

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

**Журнал Сибирского
федерального университета
Биология**

**Journal of Siberian
Federal University
Biology**

2023 16 (3)

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

2023 16(3)

Издание индексируется Scopus (Elsevier), «Russian Science Citation Index» и «Zoological Record» на платформе «Web of Science» (Clarivate Analytics), Российским индексом научного цитирования (РИНЦ), 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: *Е.С. Кравчук*. Редактор *А.В. Прохоренко*.
Корректор *Т.Е. Бастрыгина*. Компьютерная верстка *Е.В. Гревцовой*

№ 3. 29.09.2023. Индекс: 42325. Тираж: 1000 экз.

Свободная цена

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

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

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

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

Подписано в печать 28.09.2023. Формат 60х90/8. Усл. печ. л. 10,6.

Уч.-изд. л. 10,1. Бумага тип. Печать офсетная. Тираж 1000 экз. Заказ № 20040.

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

CONTENTS

Denis Yu. Rogozin,

Leonid A. Burdin and Artur V. Meydus

Macro-Charcoal in Sediments of Lake Suzdalevo (Krasnoyarsk Krai, Siberia)
as a Proxy of Natural Fires: on the Problem of the Tunguska 1908 Event..... 271

Laura M. Kipriyanova and Pavel A. Volobaev

Detection of the Species of Aquatic and Semi-Aquatic Plants New
and Rare in the Republic of Altai..... 282

Bariyat M. Magomedova

Communities Including *Atraphaxis daghestanica* (Lovelius)
Lovelius (Polygonaceae) in the Tlyaratinsky District of Dagestan..... 289

Natalya A. Veselova and Polina O. Palkina

Analysis of the Visitor Effect on the Behavior of the Eurasian Lynx *Lynx lynx*
(Carnivora: Felidae) in the Zoo..... 301

Yuliya V. Belousova

The First Record of the *Himasthla* Metacercariae (Mehlis, 1831)
Dietz, 1909 (Trematoda: Himasthlidae) in the Black Sea Mollusc *Chamelea gallina*..... 312

Elena B. Fefilova, Maksim A. Golubev, Aleksandra S. Bakashkina,

Elizaveta I. Popova, Olga P. Dubovskaya and Ilya O. Velegzhaninov

Integrative Analysis of Harpacticoid Copepod Fauna (Harpacticoida, Copepoda) in the South
of Krasnoyarsk Krai: in Several Ergaki Nature Park Waterbodies and the Yenisei River 318

Olga P. Dubovskaya, Elena S. Kravchuk, Elena A. Ivanova,

Larisa A. Glushchenko, Svetlana P. Shulepina, Olesya V. Anishchenko,

Alexander P. Tolomeev, Anton V. Drobotov, Inna I. Morozova,

Anzhelika S. Perminova, Yuliya D. Anishchenko and Igor G. Prokopkin

Influence of the Water Level in the Yenisei River on the Ecosystem of its Anabranh
within the City of Krasnoyarsk..... 336

Semyon N. Kazarinov, Lidiya V. Komarova,

Stanislav V. Ponosov, Igor N. Merzlyakov, Pavel B. Mikheev

Biology, Stock Structure, and Fisheries of Pikeperch *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758)
in the Kama Reservoir (Perm Krai, Russia) 363

Natalia O. Zhila, Vladimir V. Volkov,

Olga Ya. Mezenova, Evgeniy G. Kiselev and Tatiana G. Volova

Waste Fish Oil is a Promising Substrate for the Synthesis of Target Products of Biotechnology..... 386

СОДЕРЖАНИЕ

Д. Ю. Рогозин, Л. А. Бурдин, А. В. Мейдус

Угольные макрочастицы в донных отложениях озера Суздалево (Красноярский край, Эвенкия) как индикатор природных пожаров: к проблеме Тунгусской катастрофы 1908 г. 271

Л. М. Киприянова, П. А. Волобаев

Находки новых и редких для Республики Алтай видов водных и прибрежно-водных растений 282

Б. М. Магомедова

Сообщества с участием *Atraphaxis daghestanica* (Lovelius) Lovelius (Polygonaceae) в Тляратинском районе Дагестана 289

Н. А. Веселова, П. О. Палкина

Анализ влияния эффекта посетителя на поведение евразийских рысей *Lynx lynx* (Carnivora: Felidae) в зоопарке 301

Ю. В. Белоусова

Первое обнаружение метацеркарий трематоды рода *Himasthla* (Mehlis, 1831) Dietz, 1909 (Trematoda: Himasthlidae) у черноморских моллюсков *Chamelea gallina* 312

**Е. Б. Фефилова, М. А. Голубев, А. С. Бакашкина,
Е. И. Попова, О. П. Дубовская, И. О. Вележанинов**

Интегративный анализ фауны гарпактикоид (Harpacticoida, Copepoda) юга Красноярского края: водоемов природного парка «Ергаки» и реки Енисей 318

**О. П. Дубовская, Е. С. Кравчук, Е. А. Иванова,
Л. А. Глуценко, С. П. Шулепина, О. В. Анищенко,
А. П. Толмеев, А. В. Дроботов, И. И. Морозова,
А. С. Перминова, Ю. Д. Анищенко, И. Г. Прокопкин**

Влияние уровня воды в реке Енисей на экосистему его протоки в черте г. Красноярска 336

**С. Н. Казаринов, Л. В. Комарова,
С. В. Поносов, И. Н. Мерзляков, П. Б. Михеев**

Промыслово-биологическая характеристика судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) Камского водохранилища (Пермский край) 363

**Н. О. Жила, В. В. Волков,
О. Я. Мезенова, Е. Г. Киселев, Т. Г. Волова**

Отходы рыбопереработки – перспективный субстрат для синтеза целевых продуктов биотехнологии 386

EDN: YUKQOS

УДК 504.455:627.157:630*43–022.58

Macro-Charcoal in Sediments of Lake Suzdalevo (Krasnoyarsk Krai, Siberia) as a Proxy of Natural Fires: on the Problem of the Tunguska 1908 Event

**Denis Yu. Rogozin^{*a},
Leonid A. Burdin^{a, b} and Artur V. Meydus^c**

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

*^bSiberian Federal University
Krasnoyarsk, Russian Federation*

*^cV.P. Astafyev Krasnoyarsk State Pedagogical University
Krasnoyarsk, Russian Federation*

Received 23.03.2023, received in revised form 02.05.2023, accepted 19.06.2023

Abstract. The study analyzes distributions of macro-charcoal particles $>100\ \mu\text{m}$ and charcoal accumulation rate in the bottom sediments of a small shallow lake Suzdalevo, located in the southern part of the Evenkiysky District of Krasnoyarsk Krai, within the Tungussky Nature Reserve. These parameters are indicators of forest fires in the surrounding area. This lake is located in the zone of massive forest fall, which occurred on June 30, 1908, as a result of a powerful atmospheric explosion of unknown nature, called the “Tunguska catastrophe of 1908” (“Tunguska meteorite”). The sediments contained two major types of macro-charcoal particles. The first type included flat particles of various irregular shapes, interpreted as the remains of burnt leaves and, partially, wood. The second type included thin long particles, which were the remains of burnt grasses, leaves, and needles. The distribution and accumulation rate of the first type particles showed an increase in the deepest layers, corresponding to a time period older than 250 years ago. The accumulation rate of the second type particles noticeably increased in layers older than 180 years, while in younger layers it was insignificant. In sediments corresponding to 1908, no anomalies were found in the contents of macro-charcoal particles of both types. Thus, in the Lake Suzdalevo sediments, we did not find any traces of a vast fire that occurred at the time of the “Tunguska catastrophe of 1908”. A possible explanation may be that the fire did not spread as far as the lake, and the direction of the wind was not favorable for the coal particles to fall into

© 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: rogozin@ibp.ru

ORCID: 0000-0002-9350-2936 (Rogozin D.); 0000-0003-4974-7909 (Meydus A.)

the lake. In addition, there was no increase in the particle flux characteristic of a number of regions in the modern period, obviously because of the lack of economic activity and the extremely low presence of humans in this region.

Keywords: forest fires, charcoal, lake sediments, Tunguska 1908 Event.

Acknowledgments. The authors are grateful to Evgenia Moroz, Pavel Goncharov, Vladimir Bazhenov, and Alexander Kukharev for their help in the field work. This study was supported by Russian Science Foundation, Grant No. 22–27–00398, <https://rscf.ru/project/22–27–00398>. The sediment core of Lake Suzdalevo was collected by Meydus A. V. in 2019.

Citation: Rogozin D. Yu., Burdin L. A., Meydus A. V. Macro-charcoal in sediments of Lake Suzdalevo (Krasnoyarsk Krai, Siberia) as a proxy of natural fires: on the problem of the Tunguska 1908 Event. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2023, 16(3), 271–281. EDN: YUKQOS



Угольные макрочастицы в донных отложениях озера Суздалево (Красноярский край, Эвенкия) как индикатор природных пожаров: к проблеме Тунгусской катастрофы 1908 г.

Д. Ю. Рогозин^а, Л. А. Бурдин^{а, б}, А. В. Мейдус^в

^аФИЦ «Красноярский научный центр Сибирского отделения РАН»,
обособленное подразделение Институт биофизики СО РАН

Российская Федерация, Красноярск

^бСибирский федеральный университет

Российская Федерация, Красноярск

^вКрасноярский государственный педагогический университет
имени В. П. Астафьева

Российская Федерация, Красноярск

Аннотация. В донных отложениях небольшого мелководного озера Суздалево, расположенного в южной части Эвенкийского района Красноярского края на территории заповедника «Тунгусский», проанализированы распределения и скорости поступления угольных макрочастиц размером более 100 мкм, являющихся индикаторами лесных пожаров на окружающей территории. Данное озеро расположено в зоне массового вывала леса, произошедшего 30 июня 1908 г. в результате мощного атмосферного взрыва неизвестной природы, получившего название «Тунгусской катастрофы 1908» («Тунгусский метеорит»). В отложениях преобладали частицы преимущественно двух типов. К первому типу относились плоские частицы различной неправильной формы, интерпретируемые как остатки сгоревших листьев и частично древесины. Ко второму типу относились тонкие длинные частицы, как правило, являющиеся остатками сгоревших трав, листьев, а также хвой.

Скорость поступления частиц первого типа демонстрировала увеличение в наиболее глубоких слоях, соответствующих периоду времени старше 250 лет назад. Скорость поступления частиц второго типа заметно повышалась в слоях старше 180 лет, тогда как в более молодых слоях она была незначительной. В отложениях, соответствующих 1908 г., не было обнаружено каких-либо аномалий содержания угольных частиц обоих типов. Таким образом, в отложениях оз. Суздалево мы не обнаружили следов обширного пожара, возникшего в момент «Тунгусской катастрофы 1908». Возможно, границы распространения пожара не достигали данного озера, и направление ветра не способствовало попаданию угольных частиц в озеро. Также не было зарегистрировано характерного для ряда регионов увеличения потока частиц в современный период, что очевидно объясняется отсутствием хозяйственной деятельности и крайне малым присутствием человека в данном регионе.

Ключевые слова: лесные пожары, угольные частицы, донные отложения, Тунгусская катастрофа 1908 г.

Благодарности. Авторы благодарны Евгении Мороз, Павлу Гончарову, Владимиру Баженову и Александру Кухареву за помощь в полевых работах. Работа выполнена за счет средств Российского научного фонда, грант № 22–27–00398, <https://rscf.ru/project/22–27–00398>. Керна донных отложений озера Суздалево был отобран в 2019 г. Мейдусом А. В.

Цитирование: Рогозин Д. Ю. Угольные макрочастицы в донных отложениях озера Суздалево (Красноярский край, Эвенкия) как индикатор природных пожаров: к проблеме Тунгусской катастрофы 1908 г. / Д. Ю. Рогозин, Л. А. Бурдин, А. В. Мейдус // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2023. 16(3). С. 271–281. EDN: YUKQOS

Введение

Тунгусская катастрофа 1908 г. («Тунгусский метеорит») является одним из наиболее загадочных явлений на памяти человечества, и природа данного явления до сих пор остается неизвестной (Gladysheva, 2020; Kavková et al., 2022). Атмосферный взрыв, прогремевший 30 июня 1908 г. в районе среднего течения р. Подкаменная Тунгуска, в южной части современного Эвенкийского района Красноярского края, получивший название «Тунгусской катастрофы 1908» (Tunguska Event, TE), до сих пор является самым мощным из документированных явлений подобного рода в истории Земли (Kavková et al., 2022). Ни одна из существующих гипотез о причинах данного явления не получила четкого подтверждения на сегодняшний день (Kavková et al., 2022). Ре-

зультатом данной катастрофы явились гибель как минимум трех человек, вывал леса на территории около 2000 км² и обширный лесной пожар (Васильев, Львов, 2003; Gladysheva, 2020; Kavková et al., 2022). Малое число жертв обусловлено лишь крайне малой заселенностью данной территории и отсутствием здесь крупных поселений, в противном случае жертв и разрушений могло быть гораздо больше. Очевидно, что явления подобного рода не исключены и в будущем (Kletetschka et al., 2019), поэтому любые новые сведения об истории Тунгусской катастрофы и её последствиях представляют фундаментальный интерес и могут быть полезны для выяснения природы этого загадочного явления.

Донные отложения озер являются одними из лучших архивов природных событий,

в том числе пожаров. Макрочастицы древесных углей, попадающие в атмосферу во время пожаров, оседают на поверхность водоемов и хорошо сохраняются в донных отложениях, где служат палеоиндикатором периодичности пожаров в прошлом (Conedera et al., 2009). Было показано, что частицы угля размером менее 100–125 мкм характеризуют фоновый уровень пожаров на обширной территории, тогда как макрочастицы (более 100 мкм) отражают скорее локальную пожарную обстановку в окрестности радиусом несколько километров вокруг данного озера (Anderson, Wahl, 2016).

Соответственно, в водоемах, расположенных в районе Тунгусской катастрофы, макрочастицы древесных углей могут являться маркерами слоев донных отложений, соответствующих 1908 г., а следовательно – указывать, в каких слоях отложений возможен целенаправленный поиск геохимических следов катастрофы, в том числе частиц взвешенного происхождения (при наличии таковых) (Darin et al., 2020).

Лесные пожары являются характерным явлением в таежной зоне центральной Сибири, где они наносят значительный ущерб природным биоценозам и существенно ухудшают условия жизни местного населения из-за задымления атмосферы (Rogozin et al., 2022). Предположительно основной естественной причиной возгораний здесь являются «сухие» грозы в период летней засухи, которая является регулярным явлением в данном регионе. Кроме того, причины антропогенного характера (случайные и умышленные поджоги) в современный период существенно усиливают частоту и интенсивность пожаров во многих регионах Земли (Marlon, 2020), в том числе и на территории Сибири (Feurdean et al., 2020; Novenko et al., 2022). Сравнение количества угольных частиц в современных

отложениях с таковыми в более глубоких датированных слоях позволяет оценить вклад человека в пожарную обстановку в индустриальный период (Feurdean et al., 2020; Novenko et al., 2022).

На обширной территории Сибири данные по палеопожарным обстановкам очень малочисленны. Имеется ряд работ по реконструкции палеопожаров, сделанных по древесным кольцам (Knorre et al., 2019; Kirdyanov et al., 2020), а также по торфяным колонкам (Feurdean et al., 2020; Grenaderova et al., 2021) и озерным отложениям (Novenko et al., 2022). Центральное-Тунгусское плато, на котором расположено исследуемое в настоящей работе озеро Суздалево, находится прямо в центре большой территории, почти не изученной с точки зрения палеоклимата, а соответственно – нет опубликованных данных по индикаторам пожаров, за исключением одной нашей работы (Rogozin et al., 2022). В недавнем обзоре по палеопожарам (Marlon, 2020) упоминания о Сибири вообще отсутствуют.

Таким образом, выявление динамики пожаров в таежной зоне центральной Сибири чрезвычайно актуально как для выявления возможных следов Тунгусской катастрофы 1908 г., так и для прогнозирования будущих пожарных обстановок, обусловленных климатическими изменениями и деятельностью человека, а также для более равномерного наполнения мирового массива данных по палеопожарам, необходимого для уточнения глобальных прогнозов.

Целью настоящей работы явился анализ вертикального распределения угольных макрочастиц размером свыше 100 мкм в донных отложениях небольшого мелководного озера Суздалево, расположенного на Центральное-Тунгусском плато (Эвенкийский район, Красноярский край), на границе территории, подвергшейся действию обширного лесно-

го пожара в момент Тунгусской катастрофы 1908 г.

Материалы и методы

Объект исследования

Озеро Суздалево (60°39'30" СШ, 102°00'02" ВД) расположено в южной части Эвенкийского района, на территории государственного природного заповедника «Тунгусский», примерно в 60 км к северо-западу от ближайшего населенного пункта п. Ванавара. Озеро расположено в пойме небольшой реки Чамба, являющейся притоком крупной реки Подкаменная Тунгуска (рис. 1). Озеро отделено от реки естественной полосой суши шириной около 45 м и высотой до 4 м. Озеро пресноводное, имеет округлую форму около 120 м в диаметре и максимальную глубину

около 2,3 м (Kavková et al., 2022). Окружающая озеро территория покрыта лесом, преобладающими видами являются сосна (*Pinus*), береза (*Betula*), ель (*Picea*), ива (*Salix*) и лиственница Гмелина (*Larix gmelini*) (Kavková et al., 2022). Существующая среди местных жителей легенда о том, что данное озеро возникло во время Тунгусской катастрофы, была опровергнута на основе датировок донных отложений: было показано, что озеро существовало задолго до 1908 г. (Kavková et al., 2022).

Отбор донных отложений

Керн донных отложений длиной 76 см был отобран в сентябре 2019 г. в центральной части оз. Суздалево с помощью ударно-гравитационного устройства UWITEC (Австрия). Керн в вертикальном положении



Рис. 1. Географическое положение озера Суздалево. Пунктирной линией показана предполагаемая граница пожара, возникшего в результате Тунгусской катастрофы 1908 г. (по Абрамов и др., 2003)

Fig. 1. Study site and geographical position of Lake Suzdalevo. Dashed line indicates the estimated boundary of the Tunguska 1908 fire (Abramov et al., 2003)

транспортировали в лабораторию, где разрезали вдоль вертикальной оси, фотографировали с миллиметровой линейкой и разделяли на поперечные образцы (слайсы) с шагом 1 см. Слайсы помещали в герметичные полиэтиленовые пакеты с выдавленным воздухом и хранили до обработки в темноте при температуре – 20 °С.

Донные отложения представляли собой темно-коричневый (бурый) однородный полужидкий ил с мелкими остатками растений. Отложения гомогенны, без видимых слоистых структур. В самой нижней части керна, глубже 65–70 см, ил был более плотный, количество растительных остатков снизилось. В самых нижних двух сантиметрах керна появляется песок.

Датировка донных отложений

В настоящем исследовании мы использовали оценку возраста, сделанную Кавковой с соавторами на основе измерений активности изотопов ^{137}Cs , ^{210}Pb для керна глубиной 46 см, отобранного в этой же части озера в мае 2019 г. (Kavková et al., 2022). Поскольку литологическое описание и методы отбора нашего керна и керна вышеупомянутых авторов совпадают, мы полагаем, что датировка Кавковой с соавторами применима и к нашему керну.

В работе Кавковой с соавторами (2022) предложены три возрастные модели, значительно отличающиеся друг от друга. Для иллюстрации наших результатов мы выбрали наиболее простую модель (CFCS, Constant Flux Constant Supply), использующую постоянную скорость осадконакопления 2,88 мм год⁻¹ (Kavková et al., 2022). Поскольку наш керн длиннее на 30 см, в слоях нашего керна глубже 46 см мы оценивали возраст, исходя из этих же значений скорости осадконакопления. Таким образом, исследуемый нами

керн охватывает возрастной диапазон около 260 лет (2019–1760 гг н.э.). Применение двух других возрастных моделей с непостоянной скоростью осадконакопления к нашим результатам не повлияло на выводы нашей работы (см. Обсуждение).

Анализ угольных частиц

Анализ угольных частиц проводили по методикам, описанным в работах (Unkelbach et al., 2018; Anderson, Wahl, 2016). Известный объем влажных донных отложений помещали в центрифужную пробирку с дефлокулирующим раствором (6 % гексаметафосфат натрия). По прошествии не менее трех часов содержимое пробирки просеивали мокрым способом через ткань с размером ячеек 100 мкм (мельничный газ). Полученный остаток выдерживали в 6 % гипохлорите натрия для отбеливания и снова просеивали через ту же ткань. Экспериментальным путем было выявлено, что выдержки в течение 1 часа достаточно для обесцвечивания всех подверженных этому процессу частиц, тогда как частицы углей оставались черными. После более долгой выдержки состояние частиц не менялось. Подсчет угольков проводили в камере Богорова под стереомикроскопом в отраженном свете при 25-кратном увеличении. В качестве объектов для сравнения использовали измельченный древесный и активированный уголь. Угольки распознавались по наличию металлического блеска, острых граней и хрупкости, а также сравнивались с опубликованными фотографиями типичных форм (Mustaphi, Pisaric, 2014; Unkelbach et al., 2018). Анализ частиц проводили с шагом в 1 см по всему керну.

Количественный анализ проводили с помощью программы CharAnalysis (<http://CharAnalysis.googlepages.com>; Higuera et al., 2009). В данной программе количество

подсчитанных угольных частиц в образце нормируется на объем влажного образца, после чего скорость поступления угольков в донные отложения (CHAR, частиц $\text{см}^{-2} \text{год}^{-1}$) рассчитывается умножением концентрации угольков в образце (частиц см^{-3}) на скорость осадконакопления ($\text{см} \text{год}^{-1}$). Полученный ряд данных (CHAR) интерполируется через равные промежутки времени, затем выделяется фоновый уровень (Cbackground), который отражает усредненную интенсивность горения в регионе, а также процессы переотложения и привноса материала смывом с территории водосбора (Higuera et al., 2009).

Результаты

В исследованных образцах мы распознали частицы двух основных морфотипов. К первому типу (Группа 1) принадлежали плоские частицы различной неправильной формы, среди которых встречались как сплошные, так и пористые (рис. 2 А, Б). Данный тип частиц соответствует морфотипу А по классификации Мустафи с соавторами (Mustaphi, Pisaric, 2014) и интерпретируется как остатки сгоревших листьев деревьев, листьев злаков, в некоторых случаях – коры деревьев и древесины (Mustaphi, Pisaric, 2014; Unkelbach et al., 2018).

Ко второму типу (Группа 2) принадлежали продолговатые частицы в виде тонких па-

лочек или иголок (рис. 2 В), соответствующие морфотипам С и D по той же классификации. Эти частицы интерпретируются как остатки сгоревших травянистых растений, хвоя, а также части сгоревших листьев (Mustaphi, Pisaric, 2014; Unkelbach et al., 2018).

Динамика обоих типов частиц характеризовалась заметной неоднородностью (рис. 3). В глубинных слоях, соответствующих периоду 1750–1850 гг., скорость аккумуляции частиц первого типа была относительно высокой, тогда как после 1850 г. снизилась и оставалась на низком уровне вплоть до верхней границы отложений (рис. 3). Аналогичную динамику демонстрировали и частицы второго типа. Скорость их аккумуляции была также заметно выше в слоях старше 1820 г., затем резко снизилась и оставалась низкой на протяжении всего керна вплоть до границы вода-отложения (рис. 3). В средней части керна, соответствующей концу XIX – началу XX в., в некоторых образцах частицы второго типа вообще отсутствовали. В слоях, соответствующих 1908 г., явных аномалий содержания частиц обоих типов не было обнаружено (рис. 3). Согласно второй возрастной модели (CIC, Constant Initial Concentration), предложенной в статье Кавковой с соавторами (Kavková et al., 2022), положение слоя 1908 г. должно быть глубже на 1–2 см, тогда как согласно третьей модели (CRS, Constant

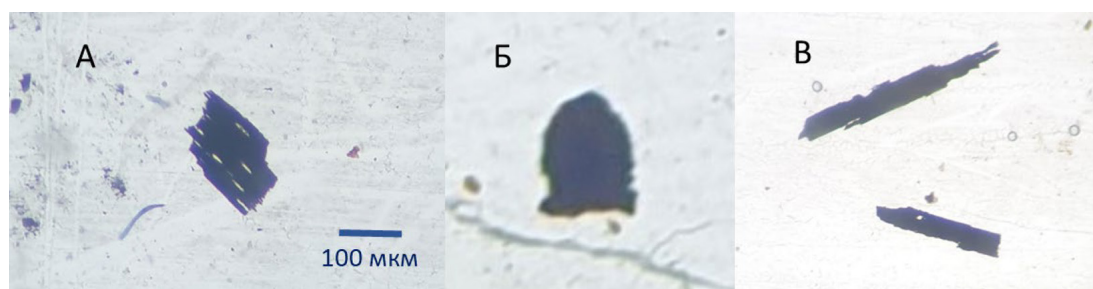


Рис. 2. Типичные формы угольных частиц, обнаруженные в донных отложениях озера Суздальево

Fig. 2. Typical forms of charcoal particles from Lake Suzdalevo sediments

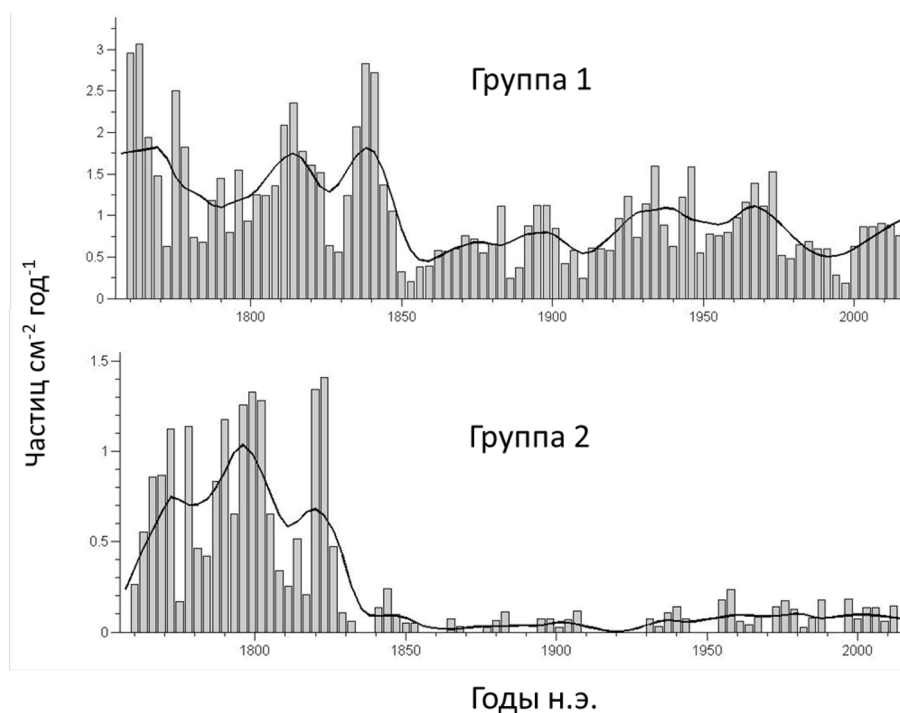


Рис. 3 Динамика аккумуляции угольных макрочастиц в донных отложениях озера Суздалево. Интерполяция через 3 года

Fig. 3. Dynamics of charcoal accumulation rate in bottom sediments of Lake Suzdalevo. Interpolated by 3 years

Rate of Supply) этот слой должен располагаться на 5 см выше (на рисунках не показано). В обоих случаях в слоях на соответствующих глубинах никаких явных пиков аккумуляции угольных частиц не наблюдается.

Обсуждение

По данным Абрамова с соавторами (2003), южная граница распространения обширного пожара, возникшего в момент Тунгусской катастрофы 1908 г., оцененная по наличию пожарных подсушин в структуре древесных колец на срезах деревьев, проходит недалеко от озера Суздалево, либо даже включает в себя это озеро (Абрамов и др., 2003) (рис. 1). Тем не менее следов сильного пожара в виде повышенного содержания угольных макрочастиц в донных отложениях мы не обнаружили. Аналогичный результат был получен нами

и для глубокого озера Заповедное (Rogozin et al., 2022), которое расположено еще дальше от предполагаемой границы пожара 1908 г., примерно в 30 км к юго-западу от оз. Суздалево (рис. 1). Однако в озере Чеко, расположенном рядом с эпицентром Тунгусского взрыва (рис. 1), нами была выявлена незначительная аномалия содержания угольных макрочастиц в слоях, примерно соответствующих 1908 г. (Rogozin et al., 2022). Другими исследователями озера Чеко также был обнаружен слой с аномальным содержанием угольных частиц размером свыше 500 мкм в отложениях на глубине около 50 см (Gasperini et al., 2009). Авторы интерпретировали это как след крупного пожара, однако не отождествляли данный слой с Тунгусской катастрофой 1908 г., поскольку, согласно их датировке, данный слой соответствовал примерно 1950–1960 гг.

(Gasperini et al., 2009). Однако, согласно нашей датировке, которую мы считаем более корректной (Rogozin et al., 2017), данный слой в оз. Чеко достаточно хорошо соответствует 1908 г. (Rogozin et al., 2022).

Отсутствие следов пожара 1908 г. в озере Суздалево, возможно, объясняется тем, что направление ветра в момент катастрофы не благоприятствовало распространению угольных частиц в сторону озера. Однако оценка азимутов пожарных подсушин на срезах деревьев свидетельствует, что во время пожара 1908 г. дул преимущественно северный ветер (Абрамов и др., 2003). В таком случае в озеро должны были попадать частицы от этого пожара. Причина отсутствия следов аномального пожара 1908 г. в отложениях оз. Суздалево пока не ясна. Возможно, оценка границ пожара и направления ветра также не являются достаточно точными.

Нами не было выявлено заметного увеличения скорости накопления угольных частиц в современный период, которое достаточно часто наблюдается в озерах других регионов в последнее столетие (Marlon, 2020), в том числе и в Сибири (Feurdean et al., 2020; Novenko et al., 2022; Rogozin et al., 2023a, b), и обусловлено человеческой деятельностью. Территория в окрестностях озера Суздалево является незаселенной, здесь никогда не велась вырубка леса, охотничий и рыболовный промысел также не ведется, поскольку данная территория является заповедной. Этим, по-видимому, объясняется отсутствие признаков современного увеличения потока угольных частиц в озерные отложения. Аналогичный результат был получен нами для двух других озер данного региона – Заповедное и Чеко, которые также находятся на труднодоступной незаселенной территории (рис. 1), практически не подверженной хозяйственной деятельности человека (Rogozin et al., 2022).

Причины увеличения скорости аккумуляции углистых частиц в слоях озера глубже 50 см (древнее 1850 г., рис. 3) (в особенности – частиц Группы 2) остаются неизвестными. Возможно, интерпретацию можно будет дать на основе анализа других палеоиндикаторов, анализ которых делается нами в настоящее время. Наличие следов песка в самых нижних слоях керна, а также незначительное уплотнение отложений свидетельствуют об изменениях характеристик озера. Предположительно, данное озеро имеет термокарстовое происхождение (Kavková et al., 2022), поэтому его глубина, следовательно, и скорость осадконакопления, могли быть меньше в тот период. Кавковой с соавторами в керне оз. Суздалево проводились исследования нескольких палеоиндикаторов, а именно: элементного состава, магнитных свойств, диатомей и останков водных беспозвоночных (Kavková et al., 2022), однако никаких неоднородностей в нижних слоях не было обнаружено. Однако слишком малая длина этого керна (46 см) не позволяет использовать его для объяснения неоднородностей, обнаруженных в нашем керне на глубине более 50 см.

Заключение

В данной работе нам не удалось выявить след сильного пожара Тунгусской катастрофы 1908 г. в отложениях озера Суздалево, несмотря на то, что оно расположено на предполагаемой границе территории, охваченной этим пожаром. Тем самым мы добавили еще один интересный факт в массив данных о Тунгусской катастрофе 1908 г. и ее последствиях. Вместе с тем наши исследования подтвердили, что в данном регионе в современный период отсутствует увеличение скорости аккумуляции угольных макрочастиц, характерное для ряда других регионов и обусловленное

влиянием человека на увеличение количества природных пожаров. Выявлено резкое увеличение скорости аккумуляции угольных частиц в отложениях возрастом ориентировочно старше 1850 г., для выяснения причин этого явления требуются дальнейшие исследова-

ния с использованием других палеоиндикаторов, а также исследование более длинных кернов. Полученные сведения будут полезны для реконструкции пожарных режимов голоцена и прогноза пожарных обстановок при различных климатических сценариях.

