилище и шлюзе 13.

Таксономический состав всех компонентов планктонного сообщества, развивающихся на отдельных участках ВДСК, отличался высоким видовым сходством (коэффициент видового сходства между планктоном водохранилищ и шлюзов составил около 70 %).

Наименьшим видовым сходством отличались планктонные сообщества отдельных шлюзовых камер волжского склона ВДСК, что, вероятно, связано с нестабильностью условий в них и специфичностью видового состава гидробионтов в динамичных условиях отдельных шлюзовых камер. При невысоком числе видов-планктеров в среднем в отдельной пробе шлюзовых камер (α -разнообразии) число видов в списке (β -разнообразии) было максимальным. Внутри отдельных водохранилищ наибольшее сходство отмечается между планктонными сообществами отдельных станций Карповского водохранилища, что, вероятно, обусловлено тем, что в него нагнетается вода непосредственно из Цимлянского водохранилища, и однородность планктонного сообщества еще сохраняется.

Ординация сообществ методом многомерного шкалирования и кластеризации данных методом многофакторного анализа почти для всех компонентов планктона выявила две большие группы: «водохранилищную» и «шлюзовую».

Варваровское водохранилище, разделяющее канал на волжскую и донскую лестницы, отличалось максимальным видовым богатством всех компонентов планктонного сообщества, а также максимальными показателями численности и биомассы инфузорий и метазоопланктона. В нем же были отмечены минимальные показатели смертности зоопланктона. Это связано с более спокойными гидродинамическими условиями в нем, в частности, низкой турбулентностью, что подтверждается минимальной мутностью и большей прозрачностью (табл. 2). Вероятно также проявление эффекта экотона (Одум, 1975), с которым могут быть связаны высокие показатели, характеризующие планктонное сообщество.

Суммарная биомасса планктонного сообщества увеличивается по направлению

к гипертрофному Цимлянскому водохранилищу (Корнева и др., 2025), что вполне объяснимо тем, что в донскую часть канала поступает более трофная донская вода.

По отношению к абиотическим факторам окружающей среды на исследуемом участке сообщества объединились в четыре группировки (рис. 6). Обособленность планктонного сообщества шлюзов волжской лестницы связана с небольшими расстояниями между ними и достаточной удаленностью от Цимлянского водохранилища, из которого осуществляется непосредственная закачка воды. Планктон шлюзов донской лестницы, напротив, не выделяется в отдельную группировку, что, вероятно, связано с тем, что расстояния между ними больше, чем между волжскими, и все они граничат с водохранилищами ВДСК (рис. 1). Связь компонентов планктонных сообществ донских шлюзов и смежных водохранилищ обусловлена тем, что поступающая в Варваровское водохранилище вода стекает по донскому склону в Цимлянское водохранилище.

В целом все три компонента планктона (фитопланктон, зоопланктон и инфузории), включая и мертвые особи зоопланктеров, демонстрируют сходное распределение сообществ в пространстве факторов в шлюзах и водохранилищах ВДСК (рис. 6), что, вероятно, обусловлено одинаковой ответной реакцией всех гидробионтов на них.

В составе зоопланктона впервые для ВДСК отмечен *Bythotrephes cederstromii* Schodler (Crustacea: Cladocera: Onychopoda) – вид-вселенец, зарегистрированный в Волге в 2006 г. (Попов, 2006) (рис. 8). Н. М. Коровчинский (2025) считает, что это гибридная форма *Bythotrephes brevis* Lilljeborg x *Bythotrephes cederströmii* Schödler, однако некоторые авторы (Karpowicz et al., 2024) на основании молекулярно-генетических данных

утверждают, что существует лишь единственный вид – *Bythotrephes longimanus* Leydig, и экологические морфы *B. brevimanus* и *B. cederströmii* следует рассматривать как его младшие синонимы.