Список литературы / References

Абрамов Н. Г., Аркаев Е. А., Русских А. Г. (2003) Исследование пожара 1908 года в районе падения Тунгусского метеорита. *Тунгусский заповедник. Биоценозы северной тайги и влияние на них экстремальных природных факторов. Труды ГПЗ «Тунгусский». Выпуск 1.* Томск, Издательство Томского университета, с. 275–288 [Abramov N. G., Arkaev E. A., Russkikh A. G. (2003) Study of the 1908 fire in the area where the Tunguska meteorite fell. *Tunguska Nature Reserve. Biocenoses of the northern taiga and extreme natural impacts on them. Proceedings of the Tunguska State Nature Reserve. Issue 1.* Tomsk, Tomsk University, p. 275–288 (in Russian)]

Васильев Н. В., Львов Ю. А. (2003) Программа научных работ в Государственном природном заповеднике «Тунгусский» 2000–2020 гг (проект). *Тунгусский заповедник. Биоценозы северной тайги и влияние на них экстремальных природных факторов. Труды ГПЗ «Тунгусский». Выпуск 1.* Томск, Издательство Томского университета, с. 14–32 [Vasiliev N. V., Lvov Yu. A. (2003) Program of scientific research in Tunguska State Nature Reserve 2000–2020 (project). *Tunguska Nature Reserve. Biocenoses of the northern taiga and extreme natural impacts on them. Proceedings of the Tunguska State Nature Reserve. Issue 1.* Tomsk, Tomsk University, p. 14–32 (in Russian)]

Anderson L., Wahl D. (2016) Two Holocene paleofire records from Peten, Guatemala: Implications for natural fire regime and prehispanic Maya land use. *Global and Planetary Change*, 138: 82–92

Conedera M., Tinner W., Neff C., Meurer M., Dickens A. F., Krebs P. (2009) Reconstructing past fire regimes: Methods, applications, and relevance to fire management and conservation. *Quaternary Science Reviews*, 28(5–6): 555–576

Darin A. V., Rogozin D. Yu., Meydus A. V., Babich V. V., Kalugin I. A., Markovich T. I., Rakshun Ya. V., Darin F. A., Sorokoletov D. S., Gogin A. A., Senin R. A., Degermendzhi A. G. (2020) Traces of the Tunguska Event (1908) in sediments of Zapovednoe Lake based on SR–XRF data. *Doklady Earth Sciences*, 492(2): 442–445

Feurdean A., Florescu G., Tanțău I., Vannière B., Diaconu A.-C., Pfeiffer M., Warren D., Hutchinson S. M., Gorina N., Gałka M., Kirpotin S. (2020) Recent fire regime in the southern boreal forests of western Siberia is unprecedented in the last five millennia. *Quaternary Science Reviews*, 244: 106495

Gasperini L., Bonatti E., Albertazzi S., Forlani L., Accorsi C. A., Longo G., Ravaioli M., Alvisi F., Polonia A., Sacchetti F. (2009) Sediments from Lake Cheko (Siberia), a possible impact crater for the 1908 Tunguska Event. *Terra Nova*, 21(6): 489–494

Gladysheva O. (2020) The Tunguska Event. *Icarus*, 348: 113837

Grenaderova A. V., Mandryka P. V., Xiaokun W., Senotrusova P. O., Mikhailova A. B., Qiankun Q. (2021) Comprehensive archaeological and palaeoecological studies of the Holocene chronosequence in the southern taiga of the middle Yenisei. *Stratum Plus*, 6: 299–313

Higuera P.E., Brubaker L.B., Anderson P.M., Hu F.S., Brown T.A. (2009) Vegetation mediated the impacts of postglacial climate change on fire regimes in the south-central Brooks Range, Alaska. *Ecological Monographs*, 79(2): 201–219

Kavková R., Vondrák D., Chattová B., Svecova E., Takac M., Golias V., Štorc R., Stanghellini C., Kletetschka G. (2022) Suzdalevo Lake (Central Siberia, Russia) – A Tunguska Event-related impact crater? *Frontiers in Earth Science*, 10: 777631

Kirdyanov A. V., Saurer M., Siegwolf R., Knorre A. A., Prokushkin A. S., Churakova (Sidorova) O. V., Fonti M. V., Büntgen U. (2020) Long-term ecological consequences of forest fires in the continuous permafrost zone of Siberia. *Environmental Research Letters*, 15(3): 034061

Kletetschka G., Kavková R., Navrátil T., Takáč M., Prach J., Vondrák D., Stuchlík E., Štorc R., Švecová E., Hořícká Z., Klokočník J., Kostecký J., Bezděk A., Rogozin D. Yu., Meydus A., Krivobokov L., Mukhortova L., Darin A. V., Serra R., Stanghellini C., Gladysheva O. G. (2019) New implications for Tunguska explosion based on magnetic, dendrological, and lacustrine records. *Meteoritics and Planetary Science*, 54(S 2). Proceedings of 82nd Annual Meeting of the Meteoritical Society (MetSoc), Sapporo, Japan, 7–12 July 2019. LPI Contribution No. 2157, ID 6506

Knorre A. A., Kirdyanov A. V., Prokushkin A. S., Krusic P. J., Büntgen U. (2019) Tree ring-based reconstruction of the long-term influence of wildfires on permafrost active layer dynamics in Central Siberia. *Science of the Total Environment*, 652: 314–319

Marlon J.R. (2020) What the past can say about the present and future of fire. *Quaternary Research*, 96: 66–87

Mustaphi C. J. C., Pisaric M. F. J. (2014) A classification for macroscopic charcoal morphologies found in Holocene lacustrine sediments. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, 38(6): 734–754

Novenko E. Yu., Kupryanov D. A., Mazei N. G., Prokushkin A. S., Phelps L. N., Buri A., Davis B. A. S. (2022) Evidence that modern fires may be unprecedented during the last 3400 years in permafrost zone of Central Siberia, Russia. *Environmental Research Letters*, 17(2): 025004

Rogozin D. Yu., Darin A. V., Kalugin I. A., Melgunov M. S., Meydus A. V., Degermendzhi A. G. (2017) Sedimentation rate in Cheko Lake (Evenkia, Siberia): New evidence on the problem of the 1908 Tunguska Event. *Doklady Earth Sciences*, 476(2): 1226–1228

Rogozin D. Yu., Bolobanshchikova G. N., Burdin L. A., Meydus A. V. (2022) Macroparticle charcoal in lake sediments of the Central Tunguska Plateau (Siberia, Evenkia) as an indicator of forest fires and a possible trace of the Tunguska Event of 1908. *Contemporary Problems of Ecology*, 15(4): 337–344

Rogozin D. Yu., Burdin L. A., Bolobanshchikova G. N., Degermendzhi A. G. (2023a) The unprecedented current increase in the amount of charcoal particles in sediments of lakes of the North Minusinsk Basin (southern Siberia): possible evidence of anthropogenic influence. *Doklady Earth Sciences*, 511(2): 748–752

Rogozin D. Yu., Burdin L. A., Bolobanshchikova G. N. (2023b) Macrocharcoal in upper sediments of the lakes of North-Minusinsk Valley (southern Siberia) as a proxy of fires on the surrounding territory. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 16(2): 252–266 (in Russian)

Unkelbach J., Dulamsuren C., Punsalpaamuu G., Saindovdon D., Behling H. (2018) Late Holocene vegetation, climate, human and fire history of the forest-steppe-ecosystem inferred from core G2-A in the ‘Altai Tavan Bogd’ conservation area in Mongolia. *Vegetation History and Archaeobotany*, 27(5): 665–677

EDN: TCUSDQ

УДК 581.526.3(571.151)

Detection of the Species of Aquatic and Semi-Aquatic Plants New and Rare in the Republic of Altai

Laura M. Kipriyanova^{*a} and Pavel A. Volobaev^b

^a*Institute for Water and Environmental Problems, SB RAS
Barnaul, Russian Federation*

^b*Institute of Biology, Ecology and Natural Resources
of Kemerovo State University
Kemerovo, Russian Federation*

Received 12.04.2023, received in revised form 20.08.2023, accepted 05.09.2023

Abstract. The paper describes additions to the flora of the Republic of Altai based on the data of field research in the Ulagansky and Maiminsky Districts. Some of the lakes located in the Ulagansky District, several small roadside water bodies, and Lake Manzherokskoye (the Maiminsky District) were examined using the route method – on foot and aboard an inflatable boat. Having processed some of the data, we noted 7 species of aquatic and semi-aquatic macrophytes that were unusual for the flora of the region, of which *Eleocharis mamillata* s.str. had not been previously reported for the Republic of Altai. The article presents new locations of the species that are relatively rare in the Republic of Altai such as *Sparganium glomeratum*, *S. microcarpum*, *S. natans*, *Utricularia minor* and *Myriophyllum spicatum*. The find of *S. subglobosum* in the Manzherokskoye Lake has been confirmed.

Keywords: floral finds, Republic of Altai, Manzherokskoye Lake, *Eleocharis mamillata*, *Myriophyllum spicatum*, *Sparganium microcarpum*, *S. natans*, *S. subglobosum*, *Utricularia minor*.

Acknowledgements. The study was supported by the Russian Science Foundation Grant No. 23-27-00401 <https://rscf.ru/project/23-27-00401/>. We express our gratitude to E. S. Surkova, a student of Novosibirsk State University, as well as A. I. Kipriyanov, for assistance in the fieldwork. We would like to thank E. A. Belyakov, Ph.D. (Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences), for confirming the identification of the species of the genus *Sparganium*. We are grateful to the staff of the Group for Digitizing the Herbarium at the Central Siberian Botanical Garden of the SB

© 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: kipriyanova@mail.ru
ORCID: 0000-0001-9999-1956 (Kipriyanova L.)

RAS (NSK, USU_440537) – N. K. Kovtonyuk, Ph.D., L. Z. Lukmanova, and I. M. Deyun for the prompt registration of herbarium specimens.

Citation: Kipriyanova L. M., Volobaev P. A. Detection of the species of aquatic and semi-aquatic plants new and rare in the Republic of Altai. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2023, 16(3), 282–288. EDN: TCUSDQ



Находки новых и редких для Республики Алтай видов водных и прибрежно-водных растений

Л. М. Киприянова^а, П. А. Волобаев^б

^аИнститут водных и экологических проблем СО РАН
Российская Федерация, Барнаул

^бИнститут экологии, биологии и природных ресурсов
Кемеровского государственного университета
Российская Федерация, Кемерово

Аннотация. Приводятся дополнения к флоре Республики Алтай по данным полевых исследований в Улаганском и Майминском районах. Маршрутным методом пешими переходами, а также с использованием надувной лодки были обследованы серия озер, расположенных в Улаганском районе, несколько небольших придорожных водоемов, а также озеро Манжерокское (Майминский район). По результатам обработки части данных нами были отмечены 7 примечательных для флоры региона видов водных и прибрежно-водных макрофитов, из которых *Eleocharis mamillata* s.str. ранее не был указан для Республики Алтай. В статье приводятся новые местонахождения таких относительно редких для Республики Алтай видов, как *Sparganium glomeratum*, *S. microcarpum*, *S. natans*, *Utricularia minor* и *Myriophyllum spicatum*. Подтверждена находка *S. subglobosum* в оз. Манжерокское.

Ключевые слова: флористические находки, Республика Алтай, озеро Манжерокское, *Eleocharis mamillata*, *Myriophyllum spicatum*, *Sparganium microcarpum*, *S. natans*, *S. subglobosum*, *Utricularia minor*.

Благодарности. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-27-00401 <https://rscf.ru/project/23-27-00401/>. Выражаем признательность студентке ФЕН НГУ Э.С. Сурковой, а также А.И. Киприянову за помощь в экспедиционных работах, к.б.н. Е. А. Белякову (ИБВВ РАН) за подтверждение определения видов рода *Sparganium*. Благодарны сотрудникам группы по оцифровке гербария ЦСБС СО РАН (NSK, USU_440537) к.б.н. Н. К. Ковтонюк, Л. З. Лукмановой и И. М. Деюн за оперативную регистрацию гербарных образцов.

Цитирование: Киприянова Л. М. Находки новых и редких для Республики Алтай видов водных и прибрежно-водных растений / Л. М. Киприянова, П. А. Волобаев // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2023. 16(3). С. 282–288. EDN: TCUSDQ

Введение

Несмотря на то что водные объекты горного Алтая неоднократно становились объектом исследований ботаников (Ильин 1971, 1976, 1981, 1982, 1984; Флора Сибири, 1988–2003; Зарубина, Соколова, 2016; Определитель..., 2012; Золотухин, Золотухина, 2020), информация о водной и прибрежно-водной флоре региона продолжает пополняться (Киприянова, Романов, 2021). В результате обследования водных объектов на территории Улаганского и Майминского районов Республики Алтай мы обнаружили несколько видов, ранее не отмеченных в регионе (Определитель..., 2012), или относительно редких видов, указанных в разрозненных статьях.

Материалы и методы

Исследованные озера находятся в среднегорьях и низкогорьях Алтайской горной страны. Климат района исследований резко континентальный со среднегодовой температурой $-3,7^{\circ}\text{C}$ и ежегодным количеством осадков – 271 мм. Основу растительного покрова составляют горные леса и горные тундры.

Полевые работы были выполнены в августе 2021–2023 гг. Маршрутным методом пешими переходами, а также с использованием надувной лодки были обследованы серия озер, расположенных в Улаганском районе, несколько небольших придорожных водоемов, а также озеро Манжерокское (Майминский район). В ходе работ использовались гидроботанические грабельки-кошки, портативный навигатор Garmin eTrex Vista (с GPS приемником). Измерения минерализации выполнены в поверхностном слое воды портативным кондуктометром-термометром-рН-метром Hanna HI 98130. Для определения растений использовался стереоскопический микроскоп Альтами PC0745-T с фотокамерой. Также были использованы гербарные

сборы Л. М. Киприяновой с р. Иша (Республика Алтай, Чойский район). Идентификация сосудистых растений проводилась по Определителю (Лисицына, Папченков, 2000). Номенклатура приведена в соответствии с базой данных <https://www.catalogueoflife.org/>. Гербарные образцы переданы в Гербарий Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NSK).

Результаты и их обсуждение

В ходе гидроботанических работ на водных объектах Улаганского и Майминского районов Республики Алтай были обнаружены 7 примечательных для флоры региона видов водных и прибрежно-водных макрофитов, из которых 1 ранее не был указан для этого региона.

Новый для Республики Алтай вид

Eleocharis mamillata (Н. Lindb.)

Н. Lindb.s.str. – ситняг сосочковый. Локалитет: Республика Алтай, Майминский р-н, оз. Манжерокское, юго-западная часть озера, побережье. Абс. выс. 373 м над у.м. Координаты $51^{\circ}49'30,5''$ с.ш. $85^{\circ}48'51,7''$ в.д. Минерализация – $0,04 \text{ г/дм}^3$. 26.08.2021. Л. М. Киприянова, П. А. Волобаев, Э. С. Суркова. NSK0145181. Спорадически встречается по всему прибрежному мелководью (преобладающие глубины 5–30 см) и обсохшему берегу озера, формирует монодоминантные группировки на илистых грунтах. В 2022 и 2023 гг. местонахождение *Eleocharis mamillata* в озере Манжерокское подтверждено. Вид отсутствует в Определителе растений Республики Алтай (2012). В гербарной коллекции МГУ хранится образец данного вида (<https://plant.depo.msu.ru/open/public/en/item/MW0028765>), собранный в 1982 г. И. М. Красноборовым и А. А. Красниковым на территории Горного Алтая в окрестностях с. Кош-Агач (Кош-

Агачский район). Цитируем это указание как ранее не учтённое для региона.

В ряде баз данных *Eleocharis mamillata* принят в широком смысле, включая две подвидовые комбинации *Eleocharis mamillata* subsp. *austriaca* (Hayek) Strandh. и *Eleocharis mamillata* subsp. *mamillata*. Мы принимаем *Eleocharis mamillata* в узком смысле, как и многие другие российские ученые, например Т. В. Егорова (Флора Сибири, 1990), и считаем *E. austriaca* и *E. mamillata* отдельными видами. Ареал таксона евразийский, сравнительная редкость указаний вида в Сибири, скорее всего, связана со слабой изученностью водных объектов в регионе, однако вид включен в Красные книги нескольких регионов в Европейской части России.

Новые местонахождения редких для Республики Алтай видов

Sparganium glomeratum (Laest.) Neuman – ежеголовник скученный. Локалитет: Республика Алтай, Майминский р-н, оз. Манжерокское, юго-западная часть озера, побережье. Абс. выс. 373 м над у.м. Координаты 51°49'06" с.ш. 85°48'27" в.д. Минерализация – 0,04 г/дм³. 26.08.2021. Л. М. Киприянова, П. А. Волобаев, Э. С. Суркова. NSK0145177. Вид отсутствует в Определителе растений Республики Алтай (2012), однако указывается для флоры Алтайского заповедника: Камгинский и Кыгинский заливы, окр. п. Яйлю, ур. Карагай, водораздел рек Аксу и Теректуул, оз. Кудери, между оз. Сайгоныш и оз. Камбюрке, оз. Кубышка (Золотухин, Золотухина, 2020). Ареал таксона голарктический; вид, по-видимому, повсеместно довольно редок, поэтому включен в ряд Красных книг Европейской части России.

Sparganium microcarpum (Neum.) Raunk. – ежеголовник мелкоплодный. Локалитет: Республика Алтай, Майминский рай-

он, с. Кызыл-озек, берег р. Майма, окрестности стационара ИВЭП СО РАН. Абс. выс. 321 м над у.м. Координаты 51°53'20" с.ш. 85°59'37" в.д. 26.08.2021. П. А. Волобаев. Вид приводится для Республики Алтай как редкий (Определитель..., 2012). Ареал таксона евразийский; вид, по-видимому, повсеместно довольно редок, поэтому включен в ряд Красных книг европейской части России.

Sparganium natans L. – ежеголовник плавающий. Локалитет: Республика Алтай, Улаганский район, пойменный водоем системы р. Колдынголь. Абс. выс. 1623 м над у.м. Координаты 50°39'15,6" с.ш. 88°05'00,3" в.д. Глубины 0,10–0,25 м, прозр. до дна, грунт – галька с детритом. Минерализация – 0,09 г/дм³. 22.08.2021. Л. М. Киприянова, П. А. Волобаев, Э. С. Суркова. NSK0145176. Вид приводится для Республики Алтай как редкий (Определитель..., 2012). Ареал таксона голарктический; вид, по-видимому, повсеместно довольно редок, поэтому включен в ряд Красных книг Европейской части России.

Utricularia minor L. – пузырчатка малая. Локалитет: Республика Алтай, Улаганский р-н, окрестности озера Таштуколь, «окна» в осоковниках заболоченной низины выше озера. Абс. выс. 2080 м над у.м. Координаты 50°27'48,9" с.ш. 87°37'02,3" в.д. Глубина 0,2 м, прозрачность до дна, грунт ил. Минерализация – 0,09 г/дм³. 18.08.2021. П. А. Волобаев, Л. М. Киприянова, Э. С. Суркова. NSK0145180. Местами формировала небольшие монодоминантные сообщества. Этот обычный для Евразии вид отсутствует в Определителе растений Республики Алтай (2012), однако приведен в статье Золотова (2013) для р. Хайдун (Усть-Канский р-н) и в статье Зарубиной и Соколовой (2016) для оз. Манжерокское. На территории Горного Алтая пузырчатка малая приурочена к заболачивающимся водоемам, «окнам» в переходных болотах, а также

к заболачивающимся понижениям рельефа. Формирует сообщества. Ареал таксона голарктический; вид, по-видимому, повсеместно довольно редок, поэтому включен в ряд Красных книг Европейской части России.

Кроме того, мы обратили внимание, что в Определителе (2012) нет прямого указания на произрастание в Республике Алтай урути колосистой. Исправляем ситуацию, добавляя наши данные по этому виду, довольно обычно в водотоках Алтае-Саянского экорегиона.

Myriophyllum spicatum L. – уруть колосистая. Локалитеты: 1) Республика Алтай, Чойский р-н, окр. с. Советское, р. Иша. Абс. выс. 297 м над у.м. Координаты 52°01' с.ш. 86°36' в.д. Образует монодоминантные сообщества (35 м²) на галечных грунтах (глубина 5–40 см), скорость течения 0,1 м/с. 31.07.2004. Л.М. Киприянова. 2) Улаганский р-н, оз. Узункель. Абс. выс. 1985 м над у.м. Координаты 50°28'35,7" с.ш. 87°37'04,8" в.д. Глубины 50–100 см, прозрачность – до дна, грунты каменистые с наилком. Минерализация – 0,06 г/дм³. 09.08.2023. Л.М. Киприянова. В Определителе растений Республики Алтай (2012) присутствует с формулировкой «возможно нахождение в Республике». Нами ранее отмечалось (Волобаев, 1992), что указания П.Н. Крылова о *Myriophyllum spicatum* на Алтае на р. Чуя между пос. Кош-Агач и р. Чаган-Узун (Крылов, 1903) относятся скорее именно к этому виду, несмотря на то, что позднее была описана *M. sibiricum*, к которой впоследствии были отнесены многие сборы, ранее определенные как *M. spicatum*. В конспекте флоры Алтайского заповедника (Золотухин, Золотухина, 2020) приводится в широком смысле *Myriophyllum spicatum* L. s.l. (incl. *M. sibiricum* Kom.). Гербарный материал из Алтайского заповедника нами не был исследован, поэтому использовать этот материал для описания распространения

Myriophyllum spicatum L. s. str. мы не можем. Как местообитания урути колосистой указаны озера, пруды, старицы, заводи, протоки (Определитель..., 2012). По нашим наблюдениям, этот вид характерен преимущественно для водотоков (Волобаев, 1991; Киприянова, 2008), однако встречается и в озерах, как в нашем случае в озере Узункель, в месте впадения ручья в озеро. Естественный ареал евразийский; как инвазийный, вид распространился на многих континентах. Редкость указаний во многих регионах Сибири связана с относительной редкостью подходящих для урути колосистой экотопов (горных рек с быстрым течением), а также со слабой изученностью водных объектов. В Новосибирской области вид включен в Красную книгу региона по первой из указанных причин.

В августе 2021 г. нами была подтверждена находка *Sparganium subglobosum* Morong в оз. Манжерокское (Беляков, Зарубина, 2020). Этот таксон был собран впервые Е.Ю. Зарубиной на сплаvine оз. Манжерокское в 2010 г., гербарный образец был передан в гербарий ИБВВ РАН. Нами растения были обнаружены на сплаvine в юго-западной части озера. Координаты 51°49'05,4" с.ш. 85°48'20,5" в.д. 26.08.2021. П.А. Волобаев, Л.М. Киприянова. NSK0145178. В 2021 г. вид формировал небольшие группировки площадью около 5 м² на сплаvine с проективным покрытием ежеголовника около 30 % и участием *Bidens cernua* L., *Thelypteris palustris* Schott, *Calla palustris* L., *Cicuta virosa* L., *Persicaria hydropiper* (L.) Spach и других видов. *Sparganium subglobosum* – вид с дизъюнктивным ареалом, который является восточноазиатским элементом флоры. По причине большой удалённости данной популяции от основного ареала мы рекомендуем внесение этого вида в последующее издание Красной книги региона.

Список литературы / References

Беляков Е. А., Зарубина Е. Ю. (2020) *Sparganium subglobosum* (Typhaceae) – новый вид для территории Русского Алтая. *Ботанический журнал*, 105(6): 604–609 [Belyakov E. A., Zarubina E. Yu. (2020) *Sparganium subglobosum* (Typhaceae), a new species for the Russian Altai territory. *Botanicheskii Zhurnal*, 105(6): 604–609 (in Russian)]

Волобаев П. А. (1991) *Флора и экологические закономерности распространения водных макрофитов Кузнецкого Алатау: автореф. дис. ... канд. биол. наук*. Новосибирск, 16 с. [Volobaev P. A. (1991) *Flora and ecological patterns of the distribution of aquatic macrophytes of the Kuznetsk Alatau: summary of thesis ... cand. biol. sciences*. Novosibirsk, 16 p. (in Russian)]

Волобаев П. А. (1992) Род *Myriophyllum* L. в Сибири. *Сибирский биологический журнал*, 2: 67–72 [Volobaev P. A. (1992) Genus *Myriophyllum* L. in Siberia. *Siberian Biological Journal* [Sibirskii biologicheskii zhurnal], 2: 67–72 (in Russian)]

Зарубина Е. Ю., Соколова М. И. (2016) Трансформация структуры растительного покрова Манжерокского озера (Республика Алтай) за 35-летний период. *Вестник Томского государственного университета. Биология*, 4: 47–61 [Zarubina E. Yu., Sokolova M. I. (2016) Transformation of the plant cover structure of Manzherokskoe Lake (West Altai) over 35 years. *Tomsk State University Journal of Biology* [Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta, Biologiya], 4: 47–61 (in Russian)]

Золотов Д. В. (2013) Флористические находки в бассейне реки Хайдун (Республика Алтай). *Turczaninowia*, 16(3): 53–59 [Zolotov D. V. (2013) Floristic findings in the Haydun river basin (Republic of Altai). *Turczaninowia*, 16(3): 53–59 (in Russian)]

Золотухин Н. И., Золотухина И. Б. (2020) Флора лесного высотного пояса Алтайского заповедника. *Полевые исследования в Алтайском биосферном заповеднике*, 2: 12–59 [Zolotukhin N. I., Zolotukhina I. B. (2020) Flora of forest altitude belt of Altaisky Reserve. *Field Studies in the Altaisky Biosphere Reserve* [Polevyie issledovaniya v Altaiskom biosfernom zapovednike], 2: 12–59 (in Russian)]

Ильин В. В. (1971) Водная растительность Теньгинского озера. *Природа и природные ресурсы Горного Алтая*. Горно-Алтайск, с. 165–176 [Ilyin V. V. (1971) Aquatic vegetation of Lake Tenginskoye. *Nature and natural resources of Gorny Altai*. Gorno-Altai, p. 165–176 (in Russian)]

Ильин В. В. (1976) К вопросу о классификации озер Алтая. *Вопросы географии Горного Алтая*. Барнаул, с. 76–90 [Ilyin V. V. (1976) On classification of Altai lakes. *Problems of the geography of Gorny Altai*. Barnaul, p. 76–90 (in Russian)]

Ильин В. В. (1981) Распространение некоторых водных растений в озерах Алтая и их новые местонахождения. *Известия Сибирского отделения Академии наук СССР. Серия биологических наук*, 3: 89–97 [Ilyin V. V. (1981) Distribution of some aquatic plants in Altai lakes and their new localities. *Proceedings of the Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences. Series of Biological Sciences* [Izvestiya Sibirskogo otdeleniya Akademii nauk SSSR. Seriya biologicheskikh nauk], 3: 89–97 (in Russian)]

Ильин В. В. (1982) Флора и растительность Манжерокского озера (Алтай). *Ботанический журнал*, 67: 210–220 [Ilyin V. V. (1982) Flora and vegetation of Lake Manzherok (Altai). *Botanical Journal* [Botanicheskii zhurnal], 67: 210–220 (in Russian)]

Ильин В. В. (1984) *Макрофиты озер Алтая: автореф. дис. ... канд. биол. наук*. Томск, 18 с. [Ilyin V. V. (1984) *Macrophytes of lakes of Altai: summary of thesis ... cand. biol. sciences*. Tomsk, 18 p. (in Russian)]

Киприянова Л. М. (2008) Растительность реки Берди и ее притоков (Новосибирская область, Западная Сибирь). *Растительность России*, 12: 21–38 [Kipriyanova L. M. (2008) Vegetation of the Berd river and its tributaries (Novosibirsk region, West Siberia). *Vegetation of Russia* [Rastitel'nost' Rossii], 12: 21–38 (in Russian)]

Киприянова Л. М., Романов Р. Е. (2021) Флористические находки в Республике Алтай. *Вестник Томского государственного университета. Биология*, 54: 176–185 [Kipriyanova L. M., Romanov R. E. (2021) Floristic novelties in the Republic of Altai. *Tomsk State University Journal of Biology* [Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta, Biologiya], 54: 176–185 (in Russian)]

Крылов П. Н. (1903) *Флора Алтая и Томской губернии: руководство к определению растений Западной Сибири*. 2. Томск, Типо-литография М. Н. Кононова, с. 209–546 [Krylov P. N. (1903) *Flora of Altai and Tomsk Province: a guide to the identification of plants in Western Siberia*. 2. Tomsk, M. N. Kononov Typo-lithography, p. 209–546 (in Russian)]

Лисицына Л. И., Папченков В. Г. (2000) *Флора водоемов России: Определитель сосудистых растений*. Москва, Наука, 237 с. [Lisitsyna L. I., Papchenkov V. G. (2000) *Flora of water bodies of Russia: Key to vascular plants*. Moscow, Nauka, 237 p. (in Russian)]

Определитель растений Республики Алтай (2012) И. М. Красноборов, И. А. Артемов (ред.) Новосибирск, Издательство СО РАН, 701 с. [Key to plants of the Republic of Altai (2012) Krasnoborov I. M., Artemov I. A. (eds.) Novosibirsk, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 701 p. (in Russian)]

Флора Сибири: в 14 т. (1988–2003) Новосибирск, Наука [Flora of Siberia: in 14 volumes (1988–2003) Novosibirsk, Nauka (in Russian)]

Флора Сибири. Т. 3. Cyperaceae (1990) Новосибирск, 280 с. [Flora of Siberia. Volume 3. Cyperaceae (1990) Novosibirsk, 280 p. (in Russian)]

EDN: MEWOVX

УДК 574.3:581.4:635-976(470.67)

Communities Including *Atraphaxis daghestanica* (Lovelius) Lovelius (Polygonaceae) in the Tlyaratinsky District of Dagestan

Bariyat M. Magomedova*

Mountain Botanical Garden,
Dagestan Federal Research Center RAS
Makhachkala, Russian Federation

Received 03.03.2022, received in revised form 05.05.2023, accepted 08.07.2023

Abstract. The interest of researchers has now shifted from protecting individual species to communities with special conservation significance. This paper presents for the first time the results of a study of the communities of Highland Dagestan that include the East Caucasian endemic *Atraphaxis daghestanica* (Lovelius) Lovelius in the Tlyaratinsky District of Dagestan. Three associations were identified: Ass. *Pinetum fruticoso-varioherbosum*, Ass. *Juniperetum spiroso-sedosum*, and Ass. *Astragaletum fruticoso-varioherbosum*. Ass. *Pinetum fruticoso-varioherbosum* is described on the northwestern slopes in the vicinity of the village of Mazada, Tlyaratinsky district (1293 m ASL). Ass. *Juniperetum spiroso-sedosum* and *Astragaletum fruticoso-varioherbosum* are described on the southwestern, western, and southeastern microslopes of the spurs of the Bogossky Range (1340–1589 m ASL) near the villages Chadokolob and Antsukh. The floristic diversity of the study area is unique: it includes a relatively large percentage of endemic species, which indicates a high degree of autochthonism in the development of communities. Biomorphological analysis showed the dominance of hemicryptophytes, which constitute 50.6 % of the total number of species. The predominance of hemicryptophytes indicates the Holarctic nature of the flora. The findings obtained in the current study can be used to compile the Red List of the Republic of Dagestan, to assess the current state of rare species, and to create protected areas in the areas of growth of the studied species, in order to monitor communities including endemic species growing only in the Eastern Caucasus.

Keywords: *Atraphaxis daghestanica*, Dagestan, Red List, plant communities, flora, endemic.

© 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: bary_m@mail.ru

ORCID: 0000-0001-5902-7716

Citation: Magomedova B. M. Communities including *Atraphaxis daghestanica* (Lovelius) Lovelius (Polygonaceae) in the Tlyaratinsky District of Dagestan. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2023, 16(3), 289–300. EDN: MEWOVX



Сообщества с участием *Atraphaxis daghestanica* (Lovelius) Lovelius (Polygonaceae) в Тляратинском районе Дагестана

Б. М. Магомедова
Горный ботанический сад
Дагестанского федерального
исследовательского центра РАН
Российская Федерация, Махачкала

Аннотация. В настоящее время отмечено внимание исследователей к вопросу охраны не отдельных видов, а сообществ с особой природоохранной значимостью. В данной работе впервые представлены результаты изучения сообществ Высокогорного Дагестана с участием эндемика Восточного Кавказа *Atraphaxis daghestanica* (Lovelius) Lovelius в Тляратинском районе Дагестана. Выделено 3 ассоциации: Асс. *Pinetum fruticoso-varioherbosum*, Асс. *Juniperetum spiroso-sedosum*, Асс. *Astragaletum fruticoso-varioherbosum*. Асс. *Pinetum fruticoso-varioherbosum* описана на северо-западных склонах в окр.с. Мазада Тляратинского района (1293 м над ур.м.). Асс. *Juniperetum spiroso-sedosum*, *Astragaletum fruticoso-varioherbosum* описаны на юго-западных, западных, юго-восточных микросклонах отрогов Богосского хребта (1340–1589 м над ур.м.) близ сел Чадоколов и Анцух. Флористическое разнообразие исследуемого участка отличается оригинальностью, включает относительно большой процент эндемичных видов, что говорит о высокой степени автохтонности в развитии сообществ. Биоморфологический анализ показал доминирование гемикриптофитов, на долю которых приходится 50,6 % от общего количества видов. Преобладание гемикриптофитов свидетельствует о голарктическом характере флоры. Жизненность особей *A. daghestanica* во всех ценопопуляциях высокая. Полученные материалы могут использоваться при составлении Красной книги Республики Дагестан, для оценки современного состояния редких видов, при создании ООПТ в районах произрастания изучаемого вида, с целью мониторинга сообществ с участием эндемичных видов, произрастающих только на территории Восточного Кавказа.

Ключевые слова: *Atraphaxis daghestanica*, Дагестан, Красная книга, растительные сообщества, флора, эндемик.

Цитирование: Магомедова Б. М. Сообщества с участием *Atraphaxis daghestanica* (Lovelius) Lovelius (Polygonaceae) в Тляратинском районе Дагестана / Б. М. Магомедова // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2023. 16(3). С. 289–300. EDN: MEWOVX

Введение

Одной из задач охраны флоры является сохранение редких и исчезающих видов растений – наиболее уязвимой части природных экосистем. В настоящее время вызывает опасение не только состояние редких видов растений и их популяций, но и уровень устойчивости сообществ с их участием. В связи с этим выделяются два основных подхода к решению этой проблемы – охрана самих видов (методы *ex situ*: включение в Красную книгу, запрет эксплуатации, интродукция и реинтродукция в естественные сообщества) и их сообществ (*in situ*: организация охраняемых природных территорий с ведением мониторинга флоры в природных условиях). Поэтому поставлена задача составления полных флористических списков и классификации сообществ с участием редких видов.

Расширение исследований по экологии и биологии редких видов наряду с мониторингом состояния биоразнообразия входит в систему приоритетов научной поддержки мер по охране живой природы в рамках разрабатываемой Национальной стратегии по сохранению биоразнообразия и Европейской стратегии сохранения растений (Амирханов и др., 2002).

Род *Atraphaxis* L. по современным представлениям включает около 30 видов, распространенных в степной и пустынной зонах Евразии от Греции до Восточной Сибири, Монголии и Китая, а также в Северо-Восточной Африке (Ловелиус, 1978; Цвелев, 1996; Yurtseva et al., 2014). На Кавказе 5 видов, из которых 2 вида: *Atraphaxis daghestanica* (Lovelius) Lovelius и *Atraphaxis caucasica* (Hoffm.) Pavlov являются эндемиками (Тахтаджян, 2012). Вид *A. daghestanica* входит в список эндемичных видов Восточного Кавказа, занесен в Красную книгу Республики Дагестан. Имеется несколько популяций изучаемого вида.

A. daghestanica (курчавка дагестанская) – колючий кустарник до 1 м высотой, листья желтовато-зеленые, продолговато-эллиптические около 20 мм длиной и 4–6 мм шириной. Стебли растопыренно-ветвистые, ветви извилистые, деревянистые, тонкие. Произрастает на сухих каменистых склонах, в горном поясе. Цветет в июне-июле. Во время цветения за счет бело-розовых цветков является аспектирующим видом в сообществе (рис.).

Все виды курчавки, как растения засухоустойчивые и малотребовательные к почвам, в частности, как выносящие не сильное их засоление, с успехом могут быть использованы для облесения и в качестве почвоукрепителей в засушливых районах Кавказа, в поясе пустынь, полупустынь и редколесно-степной растительности. Эти же виды заслуживают внимания как декоративные растения, весьма привлекательные в период плодоношения, когда в общем колорите кустов начинает преобладать раскраска увеличенных долей околоцветника, окрашенных в бурый или красновато-бурый цвет. Также эти растения обладают и тем достоинством, что они хорошо выносят формировку и поэтому пригодны для создания бордюров (Гулисашвили, 1963).

В Республике Дагестан вид *A. daghestanica* произрастает на сухих каменистых склонах, встречается в среднегорных и высокогорных районах. Среди изученных нами ранее популяций (Магомедова, Мингажова, 2016; Магомедова, 2018; Асадулаев и др., 2021), наиболее многочисленной является унцукульская, насчитывающая около 10 тыс. особей. Остальные – малочисленные, исключение составляет докузпаринская, где выявлено около 1440 особей на площади 2000 м². Численность курчавки дагестанской на территории Цумадинского района около 300 особей, в Ботлихском районе – 700, в Тля-

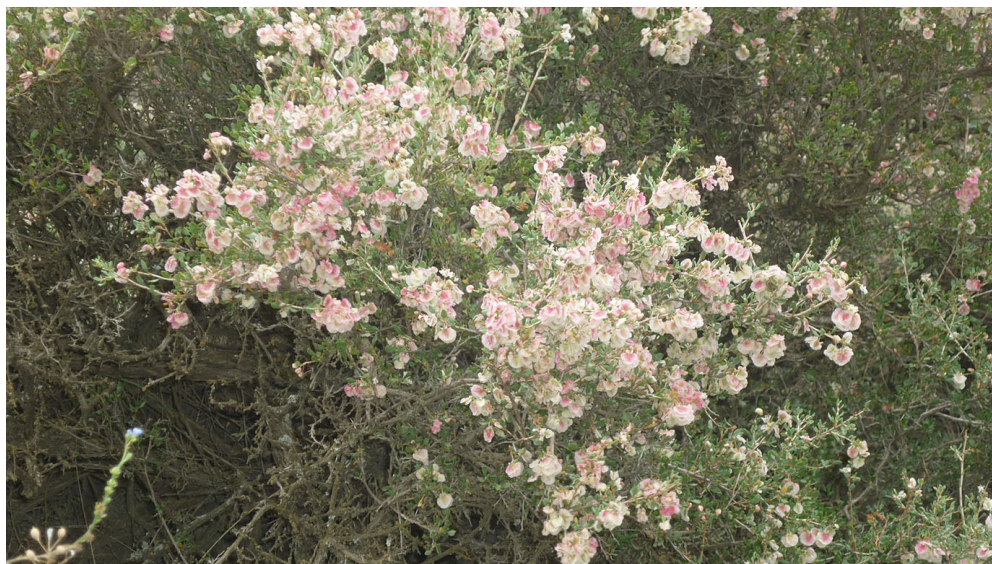


Рис. *Atraphaxis daghestanica* во время цветения (фото Б. М. Магомедовой)

Fig. *Atraphaxis daghestanica* during flowering (photo by B. M. Magomedova)

ратинском – 50 экземпляров. Ботлихская популяция курчавки дагестанской произрастает на склоне Андийского хребта на окраине сел Ботлих и Муни на щебнистых горно-степных почвах. Координаты: 42°39'16,1" с.ш., 46°11'37,2" в.д., высота над уровнем моря – 810 м (Магомедова, 2018а). Докузпаринская популяция произрастает на склонах вдоль дороги между селами Усучай и Мискин-джа. Координаты: 41°25'16,3" с.ш., 47°53'25" в.д., 900 м над уровнем моря (Магомедова, 2018). В Цумадинском районе *A. daghestanica* произрастает на склонах г. Омар Вахунаубетер Снегового хребта, в окрестностях с. Эчеда на оголенном, эродированном склоне на мелко-среднеобломочном сланце. Координаты: 42°26'020" с.ш., 46°00'430" в.д., 1126 м над уровнем моря (Магомедова, Мингажова, 2016). В Унцукульском районе Дагестана (42°36'21" с.ш., 46°58'09" в.д., 590 м над ур.м.) *A. daghestanica* произрастает на сланцевом склоне над дорогой (напротив склона – с. Майданское), выделена ассоциация *Palioetum spina-christi atraphaxiso-andropogonum*,

в которой, кроме изученного вида, доминирует *Paliurus spina-christi* Mill (Асадулаев и др., 2021).

Следует отметить, что исследования сообществ с участием редкого вида *A. daghestanica* в Тляратинском районе Дагестана ранее не проводились, чем и обусловлена актуальность данного исследования.

Целью работы является характеристика сообществ с произрастанием редкого вида, эндемика *A. daghestanica* в Тляратинском районе Дагестана (Абдурахманов, 2009). Задачами исследования являлись: флористический анализ видового состава сообществ; таксономический, географический, биоморфологический анализы; выявление редких эндемичных видов флоры.

Объекты и методы исследования

Объект нашего исследования – популяция *A. daghestanica* (Polygonaceae) в Тляратинском районе Дагестана. Климат Тляратинского района Дагестана умеренно

континентальный и умеренно влажный, обусловлен нахождением на Главном Кавказском и звеньях Бокового хребтов. Среднее годовое количество осадков составляет примерно 1200 мм. Наиболее холодным месяцем года является январь, самым теплым – июль. Абсолютная максимальная температура воздуха достигает +35 °С. Средняя июльская изотерма равна +16 °С в долине, выше на склонах гор уменьшается до +12 °С. Январская изотерма приблизительно равна –8 °С. Средняя годовая изотерма составляет +4 °С (Акаев и др., 1996).

Геоботанические описания сообществ выполнены с использованием пробных площадок, которые закладывали по стандартной методике. Было заложено 5 площадок площадью каждая 400 м². Первая площадка была заложена в окрестности с. Мазада, на высоте 1293 м над ур. м, экспозиция склона – северо-западная. Остальные площадки расположены близ с. Чадоколог и с. Анцух на юго-западных, западных, юго-восточных микросклонах отрогов Богосского хребта (1340–1589 м над ур. м). Крутизна склонов 35–42°. Почвы горные лугово-степные (Залибеков, 2010).

На пробных площадях проводили детальный учет флористического состава по ярусам; для древесных видов указывали сомкнутость, для подроста и травянистых видов – проективное покрытие (в процентах). У растений *A. daghestanica* изучены биоморфологические параметры (высота, ширина, диаметр) и по полученным данным кусты ранжированы. Камеральную обработку геоботанических описаний проводили методом эколого-фитоценотического табличного анализа (Нешатаев, 2001). Латинские названия сосудистых растений приведены по «Конспекту флоры Кавказа» (Тахтаджян, 2003, 2006, 2008, 2012).

Результаты исследования и их обсуждение

Состав и структура сообществ с участием *Atraphaxis daghestanica*

Основные виды, произрастающие в сообществах с редким видом *A. daghestanica* в Тляратинском районе Дагестана: *Cerasus incana*, *Spiraea hypericifolia*, *Anthemis fruticulosa*, *Astragalus denudatus*, *Melica transsilvanica*; на *A. daghestanica* приходится от 0,1 до 8 % от общего проективного покрытия. Выделено 3 ассоциации: ***Pinetum fruticoso-varioherbosum***, ***Juniperetum spiroso-sedum***, ***Astragaletum fruticoso-varioherbosum*** (табл.).

Асс. ***Pinetum fruticoso-varioherbosum***

Сосняк кустарниково-разнотравный

В кустарниковом ярусе доминирует *Cerasus incana* и *Ephedra procera* (проективное покрытие 5 %), также встречаются *A. daghestanica*, *Rosa canina*, *Spiraea hypericifolia*. Проективное покрытие подроста *Pinus kochiana* – 5 %, травяно-кустарничкового яруса – 30 %, доминируют *Galium verum*, *Melica transsilvanica*, *Asperula molluginoides*, *Elytrigia gracillima*. Единично встречается *Euphorbia iberica*.

Асс. ***Juniperetum spiroso-sedum***

Арчовник спиреево-очитковый

Описана на высоте 1589 м над ур. м, на склоне юго-западной экспозиции крутизной 40°. В кустарниковом ярусе доминирует *Juniperus communis* (40 %), *Spiraea hypericifolia* (35 %). Встречаются также *Astragalus denudatus*, *Cerasus incana*, *Rhamnus pallasii*, *Rosa canina*, *Berberis vulgaris*, *Rhamnus cathartica*, *Juniperus sabina*, *Cotoneaster integerrimus*, *C. melanocarpus*, *C. meyeri*. В травяно-кустарничковом ярусе (общее покрытие 60 %) отмечено 44 вида, доминирует *Sedum oppositifolium* (30 %), содоминирует *Medicago sativa* (15 %). Обильны *Melica transsilvanica*, *Teucrium polium*,

Таблица. Характеристика сообществ с участием *Atraphaxis daghestanica* Тляратинского района Дагестана
 Table. Characterization of communities including *Atraphaxis daghestanica* in the Tlyaratinsky District of Dagestan

Ассоциация	<i>Pinetum fruticoso- varioherbosum</i>	<i>Astragaletum fruticoso- varioherbosum</i>			<i>Juniperetum spiroso- sedosum</i>
Номер описания	1	5	4	3	2
Высота над ур. моря, м	1293	1340	1350	1358	1589
Экспозиция склона	СЗ	3	ЮЗ	ЮВ	ЮЗ
Крутизна склона, град.	42	35	42	40	40
Древесный ярус, сомкнутость крон, %					20
<i>Juniperus excelsa</i> subsp. <i>polycarpus</i> (C. Koch) Takht.					20
Подрост, проективное покрытие, %	5				0,6
<i>Pinus kochiana</i> Klotzsch	5				
<i>Fraxinus excelsior</i> L.					0,5
<i>Malus orientalis</i> (Uglitzk.) Juz.					0,1
Кустарниковый ярус, проективное покрытие, %	14	64	60	28	80
<i>Astragalus denudatus</i> Stev.		50	40	10	0,5
<i>Atraphaxis daghestanica</i>	3	8	4	5	0,1
<i>Cerasus incana</i> (Pall.) Spach	5	1	1	2	0,1
<i>Rhamnus pallasii</i> Fisch. Et Mey.		2	10	5	0,05
<i>Spiraea hypericifolia</i> L.	+	3	5	3	35
<i>Juniperus communis</i> subsp. <i>oblonga</i> (Bieb.) Galushko				2	40
<i>Ephedra procera</i> Fisch. Et C. A. Mey.	5				
<i>Rosa canina</i> L.	1			0,1	1
<i>Berberis vulgaris</i> L.			0,1	0,1	2
<i>Rhamnus cathartica</i> L.				0,1	0,5
<i>Juniperus sabina</i> L.					0,5
<i>Cotoneaster integerrimus</i> Medic.				0,1	0,1
<i>C. melanocarpus</i> Fisch. Ex Loudon					0,1
<i>C. meyeri</i> Pojark.					0,1
Травяно-кустарничковый ярус, проективное покрытие, %	30	8	10	10	60
<i>Melica transsilvanica</i> Schur	5		3	4	5
<i>Parietaria judaica</i> Strand.	3	2		2	
<i>Anthemis fruticulosa</i> Bieb.	2	2	1	2	+
<i>Asperula molluginoides</i> (M. Bieb.) Rchb.	5		2	+	
<i>Elytrigia gracillima</i> (Nevski) Nevski	5		2	+	+
<i>Galium verum</i> L.	6			+	+
<i>Festuca yaroschenkoi</i> (St.-Yves) E. B. Alexeev	3				
<i>Teucrium orientale</i> L.		1		1	5
<i>Caucalis lappula</i> (Weber) Grande		1		2	

Продолжение табл.

Continuation of the Table

Номер описания	1	5	4	3	2
<i>Hyssopus angustifolius</i> Bieb.		1	0,2	1	
<i>Teucrium polium</i> L.				1	5
<i>Sedum oppositifolium</i> Sims					30
<i>Medicago sativa</i> L.					15
<i>Thalictrum foetidum</i> L.			1		1
<i>Achillea ptarmicifolia</i> (Willd.) Rupr. ex Heimerl.	1				
<i>Stachys etherocalyx</i> C. Koch		0,2	0,3	0,5	
<i>Salvia verticillata</i> L.			0,2		0,5
<i>Seseli libanotis</i> (L.) W. D. J. Koch					2
<i>Hypericum perforatum</i> L.					2
<i>Melica nutans</i> L.		1			
<i>Scabiosa owerinii</i> Boiss.				+	0,5
<i>Galium brachyphyllum</i> Roem. Et Schult.		0,1		+	
<i>Ziziphora puschkinii</i> Adams			0,1	+	
<i>Teucrium chamaedrys</i> L.			0,1	+	
<i>Convolvulus arvensis</i> L.			0,1	+	
<i>Asplenium septentrionale</i> (L.) Hoffm.			0,1		
<i>Artemisia daghestanica</i> Krasch. Et Por.				0,5	
<i>Cirsium echinus</i> (Bieb) Hand.-Mazz.					0,5

Примечание. Единично встречены следующие виды (указан номер описания и проективное покрытие): *Sempervivum caucasicum* Rupr. Ex Boiss.– 1, 2 (+); *Bupleurum polyphyllum* Ledeb.– 2, 3, 4, 5 (+); *Silene chlorifolia* Sm.– 3, 4, 5 (+); *Sedum caucasicum* (Grossh.) Boriss.– 1, 2, 3 (+); *Leontodon hispidus* L.– 1, 2, 4 (+); *Allium fuscoviolaceum* Fomin – 3, 4 (+); *Alyssum desertorum* Stapf.– 2, 3, 4 (+); *Erysimum ibericum* (Adams) DC.– 2, 5 (+); *Nepeta* sp.– 2, 4, 5 (+); *Phleum phleoides* (L.) Karst.– 2, 3 (+); *Mellilotus officinalis* (L.) Desr.– 2, 3 (+); *Inula britannica* L.– 2, 3 (+); *Artemisia taurica* Willd.– 2 (+); *Gypsophylla elegans* Bieb.– 2, 5 (+); *Dianthus ruprechtii* Schischk.– 2 (+); *Euphorbia iberica* Boiss.– 1 (+); *Hieracium* sp.– 2 (+); *Fragaria viridis* Duch.– 2 (+); *Galium* sp.– 2 (+); *Rumex acetosella* L.– 2, 5 (+); *Valeriana grossheimii* Worosch.– 2 (+); *Plantago lanceolata* L.– 2 (+); *Plantago media* L.– 2 (+); *Potentilla recta* L.– 2 (+); *Primula macrocalyx* Bunge.– 2 (+); *Polygonatum glaberrimum* C. Koch – 2 (+); *Rumex scutatus* L.– 2 (+); *Achillea millefolium* L.– 2 (+); *Echium vulgare* L.– 2 (+); *Campanula sarmatica* Ker Gawl.– 2 (+); *Cerastium* sp.– 2 (+); *Origanum vulgare* L.– 2 (+); *Allium saxatile* M. Bieb.– 2 (+).

T. orientale (по 5 %). Единично встречаются *Gypsophylla elegans*, *Rumex acetosella*.

Акк. ***Astragalum fruticoso-varioherbosum***

Трагакантник кустарниково-разнотравный

Описана на трех пробных площадях, на высоте 1340–1358 м, крутизной 35–42°. Проективное покрытие кустарников от 28 до 64 %. Кустарниковый ярус образован 10 видами, доминирует *Astragalus denudatus*, с проективным покрытием от 10 до 50 %, со-

доминирует *A. daghestanica* с покрытием от 4 до 8 %. Также встречаются: *Cerasus incana*, *Rhamnus pallasii*, *Spiraea hypericifolia*, *Juniperus communis*, *Rosa canina*, *Berberis vulgaris*, *Rhamnus cathartica*, *Cotoneaster integerrimus*. В травяно-кустарничковом ярусе отмечено 34 вида (общее покрытие 8–10 %), доминирует *Melica transsilvanica*.

В ранее изученной цумадинской популяции доминирующими видами в сообществе с произрастанием объекта исследования являются *Cerasus incana*, *Spiraea hypericifolia*,

Crepis caucasigena Czerep., *Parietaria judaica*, в ботлихской – *A. daghestanica*, *Colutea orientalis* Mill., *Artemisia taurica*, *Botriochloa ischaemum* (L.) Keng, *Capparis spinosa* L. В докузпаринской и унцукульской популяциях, наряду с *A. daghestanica*, доминантными видами являются *Artemisia taurica* и *Paliurus spina-christi* соответственно. Описанное в Унцукульском районе Дагестана сообщество с участием *A. daghestanica* отнесено к ассоциации ***Palioretum spina-christi atraphaxiso-andropogonum***, из древесных видов совместно с доминантами произрастают также *Colutea arborescens* L., *Spiraea hypericifolia* и *Rhamnus pallasii*; из травянистых видов наибольшим числом видов представлено семейство *Lamiaceae* (7 видов), остальные семейства содержат небольшое число видов.

Характеристика популяций Atraphaxis daghestanica

Высота кустов *A. daghestanica* в тляратинской популяции составляет 30–40 см; ширина 40–60 см. В Цумадинском районе особи имеют более крупные биоморфологические параметры кустов (наиболее часто встречаются кусты с высотой от 69 до 81 см, с шириной от 36 до 61 см), чем в Ботлихском (большинство особей имеют высоту кустов от 35 до 40 см, ширину от 35 до 44 см), что связано с аридностью климатических условий ботлихской ценопопуляции (Магомедова, 2018а). При разделении особей докузпаринской ценопопуляции *A. daghestanica* по высоте куста более многочисленная оказалась группа с меньшими размерами в интервале от 37 до 45 см, с шириной от 29 до 43 см, что указывает на молодость популяции, с учетом того, что климатические условия позволяют формироваться здесь более крупным особям (Магомедова, 2018). В изученной унцукульской популяции большая группа осо-

бей имеет высоту от 29 до 35 см, по ширине куста – от 30 до 71 см. Измерение биоморфологических параметров кустов выявило, что у большинства растений унцукульской группы ширина кустов в 1,5 раза превышает значения высоты кустов. Известно, что размеры кустов с возрастом увеличиваются, но «высота» куста при достижении параметров, характерных для данного вида, уже не увеличивается, а «диаметр» куста будет увеличиваться дальше за счет «расхождения» в сторону скелетообразующих побегов. С возрастом побеги, достигшие значительной высоты, под собственным весом начинают «опускаться» к земле, при этом происходит увеличение диаметра куста и уменьшение его высоты (Асадулаев и др., 2021). Это отчетливо можно наблюдать у средневозрастных генеративных растений (g2), характеризующихся максимальным показателем биомассы.

В возрастном спектре всех ценопопуляций доминируют генеративные особи. Так, в тляратинской, унцукульской и докузпаринской – средневозрастные (g2), в цумадинской и ботлихской представлены как g1 – молодые генеративные, так и g2. Из изученных ценопопуляций возобновление отмечено только в докузпаринской, где имеются ювенильные особи и проростки, что мы связываем с климатическими условиями района произрастания и особенностями субстрата. Субсенильные и сенильные особи не выявлены ни в одной из ценопопуляций. Жизненность особей *A. daghestanica* во всех ценопопуляциях высокая.

Характеристика ценофлор

В условиях Дагестана особенности го-рообразовательного процесса, сложность рельефа и общая ксероморфность территории способствуют интенсивным микроэволюционным процессам, в которые были вовлечены

элементы разных флористических областей. Поэтому количественный и качественный анализ состава флор и детальное исследование их структурно-функциональных особенностей являются одним из обязательных разделов любого флористического исследования. Они имеют важное теоретическое значение и позволяют установить структуру флоры, выявить индивидуальные особенности, генезис и тенденции изменения её компонентов.

Флористическое разнообразие исследуемого участка с произрастанием *A. daghestanica* представлено 79 видами растений, относящихся к 65 родам и 31 семейству. Ведущее место по количеству видов занимают 3 семейства: Asteraceae, Lamiaceae и Rosaceae (по 9 видов), что составляет 34,2 % исследуемой флоры. Расположение сем. Роасеае (5 видов) на втором месте после Asteraceae отражает бореальные черты сообществ с произрастанием *A. daghestanica*. На третьем – Caryophyllaceae, Polygonaceae, Rubiaceae (по 4 вида), что составляет 15,2 %. На долю более мелких семейств, включающих 2–3 вида, приходится 18 видов или 22,8 %. Одновидовые семейства составляют 21,5 % от общего количества видов (Pinaceae, Oleaceae, Ephedraceae, Berberidaceae, Urticaceae, Ranunculaceae, Hypericaceae, Dipsacoideae, Convolvulaceae, Euphorbiaceae, Valerianaceae, Primulaceae, Boraginaceae, Campanulaceae, Alliaceae).

Биоморфологический анализ показал доминирование гемикриптофитов, на долю которых приходится 50,6 % от общего количества видов. Данная группа объединяет растения, у которых почки возобновления в неблагоприятный для вегетации период года сохраняются на уровне почвы и защищены отмершими листьями или снежным покровом. Гемикриптофиты в изучаемом сообществе представлены в семействах Роасеае, Urticaceae, Rubiaceae, Lamiaceae, Fabaceae,

Ranunculaceae, Asteraceae, Apiaceae, Hypericaceae, Convolvulaceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Polygonaceae, Valerianaceae, Plantaginaceae, Rosaceae, Primulaceae, Boraginaceae, Campanulaceae. К группе фанерофитов относится 18 видов (22,8 %), из которых 13 являются нанофанерофитами и представляют собой ассоциацию карликовых (от 1 до 3 м) деревьев и кустарников, адаптированных к различным неблагоприятным условиям (*Juniperus excelsa*, *J. communis*, *J. sabina*, *Astragalus denudatus*, *Atraphaxis dagestanica*, *Cerasus incana*, *Rhamnus pallasii*, *Spiraea hypericifolia*, *Rosa canina*, *Berberis vulgaris*, *Cotoneaster integerrimus*, *C. melanocarpus*, *C. meyeri*). На долю хамефитов в сообществе приходится 11 видов (13,9 %), относящихся к 4 семействам, из которых наибольшим количеством видов представлены сем. Lamiaceae (*Teucrium orientale*, *T. polium*, *T. chamaedrys*, *Ziziphora puschkinii*, *Hyssopus angustifolius*) и Asteraceae (*Anthemis fruticulosa*, *Artemisia daghestanica*, *A. taurica*). К группе геофитов и терофитов в изученном сообществе относится 10 видов. Преобладание гемикриптофитов свидетельствует о голарктическом характере флоры и характерно для горных флор.

Географический анализ флоры позволяет получить информацию об истории формирования флоры. При проведении географического анализа использовали систему географических элементов Н.Н. Портениера (2012). Наибольшее количество видов в исследуемом сообществе относится к бореальной флоре – 48 видов (60,7 %), из которых преобладают кавказские элементы – 26 видов (32,9 %). Древнесредиземноморская группа (22,8 %) представлена ирано-туранскими (12 видов, 15,2 %) и средиземноморскими (6 видов, 7,6 %) элементами. Широко распространенных видов – 12 (15,2 %), из которых наиболее представлены палеарктические эле-

менты (6 видов, 7,6 %). Связующая группа содержит один вид кавказско-армено-иранского происхождения. Преобладание бореального элемента объясняется длительной изоляцией Дагестана и сохранением условий для существования четвертичной флоры.

В сообществах с участием *A. daghestanica* в Тляратинском районе Дагестана представлено 18 эндемичных видов, из которых 11 видов (61 %) – эндемики Кавказа (*Astragalus denudatus*, *Rhamnus pallasii*, *Hyssopus angustifolius*, *Sedum oppositifolium*, *Galium brachyphyllum*, *Ziziphora puschkinii*, *Sempervivum caucasicum*, *Erysimum ibericum*, *Valeriana grossheimii*, *Polygonatum glaberrimum*, *Campanula sarmatica*), 2 эндемика Большого Кавказа (*Elytrigia gracillima*, *Dianthus ruprechtii*). Эндемиков Восточного Кавказа – 5 видов (*Atraphaxis dagestanica*, *Anthemis fruticulosa*, *Festuca yaroschenkoi*, *Scabiosa owerinii*, *Artemisia daghestanica*), из которых *Atraphaxis dagestanica* и *Artemisia daghestanica* являются эндемиками Дагестана.

Высокая доля эндемиков в составе флоры от общего числа видов говорит о значительном своеобразии и существенной роли автохтонных процессов в формировании флоры сообществ с произрастанием *A. daghestanica* в Тляратинском районе Дагестана.

Заключение

Итак, как следует из наших результатов, в Тляратинском районе Дагестана редкий

эндемичный вид *A. daghestanica* произрастает в сообществах, которые можно отнести к трем ассоциациям: *Pinetum fruticoso-varioherbosum*, *Juniperetum spiroso-sedum*, *Astragaletum fruticoso-varioherbosum*. Сообщества данных типов не встречаются в других районах Республики. В связи с этим рекомендуется создание ООПТ в районах произрастания изучаемого вида для сохранения растений *in situ*.

Биоморфологический анализ ценофлор показал доминирование гемикриптофитов, что свидетельствует о голарктическом характере флоры. Географический анализ, показавший преобладание в бореальной группе видов Кавказского элемента, говорит о высокой степени автохтонности в развитии сообществ с участием редкого вида *A. daghestanica* в Тляратинском районе Дагестана и высокой доле эндемизма. Так, в сообществах с участием *A. daghestanica* в Тляратинском районе Дагестана представлено 18 эндемичных видов, из которых 11 видов (61 %) – эндемики Кавказа, 2 – эндемики Большого Кавказа. Эндемиков Восточного Кавказа – 5 видов, из которых *Atraphaxis dagestanica* и *Artemisia daghestanica* являются эндемиками Дагестана.

Жизненность особей *A. daghestanica* во всех ценопопуляциях высокая.

Представленные результаты могут быть использованы при организации мониторинга сообществ с участием эндемичных видов Восточного Кавказа.

Список литературы / References

- Абдурахманов Г.М. (2009) *Красная книга Республики Дагестан*. Махачкала, ИПЭ РД, 552 с. [Abdurakhmanov G.M. (2009) *Red List of the Republic of Dagestan*. Makhachkala, IPE RD, 552 p. (in Russian)]
- Акаев Б.А., Атаев З.В., Гаджиев Б.С. (1996) *Физическая география Дагестана*. Москва, Школа, 382 с. [Akaev B.A., Ataev Z.V., Gadzhiev B.S. (1996) *Physical geography of Dagestan*. Moscow, Shkola, 382 p. (in Russian)]

Амирханов А. М., Тишков А. А., Белоновская Е. А. (2002) *Сохранение биологического разнообразия гор России*. Министерство природных ресурсов РФ, Институт географии РАН, Проект ГЭФ «Сохранение биоразнообразия». Москва, 78 с. [Amirkhanov A. M., Tishkov A. A., Belonovskaya E. A. (2002) *Conservation of the biological diversity of the mountains of Russia*. Ministry of Natural Resources of the Russian Federation, Institute of Geography of the Russian Academy of Sciences, GEF Project “Conservation of Biodiversity”. Moscow, 78 p. (in Russian)]

Асадулаев З. М., Магомедова Б. М., Маллалиев М. М. (2021) Сообщество с произрастанием *Atraphaxis daghestanica* (Lovelius) Lovelius в Унцукульском районе Дагестана. *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*, 138: 9–16 [Asadulaev Z. M., Magomedova B. M., Mallaliev M. M. (2021) Community with *Atraphaxis daghestanica* (Lovelius) Lovelius in Untsukul district of Dagestan. *Bulletin of the State Nikitsky Botanical Garden* [Byulleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada], 138: 9–16 (in Russian)]

Гулисашвили В. З. (1963) *Дендрофлора Кавказа: дикорастущие и культурные деревья и кустарники. Том 3. Angiospermae – покрытосеменные: Dicotyledoneae – двудольные*. Тбилиси, АН ГССР, 307 с. [Gulisashvili V. Z. (1963) *Flora of woody plants in Caucasus: wild and planted trees and shrubs. Volume 3. Angiospermae – flowering plants: Dicotyledoneae – dicotyledons*. Tbilisi, Academy of Sciences of the Georgian SSR, 307 p. (in Russian)]

Залибеков М. Г. (2010) *Почвы Дагестана*. Махачкала, Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН, Дагестанский государственный университет, 243 с. [Zalibekov M. G. (2010) *Soils of Dagestan*. Makhachkala, Caspian Institute of Biological Resources DSC RAS, Dagestan State University, 243 p. (in Russian)]

Ловелиус О. Л. (1978) Систематический обзор рода *Atraphaxis* L. (Polygonaceae). *Новости систематики высших растений*, 15: 114–128 [Lovelius O. L. (1978) A systematic review of the genus *Atraphaxis* L. (Polygonaceae). *Novitates Systematicae Plantarum Vascularium* [Novosti sistematiki vysshikh rastenii], 15: 114–128 (in Russian)]

Магомедова Б. М., Мингажова М. М. (2016) Изменчивость некоторых морфологических признаков редкого и эндемичного вида Восточного Кавказа *Atraphaxis daghestanica* (Polygonaceae). *Ботанический вестник Северного Кавказа*, 2: 25–32 [Magomedova B. M., Mingazhova M. M. (2016) Variability of some morphological features rare and endemic species of the Eastern Caucasus *Atraphaxis daghestanica* (Polygonaceae). *Botanical Herald of the North Caucasus* [Botanicheskii vestnik Severnogo Kavkaza], 2: 25–32 (in Russian)]

Магомедова Б. М. (2018) Морфометрическая изменчивость признаков побега курчавки дагестанской (*Atraphaxis daghestanica* (Polygonaceae) в Докузпаринском районе Дагестана. *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*, 2: 78–80 [Magomedova B. M. (2018) Morphometric variability of the kurchavka dagestanskaya (*Atraphaxis daghestanica* (Polygonaceae) shoots in the Dokuzparinsky district of Dagestan. *Proceedings of the Orenburg State Agrarian University* [Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta], 2: 78–80 (in Russian)]

Магомедова Б. М. (2018a) Состояние ценопопуляции *Atraphaxis daghestanica* (Lovelius) Lovelius в Ботлихском районе Дагестана. *Известия Горского государственного аграрного университета*, 55(3): 110–114 [Magomedova B. M. (2018 a) The state of *Atraphaxis daghestanica* (Lovelius) Lovelius cenopopulations in the Botlikh district of Dagestan. *Proceedings of Gorsky State*

Agrarian University [Izvestiya Gorskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta], 55(3): 110–114 (in Russian)]

Нешатаев В. Ю. (2001) Проект Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры. *Растительность России*, 1: 62–70 [Neshatayev V. Yu. (2001) The Project of the All-Russian code of phytosociological nomenclature. *Vegetation of Russia* [Rastitel'nost' Rossii], 1: 62–70 (in Russian)]

Портениер Н. Н. (2012) *Флора и ботаническая география Северного Кавказа*. Москва, КМК, 294 с. [Portenier N. N. (2012) *Flora and botanical geography of the North Caucasus*. Moscow, KMK, 294 p. (in Russian)]

Тахтаджян А. Л. (2003) *Конспект флоры Кавказа. Том 1*. СПб, 204 с. [Takhtadzhyan A. L. (2003) *Abstract of the Caucasus flora. Vol. 1*. St. Petersburg, 204 p. (in Russian)]

Тахтаджян А. Л. (2006) *Конспект флоры Кавказа. Том 2*. СПб, 467 с. [Takhtadzhyan A. L. (2006) *Abstract of the Caucasus flora. Vol. 2*. St. Petersburg, 467 p. (in Russian)]

Тахтаджян А. Л. (2008) *Конспект флоры Кавказа Том 3 (1)*. СПб, 469 с. [Takhtadzhyan A. L. (2008) *Abstract of the Caucasus flora. Vol. 3 (1)*. St. Petersburg, 469 p. (in Russian)]

Тахтаджян А. Л. (2012) *Конспект флоры Кавказа. Том 3 (2)*. СПб, 623 с. [Takhtadzhyan A. L. (2012) *Abstract of the Caucasus flora. Vol. 3 (2)*. St. Petersburg, 623 p. (in Russian)]

Цвелев Н. Н. (1996) *Флора Восточной Европы. Том 9. Покрытосеменные: Двудольные*. СПб., Мир и семья-95, 456 с. [Tsvelev N. N. (1996) *Flora of Eastern Europe. Vol. 9. Angiospermae: Dicotyledoneae*. St. Petersburg, Mir i sem'ya-95, 456 p. (in Russian)]

Yurtseva O. V., Severova E. E., Bovina I. Yu. (2014) Pollen morphology and taxonomy of *Atraphaxis* (Polygoneae, Polygonaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 300(4): 749–766

EDN: YFWGEE

УДК 599.742.75:636.025:591.51

Analysis of the Visitor Effect on the Behavior of the Eurasian Lynx *Lynx lynx* (Carnivora: Felidae) in the Zoo

Natalya A. Veselova^{*a} and Polina O. Palkina^b

^a*K.A. Timiryazev State Biology Museum
Moscow, Russian Federation*

^b*Russian State Agrarian University –
Moscow Timiryazev Agricultural Academy
Moscow, Russian Federation*

Received 09.02.2021, received in revised form 22.04.2023, accepted 15.05.2023

Abstract. Modern approaches to keeping animals in captivity are based on the principles of maintaining their welfare, the level of which depends on a number of external factors, the most important of them being the visitor effect. Based on this, the purpose of our study was to analyze the influence of visitors on the behavior of Eurasian lynxes *Lynx lynx* in three Russian zoos. Observations were carried out on 7 adult Eurasian lynxes (2 ♂ and 5 ♀). The dynamics of the activity of animals and the use of the shelters were assessed as dependent on the captivity conditions in different zoos and the number of visitors. Observations showed that in the time budget of animals, inactive forms of behavior prevailed (62.0 % on average). The locomotor activity of lynxes increased with an increase in the number of visitors. Only in the Sochi Zoo, the animals demonstrated stereotypic behavior (40.0 % on average). The increase in the number of visitors could presumably have provoked an increase in the level of pathological activity of animals. In addition, in the presence of large numbers of people, lynxes more often visited the shelter. The present study demonstrates that captivity conditions, the size of the enclosure, and the availability of shelters are the key factors influencing the behavior of animals in the presence of zoo visitors.

Keywords: visitor effect, behavior, animal welfare, Eurasian lynx, zoo.

Citation: Veselova N. A., Palkina P. O. Analysis of the visitor effect on the behavior of the Eurasian lynx *Lynx lynx* (Carnivora: Felidae) in the zoo. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2023, 16(3), 301–311. EDN: YFWGEE



© 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: veselova_n.a@mail.ru

ORCID: 0000-0001-9679-2329 (Veselova N.)

Анализ влияния эффекта посетителя на поведение евразийских рысей *Lynx lynx* (Carnivora: Felidae) в зоопарке

Н. А. Веселова^а, П. О. Палкина^б

^аГосударственный биологический музей
имени К. А. Тимирязева

Российская Федерация, Москва

^бРоссийский государственный аграрный университет –
Московская сельскохозяйственная академия

имени К. А. Тимирязева

Российская Федерация, Москва

Аннотация. Современные подходы к содержанию животных в искусственных условиях основываются на принципах поддержания их благополучия, уровень которого зависит от ряда внешних факторов, к важнейшим из которых относится эффект посетителя. Исходя из этого, целью нашей работы стал анализ влияния посетителей на поведение евразийских рысей *Lynx lynx* в условиях трех зоопарков России. Наблюдения проводили за 7 взрослыми особями евразийской рыси (2 ♂ и 5 ♀). Оценивали динамику активности животных и характер использования ими укрытий в зависимости от условий содержания в разных зоопарках и присутствия разного количества посетителей. Было показано, что в бюджете времени животных преобладали неактивные формы поведения (в среднем 62,0 %). Двигательная активность рысей возрастала при увеличении количества посетителей. Стереотипное поведение демонстрировали только животные в зоопарке г. Сочи (в среднем 40,0 %). Можно предположить, что рост числа посетителей провоцировал у животных увеличение уровня патологической активности. Кроме того, в присутствии большого числа людей рыси чаще посещали укрытие. Было показано, что условия содержания, размер вольера и наличие укрытий являются ключевым фактором, влияющим на поведение животных в присутствии посетителей зоопарка.

Ключевые слова: эффект посетителя, поведение, благополучие животных, евразийская рысь, зоопарк.

Цитирование: Веселова Н. А. Анализ влияния эффекта посетителя на поведение евразийских рысей *Lynx lynx* (Carnivora: Felidae) в зоопарке / Н. А. Веселова, П. О. Палкина // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2023. 16(3). С. 301–311. EDN: YFWGEE

Введение

В задачи современных зоопарков входит не только развлекательная и рекреационная, но и просветительская и природоохранная функции (Биология..., 1999). Вместе с тем

зоопарки – это музеи живой природы, и, как любые музеи, они не могут существовать без посетителей. Хотя зоопарки заинтересованы в привлечении публики и работе с ней, высокая посещаемость и большое количество людей

могут стать источником стресса для животных и, как следствие, снижать их благополучие. Подобное влияние получило в литературе название «эффект посетителя», и большинством авторов трактуется как явление, неблагоприятное для животных (Suarez et al., 2017). Присутствие людей возле вольера может провоцировать у животных реакцию избегания (Непринцева и др., 2005), снижение двигательной активности или рост уровня стереотипного поведения (Веселова, Горюшкина, 2018; Палкина, Веселова, 2019).