Несмотря на ряд действующих в шлюзовых камерах и водохранилищах ВДСК неблагоприятных факторов (высокая турбулентность, мутность, «цветение» потенциально токсичных видов фитопланктона и др.), показатели смертности зоопланктона были на довольно низком уровне (доля мертвых особей в среднем не превышала 5–6 %), что близко к минимальным показателям, наблюдающимся в пресноводных экосистемах (Tang et al., 2014). Средняя для всего зоопланктона доля мертвых особей от численности и биомассы достоверно не различалась в водохранилищах и шлюзовых камерах волжской и донской лестниц ВДСК, но минимальные показатели смертности были зарегистрированы в Варваровском водохранилище, где также не отмечалось повышенной смертности ни для одного из встреченных видов, а также наблюдалось благоприятное состояние всего планктонного сообщества. Максимальные показатели смертности выявлены в шлюзах донской лестницы, где наблюдалась повышенная смертность ряда видов коловраток и ветвистых ракообразных. В целом минимальные показатели смертности на протяжении всего ВДСК были отмечены для веслоногих ракообразных, которые наиболее устойчивы к отмечаемым в ВДСК неблагоприятным факторам, при этом коловратки и ветвистые ракообразные оказались к ним более чувствительны и на ряде станций отмечена их повышенная гибель. Низкие показатели смертности также были зафиксированы для большинства видов-вселенцев, что свидетельствует о том, что ВДСК играет важную роль в их расселении.

Заключение

В работе проведены исследования абиотических и биотических компонентов отдельных шлюзовых камер и водохранилищ ВДСК. Повышенный уровень минерализации воды в ВДСК и его водохранилищах связан со специфическими природными и антропогенными условиями, складывающимися в аридных условиях Волгоградской области. Видовой состав планктонного сообщества, формирующегося в шлюзовых камерах и водохранилищах ВДСК, с одной стороны, характеризуется высоким уровнем сходства, что подтверждает целостность планктонного сообщества системы ВДСК. С другой стороны, планктонные сообщества отдельных шлюзовых камер очень специфичны, что в целом обеспечивает высокое видовое богатство планктонного сообщества ВДСК и отражает прерывистость и ступенчатость экосистемы канала.

Максимальным видовым богатством всех компонентов планктонного сообщества и максимальными показателями количественного развития инфузорий и метазоопланктона характеризовалось водораздельное Варваровское водохранилище, в нем же отмечены минимальные показатели смертности зоопланктона. Суммарная биомасса планктонного сообщества ВДСК в целом увеличивается по направлению к Цимлянскому водохранилищу, что связано с максимальными показателями развития в нем фитопланктона, который играл определяющую роль в ее формировании. Показатели смертности зоопланктона на протяжении всего ВДСК были на довольно низком уровне, что свидетельствует о благоприятном состоянии планктонного сообщества, несмотря на ряд действующих на его протяжении негативных факторов. Минимальные показатели смертности отмечены для веслоногих ракообразных, более высокие – для

коловраток и ветвистоусых ракообразных, которые более чувствительны к условиям среды. Низкие показатели смертности так- же были зафиксированы для большинства видов-вселенцев, что свидетельствует о том, что ВДСК не препятствует их расселению.

Список литературы / References

Белякова Р. Н., Волошко Л. Н., Гаврилова О. В., Гогорев Р. М., Макарова И. В., Околотков Ю. Б., Рундина Л. А. (2006) *Водоросли, вызывающие «цветение» водоемов Северо-Запада России*. Москва, Товарищество научных изданий КМК, 367 с. [Belyakova R. N., Voloshko L. N., Gavrilova O. V., Gogorev R. M., Makarova I. V., Okolodkov Yu. B., Rundina L. A. (2006) *Algae causing «blooming» of water bodies in the North-West of Russia*. Moscow, KMK Scientific Press, 367 p. (in Russian)]

Быкова С. В. (2021) Структура и пространственное распределение инфузорий в планктоне водохранилищ Средней и Нижней Волги. *Биология внутренних вод*, 4: 353–366 [Bykova S. V. (2021) Structure and spatial distribution of planktonic ciliates from the Middle and Lower Volga reservoirs. *Inland Water Biology*, 14(4): 377–390]

Вертебная П. И. (1956) Микрофлора водоемов Волго-Донского судоходного канала им. В. И. Ленина. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, 61(1): 51–60 [Vertebnaya P. I. (1956) Microflora of reservoirs of the V. I. Lenin Volga-Don shipping canal. *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biological Series* [Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii], 61(1): 51–60 (in Russian)]