Результаты некоторых работ не дают однозначного ответа на вопрос, действительно ли посетители оказывают какой-либо эффект на животных в зоопарке. При этом отмечается, что для более объективного понимания данного явления необходимо учитывать сезон года, погоду, условия содержания, а также видовые и индивидуальные особенности каждого конкретного животного (Azevedo et al., 2012; Sherwen et al., 2015; Collins et al., 2017; Vere, 2018).

Также в литературе имеются сведения о положительном эффекте посетителя, когда взаимодействие с людьми является для животных источником полезной стимуляции, улучшает их психофизиологическое состояние и может рассматриваться как способ обогащения среды обитания (Непринцева и др., 2005; Hill, Broom, 2009; Sade, 2013).

Исходя из этого, целью настоящего исследования стал анализ влияния посетителей на поведение евразийских рысей *Lynx lynx* (Linnaeus, 1758) в условиях зоопарков России.

Материалы и методы

Исследование проводили в период 2019–2020 гг. в теплое время года на базе вольерных комплексов Московского (г. Москва) и Ярославского (г. Ярославль) зоопарков, а также зоопарка при санатории «Октябрь-

ский» (г. Сочи, Краснодарский край). Объектами исследования послужили 7 взрослых особей евразийской рыси (2 ♂ и 5 ♀).

Евразийская, или обыкновенная рысь *Lynx lynx* – самый северный вид семейства кошачьих. Благодаря высокой адаптивности и экологической пластичности, ареал этого хищника занимает практически половину Евразии. В России евразийская рысь встречается в глухих хвойных и смешанных лесах от средней полосы до Камчатки и Сахалина, иногда заходит в лесостепь и лесотундру (Туманов, 2003; Россолимо и др., 2004).

В Ярославском зоопарке евразийскую рысь (1 ♂) содержали в наружном вольере, отгороженном от посетителей стеклом и металлической решеткой. Площадь вольера составляла 150 м². Внутреннее помещение использовали для кормления животного. Пол и стены вольера были бетонные, в центре вольера находился деревянный помост, на котором животное отдыхало, пол был покрыт опилками и сеном. Также для обогащения среды животному регулярно предлагали различные игрушки. Специальных домиков не было, однако в качестве укрытия животное могло использовать внутреннее помещение.

В зоопарке г. Сочи животных содержали совместно (2 ♀). Площадь вольера составляла около 20 м², внутренние помещения отсутствовали, специальных мест для туалета и приема корма также не было. Стены и пол вольера были бетонные. От посетителей вольер был отгорожен металлической решеткой. В вольере в центральной его части были установлены деревянные помосты и трапы, когтеточка и игрушки для кошек, а также домик для укрытия.

В Московском зоопарке рыси (1 ♂ и 3 ♀) также содержались совместно, в экспозиционном вольере, который представлял собой многоуровневый склон из искусственного

камня, имеющий «балкончики», на которых животные отдыхали и использовали их как наблюдательные точки. Он был поделен на пять секторов площадью около 20 м² каждый, соединенных между собой шиберами. В период проведения исследований все шиберы были открыты и животные могли свободно перемещаться между секторами вольера. Таким образом, общая площадь наружного вольера составляла 100 м². Вольер был отгорожен от посетителей звероводческой сеткой, каждый сектор имел внутренние помещения, которые животные использовали в качестве укрытий. Животных содержали на естественном грунте с живой растительностью, в том числе небольшими деревьями, в качестве подстилки использовали сено. Для обогащения среды рысам регулярно предлагали различные игрушки, фрукты и овощи, свежеспиленные ветви деревьев.

Из литературы известно, что содержащиеся в зоопарках рыси склонны образовывать семейные группировки с поддержанием определённой иерархии. В поведении взрослых зверей при содержании в вольерах сохраняется высокая толерантность независимо от количества особей и их возрастного ранга (Юдин, Юдина, 2017).

Доступ посетителей к ограждению вольеров во всех трех зоопарках был только с одной фронтальной стороны.

Наблюдения за животными проводили в дневное время. Перед началом работы нами были проведены предварительные наблюдения за животными, на основании которых была создана этограмма, т.е. перечень основных форм поведения рысей, которые затем регистрировали во время исследования: неактивное поведение (отсутствие двигательной активности), естественная двигательная активность (локомоции, исследовательское, игровое, пищевое поведение), патологическая

двигательная активность (стереотипное расхаживание, или пейсинг).

Использовали метод «Временных срезов», суть которого заключается в регистрации поведенческих проявлений животных через равные промежутки времени (временные срезы) (Попов, Ильченко, 2008). Наблюдения за каждой особью проводили ежедневно, три раза в день (утром, днем и вечером) 60-минутными сессиями, в течение 10 дней. Интервал между фиксациями состояния животного составлял 1 мин. В вольерах с совместным содержанием животных наблюдения вели одновременно за всеми рысами, поскольку животные хорошо различались визуально. Таким образом, всего было проведено 210 часов наблюдений.

Основываясь на более ранних работах других исследователей, мы рассматривали количество посетителей у вольера как меру воздействия с их стороны, а местоположение животного в вольере по отношению к источнику стимуляции (посетителям и ограждению вольера) – как показатель отношения к получаемой стимуляции (стремления получить или избежать ее) (Попов, Зубчанинова, 1995; Папаева, Непринцева, 2011, 2013). Исходя из этого, под «укрытием» мы понимали часть вольера, в которой животное находилось вне поля зрения наблюдателя (домик, внутреннее помещение или элемент конструкции или оформления вольера, позволяющий животным скрываться от публики).

Как показали предварительные наблюдения, во всех трех зоопарках наибольшее количество посетителей отмечалось в основном в середине дня, в то время как в утренние и вечерние часы (после открытия и перед закрытием зоопарков соответственно) их число сокращалось. Для оценки эффекта посетителя нами было выделено 3 категории количества людей, находящихся

возле вольера: 1 категория – 0 чел.; 2 категория – от 1 до 5 чел.; 3 категория – от 6 до 10 чел. Более 10 человек одновременно возле вольеров отмечено не было. Посетители определялись как люди, которые находились непосредственно возле ограждения вольера и наблюдали за животными. Исследователь находился вдалеке от вольера для наиболее оптимального обзора и как посетитель не учитывался. Подсчет посетителей происходил в момент регистрации поведения животного, т.е. каждую минуту.

Для биометрической обработки данных применяли многофакторный дисперсионный анализ (multiway ANOVA), за единицу анализа были приняты суммарные данные за день, выраженные в процентном соотношении. Статистический анализ данных проводили с помощью программ Statistica 6.0 и Microsoft Excel.

Результаты

Мы оценили динамику активности евразийских рысей в условиях трех зоопарков в присутствии разного количества посетителей возле вольеров (табл.).

В целом в бюджете времени всех рысей преобладали неактивные формы поведения. У животного из Ярославского зоопарка отмечался наиболее высокий уровень такого поведения, что в среднем составляло 78,3 % от общего бюджета времени.

Наиболее активными были животные из Московского зоопарка: в среднем доля двигательной активности здесь составила 32,4 % от общего бюджета времени рысей. В Ярославском зоопарке двигательная активность рыси в среднем составляла 14,9 %, а в зоопарке г. Сочи – 7,2 %.

Стереотипное поведение встречалось только у животных из зоопарка санатория

Таблица. Динамика активности евразийских рысей (среднее $\pm$ SE, n=10 дней наблюдения) в разных зоопарках

Table. Dynamics of the Eurasian lynx activity (mean $\pm$ SE, n=10 observation days) in zoos

Место проведения исследований	Количество посетителей		
	1 категория (0 человек)	2 категория (1–5 человек)	3 категория (6–10 человек)
Активное поведение, %			
Москва	31,0 $\pm$ 6,2	34,7 $\pm$ 10,4	31,5 $\pm$ 8,1
Ярославль	3,6 $\pm$ 0,5	5,7 $\pm$ 0,5	35,5 $\pm$ 0,8
Сочи	5,0 $\pm$ 2,1	-	16,5 $\pm$ 5,4
Неактивное поведение, %			
Москва	58,1 $\pm$ 3,9	52,3 $\pm$ 8,3	52,0 $\pm$ 4,8
Ярославль	91,3 $\pm$ 1,2	92,1 $\pm$ 0,8	51,5 $\pm$ 1,4
Сочи	71,5 $\pm$ 40,3	50,0 $\pm$ 12,3	38,0 $\pm$ 31,1
Стереотипное поведение, %			
Москва	-	-	-
Ярославль	-	-	-
Сочи	23,5 $\pm$ 12,3	50,0 $\pm$ 15,6	45,5 $\pm$ 24,3
В укрытии, %			
Москва	10,9 $\pm$ 3,7	13,0 $\pm$ 3,0	16,5 $\pm$ 4,5
Ярославль	5,1 $\pm$ 1,1	2,2 $\pm$ 0,5	13,0 $\pm$ 1,1
Сочи	-	-	-

«Октябрьский», г. Сочи и в среднем составило 39,7 % от общего бюджета времени рысей. В присутствии от 1 до 5 чел. уровень стереотипного поведения рысей был на 26,5 % выше аналогичного показателя при отсутствии посетителей и равнялся 50,0 %. Когда возле вольера было от 6 до 10 чел., доля стереотипного поведения в бюджете времени животных составила 45,5 %, что на 4,5 % ниже, чем при предыдущей категории.

Отдельно следует сказать о времени, которое рыси проводили в укрытиях. Укрытия животные использовали достаточно мало (в среднем 13,5 % в Московском зоопарке и 6,8 % в Ярославском зоопарке). В зоопарке г. Сочи во время проведения наблюдений мы не отмечали посещения животными укрытий.

Также мы проанализировали влияние условий содержания и количества посетителей возле вольера, а также взаимодействие этих факторов на динамику активности евразийских рысей.

Было показано достоверное влияние количества посетителей зоопарка, находящихся возле вольера, на неактивное поведение рысей ($F = 18,576$; $df = 2$; $p = 0$). В Московском зоопарке уровень неактивных форм поведения при отсутствии посетителей равнялся 58,1 %, однако, когда возле вольера были люди, значение этого показателя составляло в среднем 52,2 %. В Ярославском зоопарке у самца рыси на долю неактивных форм поведения приходилось более 90,0 % от общего бюджета времени животного, и только в присутствии максимального количества посетителей возле вольера этот показатель составил 51,5 %. В зоопарке г. Сочи в отсутствие посетителей возле вольера на долю неактивных форм поведения у рысей приходилось 71,5 % бюджета времени, тогда как при появлении людей этот показатель составил 50,0 %, а в присутствии 6 чел. и более – 38,0 %.

Количество посетителей возле вольеров также оказывало достоверное влияние на уровень активного поведения животных ($F = 17,709$; $df = 2$; $p = 0$). В Московском зоопарке в присутствии возле вольера разного количества людей уровень активных форм поведения отличался незначительно (в пределах от 31,0 до 34,7 %). В Ярославском зоопарке доля активных форм поведения у самца рыси была довольно низкой, как при отсутствии посетителей, так и в присутствии от 1 до 5 чел., и не превышала 6,0 %. Однако при 3-й категории количества посетителей (6–10 чел.) уровень такого поведения составил 35,5 %. В зоопарке г. Сочи присутствие 1–5 посетителей возле вольера привело к полному прекращению естественной двигательной активности, которая, однако, отмечалась у животных при максимальном количестве посетителей и составила 16,5 %.

Кроме того, мы проанализировали совокупное взаимодействие двух факторов, которые, предположительно, оказывали влияние на поведение животных: условия содержания (зоопарк) и количество посетителей, находящихся возле вольера. В результате были выявлено достоверное совместное влияние этих факторов как на активное ($F = 8,568$; $df = 4$; $p = 0,000002$), так и на неактивное ($F = 5,471$; $df = 4$; $p = 0,000336$) поведение.

Когда возле вольера находилось 1–5 чел., в Московском и Ярославском зоопарках доля естественной двигательной активности животных была несколько выше, чем при отсутствии посетителей, однако в присутствии 6–10 чел. этот показатель был ниже для животных из Москвы и выше – для самца рыси в Ярославском зоопарке. В зоопарке г. Сочи у животных в присутствии 1–5 посетителей возле вольера доля стереотипной активности была выше, чем при 0 чел., тогда как естественная активность не наблюдалась. При 3-й

категории числа посетителей уровень стереотипной активности рысей здесь был ниже, чем при 2-й (на 4,5 %). Кроме того, в присутствии 6–10 чел. у рысей наблюдалась естественная двигательная активность, доля которой составила 16,5 % от бюджета времени животных.

Также было выявлено статистически значимое влияние условий содержания животных в разных зоопарках на количество времени, которое рыси проводили в укрытии ($F = 7,9743$; $df = 2$; $p = 0,000465$), а также совокупный эффект, который оказывали на этот показатель условия содержания (зоопарк) и количество посетителей возле вольера ($F = 2,779$; $df = 4$; $p = 0,028029$). В Московском зоопарке появление посетителей способствовало увеличению времени пребывания в укрытии на 2,1 %, а при дальнейшем росте их количества – на 3,5 %. У самца рыси в Ярославском зоопарке при появлении посетителей возле вольера время нахождения в укрытии сократилось на 2,9 %, а затем, при увеличении их количества, возросло на 10,8 %.

Обсуждение

С увеличением числа посетителей уровень неактивных форм поведения рысей во всех трех зоопарках сокращался. Это происходило за счет роста показателей двигательной активности (Московский и Ярославский зоопарки) и времени, которое животные проводили в укрытии (Московский зоопарк). В зоопарке г. Сочи наблюдалась иная ситуация. В данном случае появление людей возле вольеров вызывало полное прекращение естественной двигательной активности и одновременный рост уровня стереотипного поведения. Затем, по мере увеличения количества посетителей, животные начинали вновь проявлять нормальную активность, при этом показатель стереотипного поведения снижал-

ся незначительно, а перераспределение бюджета времени происходило за счет сокращения уровня неактивных форм поведения.

Можно предположить, что в случае Московского и Ярославского зоопарков посетители являлись для рысей источником положительной стимуляции, вызывали у животных интерес, а их присутствие способствовало увеличению уровня активных форм поведения, т.е. в данном случае имел место положительный эффект посетителя. Аналогичный случай был описан в литературе для ягуара *Panthera onca* Linnaeus, 1758 (Suarez et al., 2017).

Вместе с тем известно, что реализация стереотипного поведения является одной из форм проявления стресса, которая наиболее часто выражается в повторяющемся («за-цикленном») движении животного по одной траектории (Antonenko et al., 2017). Поскольку присутствие большого количества людей без возможности избежать его воздействия является для животного источником стресса, доля стереотипного поведения в бюджете времени становится выше с появлением посетителей и ростом их числа возле вольера (Carlstead, 1991; Carlstead, Seidensticker, 1991; Веселова, Тихонова, 2017). Другими исследователями было показано, что увеличение нетипичного поведения в присутствии людей в зоопарке наблюдалось у львинохвостых макак *Macaca silenus* Linnaeus, 1758 (Mallapur et al., 2005) и ягуаров (Sellinger, Ha, 2005).

В Московском зоопарке количество времени, которое животные проводили в укрытии, увеличивалось при появлении посетителей возле вольера и далее по мере роста их числа. В Ярославле этот показатель при появлении людей снижался (на 2,2 %) и возрастал, только когда количество людей превышало 6 чел. (на 10,8 %). Таким образом, в Московском зоопарке время, которое жи-

вотные проводили в укрытии, увеличивалось с каждой категорией количества посетителей возле вольера. В Ярославском зоопарке присутствие от 1 до 5 чел. сопровождалось сокращением времени, проводимого животным в укрытии, тогда как при 3-й категории количества посетителей этот показатель превышал предыдущие значения. Следовательно, можно предположить, что одновременное присутствие возле вольера более 5 чел. становится для животных источником чрезмерной стимуляции и вызывает у них реакцию избегания, т.е. положительный эффект посетителя переходит в негативный. Вместе с тем рост уровня поведения, направленного на избегание посетителей, также считается признаком низкого благополучия. Подобное явление было описано в зоопарках для таких видов, как сиаманг *Hylobates syndactylus* Raffles, 1821, белощекий хохлатый гиббон *Nomascus leucogenys* (Harlan, 1826) и очковый пингвин *Spheniscus demersus* Linnaeus, 1758 (Smith, Kuhar, 2010; Ozella et al., 2015). Результаты работы по изучению поведения красных волков *Cuon alpinus* (Pallas, 1811) в зоопарке показали, что при наличии большого количества людей возле вольера животные больше времени проводили во внутренних помещениях, избегали контакта с посетителями (Вабищевич и др., 2002). Наблюдения за евразийскими рысями, оцелотом *Leopardus pardalis* (Linnaeus, 1758) и азиатским львом *Panthera leo persica* (Meyer, 1826) в двух зоопарках Испании, а также за гепардами *Acinonyx jubatus* (Schreber, 1775) в Московском зоопарке показали, что в присутствии посетителей все животные чаще использовали закрытые от посторонних глаз участки вольеров (Suarez et al., 2017; Веселова, Синицкая, 2018).

Решающую роль, на наш взгляд, в данном случае играло наличие в вольерах укрытий. В Московском и Ярославском зоопарках

рыси содержались в просторных больших вольерах, оборудованных внутренними помещениями и разнообразным декором, где животные могли скрыться от посетителей, когда воздействие с их стороны причиняло им дискомфорт. Вероятно, именно поэтому у животных в этих зоопарках не было отмечено патологическое стереотипное поведение, в то время как в зоопарке г. Сочи рысей содержали в вольере малого размера без внутренних помещений, практически не оборудованного приспособлениями для животных и элементами обогащения среды. Таким образом, рыси здесь были в большей степени подвержены влиянию со стороны людей, не имея при этом возможности спрятаться в укрытие и таким образом уменьшить влияние посетителей, вследствие чего проявляли стереотипное поведение.

В связи с этим можно заключить, что для рысей имеет значение не столько сам факт присутствия людей или их количество, сколько достаточная площадь вольера и наличие в нем укрытий. При наличии просторного вольера и свободной возможности спрятаться посетители зоопарка, по-видимому, являются для животных источником позитивной внешней стимуляции, вызывают интерес, способствуют повышению уровня естественных форм активности. В то же время маленькая площадь вольера и обедненная среда провоцируют у животных проявление двигательных стереотипов.

Постановлением Правительства Российской Федерации от 30 декабря 2019 года № 1937 были утверждены «Требования к использованию животных в культурно-зрелищных целях и их содержанию», согласно которых в вольере для рысей должно находиться не менее 2-х укрытий для животных, а суммарная площадь 2 вольеров (основного и перегонного) должна составлять не менее

40 м², тогда как при содержании животных в группе площадь вольера увеличивается минимум на 15 м² на каждую последующую особь. Данный норматив подразумевает создание комфортных условий для животных с учетом их потребностей и возможности поддержания оптимального уровня благополучия (Постановление Правительства РФ..., 2019). Результаты нашего исследования под-

тверждают справедливость этих требований. Условия содержания животных в зоопарке г. Сочи не соответствовали предъявляемым требованиям, в результате чего рыси испытывали недостаток индивидуального пространства и избыточную стимуляцию со стороны людей и, как следствие, повышенную стрессовую нагрузку, что негативно сказывалось на уровне их благополучия.

Список литературы / References

Биология. Большой энциклопедический словарь (1999) Москва, Большая Российская энциклопедия, 864 с. [Biology. Big encyclopedic dictionary (1999) Moscow, Bol'shaya Rossiyskaya entsiklopediya, 864 p. (in Russian)]

Вабищевич А.П., Вощанова И.П., Володин И.А. (2002) Влияние посетителей на режим активности красных волков. *Научные исследования в зоологических парках*, 14: 90–94 [Vabishevich A. P., Voschanova I. P., Volodin I. A. (2002) Influence of visitors on time budget in the dhole. *Scientific Research in Zoological Parks* [Nauchnye issledovaniya v zoologicheskikh parkah], 14: 90–94 (in Russian)]

Веселова Н.А., Горюшкина А.Н. (2018) Оценка влияния различных факторов среды на поведение гепардов (*Acinonyx jubatus* Schreber, 1775) в искусственных условиях. *Ветеринария, зоотехния и биотехнология*, 5: 77–83 [Veselova N. A., Goryushkina A. N. (2018) Evaluation of influence of various factors of environment on behavior of Cheetahs (*Acinonyx jubatus* Schreber, 1775) in captivity. *Veterinary, Zootechnics and Biotechnology* [Veterinariya, zootekhnika i biotekhnologiya], 5: 77–83 (in Russian)]

Веселова Н.А., Синицкая Е.Д. (2018) Влияние факторов среды на поведение гепардов (*Acinonyx jubatus* Schreber, 1775) в Московском зоопарке. *Теоретические и прикладные проблемы агропромышленного комплекса*, 3: 51–55 [Veselova N. A., Sinitskaya E. D. (2018) Influence of environmental factors on cheetahs behavior in Moscow Zoo. *Theoretical and Applied Problems of Agro-Industry* [Teoreticheskie i prikladnye problemy agropromyshlennogo kompleksa], 3: 51–55 (in Russian)]

Веселова Н.А., Тихонова А.Ю. (2017) Влияние посетителей на активность волков (*Canis lupus*, Linnaeus, 1758) в Московском зоопарке. *Доклады ТСХА*, 289 (3): 108–110 [Veselova N. A., Tikhonova A. Yu. (2017) The influence of visitors on the activity of wolves (*Canis lupus*, Linnaeus, 1758) in the Moscow Zoo. *Reports of TAA* [Doklady TSKhA], 289 (3): 108–110 (in Russian)]

Непринцева Е.С., Ильченко О.Г., Попов С.В., Вощанова И.П. (2005) Поведение животных в зоопарках: человек как средообразующий фактор. *Поведение и поведенческая экология млекопитающих*. Москва, КМК, с. 38–40 [Neprintseva E. S., Il'chenko O. G., Popov S. V., Voshchanova I. P. (2005) Animal behavior in zoos: the human as an environmental factor. *Behavior and behavioral ecology of mammals*. Moscow, KMK, p. 38–40 (in Russian)]

Палкина П.О., Веселова Н.А. (2019) Влияние посетителей на поведение кошек рода *Felis* Linnaeus, 1758 в Московском зоопарке. *Ветеринария, зоотехния и биотехнология*, 5: 67–78

[Palkina P. O., Veselova N. A. (2019) The influence of visitors on the behavior of cats of the genus *Felis* Linnaeus, 1758 in the Moscow Zoo. *Veterinary, Zootechnics and Biotechnology* [Veterinariya, zootekhnika i biotekhnologiya], 5: 67–78 (in Russian)]

Папаева Н. А., Непринцева Е. С. (2011) Влияние посетителей на поведение кошачьих в Московском зоопарке. Сообщение 1. Использование пространства вольер. *Научные исследования в зоологических парках*, 27: 77–88 [Papaeva N. A., Neprintseva E. S. (2011) Influence of visitors on Felids' behaviour in Moscow zoo. Report 1. Space usage. *Scientific Research in Zoological Parks* [Nauchnye issledovaniya v zoologicheskikh parkah], 27: 77–88 (in Russian)]

Папаева Н. А., Непринцева Е. С. (2013) Влияние посетителей на поведение кошачьих в Московском зоопарке. Сообщение 2. Активность. *Научные исследования в зоологических парках*, 29: 102–115 [Papaeva N. A., Neprintseva E. S. (2013) Influence of visitors on Felids' behaviour in Moscow zoo. Report 2. Activity. *Scientific Research in Zoological Parks* [Nauchnye issledovaniya v zoologicheskikh parkah], 29: 102–115 (in Russian)]

Попов С. В., Зубчанинова Е. В. (1995) Поведение и использование вольер крупными кошками в зависимости от количества посетителей. *Научные исследования в зоологических парках*, 5: 47–53 [Popov S. V., Zubchaninova E. V. (1995) Behavior and enclosure use by big cats depending on the number of visitors. *Scientific Research in Zoological Parks* [Nauchnye issledovaniya v zoologicheskikh parkah], 5: 47–53 (in Russian)]

Попов С. В., Ильченко О. Г. (2008) *Руководство по исследованиям в зоопарках: Методические рекомендации по этологическим наблюдениям за млекопитающими в зоопарках*. Москва, Московский зоопарк, 160 с. [Popov S. V., Il'chenko O. G. (2008) *Zoo research guide: guidelines for ethological observation of mammals in zoos*. Moscow, Moscow Zoo, 160 p. (in Russian)]

Постановление Правительства РФ от 30.12.2019 № 1937 «Об утверждении требований к использованию животных в культурно-зрелищных целях и их содержанию» [Электронный ресурс]: Консультант Плюс: справочная правовая система. URL: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_342400/ (дата обращения: 18.01.2022) [Decree of the Government of the Russian Federation of December 30, 2019 No. 1937 “On approval of the requirements for the use of animals for cultural and entertainment purposes and their maintenance” [Electronic resource]: Consultant Plus: reference legal system. URL: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_342400/ (date of access: 01/18/2022) (in Russian)]

Россолимо О. Л., Павлинов И. Я., Крускоп С. В., Лисовский А. А., Спасская Н. Н., Борисенко А. В., Панютина А. А. (2004) *Разнообразие млекопитающих. Часть 3*. Москва, КМК, 795 с. [Rossolimo O. L., Pavlinov I. Ya., Krusko S. V., Lisovskiy A. A., Spasskaya N. N., Borisenko A. V., Panyutina A. A. (2004) *The diversity of mammals. Part 3*. Moscow, KMK, 795 p. (in Russian)]

Туманов И. Л. (2003) *Биологические особенности хищных млекопитающих России*. СПб., Наука, 448 с. [Tumanov I. L. (2003) *Biological characteristics of predatory mammals in Russia*. St. Petersburg, Nauka, 448 p. (in Russian)]

Юдин В. Г., Юдина Е. В. (2017) Разведение, адаптация и реинтродукция рыси. *Климат, экология, сельское хозяйство Евразии. Современные проблемы охотоведения*. Иркутск, Иркутский государственный аграрный университет имени А. А. Ежевского, с. 100–106 [Yudin V. G., Yudina E. V. (2017) Breeding, adaptation and reintroduction of the lynx. *Climate, ecology, agriculture*

of Eurasia. *Modern problems of game management*. Irkutsk, A. A. Yezhevsky Irkutsk State Agrarian University, p. 100–106 (in Russian)]

Antonenko T. V., Medvedeva J. E., Panchuk K. A. (2017) The influence of olfactory stimulation on the welfare of big cats in captivity. *Ukrainian Journal of Ecology*, 7(4): 134–138 (in Russian)

Azevedo C. S., Lima M. F. F., Silva V. C. A., Young R. J., Rodrigues M. (2012) Visitor influence on the behavior of captive greater rheas (*Rhea americana*, Rheidae Aves). *Journal of Applied Animal Welfare Science*, 15(2): 113–125

Carlstead K. (1991) Husbandry of the Fennec fox: *Fennecus zerda*: environmental conditions influencing stereotypic behaviour. *International Zoo Yearbook*, 30(1): 202–207

Carlstead K., Seidensticker J. (1991) Seasonal variation in stereotypic pacing in an American black bear *Ursus americanus*. *Behavioral Processes*, 25(2–3): 155–161

Collins C., Corkery I., Haigh A., McKeown S., Quirke T., O’Riordan R. (2017) The effects of environmental and visitor variables on the behavior of free-ranging ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) in captivity. *Zoo Biology*, 36(4): 250–260

Hill S. P., Broom D. M. (2009) Measuring zoo animal welfare: theory and practice. *Zoo Biology*, 28(6): 531–544

Mallapur A., Sinha A., Waran N. (2005) Influence of visitor presence on the behaviour of captive lion-tailed macaques (*Macaca silenus*) housed in Indian zoos. *Applied Animal Behaviour Science*, 94(3–4): 341–352

Ozella L., Favaro L., Carnovale I., Pessani D. (2015) Pond use by captive African penguins (*Spheniscus demersus*) in an immersive exhibit adjacent to human bathers. *Journal of Applied Animal Welfare Science*, 18(3): 303–309

Sade C. (2013) Visitor effects on zoo animals. *The Plymouth Student Scientist*, 6(1): 423–433

Sellinger R. L., Ha J. C. (2005) The effects of visitor density and intensity on the behavior of two captive jaguars (*Panthera onca*). *Journal of Applied Animal Welfare Science*, 8(4): 233–244

Sherwen S. L., Hemsworth P. H., Butler K. L., Fanson K. V., Magrath M. J. L. (2015) Impacts of visitor number on kangaroos housed in free-range exhibits. *Zoo Biology*, 34(4): 287–295

Smith K. N., Kuhar C. W. (2010) Siamangs (*Hylobates syndactylus*) and white-cheeked gibbons (*Hylobates leucogenys*) show few behavioral differences related to zoo attendance. *Journal of Applied Animal Welfare Science*, 13(2): 154–163

Suarez P., Recuerda P., Arias-de-Reyna L. (2017) Behaviour and welfare: the visitor effect in captive felids. *Animal Welfare*, 26(1): 25–34

Vere A. J. (2018) Visitor effects on a zoo population of California sea lions (*Zalophus californianus*) and harbor seals (*Phoca vitulina*). *Zoo Biology*, 37(3): 162–170

EDN: YEQPRU

УДК 576.8: 594 (262.5)

**The First Record of the *Himasthla* Metacercariae (Mehlis, 1831)
Dietz, 1909 (Trematoda: Himasthlidae)
in the Black Sea Mollusc *Chamelea gallina***

Yuliya V. Belousova*

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

Received 12.07.2022, received in revised form 28.03.2023, accepted 06.09.2023

Abstract. In the course of the helminthological study, two metacercariae of the family Himasthlidae were found on the gills of the mollusc *Chamelea gallina* from Kazachya Bay (Sevastopol, Black Sea). Based on the morphometric data of the detected metacercariae, they were identified as representatives of the genus *Himasthla*.

Keywords: trematodes, *Himasthla*, molluscs, *Chamelea gallina*, the Black Sea.

Acknowledgements. The author is grateful to Mikhail Makarov, PhD, a researcher of the Institute of Biology of the Southern Seas, for collection and identification of Black Sea molluscs. The study was funded by the federal budget of the Russian Academy of Sciences, project No. 121030100028-0.

Citation: Belousova Yu. V. The first record of the *Himasthla* metacercariae (Mehlis, 1831) Dietz, 1909 (Trematoda: Himasthlidae) in the Black Sea mollusc *Chamelea gallina*. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2023, 16(3), 312–317.
EDN: YEQPRU



© 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: julls.belousova@gmail.com

ORCID: 0000-0002-2627-8727

**Первое обнаружение метацеркарий трематоды
рода *Himasthla* (Mehlis, 1831) Dietz, 1909
(Trematoda: Himasthlidae)
у черноморских моллюсков *Chamelea gallina***

Ю. В. Белоусова

Федеральный исследовательский центр
«Институт биологии южных морей
имени А. О. Ковалевского РАН»
Российская Федерация, Севастополь

Аннотация. В ходе гельминтологических исследований на жаберных лепестках одной особи моллюска *Chamelea gallina*, из акватории бухты Казачья (Севастополь, Черное море) обнаружены две метацеркарии семейства Himasthlidae. На основании данных морфометрии обнаруженных метацеркарий установлена их принадлежность к представителям рода *Himasthla*.

Ключевые слова: трематоды, *Himasthla*, моллюски, *Chamelea gallina*, Черное море.

Благодарности. Автор выражает благодарность сотруднику отдела экологии бентоса ФИЦ ИнБЮМ к.б.н., н.с. Макарову Михаилу Валериевичу за помощь в отборе проб моллюсков. Исследование выполнено в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ им. А.О. Ковалевского РАН (тема № 121030100028-0).

Цитирование: Белоусова Ю. В. Первое обнаружение метацеркарий трематоды рода *Himasthla* (Mehlis, 1831) Dietz, 1909 (Trematoda: Himasthlidae) у черноморских моллюсков *Chamelea gallina* / Ю. В. Белоусова // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2023. 16(3). С. 312–317. EDN: YEQPRU

Введение

Трематоды семейства Himasthlidae – типичные паразиты водных и околоводных птиц Черноморского побережья (Скрябин, 1956; Tkach et al., 2016). Как показано в ряде работ (Леонов, 1958; Искова, 1964; Смогоржевская, 1976), на Черноморском побережье взрослые особи химастирид встречаются в кишечнике серебристой и речной чаек, морского голубка и кряквы.

Семейство Himasthlidae у птиц крымского побережья представлено 2 родами *Himasthla* и *Curtuteria* (Смогоржевская, 1976), сведения о жизненных циклах которых до сих пор оста-

ются неизвестными для черноморской акватории. Однако в акваториях других морей различными исследователями отмечались партениты рода *Himasthla* у моллюсков родов *Hydrobia* W. Hartmann, 1821 (Кудлай, 2011) (Азовское море) и *Melarhaphe* Menke, 1828 (syn. *Littorina*) (Зеликман, 1966; Werding, 1969) (Белое и Северное моря) и метацеркарии – у двустворчатых моллюсков *Mytilus edulis* (Николаев, 2002) (Белое море) и *Cerastoderma* (syn. *Cardium*) *edule* (Loos-Frank, 1967) (Северное море).

До настоящего времени находки партенит и метацеркарий семейства Himasthlidae в Черном море не были известны. В настоя-

шей работе дано первое морфологическое описание метацеркарий семейства Himasthlidae, обнаруженных на жаберных лепестках двустворчатых моллюсков *Chamelea gallina* в акватории бухты Казачьей (Черное море).

Материалы и методы

Материалом для данной работы послужили собственные сборы моллюсков из бухты Казачья (Севастополь, Черное море) в июне 2012 г. Методом полного гельминтологического вскрытия исследовано 35 экз. двустворчатых моллюсков *Chamelea gallina*. На жаберных лепестках одной из 35 обследованных особей обнаружены две инцистированные метацеркарии семейства Himasthlidae. Для поиска партенит химастид, обследовано 1514 особей брюхоногих моллюсков *Hydrobia acuta* из акватории бухты Казачья.

Обнаруженных на жаберных лепестках метацеркарий извлекали из цисты, окрашивали уксусным кармином по стандартной методике и после дегидратации спиртами (70–100) и просветления в гвоздичном масле заключали в канадский бальзам (Роскин, Левинсон, 1957). Промеры метацеркарий сделаны на тотальных препаратах с использованием микроскопа Olympus CX41 и программы Infinity Analyses. Рисунок выполнен в редакторе векторной графики Inkscape 0.48.2.–1 (Scalable Vector Graphics, 2011). Измерения выполнены в микронах.

Результаты

Метацеркария *Himasthla* sp.

Хозяин: *Chamelea gallina* (Linnaeus, 1758).

Локализация: жаберные лепестки.

Место обнаружения: б. Казачья (Черное море).

Описание (2 особи, рис., табл.).

Цисты крупные. Тело метацеркарий удлиненное. Тегумент гладкий. Головной воротник

снабжен 29 шипами. Краевые шипы в количестве 21 расположены в один ряд. На головном воротнике расположено по 4 угловых шипа с каждой его стороны (по 2 пары друг над другом), что соответствует формуле угловых шипов 2х4. Ротовая присоска субтерминальная. Брюшная присоска значительно крупнее ротовой, расположена посередине тела. Префаринкс очень короткий. Фаринкс овальный. Пищевод длинный, бифуркация кишечника перед брюшной присоской. Кишечные ветви достигают заднего конца тела. Зачатки семенников и яичника просматриваются позади брюшной присоски. Семенники лежат один за другим в задней части тела. Яичник расположен медианно впереди переднего семенника. Экскреторный пузырь Y-образный. Два собирательных канала экскреторной системы достигают уровня фаринкса.

Обсуждение

Метацеркарии из двустворчатых моллюсков Черного моря по морфологическим показателям соответствуют представителям семейства Himasthlidae: головной воротник снабжен шипами, расположенными в 1 ряд; брюшная присоска значительно крупнее ротовой; кишечные ветви достигают заднего конца тела (Kostadinova, 2005; Tkach et al., 2016). Сравнительный анализ морфологии обнаруженных нами трематод с видами Himasthlidae выявил их отличие от особей *Acanthoparyphium* (Dietz, 1909), *Cloeophora* (Dietz, 1909), *Artyfechinostomum* (Lane, 1915) и *Aporchis* (Stossich, 1905) по количеству шипов на головном воротнике (Kostadinova, 2005). У особей первых двух родов их 23, у *Aporchis* – от 31 до 64, а у *Artyfechinostomum* – 43–45 шипов vs 29 шипов у червей в нашем материале. По этому показателю черноморские черви сходны с *Curtuteria* и *Himasthla*, среди которых имеются особи с 29 головными ши-

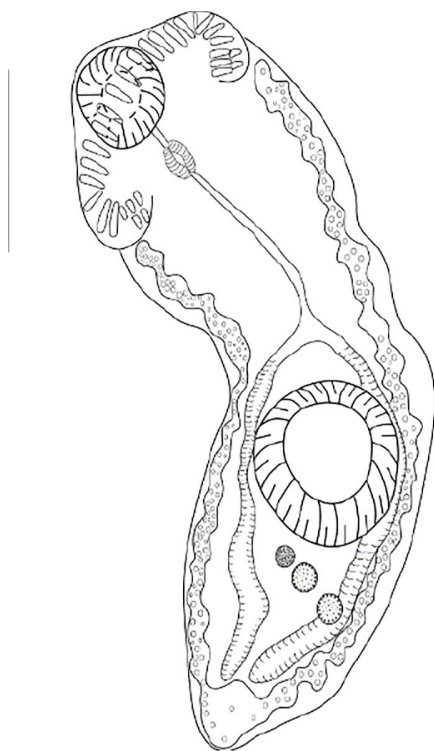


Рис. Метациркария *Himasthla* sp. из моллюсков *Chamelea gallina* в Чёрном море. Масштабная линейка 100 μm

Fig. *Himasthla* sp. metacercaria from the Black Sea mollusc *Chamelea gallina*. Scale 100 μm

Таблица. Метрические параметры (мкм) метациркий *Himasthla* sp. из черноморских моллюсков *Chamelea gallina*

Table. Morphometric features (μm) of *Himasthla* metacercariae from the Black Sea mollusc *Chamelea gallina*

Показатели	Metacercaria 1	Metacercaria 2
Длина тела	467,7	263
Ширина тела	225	126
Длина головного воротника	144	89
Ширина головного воротника	100	69,4
Длина ротовой присоски	53,1	44,4
Ширина ротовой присоски	55	50
Длина брюшной присоски	81,3	71,8
Ширина брюшной присоски	80	62,5
Префаринкс	18,5	11
Длина фаринкса	37	25
Ширина фаринкса	33	22
Пищевод	144	-
Размер цисты	220	210

пами. При этом у *Curtuteria* формула угловых шипов 2х3, в то время как у *Himasthla* количество и расположение угловых шипов (2х4–5) соответствует таковому у обнаруженных нами метацеркарий. Исходя из последнего, а также участия моллюсков в качестве вторых промежуточных хозяев у представителей *Himasthla* считаем, что метацеркарии из *Chamelea gallina* Черного моря принадлежат этому роду трематод.

Род *Himasthla* включает 25 валидных видов, завершающих свое развитие в околоводных птицах, имеющих широкое распространение (Dietz, 1909; Скрябин, 1956; Kostadinova, 2005). Среди представителей *Himasthla* по количеству головных шипов обнаруженные нами метацеркарии сходны с 7 видами, из которых по этому показателю

они соответствуют *H. elongata* (Mehlis, 1831) Dietz, 1909 (4–6 шипов). Вид *H. elongata* наряду с *H. secunda* (отсутствует информация об угловых шипах) и *H. militaris* (формула угловых шипов 2х2) зарегистрированы у околоводных птиц Черного моря (Скрябин, 1956). Основываясь на результатах исследования, мы обозначили червей, обнаруженных на стадии метацеркарии у моллюсков *Chamelea gallina* Черного моря, как *Himasthla* sp., окончательная же их таксономическая принадлежность может быть установлена при получении сведений по морфологии половозрелой стадии в сочетании с молекулярными данными.

Следует отметить, что в ходе ежемесячных целенаправленных исследований гастропод *Hydrobia acuta* партеногенетического поколения химастид обнаружено не было.

Список литературы / References

- Зеликман Э. А. (1966) Некоторые эколого-паразитологические связи на литорали северной части Кандалакшского залива. *Труды Мурманского морского биологического института*, 10: 7–77 [Zelikman E. A. (1966) Some ecological and parasitological relationships in the littoral zone of the northern part of the Kandalaksha Gulf. *Proceedings of the Murmansk Marine Biological Institute* [Trudy Murmanskogo morskogo biologicheskogo instituta], 10: 7–77 (in Russian)]
- Искова Н. И. (1964) К фауне трематод птиц отряда Anseres Черноморского побережья. *Материалы к научной конференции Всесоюзного общества гельминтологов. Часть 1*. Москва, с. 141–143 [Iskova N. I. (1964) On the fauna of trematodes of birds of the order Anseres at the Black Sea coast. *Proceedings of the scientific conference of the All-Union Society of Helminthologists. Part 1*. Moscow, p. 141–143 (in Russian)]
- Кудлай О. С. (2011) *Трематодофауна черевоногих моллюсков водоем Північного Приазов'я*. Київ, Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена, 20 с. [Kudlai O. S. (2011) *Trematodofauna of snail molluscs of the Northern Azov Sea waters*. Kyiv, I. I. Schmalhausen Institute of Zoology, 20 p. (in Ukrainian)]
- Леонов В. А. (1958) Гельминтофауна чайковых птиц Черноморского заповедника и сопредельной территории Херсонской области. *Ученые записки Горьковского педагогического института*, 20: 289–299 [Leonov V. A. (1958) Helminth fauna of gull birds in the Black Sea Reserve and the adjacent territory of the Kherson Region. *Transactions of the Gorky Pedagogical Institute* [Uchenye zapiski Gor'kovskogo pedagogicheskogo instituta], 20: 289–299 (in Russian)]
- Николаев К. Е. (2002) Пространственная структура и сезонная динамика гемипопуляций метацеркарий *Himasthla elongata* – паразита беломорской мидии (*Mytilus edulis*). *Вестник СПбГУ. Серия 3: Биология*, 4: 30–33 [Nikolaev K. E. (2002) Spatial structure and seasonal

dynamics of hemipopulation of metacercaria *Himasthla elongata* – the parasites of White Sea mussels (*Mytilus edulis*). *Biological Communications* [Vestnik SPbGU. Seriya 3: Biologiya], 4: 30–33 (in Russian)]

Роскин Г.И., Левинсон Л.Б. (1957) *Микроскопическая техника*. Москва, Наука, 466 с. [Roskin G. I., Levinson L. B. (1957) *Microscopic technique*. Moscow, Nauka, 466 p. (in Russian)]

Скрябин К.И. (1956) *Трематоды человека и животных. Том 12*. Москва, АН СССР, 932 с. [Skryabin K. I. (1956) *Trematodes of humans and animals. Volume 12*. Moscow, USSR Academy of Sciences, 932 p. (in Russian)]

Смогоржевская Л. А. (1976) *Гельминты водоплавающих и болотных птиц фауны Украины*. Киев, Наукова думка, 476 с. [Smogorzhevskaya L. A. (1976) *Helminths of waterfowl and marsh birds of the fauna of Ukraine*. Kyiv, Naukova Dumka, 476 p. (in Russian)]

Dietz E. (1909) Die Echinostomiden Der Vogel. *Zoologischer Anzeiger*, 34: 180–192

Kostadinova A. (2005) Family Echinostomatidae Looss, 1899. *Keys to the Trematoda. Volume 2*. Jones A., Bray R. A., Gibson D. I. (Eds.) Wallingford and London, CABI Publishing and The Natural History Museum, p. 9–64

Loos-Frank B. (1967) Experimentelle Untersuchungen über Bau, Entwicklung und Systematik der Himasthlinae (Trematoda, Echinostomatidae) des Nordseeraumes. *Zeitschrift für Parasitenkunde*, 28(4): 299–351

Tkach V. V., Kudlai O., Kostadinova A. (2016) Molecular phylogeny and systematics of the Echinostomatoidea Looss, 1899 (Platyhelminthes: Digenea). *International Journal for Parasitology*, 46(3): 171–185

Werdning B. (1969) Morphologie, Entwicklung und Ökologie digener Trematoden-Larven der Strandschnecke *Littorina littorea*. *Marine Biology*, 3(4): 306–333

EDN: NFHZKG

УДК 595.34:574.5(571.51)

**Integrative Analysis of Harpacticoid Copepod Fauna
(Harpacticoida, Copepoda)
in the South of Krasnoyarsk Krai:
in Several Ergaki Nature Park Waterbodies
and the Yenisei River**

**Elena B. Fefilova^{*a}, Maksim A. Golubev^{a, b},
Aleksandra S. Bakashkina^b, Elizaveta I. Popova^b,
Olga P. Dubovskaya^{c, d} and Ilya O. Velegzhaninov^a**

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

^b*Pitirim Sorokin Syktyvkar State University
Syktyvkar, Russian Federation*

^c*Institute of Biophysics, SB RAS
Krasnoyarsk, Russian Federation*

^d*Siberian Federal University
Krasnoyarsk, Russian Federation*

Received 27.01.2023, received in revised form 09.03.2023, accepted 14.04.2023

Abstract. The crustacean fauna of Siberia, in particular the Harpacticoida, has not been studied sufficiently. For the first time, the composition of harpacticoid copepod fauna in several waterbodies in the Ergaki Nature Park and the Yenisei River near the city of Krasnoyarsk is examined, and the data on the morphology and genetic barcodes (nucleotide sequences of the mtDNA fragment COI) of the species and subspecies found are presented. In July 2021, six species and subspecies of harpacticoids of the *Pesceus*, *Bryocamptus*, *Maraenobiotus*, *Attheyella* and *Moraria* genera were found in the Ergaki Nature Park; *Maraenobiotus*, *Moraria* and *Harpacticella inopinata* were found in the Yenisei River. All taxa were found within the known distribution ranges. For five of them, genetic barcodes were obtained, a total of 25 sequences. A phylogenetic analysis confirmed the genetic closeness of *H. inopinata* and *Attheyella nordenskioldii* in the south of Krasnoyarsk Krai and Lake Baikal (genetic distances were 0.014–0.036), as well as molecular-genetic, but not morphological, homogeneity of *Maraenobiotus insignipes insignipes* from several waterbodies in the study site (pairwise genetic distances did not exceed 0.008). The latter species has been

© Siberian Federal University. All rights reserved

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

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

ORCID: 0000-0001-9329-3030 (Fefilova E.); 0000-0002-4715-4053 (Velegzhaninov I.)

found the most common in the south of Krasnoyarsk Krai. *H. inopinata*, a subendemic of Lake Baikal, has been registered in the Yenisei River only. The data obtained broaden understanding of taxonomic, morphological and genetic diversity of the Harpacticoida fauna in Siberia's inland waters.

Keywords: biodiversity in Siberia, freshwater lakes, Harpacticoida, morphology of crustaceans, species composition, genetics barcodes, COI.

Acknowledgments. The authors are grateful to E. S. Chertoprud (A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS) and A. A. Novikov (Kazan Federal University) for the material (harpacticoid individuals) from the waterbodies of the Putorana Plateau and the Lena River delta. We thank E. S. Kochanova (University of Helsinki) for sequencing two DNA samples (numbers OP0973570, OP0973573). The work was carried out within the framework of the state assignment of the Department of Animal Ecology of the Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of Russian Academy of Sciences: 122040600025-2.

Citation: Fefilova E. B., Golubev M. A., Bakashkina A. S., Popova E. I., Dubovskaya O. P., Velegzhaninov I. O. Integrative analysis of harpacticoid copepod fauna (Harpacticoida, Copepoda) in the south of Krasnoyarsk Krai: in several Ergaki Nature Park waterbodies and the Yenisei River. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2023, 16(3), 318–335. EDN: NFHZKG



Интегративный анализ фауны гарпактикоид (Harpacticoida, Copepoda) юга Красноярского края: водоемов природного парка «Ергаки» и реки Енисей

Е. Б. Фефилова^а, М. А. Голубев^{а, б}, А. С. Бакашкина^б,
Е. И. Попова^б, О. П. Дубовская^{б, г}, И. О. Велегжанинов^в

^а Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

Российская Федерация, Сыктывкар

^б Сыктывкарский государственный университет

им. Питирима Сорокина

Российская Федерация, Сыктывкар

^в Институт биофизики СО РАН

Российская Федерация, Красноярск

^г Сибирский федеральный университет

Российская Федерация, Красноярск

Аннотация. Фауна Harpacticoida Сибири изучена недостаточно. Впервые исследован состав фауны этих ракообразных нескольких водоемов на территории природного парка «Ергаки» и реки Енисей в черте города Красноярска, представлены данные по морфологии найденных видов и подвидов и их генетическим баркодам – нуклеотидным последовательностям фрагмента

мтДНК COI. В результате исследований в июле 2021 г. в природном парке «Ергаки» обнаружено шесть видов и подвигов ракообразных родов *Pesceus*, *Bryocamptus*, *Maraenobiotus*, *Attheyella* и *Moraria*; в Енисее найдены *Maraenobiotus* и *Moraria*, а также *Harpacticella inopinata*. Все таксоны обнаружены в пределах своих известных ареалов. Для пяти из них получены генетические баркоды, всего 25 последовательностей. Филогенетический анализ подтвердил генетическую близость *H. inopinata* и *Attheyella nordenskioldii* юга Красноярского края и озера Байкал (генетические дистанции 0,014–0,036), а также молекулярно-генетическую, но не морфологическую, однородность *Maraenobiotus insignipes insignipes* нескольких водоемов региона исследований (попарные генетические дистанции не превышали 0,008). Этот вид был наиболее распространенным на юге Красноярского края. Субэндемик озера Байкал *H. inopinata* был зарегистрирован только в Енисее. Полученные данные расширяют представления о фаунистическом, морфологическом и генетическом разнообразии Harpacticoida внутренних вод Сибири.

Ключевые слова: биоразнообразие Сибири, пресноводные озера, Harpacticoida, морфология ракообразных, видовой состав, генетические баркоды, COI.

Благодарности. Авторы благодарны Е. С. Чертопруд (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН) и А. А. Новикову (Казанский федеральный университет) за материал (особей гарпактикоид) из водоемов плато Путорана и дельты реки Лена. Мы благодарим Е. С. Кочанову (Хельсинский университет) за секвенирование двух образцов ДНК (номера OP0973570, OP0973573). Работа выполнена в рамках госзадания отдела экологии животных Института биологии Коми НЦ УрО РАН: 122040600025-2.

Цитирование: Фефилова Е. Б. Интегративный анализ фауны гарпактикоид (Harpacticoida, Copepoda) юга Красноярского края: водоемов природного парка «Ергаки» и реки Енисей / Е. Б. Фефилова, М. А. Голубев, А. С. Бакашкина, Е. И. Попова, О. П. Дубовская, И. О. Вележанинов // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2023. 16(3). С. 318–335. EDN: NFHZKG

Введение

Исследования биоразнообразия, в том числе пресных вод, развиваются в настоящее время на новом уровне, связанном с привлечением методов молекулярной генетики. Перспективным является накопление и сохранение сведений по генетическим баркодам видов в электронных базах данных открытого доступа (NCBI GenBank и BOLD SYSTEMS). Причем дополнительные возможности использования данных по нуклеотидным последовательностям, в частности веслоногих ракообразных (Copepoda), открываются при сопровождении их описанием морфологии организмов и ее изменчивости (Lee et al., 2014; Kochanova et al., 2018;

Kochanova, Gaviria, 2018; Sönmez, Karaytuğ, 2019; Fefilova et al., 2020). Комплексный подход к описанию таксонов и морфологических форм позволяет расширить объем информации для биогеографического анализа, предоставляет преимущества для ретроспективного сравнения состава и структуры биоты при изменчивости средовых условий регионов (Fefilova et al., 2020; Kochanova et al., 2021; Alekseev, Sukhikh, 2022).

Фауна веслоногих ракообразных отряда Harpacticoida российской Палеарктики исследована неравномерно (Фефилова, 2015; Fefilova et al., 2022). Так, при гидробиологических исследованиях Сибири этой группе до сих пор уделялось мало внимания. Недавние ра-

боты, посвященные мейофауне и гарпактикоидам плато Путорана (Fefilova et al., 2013; Chertoprud et al., 2022; Novikov et al., 2023), дельты реки Лена (Novikov, Sharafutdinova, 2020, 2022; Novikov et al., 2021, 2023), выявили в отдельных регионах восточной Палеарктики особенности состава этих ракообразных, расширили сведения об ареалах их представителей и обнаружили новые для науки виды. По составу гарпактикоид юга Красноярского края (Центральная Сибирь) было известно только, что в реках Енисей и Ангара встречается байкальский субэндемик *Harpacticella inopinata* Sars, 1908 (Окунева, 1989). Данные по этой группе ракообразных в природном парке «Ергаки» (Западный Саян) отсутствовали, при этом в работах, посвященных гидробиологическому и гидрохимическому изучению данного горного района (Глушенко и др., 2009; Zuev et al., 2012; Anishchenko et al., 2015), подчеркивалась необходимость определения на базе современной систематики видового состава и разнообразия его озерной биоты в связи с увеличением на водные экосистемы антропогенной нагрузки.

Целью нашей работы было получить первые данные по видовому составу Harpacticoida реки Енисей (в районе города Красноярск) и природного парка «Ергаки», описать морфологические особенности найденных видов и подвидов и выполнить их первичный генетический анализ на основе последовательности маркерного фрагмента гена COI.

Материалы и методы

Описание районов исследований

Природный парк «Ергаки», в территорию которого входит горный хребет Ергаки, расположен в центральной части Западного Саяна, в бассейне верхнего Енисея (юг Красноярского края) (рис. 1 а). Протяженность этого горного комплекса с запада

на восток около 80 км, ширина около 60 км (Глушенко и др., 2009). Он сильно изрезан древними ледниками, имеется много крутых скальных стен, глубоких речных долин и озер. Местность «Ергаки» горно-таежная с густой речной сетью, преобладают высоты 1300–2100 м. Климат здесь резко континентальный с продолжительной и суровой зимой (до минус 41 °С в январе) и коротким жарким (до 32 °С в июле) летом. Озера в Западном Саяне в основном ледникового происхождения: каровые, моренно-подпрудные или рожденные горными обвалами. В числе наиболее крупных озер – Ойское (рис. 1 б). Его площадь более 500 тыс. м², максимальная глубина 21 м, средняя – 8 м (Anishchenko et al., 2015). Остальные исследованные водоемы природного парка «Ергаки» представляют собой меньшие по площади, более мелкие озера (пруды), из которых одно имеет туристическое название – Уютное, остальные безымянные (табл. 1). Дно всех обследованных водоемов выстилали плотные субстраты, в озере Уютное покрытые достаточно толстым (около 5 см) слоем ила. Водоем рядом с озером Ойское (OyL1) представлял собой затопленную мелкую котловину, сильно заросшую макрофитами (хвощом) (рис. 1 б).

Согласно (Глушенко и др., 2009), озера природного парка «Ергаки» олиготрофные или ультраолиготрофные, нейтральные по показателю pH (6,5–7,1), с высокой прозрачностью (> 5 м по диску Секки) и высоким содержанием растворенного кислорода. По исследованиям в июне-августе 2011–2012 гг. (Anishchenko et al., 2015) прозрачность этих водоемов по диску Секки варьировала в пределах 3–12 м, средняя за летний сезон температура воды у дна составляла 6,3–9,7 °С.

Основные экологические черты верхнего Енисея у Красноярска (рис. 1 б) – быстрое течение (2–4 м/с), галечное дно, в литорали

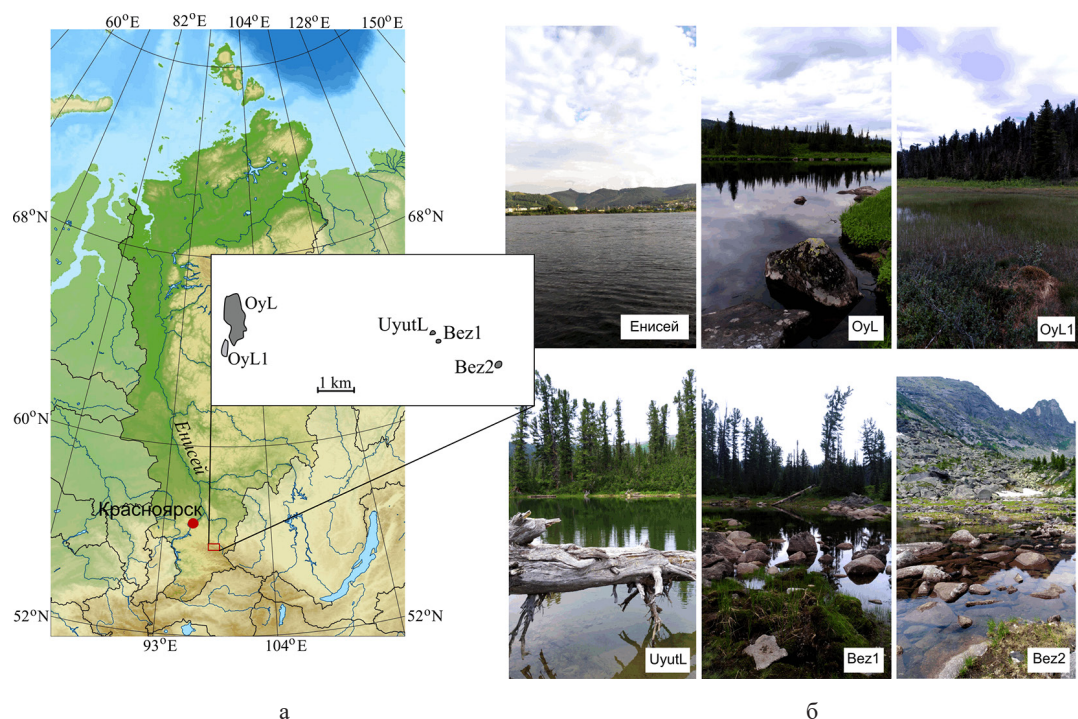


Рис. 1. Карта районов исследования (а) и фото обследованных водоемов – местообитания гарпактикоид (б). Обозначения см. в табл. 1

Fig. 1. Study site map (a) and photos of examined waterbodies, harpacticoid habitats (б). For designations refer to Table 1

Таблица 1. Описания исследованных водоемов

Table 1. Description of examined waterbodies

	Аббревиатура	Координаты	Донный субстрат
Озеро Ойское	OyL	52.840846° с.ш., 93.248404° в.д.	валуны, песок, местами заиленные и с обрастаниями
Водоем рядом с озером Ойское	OyL1	—	заиленный песок
Озеро Уютное	UyutL	—	заиленный гравий, валуны
Безымянный водоем рядом с турбазой «Жемчужина Саян»	Bez1	52.836813° с.ш., 93.331919° в.д.	заиленный песок, валуны
Безымянный водоем рядом с озером Нижнее Буйбинское (Каровое)	Bez2	52.829981° с.ш., 93.364514° в.д.	валуны, песок, местами заиленные и с обрастаниями
Река Енисей	—	55.979674° с.ш., 92.748365° в.д.	галька

заросшее фитоперифитомом, отсутствие ледяного покрова зимой и низкие температуры воды летом из-за поступления гипolimниальной воды из Красноярского водохранилища через плотину ГЭС в 30 км выше по течению (Gladyshev et al., 2012). Средняя температура воды у левого берега Енисея непосредственно выше города (совпадает с нашей станцией отбора проб) в мае-сентябре 2011–2012 гг. была $8,4 \pm 0,8$ °C (Gladyshev et al., 2016).

Методы сбора и идентификации гарпактикоид

Гарпактикоид получали из качественных проб зообентоса, которые собирали в период с 23 по 27 июля 2021 г., все – с берега, с глубины 0,2–0,4 м. Для сбора использовали сачок из капронового сита с размером ячеек 100 мкм. Живые пробы просматривали под полевым стереомикроскопом NKSF20 (Япония). Для генетических исследований гарпактикоид поштучно выбирали и фиксировали 96 % этиловым спиртом, затем оставшуюся часть пробы – 4 % формалином. Для исследований морфологии рачков использовали микроскоп Leica DM 4000 B (Германия) с максимальным увеличением $\times 1000$. Рисунки выполняли с помощью рисовального устройства, прикрепленного к этому микроскопу, и редактировали в программах Adobe Photoshop CS 3 Extendet и Xara Photo & Graphic Designer 6.

Видовую принадлежность гарпактикоид определяли по (Lang, 1948; Боруцкий, 1952; Фефилова, 2015). Для морфологического описания найденных видов использовали сокращения: A1 – антеннула, A2 – антенна, P1–P5 – первая-пятая пара торакальных конечностей.

Методы генетических исследований

Для генетического анализа гарпактикоид использовали фрагмент митохондриаль-

ного гена первой субъединицы цитохромоксидазы (COI). Выделение ДНК, получение и обработку ПЦР-продуктов проводили в ЦКП “Молекулярная биология” Института биологии Коми НЦ УрО РАН по протоколу, ранее опубликованному (Kochanova et al., 2018). Выделение ДНК осуществляли в один этап инкубацией образца в растворе, содержащем хелатирующий агент Chelex 100 и протеиназу К. При выделении ДНК не осуществляли механического разрушения образца, поэтому после генетических исследований повторно изучали морфологию экзоскелета рачков, сохраненных в растворе. Для амплификации участка гена COI использовали прямой и обратный универсальные праймеры, разработанные для беспозвоночных организмов: COIH 2198 (5' TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA 3') и COIL 1490 (5' GGTCAACAAATCATAAA GATATTGG 3') (Folmer et al., 1994). Продукт ПЦР реакции подвергали электрофорезу. Ампликоны из агарозного геля очищали с помощью набора реактивов “Cleanup S-Cap” (Евроген, Россия). Секвенирование образцов ДНК осуществлялось в ЦКП “Геном” Института молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН (Москва) или научно-производственной компании “Синтол” (Москва).

Полученные нуклеотидные последовательности выравнивали с применением алгоритма ClustalW и анализировали в программном пакете Mega 11.0 (Tamura et al., 2021). Филогенетическое древо с расчетом бутстреп-поддержек узлов ветвления (1000 репликаций) строилось по алгоритму максимального правдоподобия с применением общей модели с обратимым временем (Nei, Kumar, 2000). Парные генетические дистанции рассчитывали с помощью модели Тамура и Неи (Tamura, Nei, 1993).

Результаты

Видовой состав

и особенности морфологии видов

Всего в обследованных водоемах мы обнаружили семь видов гарпактикоид (табл. 2), шесть из которых из семейства Canthocamptidae, один – из Harpacticidae. Наиболее распространенным был подвид *M. i. insignipes*. В единственном экземпляре был найден лишь *B. zschokkei* (s. lat.), наиболее массовыми были *B. arcticus* в озерах Bez1 и OyL1, где были обнаружены десятки особей этого вида. В пробе из р. Енисей преобладал вид *H. inopinata*. Такие виды, как *P. schmeili* (встречено две особи), *A. nordenskioldii* (найденно три особи), *M. mrazeki* по строению не отличались от описаний в определителях. Ниже мы приводим комментарии по морфологии найденных нами редких и сложных для идентификации видов и подвидов. Для некоторых из них впервые получены генетические баркоды (табл. 3).

Harpacticella inopinata Sars, 1908. Особи из реки Енисей (самки и самцы) не отличались от описания вида в определителях по большинству признаков. Особенности морфологии

найденных нами самок проявлялись в строении экзоподита A2: неясно 2-члениковым, с оперенной длинной щетинкой на первом членике и конце второго членика, неоперенной тонкой и короткой щетинкой на середине внутреннего края и дистальном конце второго членика и 2–3 короткими тонкими шипиками на дистальном конце второго членика.

Bryocamptus (Arcticocamptus) arcticus (Lilljeborg, 1902) (рис. 2 з-л). Найденные нами особи по всем признакам соответствовали описаниям вида. Каудальные ветви самок (рис. 2 з) и самцов несли на внутреннем крае два ряда крупных шипиков, экзоподит P5 самки (рис. 2 и) овальной формы, с пятью щетинками, из которых вторая от внешнего края самая длинная, третья от внешнего края – короче остальных, длина экзоподита P5 в 2 раза превышает длину внутренней лопасти базиснодоподита, которая квадратной формы и несет 6 щетинок. К характерным особенностям самцов этого вида относятся в том числе наличие ряда крупных зубчиков на внешнем апикальном шипе третьего членика экзоподита P4 (рис. 2 к), а также строение эндоподита P3 (рис. 2 л).

Таблица 2. Список видов Harpacticoida, найденных в обследованных водоемах юга Красноярского края, июль, 2021 г.

Table 2. Harpacticoida species collected in the examined waterbodies in the south of Krasnoyarsk Krai, July, 2021

Вид	OyL	UyutL	Bez1	Bez2	OyL1	Енисей
Harpacticidae						
<i>Harpacticella inopinata</i> Sars, 1908						+
Canthocamptidae						
<i>Pesceus schmeili</i> (Mrazek, 1893)		+				
<i>Bryocamptus (Arcticocamptus) arcticus</i> (Lilljeborg, 1902)		+	+		+	
<i>B. (Rheocamptus) zschokkei</i> (s. lat.) (Schmeil, 1893)	+					
<i>Maraenobiotus insignipes insignipes</i> (Lilljeborg, 1902)	+	+	+	+		+
<i>Attheyella nordenskioldii</i> (Lilljeborg, 1902)	+					
<i>Moraria mrazeki</i> Scott, 1903	+					+

Таблица 3. Места сбора гарпактикоид и ассоциированные с ними номера сиквенсов из GenBank и BOLDSYSTEMS, использованных для филогенетического анализа

Table 3. Sampling sites and GenBank, BOLDSYSTEMS accession numbers of sequences used in phylogenetic analysis

Вид	Место сбора	Число особей	Номера сиквенсов	Информация об опубликовании
1	2	3	4	5
<i>Harpacticella inopinata</i>	Река Енисей	4	OP093573 OP093572 OP093571 OP093570	Фефилова и др., 2023
—"	Озеро Байкал	1	OP413644	Фефилова и др., 2023
<i>H. jejuensis</i> Lee, Kim & Lee, 2014	Прибрежные воды, Корейский полуостров	1	KM272559.1	Lee et al., 2014
<i>Bryocamptus</i> (<i>Arcticocamptus</i>) <i>arcticus</i>	Bez1, «Ергаки»	4	OP103665 OQ410680 OQ410681 OQ410682	Эта работа
—"	OyL1	4	OQ410683 OQ410684 OQ410685 OQ410686	Эта работа
<i>Bryocamptus</i> (<i>Bryocamptus</i>) <i>vej dovskyi</i>	Дельта реки Лена	2	OP970219 OP970220	Эта работа
—"	Бассейн реки Иркинда, плато Путорана	1	OP970217	Эта работа
—"	Река Сысола, северо-восток Европейской части России, Коми	1	OP970218	Эта работа
<i>B. (B.) minutus</i> (Claus, 1863)	Озера, Южная Финляндия	2	MZ169064.1 MZ169065.1	Кочанова Е.С., не опубликовано
<i>B. (Echinocamptus) nivalis</i> (Willey, 1925)	Озеро Онтарио, США	2	ZOOPS 293–19 ZOOPS 294–19	Connolly et al., 2022
<i>Maraenobiotus insignipes</i> <i>insignipes</i>	OyL, «Ергаки»	2	ON 880578 ON 880579	Эта работа
—"	Bez2, «Ергаки»	3	ON 880575 ON 880576 ON 880577	Эта работа
—"	Река Енисей	1	ON 880574	Эта работа
<i>Attheyella nordenskioldii</i>	OyL, «Ергаки»	3	OP903362 OP903363 OP903364	Эта работа
—"	Озеро Байкал	1	OP903365	Эта работа
—"	Озеро Онтарио, США	2	ZOOPS 290–19 ZOOPS 292–19	Connolly et al., 2022
<i>A. dentata</i>	Озеро, плато Путорана	3	ON 661332 ON 661333 ON 661334	Эта работа
<i>A. (Attheyella) crassa</i> (G. O. Sars, 1862)	Озеро Согнсванн, Норвегия	3	MH477663- MH477665	Kochanova, Gaviria, 2018

Продолжение табл. 3

Continuation of the Table 3

1	2	3	4	5
<i>Moraria mrazeki</i>	ОуЛ, «Ергаки»	4	OP093569 OP093568 OP093567 OP093566	Эта работа
<i>M. duthiei</i> (Scott, 1896)	Вашуткины озера, Большеземельская тундра, северо-восток Европейской части России	2	MZ169070.1 MZ169071.1	Кочанова Е.С., не опубликовано
— " —	Река Печора, северо- восток Европейской части России	1	MZ169069.1	Кочанова Е.С., не опубликовано
<i>M. brevipes</i> (Sars, 1862)	Озеро, Австрия	2	MW266957.1 MW266958.1	Кочанова Е.С., не опубликовано

Bryocamptus (Rheocamptus) zschokkei (s. lat.) (Schmeil, 1893) (рис. 2 а-ж). Найденная нами единственная самка этого вида по строению A1 (8-члениковая), экзоподита A2, P1 (2-члениковый эндоподит и 3-члениковый экзоподит), P5, форме и вооружению каудальных ветвей соответствовала описанию вида. Были найдены особенные признаки, характерные для особи из озера Ойское. Так анальная пластинка найденного бриокамптуса вооружена тремя мощными заостренными шипами (рис. 2 а); задние края сегментов тела гладкие, на спинной стороне без шипиков; над задними краями абдоминальных сегментов с боков имеется по ряду крупных шипиков, заходящих на брюшную сторону (рис. 2 б), третий абдоминальный сегмент со сплошным рядом шипиков с брюшной стороны, причем в средней части сегмента они в два раза тоньше и короче, чем по бокам. Генитальный сегмент на брюшной стороне с короткими рядами тонких мелких шипиков по бокам от генитального аппарата. Вооружение внутренней лопасти базисэндоподита P5 (рис. 2 ж) соответствует описанию вида, однако, промежуток между третьей наружной и третьей внутренней щетинками заметно больше, чем между первы-

ми и вторыми: щетинки расположены двумя группами – внешней и внутренней. Конечный членик P1 (рис. 2 в) несет апикально две щетинки (длинную и короткую) и изогнутый в средней части тонкий шип. Эндоподиты P3 (рис. 2 г, д) неясно 3-члениковые, вооружение конечного членика ассиметрично – различно на правой и левой P3. Конечный членик экзоподита P4 (рис. 2 е) несет семь шипов и щетинок, эндоподит P4 2-члениковый, первый членик его со щетинкой на внутреннем крае, второй – вооружен щетинкой на внутреннем крае, тремя придатками апикально и двумя шипиками на внешнем крае.