Вертебная И. П., Изъюрова А. И., Колтунова А. С., Литвинов Н. Н., Руффель М. А. (1954) Санитарное состояние водоемов системы Волго-Донского судоходного канала имени В. И. Ленина на первом году наполнения. *Гигиена и санитария*, 3: 9–17 [Vertebnaya I. P., Izyurova A. I., Koltunova A. S., Litvinov N. N., Ruffel M. A. (1954) Sanitary condition of reservoirs of the V. I. Lenin Volga-Don Shipping Canal system in the first year of filling. *Hygiene and Sanitation* [Gigiena i sanitariya], 3: 9–17 (in Russian)]

Гангардт Г. Г., Дровальская Н. Н. (1968) Краткий обзор существующих и проектируемых каналов в СССР. *Каналы СССР*. Киев, Наукова думка, с. 5–28 [Gangardt G. G., Droval'skaya N. N. (1968) A brief overview of existing and projected canals in the USSR. *Canals of the USSR*. Kiev, Naukova dumka, p. 5–28 (in Russian)]

Горохова И. Н., Чурсин И. Н., Хитров Н. Б., Круглякова Н. К. (2023) Выделение карбонатных почв на Волго-Донской оросительной системе (Волгоградская область) с использованием космической информации. *Экосистемы: экология и динамика*, 7(1): 66–91 [Gorokhova I. N., Chursin I. N., Khitrov N. B., Kruglyakova N. K. (2023) Satellite data to help distinguish calcareous soils in the Volga-Don irrigation system, Volgograd Region. *Ecosystems: Ecology and Dynamics* [Ekosistemy: ekologiya i dinamika], 7(1): 66–91 (in Russian)]

Гусева К. А. (1956) Методы эколого-физиологического исследования водорослей. *Жизнь пресных вод. Том 4, часть 1*. Москва, Ленинград, Издательство АН СССР, с. 122–159 [Guseva K. A. (1956) Methods of ecological and physiological research of algae. *The life of fresh waters. Volume 4, part 1*. Moscow, Leningrad, USSR Academy of Sciences, p. 122–159 (in Russian)]

Драчев С. М. (1956) *Водоохранилища и каналы как источники хозяйственно-питьевого водоснабжения*. Москва, Медгиз, 256 с. [Drachev S. M. (1956) *Reservoirs and canals as sources of municipal water supply*. Moscow, Medgiz, 256 p. (in Russian)]

Дубовская О. П. (2008) Оценка количества мертвых особей рачкового зоопланктона в водоеме с помощью окрашивания проб анилиновым голубым: методические аспекты применения. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 1(2): 145–161 [Dubovskaya O. P. (2008) Evaluation of abundance of dead crustacean zooplankton in a water body using staining of the samples by aniline blue technique: methodological aspects. *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 1(2): 145–161 (in Russian)]

Жариков В. В., Ротарь Ю. М. (1994) К оценке реакции свободноживущих инфузорий водохранилищ Средней и Нижней Волги на изменения некоторых факторов среды. *Биоиндикация: теория, методы, приложения*. Тольятти, Институт экологии Волжского бассейна РАН, с. 205–225 [Zharikov V. V., Rotar Yu. M. (1994) To the assessment of the response of free-living ciliates of reservoirs of the Middle and Lower Volga to changes in certain environmental factors. *Bioindication: theory, methods, application*. Tolyatti, Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences, p. 205–225 (in Russian)]

Копылов А. И., Мыльникова З. М., Рыбакова И. В., Заботкина Е. А., Соколова Е. А. (2024) Инфузории в планктоне мелководной зоны Рыбинского водохранилища в весенний период: многолетние изменения структуры сообщества и вклад инфузорий в формирование суммарной биомассы планктонного сообщества. *Трансформация экосистем*, 7(1): 18–41 [Kopylov A. I., Mylnikova Z. M., Rybakova I. V., Zobotkina E. A., Sokolova E. A. (2024) Ciliates in the plankton of the shallow zone of the Rybinsk Reservoir in spring: long-term changes in the community structure and the contribution of ciliates to the formation of the total biomass of the plankton community. *Ecosystem Transformation* [Transformatsiya ekosistem], 7(1): 18–41 (in Russian)]

Корнева Л. Г. (2015) *Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги*. Кострома, Костромской печатный дом, 284 с. [Korneva L. G. (2015) *Phytoplankton of Volga basin reservoirs*. Kostroma, Kostroma Printing House, 284 p. (in Russian)]

Корнева Л. Г., Соловьева В. В., Макарова О. С. (2025) Современное состояние фитопланктона водохранилищ рек Волги, Камы, Дона и Волго-Донского канала (лето 2015–2018 гг.) в условиях меняющегося климата и продолжающегося эвтрофирования. *Биология внутренних вод*, 18(1): 27–45 [Korneva L. G., Solovyova V. V., Makarova O. S. (2025) Current state of phytoplankton in the Volga, Kama, Don, and Volga–Don Canal Reservoirs (summer 2015–2018) under conditions of a changing climate and continuing eutrophy. *Inland Water Biology*, 18(1): 26–44]

Коровчинский Н. М. (2025) Ветвистоусые ракообразные семейства Cercopagididae (Crustacea: Cladocera: Onychopoda) во времени и пространстве: видовое разнообразие, географическое распространение, история фаун. *V Всероссийская конференция с международным участием «Актуальные проблемы планктонологии» с таксономическим тренингом для молодых ученых. Тезисы докладов*. Калининград, ФГБОУ ВО «КГТУ», с. 66–67 [Korovchinsky N. M. (2025) Branchiopods of the family Cercopagididae (Crustacea: Cladocera: Onychopoda) in time and space: species diversity, geographical distribution, and faunal history. *V All-Russian Conference with International Participation “Current problems of planktonology” with taxonomic training for young scientists*. Kaliningrad, Kaliningrad State Technical University, p. 66–67 (in Russian)]

Кренёва К. В. (2020) Многолетняя динамика цилиатопланктона Таганрогского залива Азовского моря в зимний период. *Закономерности формирования и воздействия морских, атмосферных опасных явлений и катастроф на прибрежную зону РФ в условиях глобальных*

климатических и промышленных вызовов («Опасные явления – II»). *Материалы II Международной научной конференции памяти члена-корреспондента РАН Д.Г. Матишова (г. Ростов-на-Дону, 6–10 июля 2020 г.)*. Ростов-на-Дону, Изд-во ЮНЦ РАН, с. 244–246 [Krenea K. V. (2020) Long-term dynamics of ciliatoplankton of the Taganrog Bay of the Sea of Azov in the winter period. *Regularities of formation and impact of marine and atmospheric hazardous phenomena and disasters on the coastal zone of the Russian Federation under the conditions of global climatic and industrial challenges (“Dangerous Phenomena – II”) in memory of Corresponding Member RAS D. G. Matishov. Proceedings of the International Scientific Conference (Rostov-on-Don, 6–10 July 2020)*. Rostov-on-Don, SSC RAS Publishers, p. 244–246 (in Russian)]

Кренёва К. В. (2023) Оценка современного состояния Цимлянского водохранилища с помощью индекса эвтрофирования. *Фундаментальные исследования, инновационные технологии и передовые разработки в интересах долгосрочного развития Юга России. Материалы Международного научного форума, посвященного 20-летию ЮНЦ РАН (г. Ростов-на-Дону, 8–10 февраля 2023 г.)*. Ростов-на-Дону, Изд-во ЮНЦ РАН, с. 149–152 [Krenea K. V. (2023) Assessment of the current state of the Tsimlyansk Storage Reservoir by the eutrophication index. *Basic research, innovative technologies, and advanced developments in the interests of long-term development of the South of Russia. Proceedings of the International Scientific Forum, dedicated to the 20-year anniversary of SSC RAS (Rostov-on-Don, 8–10 February 2023)*. Rostov-on-Don, SSC RAS Publishers, p. 149–152 (in Russian)]