Maraenobiotus insignipes insignipes (Lilljeborg, 1902) (рис. 3 а-л). Большинство из найденных нами особей полностью соответствовали по морфологии описаниям подвидов. Длина каудальных ветвей самок (рис. 3 а, б) в 1,1–1,6 раза превышала длину анального сегмента. Причем наиболее крупными каудальными ветвями отличались некоторые самки из озера Уютное (рис. 3 б). Каудальные ветви всех особей были покрыты рядами и группами шипиков, у самок число этих шипиков было большим, чем у самцов. Анальная пластинка самок с 11–14 тонкими шипиками.

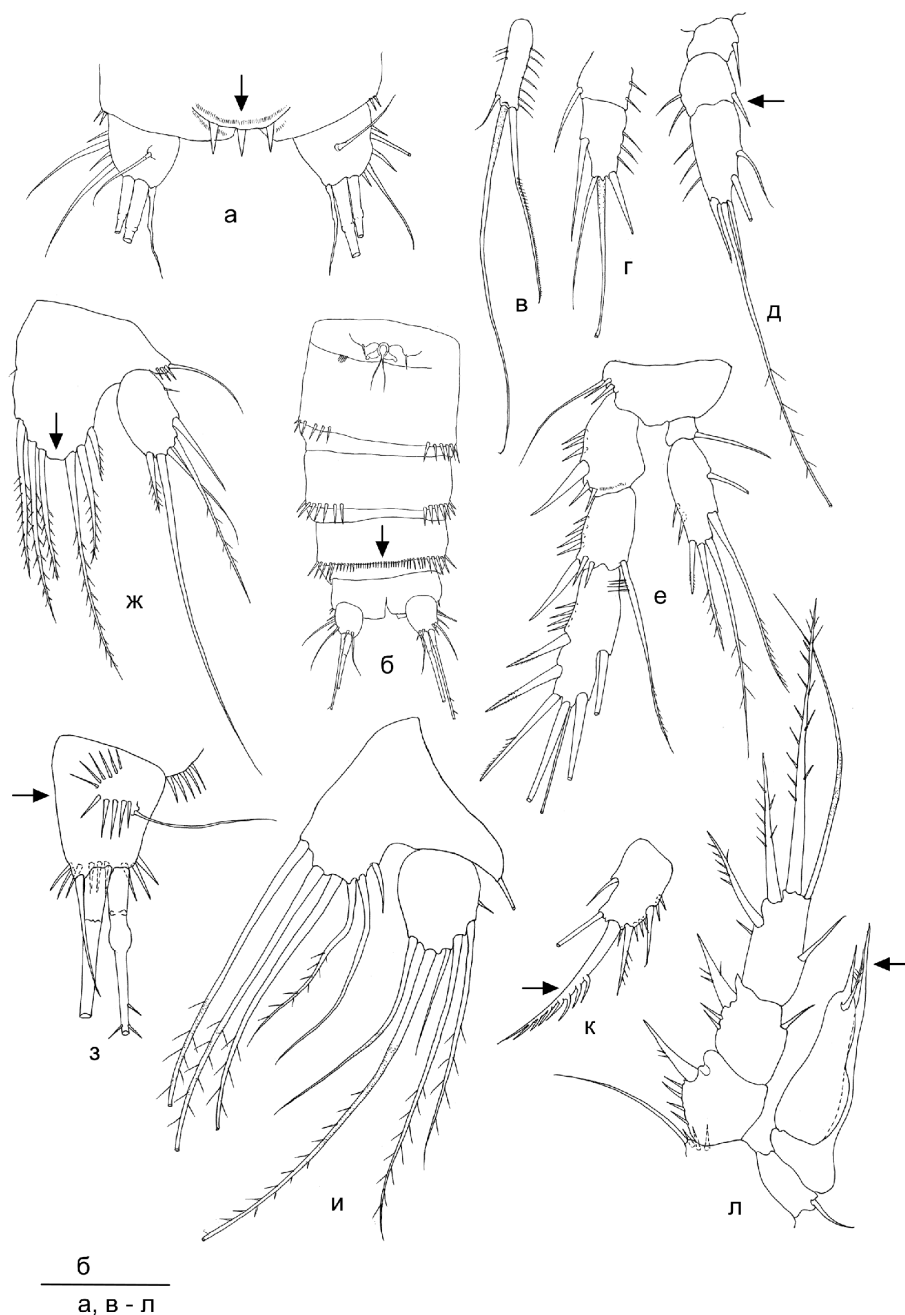


Рис. 2. Особенности морфологии гарпактикоид рода *Bryocamptus* из обследованных водоемов: а-ж – самка *B. zschokkei* из озера Ойское (OyL), з-л – *B. arcticus* из водоема Bez1. а – фурка дорсально, б – abdomen вентрально, в – конечный членик эндоподита P1, г – два последних членика эндоподита левой P3, д – эндоподит правой P3, е – P4, ж – P5, з – каудальная ветвь самки дорсовентрально, и – P5 самки, к – конечный членик экзоподита P4 самца, л – P3 самца. Стрелками показаны характерные признаки (см. текст). Масштаб: 100 μm

Fig. 2. Morphology of harpacticoides of the *Bryocamptus* genus from examined waterbodies: а-ж – female *B. zschokkei* from Lake Oyskoe (OyL), з-л – *B. arcticus* from Bez1. а – furca, dorsal view, б – abdomen, ventral view, в – terminal segment of the P1 endopod, г – two terminal segments of the left P3 endopod, д – right P3 endopod, е – P4, ж – P5, з – caudal ramus of female, dorso-ventral view, и – P5 of female, к – terminal segment of the P4 endopod of male, л – P3 of male. Some features are shown by arrows (see the text). Scale: 100 μm

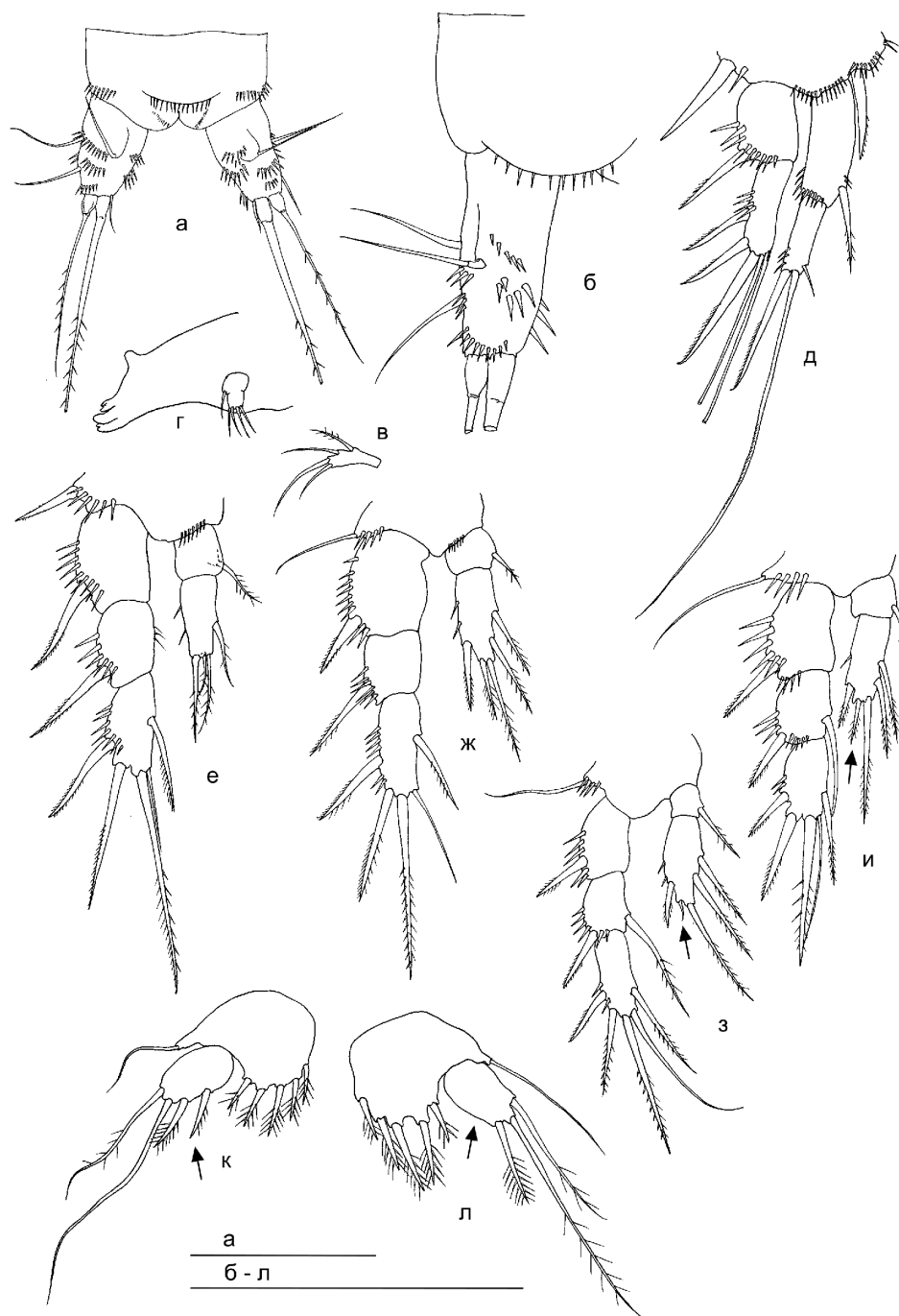


Рис. 3. Особенности морфологии самок *Maraenobiotus insignipes insignipes* из обследованных водоемов: а, г-е, и, л – из водоема Bez1, б, в, ж, з, к – из водоема UyutL. а – фурка дорсально, б – каудальная ветвь и анальная пластинка, в – экзоподит A2, г – мандибула (частично) и придаток мандибулы, д-ж – P1-P3, з, и – P4, к, л – P5. Стрелками показаны характерные признаки (см. текст). Масштаб: 100 μm

Fig. 3. Morphology of females of *Maraenobiotus insignipes insignipes* from examined waterbodies: а, г-е, и, л – from Bez1, б, в, ж, з, к – from UyutL. а – furca, dorsal view, б – caudal ramus and anal operculum, в – exopod of A2, г – mandible (partially) and mandible appendage, д-ж – P1-P3, з, и – P4, к, л – P5. Some features are shown by arrows (see the text). Scale: 100 μm

Экзоподит А2 1-члениковый, с четырьмя щетинками (рис. 3 в). Пальпа мандибулы у всех найденных особей – неясно 2-члениковая (у самцов – 1-члениковая) с пятью щетинками (рис. 3 г). Экзоподит Р1 2-члениковый (рис. 3 д), экзоподиты Р2-Р4–3-члениковые (рис. 3 е-и), эндоподиты Р1-Р4–2-члениковые (рис. 3 д-и), все со щетинкой на внутреннем крае первого членика. Конечный членик эндоподита Р4 самок – с пятью щетинками и шипиками (рис. 3 и), у одной из самок из оз. Уютное второй от внешнего края шипик на конечном членике эндоподита Р4 – очень маленький (рис. 3 з). У этой же самки (рис. 3 б, з, к) отмечен дополнительный шип на внутреннем крае экзоподита Р5. Большинство самок имели две щетинки и один шип на экзоподите Р5 (рис. 3 л) и все самки – пять шипиков на внутренней лопасти базиэндоподита Р5 (рис. 3 к, л). У самцов внутренняя лопасть базиэндоподита Р5 – с двумя шипиками, строение экзоподита Р5 было таким же, как у большинства самок. Таким образом, наблюдалась изменчивость *M. i. insignipes* в озере Уютное: большинство самок из этого озера имели характерное для подвида строение, такое же как у особей из озера Ойское, Енисей и водоемов Bez1 и Bez2, тогда как одна из самок отличалась наиболее длинными каудальными ветвями (рис. 3 б), особенным строением эндоподита Р4 (рис. 3 з) и экзоподита Р5 (рис. 3 к). Другая самка из озера Уютное имела асимметричное строение Р5: экзоподит левой Р5 – с четырьмя шипиками и щетинками, экзоподит правой Р5 – с одним шипиком и двумя щетинками.

Молекулярно-генетический анализ

Получены нуклеотидные последовательности (генетические баркоды) переменного фрагмента гена мтДНК COI четырех особей *H. inopinata* и одной *M. i. insignipes* из реки Енисей, 20 особей гарпактикоид из водо-

емов природного парка «Ергаки»: *B. arcticus*, *M. i. insignipes*, *A. nordenskioldii*, *M. mrazeki* (табл. 3). Для их сравнения с представителями родственных таксонов Harpacticoida из других регионов (озеро Байкал, плато Путорана, дельта реки Лена, Республика Коми) нами впервые были получены также баркоды *H. inopinata*, *Bryocamptus vej dovskiyi* Mrazek, 1893, *A. nordenskioldii*, *A. dentata* (Poggenpol, 1874). Все полученные последовательности депонированы в базу данных GenBank под уникальными номерами (табл. 3).

Для визуализации полученных данных были построены филогенетические деревья (рис. 4). Показано, что *H. inopinata* из Енисей и Байкала образуют одну генетическую группу (рис. 4 а), также как *M. i. insignipes* из разных водоемов юга Красноярского края (рис. 4 б) и *A. nordenskioldii* из озер Ойское и Байкала (рис. 4 в). Попарные генетические дистанции, рассчитанные по методу Тамура и Неи, между особями внутри видов, обнаруженных в разных водоемах Сибири: *H. inopinata*, *M. i. insignipes* и *A. nordenskioldii*, были достаточно малы и не превышали 0,014, 0,008 и 0,036 соответственно. Однородную генетическую группу образовали особи *M. mrazeki* из оз. Ойское (рис. 4 г) – генетические дистанции между ними не превышали 0,0016, тогда как между *M. mrazeki* и другими видами *Moraria* они составили в среднем 0,255 (при сравнении с *M. brevipes* (Sars, 1862)) и 0,273 (при сравнении с *M. duthiei* (Scott, 1896)). Средняя генетическая дистанция между *H. inopinata* и *H. jejuensis* Lee, Kim & Lee, 2014 оказалась очень большой и составила 0,462, что даже больше, чем между *H. inopinata* и *Tigriopus japonicus* Mori, 1937 (0,435) и между последним и *H. jejuensis* (0,32). Дистанция между *A. nordenskioldii* и другими видами *Attheyella* варьировала от 0,226 до 0,249. При этом внутри вида между сибирскими *A. nordenskioldii*

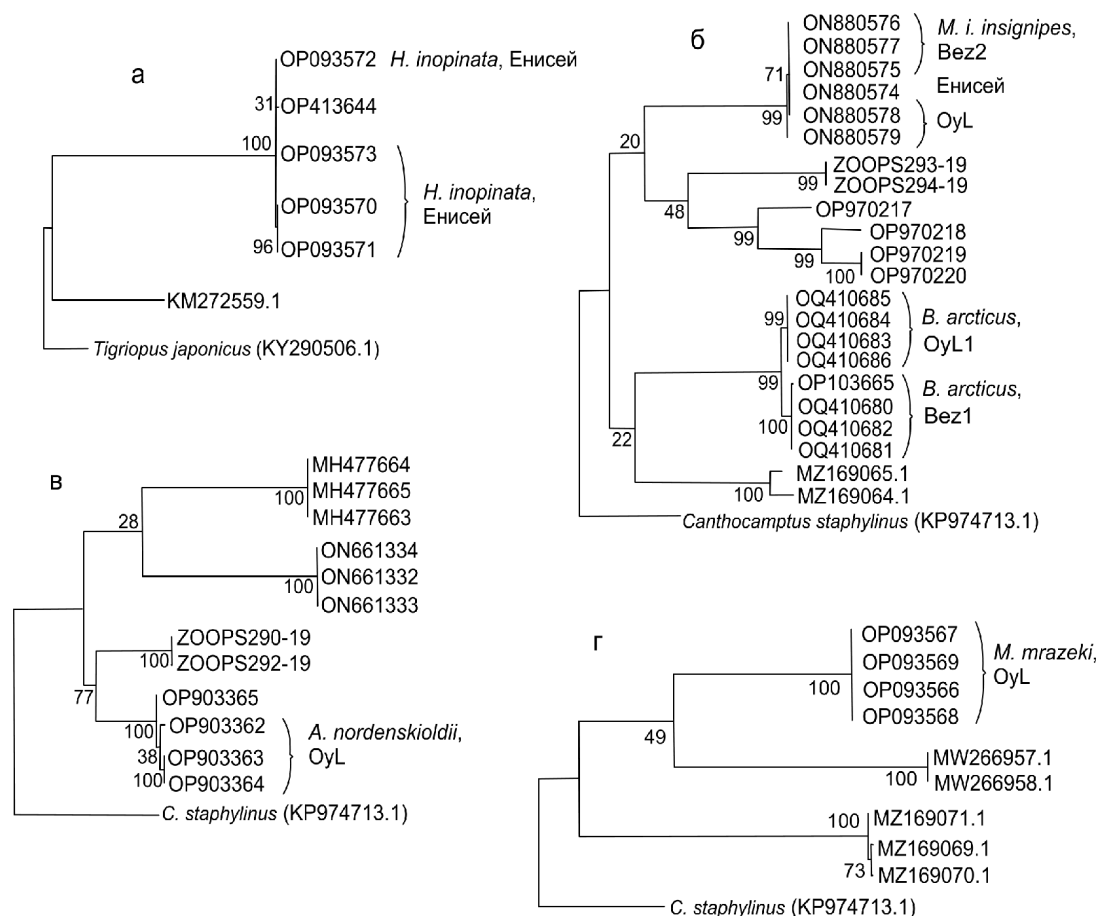


Рис. 4. Филогенетические деревья, построенные методом максимального правдоподобия на основании анализа последовательностей нуклеотидов фрагмента митохондриального гена COI гарпактикоид родов: *Harpacticella* (а), *Maraenobiotus* и *Bryocamptus* (б), *Attheyella* (в), *Moraria* (г). Указаны номера регистрации в GenBank и BOLD SYSTEMS. В качестве внешней группы использованы данные из GenBank по *Tigriopus japonicus* (а) и *Canthocamptus staphylinus* Jurine, 1820

Fig. 4. Maximum likelihood trees based on COI mitochondrial DNA gene sequences of harpacticoid genera: *Harpacticella* (а), *Maraenobiotus* and *Bryocamptus* (б), *Attheyella* (в), *Moraria* (г). GenBank, BOLD SYSTEMS accession numbers of sequences are shown. As outgroups, the sequences of *Tigriopus japonicus* (а) и *Canthocamptus staphylinus* Jurine, 1820 were used

и *A. nordenskioldii* (s. lat.) из озера Онтарио дистанция была сопоставимой и составляла в среднем 0,188. Генетические расстояния между последовательностями COI представителей рода *Maraenobiotus* из обследованных нами водоемов и видами рода *Bryocamptus* варьировали в диапазоне 0,227–0,267, тогда как между *B. arcticus* из водоемов парка «Ергаки» и другими *Bryocamptus* (подроды *Bryocamptus*, *Echinocamptus*) в диапазоне

0,253–0,278. Дистанции между *B. arcticus* из двух водных объектов «Ергаки» равнялись 0,013–0,014.

Обсуждение результатов

Насколько позволяют судить сведения из классической работы, где обсуждается распространение гарпактикоид в Евразии (Боруцкий, 1952), фауна Canthocamptidae, выявленная при обследовании водоемов юга

Красноярского края, была характерной и типичной для Сибири. Все найденные нами виды недавно были указаны также для дельты реки Лена (Novikov et al., 2021), плато Путорана (Fefilova et al., 2013; Chertoprud et al., 2022). Причем число видов и подвидов Canthocamptidae в «Ергаки» (6) оказалось более чем в 2,5 раза меньше по сравнению с числом видов в названных выше районах, что в первую очередь связано с большей их изученностью (более длительным периодом отбора проб, большим объемом собранного материала и т.д.). В дальнейшем можно ожидать расширения списка известных для региона исследований видов гарпактикоид, в основном за счет находок новых для него Canthocamptidae, а также представителей других семейств, например Phyllognathopodidae, Parastenocaridae. Последние недавно дополнили фаунистический список (Chertoprud et al., 2022), относительно опубликованного в (Fefilova et al., 2013), мейобентосных ракообразных водоемов другого горного массива Красноярского края – плато Путорана. Так же как в исследованных нами водоемах, в озерах центральной и западной части плато Путорана на высотах более 300 м над уровнем моря доминировал *M. insignipes* (s.str.) (наряду с *A. dentata*) (Chertoprud et al., 2022).

Согласно (Боруцкий, 1952; Окунева, 1989; Фефилова, 2015; Novikov et al., 2021), большинство найденных на юге Красноярского края видов и подвидов характеризуются как стенотермные холодолюбивые (*H. inopinata*, *B. zschokkei* (s. lat.), *B. arcticus*, *M. i. insignipes*, *A. nordenskioldii*), остальные – как эвритермные (*P. schmeili*, *M. mrazeki*). Интерес представляет находка в большом количестве *B. arcticus* в водоемах природного парка «Ергаки». По имеющимся данным (Боруцкий, 1952; Фефилова, 2015), в европейской части Палеарктики этот вид разви-

вается исключительно при пониженной минерализации и кислой реакции среды. Так на северо-востоке европейской части России многочисленные популяции *B. arcticus* зарегистрированы при pH воды: 3,9–5,4 и минерализации: 8–90 мг/дм³ (Фефилова, 2015). При сборе материала мы не измеряли гидрохимические показатели в водных объектах, сведения по минерализации и pH воды в озере Уютное, безымянных озер: Bez1, OyL1 отсутствуют также в работах, касающихся гидрохимии озер «Ергаки» (Глущенко и др., 2009). Поэтому массовое развитие *B. arcticus* в этих водоемах может свидетельствовать: с одной стороны, о пониженных значениях pH воды в местообитаниях вида, с другой стороны, о его особенных экологических предпочтениях в регионе исследований. Так же как в случаях с некоторыми другими широко распространенными видами копепоид, например, рода *Eurytemora* (Lee, 2000; Крупа, 2020; Alekseev, Sukhikh, 2022), различия в экологии популяций *B. arcticus* могут быть признаком генетической (и таксономической) неоднородности вида в пределах всего его ареала.

Результаты представленных генетических исследований гарпактикоид юга Красноярского края подтвердили идентичность *H. inopinata* из реки Енисей и особи из типового местонахождения этого вида – озера Байкал. В то же время *A. nordenskioldii* из озера Ойское по морфологическим признакам и нуклеотидным последовательностям гена COI оказался идентичным особи из Байкала, для которого ранее он указывался как эндемик озера *Canthocamptus gibba* (Okuneva, 1983) (Novikov, Sharafutdinova, 2022). Обнаруженные нами молекулярно-генетические отличия между *A. nordenskioldii* из озер Ойское, Байкал и Онтарио являются поводом пересмотреть систематическое положение североамериканских *Attheyella*: полученные

нами генетические дистанции между “сибирской” и “североамериканской” кладами соответствовали расстояниям между по меньшей мере подвидами гарпактикоид *Canthocamptidae* (Kochanova et al., 2018; Kochanova, Gaviria, 2018). Кроме того, описания морфологии *A. nordenskioldii* из озера Онтарио, чьи сиквенсы были получены ранее (Connolly et al., 2022), не было представлено, тогда как рачки этого вида из озер Ойское и Байкала были идентичны по морфологии с *A. nordenskioldii* согласно иллюстрациям и описаниям особей, собранных на Новой Земле (Боруцкий, 1952), Северном Урале (Фефилова, 2015), в дельте Лены (Novikov et al., 2021), на острове Хонсю (Ishida, 1987).

Публикаций, предоставляющих одновременно данные по морфологии и молекулярно-генетическим последовательностям ДНК гарпактикоид из внутренних водоемов, немного (Kochanova et al., 2018; Kochanova, Gaviria, 2018; Sönmez, Karaytuğ, 2019; Fefilova et al., 2020). Для большинства таксонов, обнаруженных нами на юге Красноярского края, в базах NCBI GenBank и BOLD SYSTEMS данные по структуре гена COI также отсутствуют, они были получены нами впервые. В связи с этим для будущих сравнений важным представляется обсуждение морфологических особенностей этих таксонов. Так, найденный нами массово *M. insignipes* был идентифицирован как номинативный подвид – *M. i. insignipes*, отличающийся по морфологии от других подвидов, встречающихся в горах Европы (Альпы), Азии (Гималаи) и Африки, и широко распространенный в Сибири (Боруцкий, 1952). Обнаруженные в озере

Уютное особи с признаками, не соответствующими описанию *M. i. insignipes* (в строении эндоподита P4 и экзоподита P5), по всей вероятности, были проявлением изменчивости. К сожалению, особи этого подвида из озера Уютное не были привлечены к генетическому анализу.

Данные по структуре генетического маркера *B. zschokkei* из озера Ойское также не были получены. Единственная найденная нами самка этого вида более всего сходна с подвидом *Bryocamptus zschokkei komi* Borutzky, 1962 (в вооружении задних краев абдоминальных сегментов), обитающим в Большеземельской тундре и до сих пор считающимся условным эндемиком этого региона на северо-востоке Европы (Фефилова, 2015). Однако по морфологии единственного экземпляра преждевременно идентифицировать обитающего в озере Ойское *B. zschokkei* до подвида.

Заключение

Результаты наших исследований гарпактикоид юга Красноярского края вносят вклад, прежде всего, в биогеографическое изучение веслоногих ракообразных восточной части Палеарктики, сведений для которой немного. Новые данные по фауне, морфологии и генетике видов и подвидов позволят определить филогеографические паттерны биоразнообразия этой обширной области. Кроме того, впервые рассчитанные генетические дистанции между широко и узко распространенными таксонами обогащают знания по особенностям формирования глобального генетического разнообразия Harpacticoida.

Список литературы / References

- Боруцкий Е. В. (1952) *Harpacticoida пресных вод. Фауна СССР. Т. 3, вып. 4. Ракообразные*. Москва, Ленинград, Издательство Академии наук СССР, 425 с. [Borutskiy E. V. (1952) *Freshwater Harpacticoida. Fauna of the USSR. Vol. 3, Issue 4. Crustaceans*. Moscow, Leningrad, USSR Academy of Sciences, 425 p. (in Russian)]
- Глущенко Л. А., Дубовская О. П., Иванова Е. А., Шулепина С. П., Зуев И. В., Агеев А. В. (2009) Гидробиологический очерк некоторых озер горного хребта Ергаки (Западный Саян). *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 2(3): 355–378 [Glushchenko L. A., Dubovskaya O. P., Ivanova E. A., Shulepina S. P., Zuev I. V., Ageev A. V. (2009) Hydrobiologic survey of some lakes of mountain range Ergaki (West Sayan). *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 2(3): 355–378 (in Russian)]
- Окунева Г. Л. (1989) *Гарпактициды озера Байкал*. Иркутск, Издательство Иркутского университета, 152 с. [Okuneva G. L. (1989) *Harpacticoids of Lake Baikal*. Irkutsk, Irkutsk State University, 152 p. (in Russian)]
- Фефилова Е. Б. (2015) *Фауна европейского Северо-Востока России. Т. XII. Веслоногие раки (Copepoda)*. Москва, Товарищество научных изданий КМК, 319 с. [Fefilova E. B. (2015) *Fauna of the European North-East of Russia. Vol. XII. Copepods (Copepoda)*. Moscow, KMK Scientific Press, 319 p. (in Russian)]
- Фефилова Е. Б., Попова Е. И., Майор Т. Ю., Новиков А. А., Велегжанинов И. О., Голубев М. А., Бакашкина А. С. (2023) Морфологическая и генетическая идентификация *Harpacticella inopinata* (Harpacticoida, Copepoda) из оз. Байкал и р. Енисей (Россия). *Биология внутренних вод*, 5: 650–659 [Fefilova E. B., Popova E. I., Mayor T. Yu., Novikov A. A., Velezhzhaninov I. O., Golubev M. A., Bakashkina A. S. (2023) Morphological and genetical identification of *Harpacticella inopinata* Sars (Harpacticoida, Copepoda) from Lake Baikal and the Enisey River. *Inland Water Biology*, 5: 650–659 (in Russian)]
- Alekseev V., Sukhikh N. (2022) Copepod cryptic species as aquatic invaders. *Limnology and Freshwater Biology*, 5: 1645–1655
- Anishchenko O. V., Dubovskaya O. P., Zuev I. V., Ageev A. V., Ivanova E. A., Glushchenko L. A. (2015) Morphometry and metal concentrations in water and bottom sediments of mountain lakes in Ergaki Natural Park, Western Sayan Mountains. *Water Resources*, 42(5): 670–682
- Chertoprud E. S., Novichkova A. A., Novikov A. A., Fefilova E. B., Vorobjeva L. V., Pechenkin D. S., Glubokov A. I. (2022) Assemblages of meiobenthic and planktonic microcrustaceans (Cladocera and Copepoda) from small water bodies of mountain Subarctic (Putorana Plateau, Middle Siberia). *Diversity*, 14(6): 492
- Connolly J. K., O'Malley B. P., Hudson P. L., Watkins J. M., Burlakova L. E., Rudstam L. G. (2022) Importance of nonindigenous harpacticoids (Crustacea: Copepoda) decrease with depth in Lake Ontario. *Journal of Great Lakes Research*, 48(2): 412–427
- Fefilova E., Dubovskaya O., Frolova L., Abramova E., Kononova O., Nigamatzyanova G., Zuev I., Kochanova E. (2022) Biogeographic patterns of planktonic and meiobenthic fauna diversity in inland waters of the Russian Arctic. *Freshwater Biology*, 67(1): 78–94
- Fefilova E., Dubovskaya O., Kononova O., Khokhlova L. (2013) A comparative survey of the freshwater copepods of two different regions of the Central Palaearctic: European and Siberian. *Journal of Natural History*, 47(5–12): 805–819

- Fefilova E. B., Sukhikh N. M., Rasova E. E., Velegzhaninov I. O., Abramova E. N. (2020) New data on the expansion of *Eurytemora* Giesbrecht (Copepoda: Calanoida) in the Russian Arctic region. *Doklady Biological Sciences*, 492: 86–88
- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. (1994) DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3(5): 294–299
- Gladyshev M. I., Anishchenko O. V., Sushchik N. N., Kalacheva G. S., Gribovskaya I. V., Ageev A. V. (2012) Influence of anthropogenic pollution on content of essential polyunsaturated fatty acids in links of food chain of river ecosystem. *Contemporary Problems of Ecology*, 5(4): 376–385
- Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Shulepina S. P., Ageev A. V., Dubovskaya O. P., Kolmakova A. A., Kalachova G. S. (2016) Secondary production of highly unsaturated fatty acids by zoobenthos across rivers contrasting in temperature. *River Research and Applications*, 32(6): 1252–1263
- Ishida T. (1987) Freshwater harpacticoid copepods of Hokkaido, Northern Japan. *Scientific Reports of the Hokkaido Salmon Hatchery*, 41: 77–119
- Kochanova E., Nair A., Sukhikh N., Väinölä R., Husby A. (2021) Patterns of cryptic diversity and phylogeography in four freshwater copepod crustaceans in European lakes. *Diversity*, 13(9): 448
- Kochanova E. S., Fefilova E. B., Sukhikh N. M., Velegzhaninov I. O., Shadrin D. M., Pylina Ya. I., Alekseev V. R. (2018) Morphological and molecular-genetic polymorphism of *Canthocamptus staphylinus* Jurine (Harpacticoida, Copepoda, Crustacea). *Inland Water Biology*, 11(2): 111–123
- Kochanova E. S., Gaviria S. (2018) Integrative taxonomy of the freshwater harpacticoid *Attheyella crassa* G. O. Sars, 1863 (Crustacea: Copepoda: Canthocamptidae) in the Palearctic region. *Invertebrate Zoology*, 15(3): 267–276
- Krupa E. G. (2020) The ecological preferences of *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) in the water bodies of Kazakhstan (Central Asia) and some notes about *Eurytemora caspica* Sukhikh & Alekseev, 2013. *Crustaceana*, 93(3–5): 405–428
- Lang K. (1948) *Monographie der Harpacticiden, Vols. I, II*. Stockholm, Nordiska Bokhandeln, 1682 p.
- Lee C. E. (2000) Global phylogeography of a cryptic copepod species complex and reproductive isolation between genetically proximate populations. *Evolution*, 54(6): 2014–2027
- Lee S., Kim K., Lee W. (2014) A new species of *Harpacticella* Sars, 1908 (Copepoda, Harpacticoida), from a tidal pool on Jeju Island, Korea. *ZooKeys*, 445: 13–30
- Nei M., Kumar S. (2000) *Molecular evolution and phylogenetics*. New York, Oxford University Press, 333 p.
- Novikov A., Sharafutdinova D., Chertoprud E. (2023) Two new species of Bryocamptus (Copepoda, Harpacticoida, Canthocamptidae) from the Russian Arctic and comparison with Bryocamptus minutus (Claus, 1863). *ZooKeys*, 1138: 89–141
- Novikov A., Sharafutdinova D. (2022) Revision of the genus *Canthocamptus* (Copepoda: Harpacticoida) with a description of a new species from the Lena River Delta (North-eastern Siberia). *European Journal of Taxonomy*, 826(1): 33–63
- Novikov A. A., Abramova E. N., Sabirov R. M. (2021) Fauna of freshwater Harpacticoida (Copepoda) in the Lena River delta. *Biology Bulletin*, 48(9): 1462–1472

Novikov A., Sharafutdinova D. (2020) A new species of *Maraenobiotus* (Copepoda, Harpacticoida) from Lena River Delta (North-Eastern Siberia). *Zootaxa*, 4852(2): 177–190

Sönmez S., Karaytuğ S. (2019) Morphological and molecular contribution to the taxonomy of *Attheyella* (*Attheyella*) *crassa* (G. O. Sars, 1863) species complex (Harpacticoida: Canthocamptidae). *Acta Zoologica Bulgarica*, 71(1): 9–16

Tamura K., Nei M. (1993) Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular Biology and Evolution*, 10(3): 512–526

Tamura K., Stecher G., Kumar S. (2021) MEGA 11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11. *Molecular Biology and Evolution*, 38(7): 3022–3027

Zuev I. V., Dubovskaya O. P., Ivanova E. A., Gluschenko L. A., Shulepina S. P., Ageev A. V. (2012) Evaluation of the potential fish productivity of Lake Oiskoe (Ergaky Mountain Range, West Sayan) basing on food supply. *Contemporary Problems of Ecology*, 5(4): 470–479

EDN: FFQIJG

УДК 574.5

Influence of the Water Level in the Yenisei River on the Ecosystem of its Anabranh within the City of Krasnoyarsk

**Olga P. Dubovskaya^{*a, b}, Elena S. Kravchuk^a,
Elena A. Ivanova^b, Larisa A. Glushchenko^b,
Svetlana P. Shulepina^b, Olesya V. Anishchenko^a,
Alexander P. Tolomeev^{a, b}, Anton V. Drobotov^a,
Inna I. Morozova^b, Anzhelika S. Perminova^b,
Yuliya D. Anishchenko^a and Igor G. Prokopkin^a**

*^aInstitute of Biophysics SB RAS,
FRC “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”*

Krasnoyarsk, Russian Federation

^bSiberian Federal University

Krasnoyarsk, Russian Federation

Received 01.08.2023, received in revised form 23.08.2023, accepted 04.09.2023

Abstract. Located within the city of Krasnoyarsk, 35 km downstream of the Krasnoyarsk Hydropower Plant, the Abakanskaya anabranh of the Yenisei River, on the one hand, is an important recreational water body and, on the other hand, is subject to several types of anthropogenic impact (regulation by a dam, inflow of storm and warm waters, fish farming). These impacts worsen its recreational properties due to excessive growth of macrophytes and metaphytic filamentous algae of the genus *Spirogyra*, causing deterioration of organoleptic and microbiological parameters of water. Natural climatic factors can significantly modify the influence of anthropogenic factors, which is of interest in terms of forecasting and decision-making about the elimination of negative factors. The aim of the present work is to assess the influence of the water level regime of the Yenisei River in the spring–summer period on the anabranh ecosystem by comparing the data for the high-water (2021) and medium-water (2020) years. Hydrophysical, hydrochemical, and hydrobiological measurements were carried out from May to August 2020 and 2021 at locations on the left bank: 1 – upstream of the dam (reference), 2 – downstream of 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: dubovskaya@ibp.krasn.ru

ORCID: 0000-0003-3185-6322 (Kravchuk E.); 0000-0002-3220-103X (Ivanova E.); 0000-0001-5623-1121 (Glushchenko L.); 0000-0003-3759-0510 (Shulepina S.); 0000-0002-1976-599X (Anishchenko O.); 0000-0002-9124-4566 (Tolomeev A.); 0000-0003-1717-0092 (Morozova I.); 0000-0002-7438-0347 (Anishchenko Yu.)

dam, 3 – opposite the outlet of warm water, 4 – at the beach, downstream of the fish farm. In 2021, water entered the anabranch only from downstream (to locations 4 and 3), since the culverts in the dam body were filled up. In 2021, compared to 2020, the abundance and biomass of phyto- and zooplankton in the regulated section of the anabranch significantly increased, the primary production of plankton increased, but the corresponding parameters of phytoperiphyton and zoobenthos, on the contrary, decreased due to their formation on freshly flooded soils. Metaphyton was absent, but in August, *Spirogyra* began to dominate in the phytoperiphyton biomass. Nitrite ion concentrations in the water increased in the regulated part of the anabranch, and the nitrate ion and total phosphorus concentrations increased at all locations, including the reference location, receiving water from the Krasnoyarsk Reservoir. The plankton “abundance outbreak” observed in 2021 at locations 3 and 4 was caused by the water level in the anabranch remaining high over a long period (one and a half months), which made it possible for the biota to use organic matter and nutrients washed out from the flooded banks; the outbreak was similar to those occurring in the ecotone zones of inputs to the upper parts of reservoirs. The annual increase in the concentrations of mineral forms of nitrogen and total phosphorus at the lower locations compared with other locations was probably due to the eutrophic influence of fish farming.