Лазарева В. И. (2022) Распространение некоторых понто-каспийских и чужеродных копепод (Crustacea, Copepoda) в планктоне водоёмов бассейна реки Дон. *Российский журнал биологических инвазий*, 15(3): 79–98 [Lazareva V. I. (2022) Distribution of some Ponto-Caspian and alien copepods (Crustacea, Copepoda) in plankton of the Don River basin. *Russian Journal of Biological Invasions*, 13(4): 462–479]

Лазарева В. И., Сабитова Р. З. (2021) Зоопланктон Цимлянского водохранилища и канала Волга-Дон. *Зоологический журнал*, 100(6): 603–617 [Lazareva V. I., Sabitova R. Z. (2021) Zooplankton of the Tsimlyansk Reservoir and Volga–Don Shipping Canal. *Biology Bulletin*, 48(9): 1473–1486]

Мамаева Н. В. (1979) *Инфузории бассейна Волги*. Ленинград, Наука, 150 с. [Mamaeva N. V. (1979) *Ciliates of the Volga basin*. Leningrad, Nauka, 150 p. (in Russian)]

Матишов Г. Г., Степаньян О. В., Харьковский В. М., Старцев А. В., Булышева Н. И., Семин В. В., Соьер В. Г., Кренёва К. В., Глущенко Г. Ю., Свистунова Л. Д. (2016) Особенности водной экосистемы Нижнего Дона в позднеосенний период. *Водные ресурсы*, 43(6): 620–632 [Matishov G. G., Stepan'yan O. V., Har'kovskii V. M., Startsev A. V., Bulysheva N. I., Semin V. V., Soier V. G., Krenea K. V., Glushchenko G. Yu., Svistunova L. D. (2016) Characteristic of Lower Don aquatic ecosystem in late autumn. *Water Resources*, 43(6): 873–884]

Методы гидробиологических исследований внутренних вод (2024) Крылов А. В., Барышев И. А., Безматерных Д. М. и др.; Крылов А. В. (ред.) Министерство науки и высшего образования Российской Федерации, Российская академия наук, Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН; Борок, Ярославская обл., ИБВВ РАН; Ярославль, Филигрань, 592 с. [Methods of hydrobiological studies of inland waters (2024) Krylov A. V., Baryshev I. A., Bezmaternykh D. M. et al.; Krylov A. V. (Ed.) Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation, Russian Academy of Sciences, I. D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters

of the Russian Academy of Sciences; Borok, Yaroslavl Region, IBIW RAS; Yaroslavl, Filigran, 592 p. (in Russian)]

Овчинников А. С., Лобойко В. Ф., Яковлев С. В., Овчарова А. Ю., Иванцова Е. А., Соловьева И. А. (2020) *Водохранилища, пруды и озера Волгоградской области*. Волгоград, Волгоградский ГАУ, 352 с. [Ovchinnikov A. S., Loboiko V. F., Yakovlev S. V., Ovcharova A. Yu., Ivantsova E. A., Solovyova I. A. (2020) *Reservoirs, ponds, and lakes of the Volgograd Region*. Volgograd, Volgograd State Agrarian University, 352 p. (in Russian)]

Овчарова А. Ю. (2025) Водохранилища Волго-Донского канала. *Природа*, 3: 29–33 [Ovcharova A. Yu. (2025) Reservoirs of the Volga-Don Canal. *Nature [Priroda]*, 3: 29–33 (in Russian)]

Оксиук О. П. (1973) *Водоросли каналов мира*. Киев, Наукова думка, 207 с. [Oksiyuk O. P. (1973) *Algae of the world channels*. Kiev, Naukova Dumka, 207 p. (in Russian)]

Одум Ю. (1975) *Основы экологии*. Москва, Мир, 740 с. [Odum Yu. (1975) *Fundamentals of ecology*. Moscow, Mir, 740 p. (in Russian)]

Попов А. И. (2006) Зоопланктон Саратовского водохранилища: общие сведения и роль биоинвазийных видов. *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*, 8(1): 263–272 [Popov A. I. (2006) Zooplankton of Saratovskoe reservoir: general data and influence of invasive species. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences [Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk]*, 8(1): 263–272 (in Russian)]

Ротарь Ю. М. (1995) *Планктонные инфузории Куйбышевского водохранилища. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Санкт-Петербург, 161 с. [Rotar Yu. M. (1995) *Planktonic ciliates of the Kuibyshev reservoir. Dissertation for the degree of Candidate of Biological Sciences*. St. Petersburg, 161 p. (in Russian)]

Семенова А. С. (2024) Методика установления доли мертвых особей в зоопланктоне. *Методы гидробиологических исследований внутренних вод*. А. В. Крылов (ред.) Министерство науки и высшего образования Российской Федерации, Российская академия наук, Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН; Борок, Ярославская обл., ИБВВ РАН; Ярославль, Филигрань, с. 153–170 [Semenova A. S. (2024) Methodology for determining the proportion of dead individuals in zooplankton. *Methods of hydrobiological studies of inland waters*. Krylov A. V. (Ed.) Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation, Russian Academy of Sciences, I. D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences; Borok, Yaroslavl Region, IBIW RAS; Yaroslavl, Filigran, p. 153–170 (in Russian)]

Соболев В. П. (1956) *Волго-Дон. Том 3. Земляные работы*. Москва, Государственное энергетическое издательство, 286 с. [Sobolev V. P. (1956) *Volga-Don. Volume 3. Earthworks*. Moscow, Gosudarstvennoe energeticheskoe izdatel'stvo, 286 p. (in Russian)]

Тарасова Н. Г., Мухортова О. В., Быкова С. В., Семенова А. С., Стройнов Я. В., Микрякова И. С. (2025) Виды-вселенцы в планктонном сообществе Волго-Донского судоходного канала. *Биология внутренних вод*, 18(1): 90–104 [Tarasova N. G., Mukhortova O. V., Bykova S. V., Semenova A. S., Stroynov Ya. V., Mikryakova I. S. (2025) Alien species in the plankton community of the Volga-Don Shipping Canal. *Inland Water Biology*, 18(1): 90–104]

Barnhisel D. R., Harvey H. A. (1995) Size-specific fish avoidance of the spined crustacean *Bythotrephes*: field support for laboratory predictions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52(4): 768–775

Berezky M. Cs. (1985) Fixations-und Färbungsschnellverfahren bei quantitativen ökologischen Untersuchungen von Protozoen in Binnengewässern. *Archiv für Protistenkunde*, 129(1–4): 187–190

Berg D.J. (1992) The spiny water flea, *Bythotrephes cederstroemi*: another unwelcome newcomer to the Great Lakes. Ohio Sea Grant College Program, Fact Sheet 49. Available online at <http://sgnis.org/publicat/papers/bergdj92.pdf>

Børsheim K. Y., Bratbak G. (1987) Cell volume to cell carbon conversion factors for a bacterivorous *Monas* sp. enriched from seawater. *Marine Ecology Progress Series*, 36: 171–175

Dumont H.J., Van de Velde I., Dumont S. (1975) The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia*, 19(1): 75–97

Karpowicz M., Karabanov D., Świsłocka-Cutter M., Sługocki Ł., Whitmore-Stolar E. A., Connolly J.K., Watkins J.M., Kotov A.A. (2024) A rapid and parallel Late Pleistocene/Holocene morphological radiation in a predaceous planktonic water flea: the case of *Bythotrephes* (Cladocera: Cercopagididae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 202(3): zlae132

Korovchinsky N.M. (2015) Redescription of *Bythotrephes longimanus* Leydig, 1860 and *B. cederströmii* Schödler, 1877 (Crustacea: Cladocera: Onychopoda), with notes on the morphology and systematics of the genus *Bythotrephes* Leydig, 1860. *Zootaxa*, 3955(1): 1–44

Putt M., Stoecker D.K. (1989) An experimentally determined carbon: volume ratio for marine «oligotrichous» ciliates from estuarine and coastal waters. *Limnology and Oceanography*, 34(6): 1097–1103

Strickland J.D. H. (1960) Measuring the production of marine phytoplankton. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*, 122: 1–172

Tang K.W., Gladyshev M.I., Dubovskaya O.P., Kirillin G., Grossart H.-P. (2014) Zooplankton carcasses and non-predatory mortality in freshwater and inland sea environments. *Journal of Plankton Research*, 36(3): 597–612