Keywords: phytoplankton, zooplankton, phytoperiphyton, macrozoobenthos, gross primary production, hydrochemical and hydrophysical characteristics, *Spirogyra* sp., dam, anthropogenic factors.

Acknowledgements. The project “Development of scenarios for managing the recreational potential of the Abakanskaya branch of the Yenisei River in Krasnoyarsk based on monitoring of its ecological state and mathematical modeling” was funded by Krasnoyarsk Regional Fund of Science. The study was partly supported by Federal Tasks for the Institute of Biophysics SB RAS No. 0287–2021–0019.

Citation: Dubovskaya O. P., Kravchuk E. S., Ivanova E. A., Glushchenko L. A., Shulepina S. P., Anishchenko O. V., Tolomeev A. P., Drobotov A. V., Morozova I. I., Perminova A. S., Anishchenko Yu. D., Prokopkin I. G. Influence of the water level in the Yenisei River on the ecosystem of its anabranch within the city of Krasnoyarsk. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2023, 16(3), 336–362. EDN: FFQIJG



Влияние уровня воды в реке Енисей на экосистему его протоки в черте г. Красноярска

О. П. Дубовская^{а, б}, Е. С. Кравчук^а, Е. А. Иванова^б,
Л. А. Глущенко^б, С. П. Шулепина^б, О. В. Анищенко^а,
А. П. Толмеев^{а, б}, А. В. Дроботов^а, И. И. Морозова^б,
А. С. Перминова^б, Ю. Д. Анищенко^а, И. Г. Прокопкин^а

^аИнститут биофизики СО РАН,

ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН»

Российская Федерация, Красноярск

^бСибирский федеральный университет

Российская Федерация, Красноярск

Аннотация. Расположенная в черте города Красноярска в 35 км ниже Красноярской ГЭС Абаканская протока р. Енисей является, с одной стороны, важным рекреационным водоемом, а с другой стороны, подвержена нескольким типам антропогенного воздействия (зарегулирование дамбой, поступление ливневых и теплых вод, наличие садкового рыбоводного хозяйства), ухудшающего ее рекреационные свойства из-за чрезмерного зарастания макрофитами и скоплений метафитона нитчатой водоросли рода *Spirogyra*, ухудшения органолептических и микробиологических показателей воды. Природные климатические факторы способны существенно модифицировать влияние антропогенных факторов, что представляет интерес в плане прогнозирования и принятия решений по ликвидации негативных явлений. Целью работы является оценка влияния режима уровня воды р. Енисей в весенне-летний период на экосистему протоки через сравнение данных в многоводный (2021) и средневодный (2020) годы. Гидрофизические, гидрохимические и гидробиологические измерения проводили с мая по август 2020 и 2021 гг. сверху вниз на станциях левобережья: 1 – выше дамбы (фон), 2 – ниже дамбы, 3 – напротив выпуска теплых вод ТЭЦ, 4 – пляж, ниже рыбоводных садков. В 2021 г. вода в протоку поступала только снизу (к ст. 4 и 3), так как водопропускные трубы в теле плотины были засыпаны. В 2021 г., по сравнению с 2020 г., на зарегулированном участке протоки значительно увеличилась численность и биомасса фито- и зоопланктона, возросла первичная продукция планктона, а аналогичные показатели фитоперифитона и зообентоса, напротив, снизились по причине их формирования на свежесалитых грунтах. Метафитон отсутствовал, но в августе спирогира стала доминировать в биомассе фитоперифитона. Концентрации нитрит-иона в воде увеличились в зарегулированной части протоки, а нитрат-иона и общего фосфора – на всех станциях протоки, в том числе и на фоновой, получающей воды из Красноярского водохранилища. Наблюдаемая в 2021 г. «вспышка трофии» в планктоне ст. 3 и 4 обусловлена длительным (полтора месяца) удержанием высокого уровня воды в протоке, позволившем использовать биоте вымываемые из затопленных берегов органические вещества и биогены, и аналогична таковой в экотонных зонах выклинивания подпора водохранилищ. Ежегодное увеличение концентраций минеральных форм азота и общего фосфора на нижних станциях, по сравнению с другими станциями, вероятно, обусловлено эвтрофирующим влиянием садкового рыбоводного хозяйства.

Ключевые слова: фитопланктон, зоопланктон, фитоперифитон, макрозообентос, валовая первичная продукция, гидрохимические и гидрофизические показатели, *Spirogyra* sp., дамба, антропогенные факторы.

Благодарности. Проект «Разработка сценариев управления рекреационным потенциалом Абаканской протоки р. Енисей в г. Красноярске на основе мониторинга ее экологического состояния и математического моделирования» проведен при поддержке Красноярского краевого фонда науки. Работа частично поддержана Государственным заданием для Института биофизики СО РАН № 0287–2021–0019.

Цитирование: Дубовская О. П. Влияние уровня воды в реке Енисей на экосистему его протоки в черте г. Красноярска / О. П. Дубовская, Е. С. Кравчук, Е. А. Иванова, Л. А. Глушенко, С. П. Шулепина, О. В. Анищенко, А. П. Толмеев, А. В. Дроботов, И. И. Морозова, А. С. Перминова, Ю. Д. Анищенко, И. Г. Прокопкин // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2023. 16(3). С. 336–362. EDN: FFQIJG

Введение

Рекреационные водоемы в черте городов имеют большое значение для отдыха горожан и в целом качества жизни населения, поэтому их состояние вызывает озабоченность городских властей, желающих получить комфортную экологическую среду в городе. С другой стороны, городские водоемы обычно являются объектами не только рекреационного использования, но и других типов антропогенного воздействия, например зарегулирования, загрязнения ливневыми, хозяйственными, промышленными и теплыми стоками, отсыпки и изменения берегов, расположения объектов аквакультуры и т.д. Причем один и тот же водоем может подвергаться одновременно нескольким типам воздействия и/или загрязнения. Все это сопровождается изменениями и нарушениями эволюционно сложившихся биоценозов, уменьшением видового разнообразия, снижением способности экосистем к самоочищению, ухудшению их рекреационных свойств. Например, происходят «цветение» воды цианопрокариотами, «зеленые приливы» спирогиры и других нитчатых водорослей, зарастание макрофитами, что приводит к заиливанию дна, засорению поверхности воды комками метафито-

на, ухудшению запаха, микробиологических показателей воды, гипоксии и т.п. (Gladyshev, Gubelit, 2019; Burford et al., 2020).

Природные климатические факторы, такие как водность (осадки) и температурные условия года (сезона), могут существенно модифицировать влияние и проявления обозначенных антропогенных воздействий. В теплые и маловодные годы известны усиления негативных последствий загрязнения и эвтрофирования, в многоводные – вероятны ослабления (Водохранилища и их воздействие..., 1986; Bolotov et al., 2014). Однако конкретные проявления изменения водности года через уровенный режим на структурные и функциональные показатели биоты экосистем рекреационных водоемов комплексного воздействия представляют особый интерес в плане прогнозирования негативных явлений и последующего принятия решений по их ликвидации.

На Абаканской протоке р. Енисей в черте города Красноярска располагается один из двух официальных городских пляжей города, и жители занимаются любительским рыболовством, отдыхом на воде, спортивно-оздоровительной активностью в течение всего года. Протока зарегулирована – ее верхняя

часть перекрыта дамбой, в теле которой располагаются построенные в прошлом веке водопропускные сооружения (трубы), которые должны обеспечивать пропуск вод в протоку из основного русла р. Енисей. В протоку поступают ливневые стоки и выведен выпуск теплых вод с ТЭЦ-2. На правом берегу в связи с активным градостроительством и благоустройством изменена береговая линия и рельеф дна. Участок акватории Абаканской протоки используется под садковое рыбное хозяйство. Так что протока подвержена комплексному антропогенному влиянию и на ее акватории наблюдались негативные явления, такие как скопления метафитона из-за чрезмерного развития нитчатой водоросли рода *Spirogyra*, чрезмерное зарастание макрофитами и заиливание зоны пляжа, ухудшение органолептических и микробиологических показателей воды (Отчет..., 2021; Kravchuk et al., 2021).

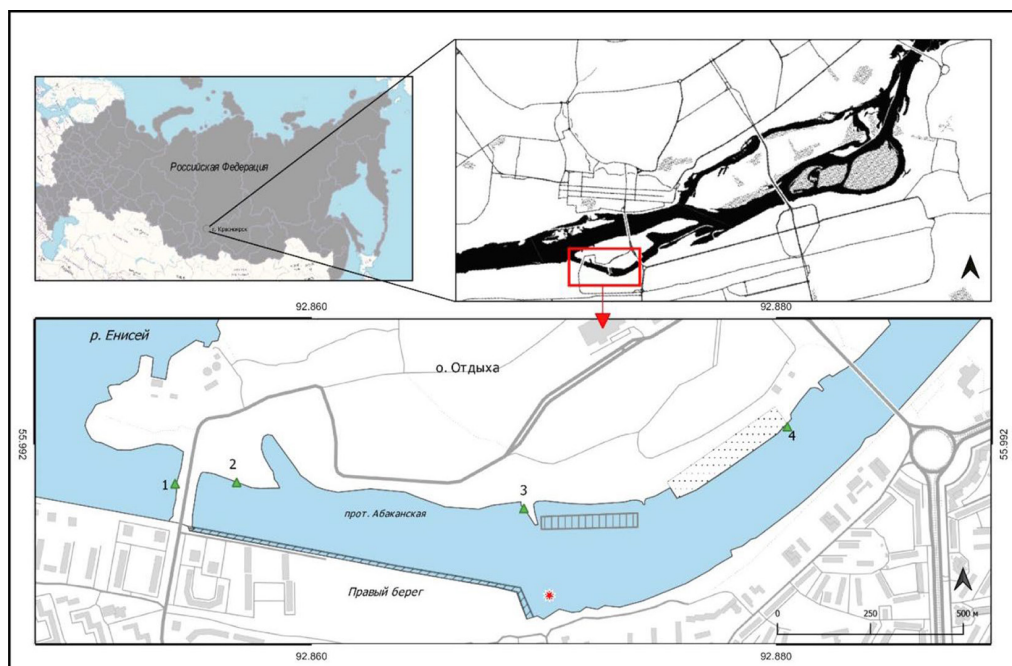
Физические и химические параметры, видовой состав и биомасса фитопланктона, фитоперифитона, зоопланктона, зообентоса и высших водных растений, валовая первичная продукция в протоке в 2018–2019 гг. оценены нами ранее (Kravchuk et al., 2021). Проведен элементный анализ макрофитов и воды (Anishchenko et al., 2023). Гидроэкологические исследования на протоке продолжили в вегетационный сезон 2020 и 2021 гг. Эти годы очень сильно отличались по водности, в связи с чем отличались динамика и объемы попусков воды в р. Енисей из Красноярского водохранилища, находящегося в 35 км выше по течению, а значит и уровенный режим в р. Енисей и протоке. Целью работы является оценка влияния уровня воды р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС на экосистему протоки и характеристики негативных явлений через сравнение в пространстве протоки структурных и функциональных показателей

биоты в годы с различной водностью – многоводный (2021) и средневодный (2020).

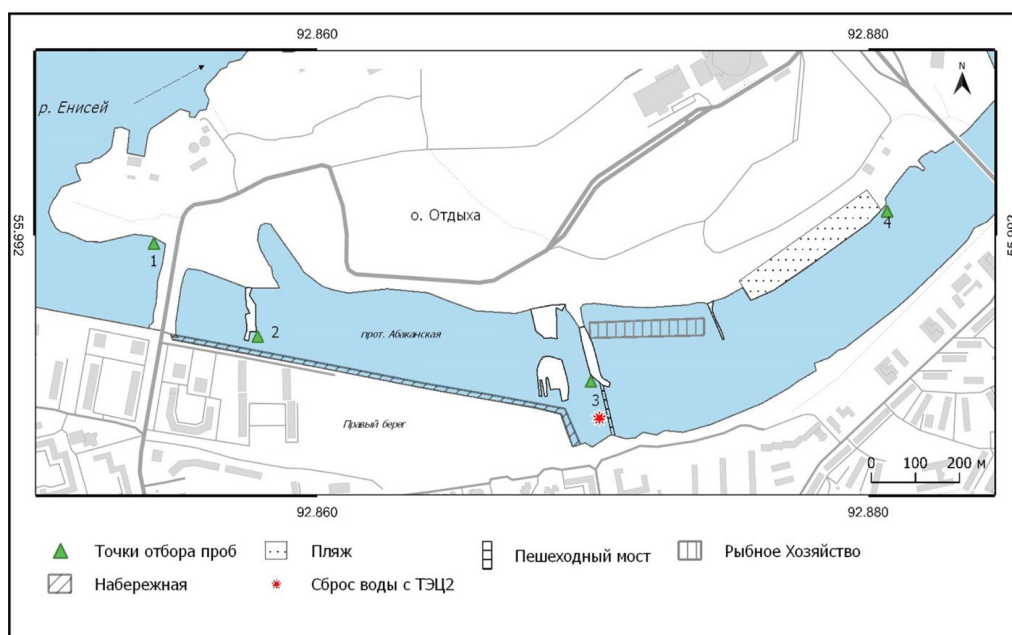
Район и методы исследования

Район исследования

Абаканская протока реки Енисей (55°59' с.ш., 92°51' в.д.) расположена в центре г. Красноярска между о. Отдыха и правым берегом (рис. 1). В верхней части русло протоки перекрывает дамба, по которой проходит автомобильная дорога. Возле правого берега через дамбу проложены две трубы, обеспечивавшие частичный пропуск воды между верхней и основной частями протоки до 2021 г. Измерения скоростей течений вод в Абаканской протоке в 2019 и 2020 гг. показали, что водопропускные сооружения в верхней дамбе работают очень слабо, в протоке, по крайней мере во время летнего вегетационного сезона, реализуется хаотичная разнонаправленная циркуляция вод. Из-за этих явлений естественное самоочищение Абаканской протоки за счет протока вод и выноса в основное русло р. Енисей загрязняющих веществ и биохимических соединений природного и антропогенного происхождения практически отсутствует. В 2020 г. городскими властями на Абаканской протоке был проведен комплекс ремонтно-восстановительных работ: с конца лета к зиме из ее русла были удалены некоторые дюкера и скрыты песчано-гравийные насыпи и острова, которые мешали естественной циркуляции водных масс в протоке, приводя к застаиванию вод. Протока приобрела вид, представленный на рис. 1 А без насыпей и островов, которые видны на рис. 1 В, а также в работе (Kravchuk et al., 2021, рис. 1). Как результат на отдельных участках протоки в значительной степени был изменен рельеф дна (по данным картплоттера с высокой детализацией Garmin Echomap UHD 62cv (Garmin, США)). Основное русло протоки стало глуби-



А



В

Рис. 1. Карта-схема Абаканской протоки р. Енисей в черте г. Красноярска: А – с осени 2020 г. и в 2021 г., В – до осени 2020 г.

Fig. 1. Diagrammatic map of the Abakanskaya anabranch of the Yenisei River within the city of Krasnoyarsk: А – from autumn 2020 and in 2021, В – until autumn 2020

ной не менее 1 м в средней части, остались три глубоководных участка (4–6 м) у правого берега в 0,2, 0,5 и 1,2 км от дамбы. Однако наиболее важная, с нашей точки зрения, проблема работоспособности водопропускных сооружений в дамбе на тот момент не была решена; более того, водопропускная способность дамбы была полностью ликвидирована – к весне 2021 г. трубы засыпаны новой отсыпкой дамбы, так что полевой сезон 2021 г. проведен при полном отсутствии протока воды сверху через дамбу.

Примерно в средней части протоки расположены садки рыбоводного хозяйства (рис. 1) для выращивания и выдерживания рыбы, размещающиеся здесь с 2016 г. В центральной части протоки у правого берега через рассеивающий выпуск осуществляется сброс тёплой технологической воды ТЭЦ-2. Кроме того, в нескольких местах в протоку поступают городские ливневые стоки. Дно протоки сложено каменисто-галечными грунтами, берег пляжа частично отсыпан песком, частично зарос травой, дно в районе пляжа довольно заилено с примесью песка.

Станции отбора проб были те же, что и ранее (Kravchuk et al., 2021), – приурочены к разным типам антропогенного воздействия (рис. 1), а именно: ст. 1 – фоновая, выше дамбы, с речным режимом, ст. 2 – ниже дамбы, напротив самого глубокого участка, ст. 3 – напротив поступления теплых вод ТЭЦ, ст. 4–500 м ниже рыбоводных садков и возле городского пляжа; таким образом ст. 2–4 находятся в регулируемой дамбой части протоки на левом берегу.

Из-за сброса вод Красноярского водохранилища протока подвержена периодическим колебаниям уровня воды. В 2021 г. они были очень большими и составляли около 2 м (рис. 2), вызывая затопление пляжа почти до самой дороги. Подъем воды начался с 27 мая (260 см) и достиг пика 7 июня (452 см), далее постепенно снижался до 15 июля (237 см). В это время попуски воды из Красноярского водохранилища через Красноярскую ГЭС были не только глубинные, но и поверхностные, предназначенные для сброса форсированного подпорного уровня водохранилища в многоводные годы. В 2020 г. (и предыдущие

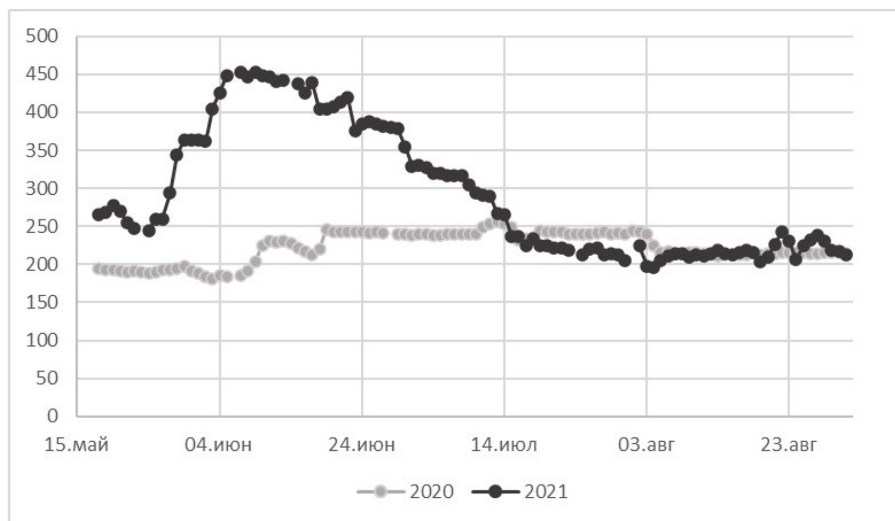


Рис. 2. Динамика уровня воды (см) р. Енисей по гидропосту в г. Красноярске

Fig. 2. Dynamics of the water level (cm) of the Yenisei River at the gauging station in Krasnoyarsk

годы) колебания уровня были гораздо меньше (рис. 2), не вызывая заметного затопления берегов протоки.

Отдельные гидрофизические съемки в 2020 и 2021 гг., в основном аналогичные предыдущим (Kravchuk et al., 2021), показали (Отчет..., 2021), что проведенные в 2020 г. ремонтные мероприятия, изменив рельеф дна, существенно повлияли на температурный режим протоки в 2021 г. Температура верхних слоев стала менее контрастной между станциями 2–4. Очевидно, этому способствовал и большой приток воды из основного русла Енисея через нижнюю открытую часть протоки (со стороны ст. 4) в мае-июле в связи с повышением уровня Енисея (рис. 2). Температуры на глубине 1 м от поверхности в районах ст. 2 и 3 совпадали до 15 июля, но затем на ст. 3 увеличивались почти на 5 °C в августе, что, очевидно, связано с падением уровня и уменьшением разбавления енисейскими водами поступающей теплой воды с ТЭЦ в районе ст. 3. На глубине 4 м у ст. 2 вода прогревалась к 20-м числам июля до 11 °C, на ст. 3 у дна всегда была выше (13,0 °C 5 июля, 19,3 °C 12 августа). Произошедшее выравнивание дна не повлияло на направления и относительные скорости вихревых движений воды (от 0,07 до 0,6 м/с, максимальная – в районе выпуска теплых вод ТЭЦ), следовательно, водообмен между протокой (ст. 2–4) и основным руслом р. Енисей в 2021 г. остался без протока воды сверху вниз. То есть горизонтальная турбулентная диффузия внутри протоки как являлась основным фактором переноса и распределения веществ в ней (Kravchuk et al., 2021), так и остается им в 2021 г. Электропроводность на глубине > 4 м повысилась с 200÷250 до 300÷350 мкСм/см, т.е. в отсутствие протока сверху вниз происходит накопление солей в низинных участках рельефа, эти более плотные слои препятствуют водо-

обмену и способствуют накоплению в них органических и биогенных веществ. Вода, заходящая в протоку снизу, в августе 2021 г. уже не достигала самых верхних участков, затормаживаясь в районе ст. 4. Поступающая более пресная вода плохо перемешивается с более плотными придонными слоями, т.е. не выполняет функцию промывки этих слоев от органики и биогенов.

Методы исследования

Гидрофизические характеристики получали используя: ADCP профайлер (600 кГц) WorkHorse Sentinel 600 (RDI Equipment, США) для измерения вихревых скоростей движения воды; зонд CastAway-CTD (YSI, США) со встроенным GPS приемником для измерения вертикальных профилей температуры и электропроводности; автономные датчики DS 1921G Thermochron-iButtons (Maxim Integrated, США) для непрерывных измерений температуры на глубине 1 м от поверхности в окрестности ст. 2–4 и у дна в глубоководной части у ст. 2 (у правого берега).

Пробы фито- и зоопланктона, фитоперифитона и макрозообентоса, пробы воды на гидрохимический анализ отбирали и другие измерения проводили на 4-х станциях левого берега протоки (рис. 1 А) с глубиной 0,5–0,8 м, в период с мая по август, 6 съемок в 2020 г. (21.05, 2.06, 16.06, 15.07, 5.08, 25.08) и 8 съемок в 2021 г. (31.05, 9.06, 23.06, 8.07, 21.07, 4.08, 18.08, 31.08). Методы отбора проб и обработки идентичны таковым в предыдущие годы и подробно описаны ранее (Kravchuk et al., 2021). Воду зачерпывали пластиковым ведром, измеряли температуру и содержание растворенного кислорода (YSI 550A, YSI Inc.) и pH (pH-метр HI 8424, Hanna Instruments), заполняли чистые пластиковые бутылки на гидрохимический анализ (профильтровывая воду через полиамидный газ с ячейей 130 мкм)

и содержание фитопланктона и хлорофилла *a*. Пробу фитопланктона получали фильтрованием в лаборатории 400 мл воды через мембранные фильтры ОС-2 с диаметром пор 0,45 мкм (Владипор, Россия), консервировали фиксатором Г.В. Кузьмина (Руководство..., 1992). Оставшуюся воду использовали для флуоресцентного анализа на индукционном флуориметре ФЛ-304 (Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия) и получения пробы на содержание хлорофилла *a*. Пробу зоопланктона получали процеживанием 100 л воды через сеть Апштейна с ячейей 82 мкм, фиксировали формалином до концентрации 2–4 %. Фитоперифитон снимали щеткой с камней и гальки, изъятых в кювету с площади 1–3-х стальных рамок 10x10 см, после чего смывали в банку с небольшим количеством воды. В лаборатории кювету 10–15 мл фиксировали аналогично фитопланктону на счет. Оставшуюся пробу фитоперифитона использовали на флуоресцентный анализ и оценку содержания хлорофилла *a*. Пробы зообентоса отбирали в двукратной повторности из металлической рамки 40x40 см с помощью гидробиологического скребка с размером ячеей 213 мкм. В лаборатории пробы разбирали, выбирая пинцетом организмы в пенициллину со спиртом (финальная концентрация не менее 70 %).

Для определения валовой первичной продукции (ВПП) фитопланктона и фитоперифитона на каждой станции измеряли освещенность в области фотосинтетически активной радиации (ФАР) наземным сенсором LI-190 SA с регистрирующим устройством LI-COR 1400 (LI-COR Ltd., США), а также измеряли подводную ФАР погружным сенсором LI-193 SA и LI-192SA у поверхности и на глубинах от 0,4 до 1 м. Эвфотическая зона на станциях достигала дна. ВПП определяли флуоресцентным методом через измере-

ние с помощью флуориметра потенциальной фотосинтетической активности – относительной вариабельной флуоресценции планктона и перифитона (Gaevskii et al., 2000), детали изложены в работе (Kravchuk et al., 2021). Для определения содержания хлорофилла «а» воду (в среднем 500 мл) и суспензию фитоперифитона (100 мл), полученную разведением исходных проб в 4–60 раз, фильтровали через мембранные фильтры с размером пор 0,45 мкм (Владипор, Россия) с подложкой из суспензии $MgCO_3$. Экстракцию хлорофилла проводили в 90 % этаноле, концентрацию хлорофилла определяли спектрофотометрически по (Nusch, 1980), детали описаны в (Kravchuk et al., 2021).

Гидрохимический анализ проводили по общепринятым методикам, в частности аммонийный азот – по методу Несслера (ГОСТ 33045–2014), нитратный азот – переводом в нитритный (РД 52.24.380–2017), а нитритный – колориметрическим методом с использованием реактива Грисса (ГОСТ 33045–2014), общий и минеральный фосфор – фотометрическим методом (РД 52.24.387–2006, РД 52.24.382–2006). Пробы фитопланктона и фитоперифитона обрабатывали счетным методом в камере Фукса–Розенталя объемом 3,2 мкл. Размеры клеток определяли с помощью окуляр-микрометра. Сырую массу рассчитывали по объему клеток, приравнивая удельную массу к единице (Руководство..., 1992). Камеральную обработку проб зоопланктона проводили под инвертированным микроскопом Leica DM IL LED (Leica Microsystems GmbH, Германия) в осадочной камере Утермея, измеряя 10–30 экз. каждого вида/группы в квотах достаточного объема для подсчета 50–100 экз. массовых видов. Остаток пробы просматривали под бинокуляром для учета редких видов. Сырую массу рассчитывали по стандартным уравнениям

связи размера и массы (Кононова, Фефилова, 2018). Группы и виды макрозообентоса подсчитывали под биноклем, сырую массу определяли взвешиванием фиксированных в спирте животных на торсионных весах (тип WT) (Руководство..., 1992).

Статистический анализ проводили в программе Past или Excel, или онлайн в Интернете (<https://www.socscistatistics.com/tests/kolmogorov/default.aspx>; <https://www.socscistatistics.com/tests/mannwhitney/default2.aspx>; <https://medstatistic.ru/calculators/calcmann.html>), используя проверку нормальности по Колмогорову-Смирнову, однофакторный и двухфакторный дисперсионный анализ ANOVA, расчет достоверности различий средних по Стьюденту (при нормальном распределении вариант) или Манну-Уитни (при ненормальном распределении), расчет парных корреляций Пирсона.

Результаты

В воде Абаканской протоки в 2021 г., по сравнению с 2020 г., отмечен достоверный рост содержания нитритов (в среднем до 8 раз) на станциях 2 и 3, нитратов (в 11–27 раз) и общего фосфора (в 2,5–3,3 раза) на всех станциях (табл. 1). При сравнении станций максимальные средние концентрации форм азота и общего фосфора наблюдались в 2020 г. на ст. 4, а в 2021 г. как на ст. 3 (аммоний, нитрат), так и на ст. 4 (аммоний, нитрит, общий фосфор, табл. 1). Содержание растворенного кислорода и pH снизились в 2021 г., по сравнению с 2020 г., на фоновом участке (ст. 1), на ст. 3 pH достоверно возросла, температура воды достоверно снизилась на ст. 3 (в среднем на 6,1 °C) и 4 (на 3,9 °C) (табл. 1).

Валовая первичная продукция планктона протоки в 2021 г., по сравнению с 2020 г., возросла на ст. 2–4, но достоверный рост отмечен только на ст. 3 в связи с увеличением

концентрации хлорофилла «а» и потенциальной фотосинтетической активности микроводорослей. ВПП перифитона снизилась на ст. 1, 2, 4, достоверное снижение отмечено на ст. 1 (табл. 1). Следует отметить, что в течение периода исследования 2021 г. валовая первичная продукция перифитона варьировала в значительной степени (коэффициент вариации CV составлял от 76,3 % на ст. 3 до 178 % на ст. 1), по сравнению с 2020 г. (CV изменялся от 77 до 109 %). Период с 31 мая по 8 июля 2021 г. характеризовался низким содержанием хлорофилла «а» и низкой валовой первичной продукцией фитоперифитона. Рост концентрации хлорофилла «а» и ВПП перифитонных микроводорослей начался с 21 июля, достигнув максимальных значений на ст. 1–3 к 31 августа, на ст. 4 – к 8 августа.

Численность фитопланктона на зарегулированных станциях протоки (ст. 2–4) в 2021 г., по сравнению с 2020 г., возросла (рис. 3 А) в среднем в 8,8 (ст. 2) – 47,6 (ст. 3) раз, но из-за больших колебаний по датам (CV в течение сезона обследования на станциях 210–229 %) средние по годам на каждой станции не различались достоверно ($p > 0,05$). Однако биомасса фитопланктона в 2021 г. достоверно превышала таковую в 2020 г. на ст. 3 (табл. 2). Состав доминантов по биомассе также различался по годам: в 2021 г. было более выражено доминирование очень мелких центрических диатомей (диаметр клеток 3 мкм) в начале сезона, *Asterionella formosa* и других диатомовых – в середине, в июле в доминанты вышли динофитовые водоросли (*Gymnodinium* sp. и *Peridinium* sp.), а с середины августа – эвгленовые р. *Trachelomonas*, отсутствовавшие в 2020 г. (табл. 3). На фоновой речной ст. 1 в оба года численность и биомасса фитопланктона были низки (рис. 3 А, табл. 2).

В соотношении численности зоопланктона по годам (рис. 3 В) обнаружены те же тен-

Таблица 1. Сравнение (по критерию Стьюдента (*) или Манна-Уитни) средних за май-август значений ($\pm$ ошибка) гидрохимических (NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^- , P-PO_4^{3-} , P общ., O_2 , мг/л, pH) показателей и температуры (t, °C) воды, валовой первичной продукции фитопланктона (ВПП планкт., $\text{гO}_2/\text{м}^2\cdot\text{сут}$) и фитоперифитона (ВПП периф., $\text{гO}_2/\text{м}^2\cdot\text{сут}$) на ст. 1–4 в Абаканской протоке р. Енисей в 2020 и 2021 гг.

Table 1. Comparison (according to Student's *t*-test (*) or Mann-Whitney) of average values for May-August ($\pm$ standard error) of hydrochemical (NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^- , P-PO_4^{3-} , P total, O_2 , mg/L, pH) parameters and temperature (t, °C) of water, gross primary production of phytoplankton (GPP plankt., $\text{гO}_2/\text{м}^2\cdot\text{day}$) and phytoperiphyton (GPP periph., $\text{гO}_2/\text{м}^2\cdot\text{day}$) at locations 1–4 in the Abakanskaya anabranch of the Yenisei River in 2020 and 2021

Показатели	Станция 1		p	Станция 2		p
	2020	2021		2020	2021	
NH_4^+	0,199 $\pm$ 0,062	0,132 $\pm$ 0,021	>0,05	0,197 $\pm$ 0,049	0,143 $\pm$ 0,015	>0,05
NO_2^-	0,003 $\pm$ 0,001	0,004 $\pm$ 0,003	>0,05	0,005 $\pm$ 0,002	0,039 $\pm$ 0,007	<0,01
NO_3^-	0,031 $\pm$ 0,010	0,737 $\pm$ 0,099	<0,01	0,027 $\pm$ 0,012	0,733 $\pm$ 0,098	<0,01
P-PO_4^{3-}	0,004 $\pm$ 0,001	0,005 $\pm$ 0,0004	>0,05	0,002 $\pm$ 0,001	0,0014 $\pm$ 0,0001	>0,05
P общ.	0,008 $\pm$ 0,002	0,020 $\pm$ 0,003	<0,05	0,007 $\pm$ 0,002	0,020 $\pm$ 0,002	<0,05
O_2	14,40 $\pm$ 1,33	11,65 $\pm$ 0,34	<0,05*	11,50 $\pm$ 0,84	11,09 $\pm$ 0,57	>0,05*
pH	8,24 $\pm$ 0,04	7,88 $\pm$ 0,03	<0,01	8,24 $\pm$ 0,05	8,31 $\pm$ 0,08	>0,05
t	13,8 $\pm$ 0,9	12,4 $\pm$ 1,0	>0,05*	17,6 $\pm$ 1,8	19,0 $\pm$ 1,0	>0,05
ВПП планкт. $\text{гO}_2/\text{м}^2\cdot\text{сут}$	0,32 $\pm$ 0,06	0,25 $\pm$ 0,06	>0,05	1,63 $\pm$ 0,34	2,18 $\pm$ 0,55	>0,05
ВПП периф. $\text{гO}_2/\text{м}^2\cdot\text{сут}$	10,39 $\pm$ 3,27	2,39 $\pm$ 1,51	<0,05	6,87 $\pm$ 3,22	3,05 $\pm$ 1,60	>0,05
Показатели	Станция 3		p	Станция 4		p
	2020	2021		2020	2021	
NH_4^+	0,191 $\pm$ 0,041	0,157 $\pm$ 0,017	>0,05	0,295 $\pm$ 0,142	0,157 $\pm$ 0,011	>0,05
NO_2^-	0,005 $\pm$ 0,001	0,040 $\pm$ 0,009	<0,01	0,016 $\pm$ 0,007	0,043 $\pm$ 0,010	>0,05
NO_3^-	0,047 $\pm$ 0,012	1,013 $\pm$ 0,066	<0,01	0,081 $\pm$ 0,018	0,894 $\pm$ 0,101	<0,01
P-PO_4^{3-}	0,005 $\pm$ 0,002	0,0027 $\pm$ 0,0005	>0,05	0,003 $\pm$ 0,001	0,0025 $\pm$ 0,0004	>0,05
P общ.	0,010 $\pm$ 0,003	0,0260 $\pm$ 0,0013	<0,01	0,011 $\pm$ 0,003	0,0362 $\pm$ 0,0071	<0,01
O_2	9,03 $\pm$ 0,38	10,44 $\pm$ 0,52	>0,05*	9,90 $\pm$ 0,52	11,25 $\pm$ 0,56	>0,05*
pH	7,94 $\pm$ 0,04	8,21 $\pm$ 0,11	<0,05	8,23 $\pm$ 0,15	8,21 $\pm$ 0,09	>0,05
t	26,8 $\pm$ 0,8	20,7 $\pm$ 1,8	<0,05*	23,9 $\pm$ 0,5	20,0 $\pm$ 1,2	<0,05*
ВПП планкт. $\text{гO}_2/\text{м}^2\cdot\text{сут}$	0,12 $\pm$ 0,04	2,73 $\pm$ 0,74	<0,01	1,07 $\pm$ 0,41	3,76 $\pm$ 2,18	>0,05
ВПП периф. $\text{гO}_2/\text{м}^2\cdot\text{сут}$	2,45 $\pm$ 0,82	2,55 $\pm$ 0,69	>0,05	20,61 $\pm$ 9,23	6,96 $\pm$ 3,62	>0,05

денции, что и в фитопланктоне, но средние в 2021 г. были достоверно выше, чем в 2020 г., не только на ст. 3 (по критерию Стьюдента $p = 0,019$), но и на ст. 4 (по критерию Манна-Уитни $p < 0,05$); то же и в биомассе зоопланктона (табл. 2). В конце июня (23.06) концентрация зоопланктона за счет массового развития крупной коловратки *Asplanchna priodonta* достигала огромных величин – 3993000 экз./м³ и 122453 мг/м³, судя по содержимому желуд-

ков эти коловратки потребляли крупные диатомовые водоросли, в частности, астерионеллу. В 2021 г., по сравнению с 2020 г., на ст. 2–4 было выражено доминирование *A. priodonta*, в составе доминантов по биомассе появились виды р. *Polyarthra*, циклопы *Mesocyclops leuckarti* и *Thermocyclops crassus*; а на фоновой речной ст. 1 – виды *Eudiaptomus graciloides*, *Heteroscope borealis* (табл. 4). Следует отметить появление в 2021 г. впервые в протоке коловра-

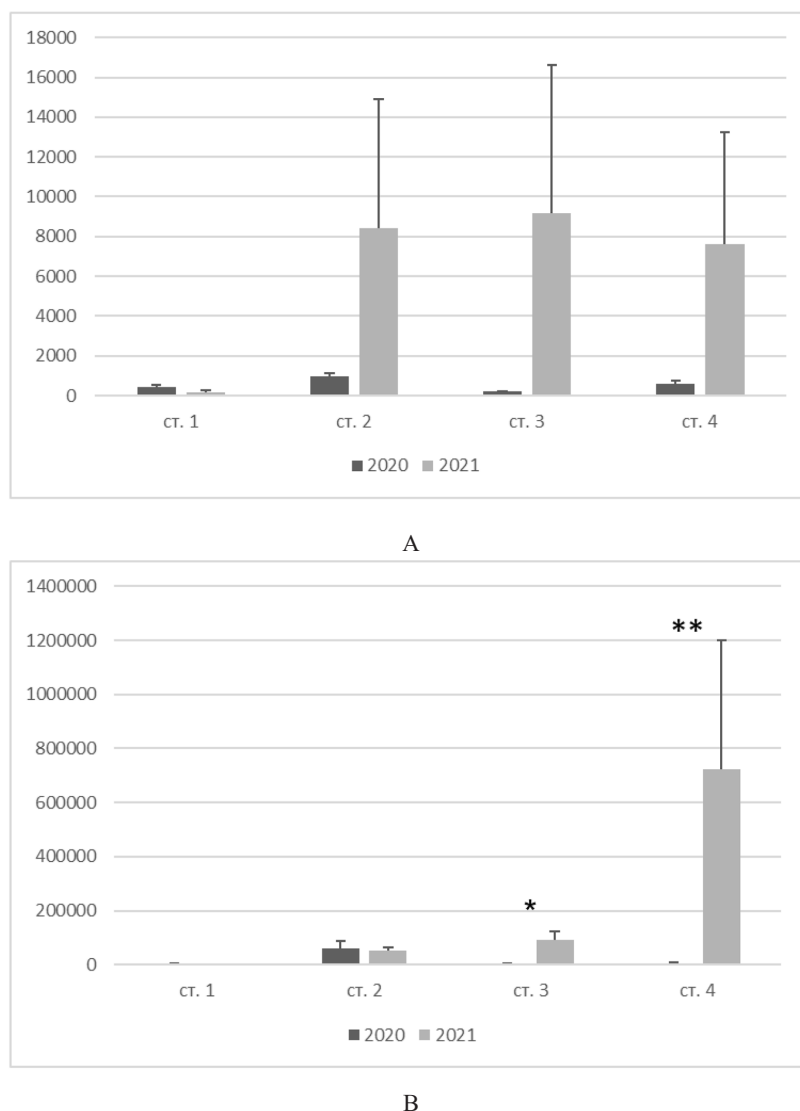


Рис. 3. Средняя за период май-август численность фитопланктона (А, тыс. кл./л) и зоопланктона (В, экз./м³) на станциях Абаканской протоки р. Енисей в 2020 и 2021 гг.; * – $p < 0,05$, ** – $p < 0,01$

Fig. 3. The average abundance of phytoplankton (A, thousand cells/L) and zooplankton (B, ind./m³) at the locations of the Abakanskaya anabranch of the Yenisei River for the period of May-August in 2020 and 2021; * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$

ток *Pompholix complanata* Gosse (на ст. 3 и 4) и *Brachionus calyciflorus* Pallas (на ст. 2–4).

В распределении средней численности фитоперифитона по годам наблюдалась обратная тенденция – понижение в 2021 г., по сравнению с 2020 г., на всех станциях, достоверно на фоновой ст. 1 (рис. 4 А). В 2021 г. были выражены изменения по датам: CV со-

ставлял 100 (ст. 3) – 215 % (ст. 2), численность фитоперифитона постепенно увеличивалась, достигая максимума в августе (ст. 2 и 4) или уже в конце июня (ст. 3). В 2021 г., по сравнению с предыдущим годом, было менее выражено доминирование спирогиры и *Cymbella ventricosa*, в составе доминантов появились другие виды диатомовых (рр. *Achnanthes*,

Таблица 2. Средние за май-август биомассы (мг/м³ для фито- и зоопланктона, г/м² для фитоперифитона и макрозообентоса) в 2020 и 2021 гг. и их различия (жирным шрифтом выделены уровни значимости $p < 0,05$, ** по критерию Манна-Уитни) по годам в Абаканской протоке р. Енисей

Table 2. Average biomass for May-August (mg/m³ of phyto- and zooplankton, g/m² of phytoperiphyton and macrozoobenthos) in 2020 and 2021 and their differences (significance levels $p < 0.05$ in bold, ** according to the Mann-Whitney test) in the Abakanskaya anabranch of the Yenisei River

Сообщество	Станция	Год		Критерий Стьюдента	p
		2020 (5–6 дат)	2021 (8 дат)		
Фитопланктон	1	813,2 ± 127,7	601,1 ± 214,0	0,85	0,413
	2	871,7 ± 299,5	758,5 ± 155,0	0,34	0,744
	3	419,5 ± 111,5	1109,1 ± 288,8	2,23	0,048
	4	1036,0 ± 310,2	2133,8 ± 788,6	1,3	0,222
Зоопланктон	1	16,0 ± 5,7	18,4 ± 10,4	0,20	0,842
	2	454,3 ± 236,4	547,3 ± 173,4	0,32	0,758
	3	37,6 ± 15,5	861,5 ± 257,9	3,19	0,009
	4	102,7 ± 58,0	17839,6 ± 15016,4	1,18	**<0,05
Фитоперифитон	1	30,48 ± 13,71	4,71 ± 2,80	1,84	0,093
	2	7,29 ± 3,04	31,65 ± 29,45	0,82	0,430
	3	1,83 ± 0,78	3,99 ± 1,56	1,24	0,242
	4	38,69 ± 29,1	5,41 ± 2,84	1,14	0,279
Макрозообентос	1	5,56 ± 1,15	1,48 ± 0,55	3,20	0,008
	2	3,01 ± 1,51	0,43 ± 0,25	1,69	**<0,05
	3	0,57 ± 0,17	0,59 ± 0,16	0,09	0,933
	4	2,03 ± 0,61	0,56 ± 0,19	2,3	0,042

Cymbella, *Fragillaria* и др.) и десмидиевых (*Closterium acerosum*) (табл. 5). Тем не менее на ст. 2–4 к концу сезона (31.08) биомасса *Spirogyra* sp. составляла 50–90 % общей биомассы перифитона.

Аналогичная тенденция наблюдалась в распределении по годам количества макрозообентоса: в 2021 г., по сравнению с 2020 г., численность была достоверно ниже на ст. 1 и 3, а биомасса – на всех станциях, кроме 3 (рис. 4 В, табл. 2); количественные показатели достигали максимума в августе. В составе доминантов зарегулированной протоки в 2021 г., по сравнению с 2020 г., более выражено присутствие личинок хирономид (*Chironomus* sp., *Cladotanytarsus* gr. *mancus*, *Cricotopus* gr. *silvestris*, *Smittia aquatilis* и др.), пиявок, снизилась частота доминирования

брюхоногих моллюсков, сменился состав доминантов олигохет (табл. 6). На речной ст. 1 в оба года доминировали амфиподы, а в 2021 г. в состав доминантов попали и веснянки (табл. 6).

Коэффициенты корреляции численности фито- и зоопланктона (для зоопланктона – со сдвигом на одну дату съемки) на ст. 4 с уровнем воды в реке Енисей (табл. 7) были положительными и достоверными в 2021 г., в отличие от предыдущего года, когда фитопланктон коррелировал с уровнем слабо положительно, а зоопланктон – сильно отрицательно. Численность донных сообществ (для зообентоса – со сдвигом на одну дату) на ст. 4 была отрицательно или слабо связана с уровнем воды. С температурой воды на ст. 4 связь численностей биоты была отрицательная или

Таблица 3. Доминант и субдоминант в биомассе фитопланктона Абаканской протоки р. Енисей в 2020 и 2021 гг. 1–6 – количество дат, когда вид был первым (доминантом) или вторым (субдоминантом) по биомассе; не включены виды, бывшие субдоминантом единожды

Table 3. Dominant and subdominant in the biomass of phytoplankton of the Abakanskaya anabranch of the Yenisei River in 2020 and 2021. The numbers 1–6 indicate the number of dates when the species was the first (dominant) or second (subdominant) in terms of biomass; species that were subdominant once are not included

Вид, группа	2020				2021			
	ст. 1	ст. 2	ст. 3	ст. 4	ст. 1	ст. 2	ст. 3	ст. 4
Bacillariophyta								
<i>Asterionella formosa</i> Hass.					1	1	1	
Centricaceae			2			3	1	2
<i>Cocconeis pediculus</i> Ehr.			1	1	1			
<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kutz.	1		1					
<i>Cymatopleura solea</i> (Breb.) W. Sm.	1		1	1				
<i>Cymbella cistula</i> (Hemp.) Grun.					1			
<i>Cymbella lanceolata</i> (Ehr.) V.H.	1			1				
<i>Cymbella stuxbergii</i> Cl.	1						1	
<i>Cymbella ventricosa</i> Kutz.			2	1				
<i>Diatoma hiemale</i> var. <i>mesodon</i> (Her.) Grun.					1			
<i>Didymosphenia geminata</i> (Lyngb.) M. Schm.	1		1		3			
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitt.			1					
<i>Melosira islandica</i> O. Müll.		1	1				1	1
<i>Melosira varians</i> Ag.	4			1	2	1	2	2
<i>Navicula radiosa</i> Kutz.			1					1
<i>Opephora martyi</i> Herib.					2			
<i>Synedra acus</i> Kutz.	1	1	1	1	1	6	1	
<i>Synedra ulna</i> var. <i>contracta</i> <i>S. ulna</i> (Nitzsch) Ehr.	1			1			1	
<i>Synedra</i> sp.						1		1
Charophyta								
<i>Spirogyra</i> sp.		1		2				
Chlorophyta								
<i>Chlamidomonas</i> sp.					1		1	
<i>Ulotrix zonata</i> Kutz.	1							
Euglenophyta								
<i>Trachelomonas hispida</i> (Petry) Stein emend. Defl.					1	1		
<i>Trachelomonas volvocina</i> Ehr.					1		1	
Dinophyta								
<i>Gymnodinium</i> sp.								4
<i>Peridinium</i> sp.						2	5	4
Cryptophyta								
<i>Cryptomonas erosa</i> Ehr.		1						
Chrysophyceae								
<i>Dinobryon divergens</i> Imhof.		2				1	1	
<i>D. sociale</i> var. <i>stipitatum</i> (Stein) Lemm.		2						
Общее число таксонов	51	31	39	49	43	40	43	39

Таблица 4. Доминант и субдоминант в биомассе зоопланктона Абаканской протоки р. Енисей в 2020 и 2021 гг. 1–8 – количество дат, когда вид был первым (доминантом) или вторым (субдоминантом) по биомассе

Table 4. Dominant and subdominant in the zooplankton biomass of the Abakanskaya anabranch of the Yenisei River in 2020 and 2021. The numbers 1–8 indicate the number of dates when the species was the first (dominant) or second (subdominant) in terms of biomass

Вид, группа	2020				2021			
	ст. 1	ст. 2	ст. 3	ст. 4	ст. 1	ст. 2	ст. 3	ст. 4
Copepoda:								
<i>Hetercope borealis</i> (Fischer)					2			
<i>Eudiaptomus graciloides</i> (Lilljeborg)					2			
Науплии Copepoda	2				1			2
Копеподиты Cyclopoida	3	2	3	2	2	1		1
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer)				1	1			
<i>Cyclops kolensis</i> Lilljeborg					2			
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer)						1		
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus)						4	4	1
Harpacticoida					2			
<i>Harpacticella inopinata</i> G. O. Sars	1				1			
Cladocera:								
<i>Sida crystallina</i> O. F. Müller emend. Korovchinsky								1
<i>Macrothrix laticornis</i> (Jurine)	2		1					
<i>Bosmina longirostris</i> (O. F. Müller)	1	2	1	4	1		2	3
<i>Alona quadrangularis</i> (O. F. Müller)					1			
<i>Alonella nana</i> (Baird)		2						
<i>Chydorus</i> cf. <i>sphaericus</i> (O. F. Müller)	1							
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch)	2							
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus)				2		1	1	
Rotifera:								
<i>Polyarthra</i> spp.						1	1	1
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse		3	6	3		8	8	7
<i>Notholca squamula</i> (Müller)					1			
<i>Keratella quadrata</i> (Müller)			1	1				
<i>Collotheca pelagica</i> (Rousselet, 1893)		1						
Общее число таксонов	39	46	39	50	33	50	57	56

слабая в оба года за исключением фитоперифитона в 2021 г. с достоверной положительной корреляцией (табл. 7).

Обсуждение

Средние по четырем станциям величины количественных характеристик биоты Аба-

канской протоки в 2018–2019 гг. (по Kravchuk et al., 2021) достоверно не отличались от таковых в 2020 г. (рис. 5), т.е. уровень развития биоты в 2020 г. был таким же, как в предыдущие годы. И гидрологические условия 2020 г. можно считать фоновыми, как и в два предыдущих года, с обычным водным режимом,

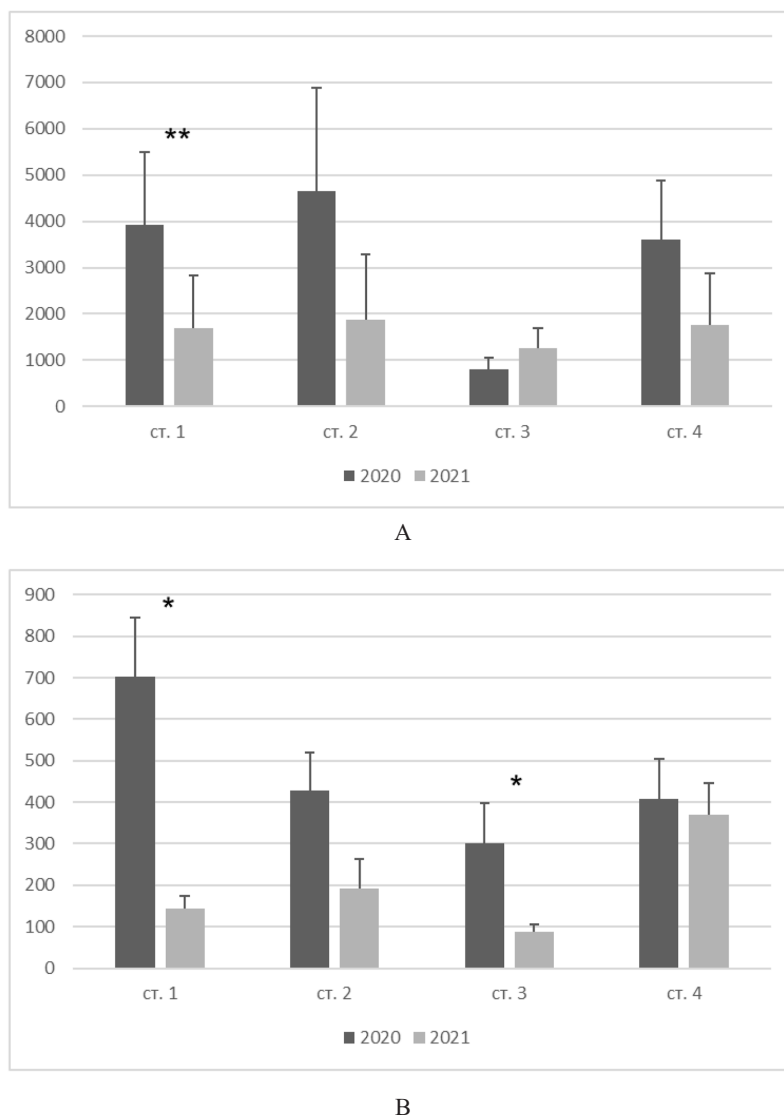


Рис. 4. Средняя за период май-август численность фитоперифитона (А, млн.кл./м²) и макрозообентоса (В, экз/м²) на станциях Абаканской протоки р. Енисей в 2020 и 2021 гг.; * – $p < 0,05$, ** – $p < 0,01$

Fig. 4. Average abundance of phytoplankton (A, million cells/m²) and macrozoobenthos (B, ind./m²) for the period of May-August at the locations of the Abakanskaya anabranch of the Yenisei River in 2020 and 2021; * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$

с небольшими колебаниями уровня воды в протоке в течение вегетационного сезона (рис. 2).

Согласно полученным данным в 2021 г., по сравнению с 2020 г., на зарегулированном участке протоки значительно увеличились численность и биомасса фито- и зоопланктона, возросла первичная продукция планкто-

на, а аналогичные показатели фитоперифитона и зообентоса, напротив, снизились. При этом количество такого биогена, как нитрат-ион, а также общего фосфора в воде увеличилось на всех станциях протоки, в том числе и на фоновой – речной, относящейся к нижнему бьефу Красноярской ГЭС. Очевидно, в многоводный 2021 г. приходящая в протоку

Таблица 5. Доминант и субдоминант в биомассе фитоперифитона Абаканской протоки р. Енисей в 2020 и 2021 гг. 1–5 – количество дат, когда вид был первым (доминантом) или вторым (субдоминантом) по биомассе; не включены виды, бывшие субдоминантом единожды

Table 5. Dominant and subdominant in the phytoperiphyton biomass of the Abakanskaya anabranch of the Yenisei River in 2020 and 2021. The numbers 1–5 indicate the number of dates when the species was the first (dominant) or second (subdominant) in terms of biomass; species that were subdominant once are not included

Вид, группа	2020				2021			
	ст. 1	ст. 2	ст. 3	ст. 4	ст. 1	ст. 2	ст. 3	ст. 4
Cyanophyta								
<i>Oscillatoria limosa</i> Ag.		1						1
Bacillariophyta								
<i>Achnanthes lanceolata</i> (Breb.) Grun.		1	1			1		1
<i>Achnanthes</i> sp. Bory					1	2		
<i>Cocconeis pediculus</i> Ehr.	1		1	1	2			
<i>Cymatopleura solea</i> (Breb.) W. Sm.								2
<i>Cymbella cistula</i> (Hemp.) Grun.		1						
<i>Cymbella stuxbergii</i> Cl.		1		1	1		2	
<i>Cymbella tumida</i> (Breb.) V.H.							1	1
<i>Cymbella ventricosa</i> Kutz.	1	1	5	3	1	2	1	1
<i>Diatoma elongatum</i> (Lyngb.) Ag.					1	1		
<i>Didymosphenia geminata</i> (Lyngb.) M. Schm.	1		1					
<i>Fragilaria capucina</i> Desm.								1
<i>Fragilaria</i> sp. Lyngb.					2			
<i>Aulacoseira undulata</i> (Ehr.) Kutz.								1
<i>Melosira varians</i> Ag.			1	2		1	2	1
<i>Navicula menisculus</i> Schum.							1	
<i>Navicula radiosa</i> Kutz.	1				1	1		1
<i>Navicula</i> sp. Bory					1			
<i>Nitzschia palea</i> (Kutz.) W. Sm.						1	1	
<i>Pinnularia</i> sp. Ehr								1
<i>Synedra ulna</i> (Nitzsch) Ehr.	2	2			1		3	
Charophyta								
<i>Closterium acerosum</i> (Schr.) Ehr.					1			1
<i>Spirogyra</i> sp. Lyngb.						1	1	1
<i>Spirogyra</i> sp. Lyngb. 96–20 µm	2	1	2	5		2	1	1
Chlorophyta								
<i>Ulothrix zonata</i> Kutz.	3	1			1	2		
<i>Mougeotia</i> sp. Ag.		1	1		1	1	1	
<i>Stigeoclonium tenue</i> Kutz.	1				1	1		
Общее число таксонов	41	37	34	29	43	40	56	43

Таблица 6. Доминант и субдоминант в биомассе макрозообентоса Абаканской протоки р. Енисей в 2020 и 2021 гг. 1–7 – количество дат, когда вид был первым (доминантом) или вторым (субдоминантом) по биомассе

Table 6. Dominant and subdominant in the biomass of macrozoobenthos of the Abakanskaya anabranch of the Yenisei River in 2020 and 2021. The numbers 1–7 indicate the number of dates when the species was the first (dominant) or second (subdominant) in terms of biomass

Вид, группа	2020				2021			
	ст. 1	ст. 2	ст. 3	ст. 4	ст. 1	ст. 2	ст. 3	ст. 4
Amphipoda (Амфиподы)								
<i>Eulimnogammarus cyaneus</i> Dub.					1			
<i>Eulimnogammarus viridis</i> Dub.	5				7	2		
<i>Gmelinoides fasciatus</i> Stebbing	3	4		1	5	2	2	1
Oligochaeta (Олигохеты)								
<i>Eiseniella tetraedra</i> Savigny	4				1	1		
<i>Enchytraeus</i> sp.								2
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparede			4					
<i>Stylodrilus herringianus</i> Claparede						1	2	
<i>Tubifex tubifex</i> O. F. Muller		2						
Hirudinea (Пиявки)								
<i>Glossiphonia (G.) complanata</i> L.				1				
<i>Helobdella stagnalis</i> Linne		1					2	
<i>Herpobdella octoculata</i> Linne			2	2		3	6	
Chironomidae (Хирономиды)								
<i>Ablabesmyia</i> gr. <i>monilis</i> Linne						1		
<i>Endochironomus albipennis</i> Meigen		1						
<i>Chironomus</i> sp.			1			1		6
<i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>mancus</i>								2
<i>Cricotopus</i> gr. <i>silvestris</i>						1		1
<i>Cryptochironomus defectus</i> Kieffer				1				
<i>Smittia aquatilis</i> Goethebuer								2
<i>Procladius choreus</i> Meigen								1
<i>Psectrocladius delatoris</i> Zelentsow								1
Trichoptera (Ручейники)								
<i>Mystacides bifidus</i> Martynov			1					
Ephemeroptera (Поденки)								
<i>Caenis miliaria</i> Tshernova				1		1	1	
Plecoptera (Веснянки)								
<i>Alloperla</i> sp.					1			
<i>Isoperla asiatica</i> Rauser					1			
Mollusca (Моллюски)								
<i>Lymnaea ovata</i> Draparnaud		2	3	4		1	3	
<i>Physa acuta</i> Draparnaud				1				
<i>Valvata ambigua</i> Westerlund				1				
<i>Valvata piscinalis</i> O. F. Muller			1					
Общее число таксонов	40	31	22	41	25	40	24	40

Таблица 7. Коэффициенты корреляции численности (N и N-lag) на ст. 4 Абаканской протоки с уровнем воды в р. Енисей по гидропосту «г. Красноярск» и с температурой воды на станции в вегетационные сезоны 2020 и 2021 гг.

Table 7. Correlation coefficients of abundance (N and N-lag) at location 4 of the Abakanskaya anabranch with the water level in the Yenisei River at the gauging station “City of Krasnoyarsk” and with the water temperature at the location in the growing seasons of 2020 and 2021

Показатели	Уровень		Температура воды	
	2020 г.	2021 г.	2020 г.	2021 г.
Фитопланктон, N	0,24	0,73	-0,03	-0,37
Зоопланктон, N-lag	-0,68	0,74	-0,58	-0,33
Фитоперифитон, N	-0,88	-0,49	-0,72	0,58
Макрозообентос, N-lag	-0,64	0,10	-0,75	0,36

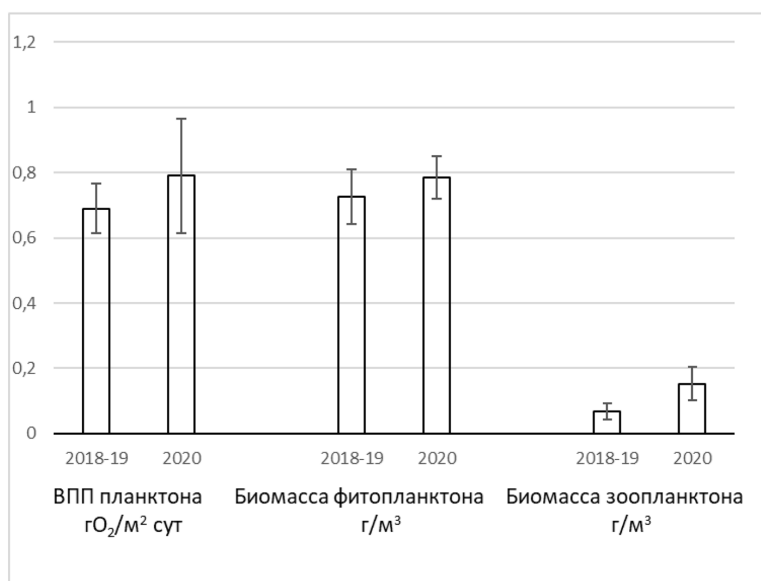
Примечание. N-lag – численность в следующую дату съемки; достоверные коэффициенты ($p < 0,05$) выделены жирным шрифтом.

вода содержала больше биогенов и организмов (например, зоопланктеров *Eudiaptomus graciloides* и др. из водохранилища), чем в обычный 2020 г., так как вода из Красноярского водохранилища почти половину сезона 2021 г. исследования поступала не только из гипolimниона, но и из эпилимниона, которая в самом водохранилище при форсированном уровне могла содержать большее количество биогенов и органических веществ, вымываемых из «летовавших» не один год почв берегов водохранилища. Известно, что чем больше время летования, тем больше эвтрофирующий эффект от затопленных почв (Водохранилища и их воздействие..., 1986).

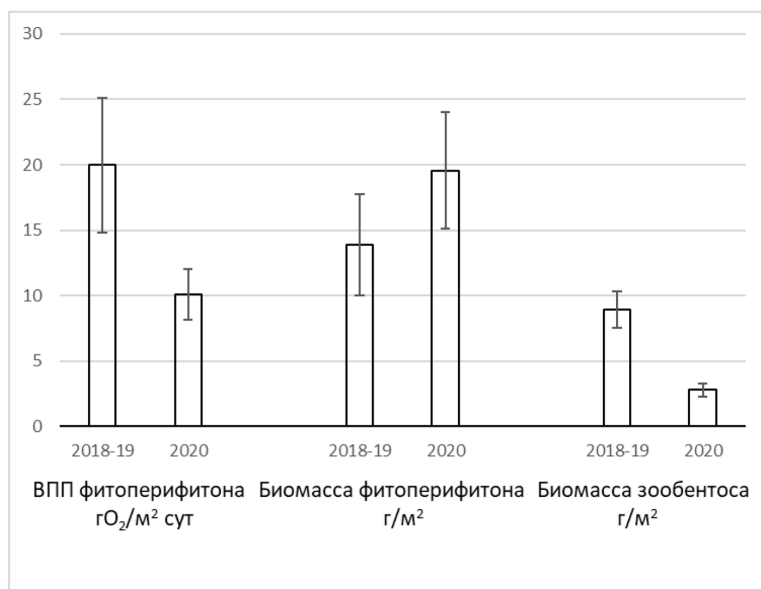
Эта вода из водохранилища с повышенным количеством питательных веществ поступала в протоку снизу (со стороны ст. 4), заливала песчано-травянистый пляж и берега до самой дороги, с которых происходило вымывание биогенных и органических веществ, и таким образом дополнительно обогащалась детритом, органическими веществами и биогенами. Они стимулировали развитие планктона в сравнительно малоподвижной воде протоки. О поступлении дополнительных питательных веществ (биогенов и органики) в 2021 г. может свидетельствовать появление

в доминантах фитопланктона эвгленовых, динофитовых, мелких диатомовых водорослей, наряду с крупными диатомеями, очевидно, составивших основу питания зоопланктона и обусловивших его пики. В реках умеренного пояса «цветущими» таксонами часто являются мелкие центрические диатомовые водоросли (Chételat et al., 2006). Индикаторами наличия органических веществ являются также коловратки рода *Brachionus*, в частности, альфа-мезосапроб *Brachionus calyciflorus*, впервые отмеченный в зарегулированной части протоки в 2021 г. Доминирующая в протоке *Asplanchna priodonta* – всеядная коловратка, приспособляющая свой рацион к окружающей среде, т.е. питающаяся водорослями при их массовом развитии (Karpes et al., 2000; Oganjan et al., 2013), способная достигать значительных величин в водоемах и водотоках с высоким уровнем трофии (Лазарева и др., 2007; Fefilova, 2011), в том числе в формирующихся водохранилищах (Шевелева, 2021).

Средняя за сезон биомасса фитопланктона на ст. 4 в 2021 г., по сравнению с предыдущим годом, возросла в 2,1 раза, а зоопланктона – в 173,7 раз! Подобные «вспышки трофии» (Цееб, 1978) или «вспышки развития» (Ду-



A



B

Рис. 5. Средние по станциям 1–4 характеристики структуры и функционирования биоты в Абаканской протоке р. Енисей за период май-август 2018–2019 гг. и 2020 г., различия средних между годами не достоверны ($p > 0,05$) (в 2018–2019 гг. биомасса фитоперифитона без учета спирогиры)

Fig. 5. Average characteristics of the structure and functioning of the biota for locations 1–4 in the Abakanskaya anabranch of the Yenisei River for the period of May–August 2018–2019 and 2020; differences in means between years are not significant ($p > 0.05$) (in 2018–2019, the biomass of phytoperiphyton excluding *Spirogyra*)

бовская, 2009) планктона известны в первые годы формирования водохранилищ в их верхних частях, а также в зонах подпора притоков, при замедлении течения (до $\sim 0,2$ м/с), в зонах осаждения взвесей (Водохранилища и их воздействие..., 1986; Krylov, 2020; Mineeva et al., 2022). Чем больше площадь залитой суши, тем сильнее вспышка трофии (Цееб, 1978; Водохранилища и их воздействие..., 1986). Чем выше плотина, тем больше обилие лимнического планктона, по сравнению с рекой (Sługocki et al., 2021). Максимальное разнообразие и обилие бактерио- и зоопланктона в зоне подпора отмечены в устьевой области притока равнинного водохранилища (Krylov et al., 2010; Bolotov et al., 2014). То есть в этих участках имеет место «краевой эффект» (Дубовская, 2009; Krylov et al., 2010), по наличию которого можно определить как экотон зону подпора реки (Krylov et al., 2010; Bolotov et al., 2014) или участок на границе, например, затопленного русла Волги и Главного плеса Рыбинского водохранилища (Mineeva, 2021). Такой зоной можно считать и нижнюю часть Абаканской протоки в 2021 г. Очевидно, вымываемые из затопленных грунтов и растительности биогенные элементы и растворенное органическое вещество, а также детрит способствуют развитию в протоке не только фито-, но и бактериопланктона, в связи с чем «вспышка» зоопланктона как потребителя последних более выражена, чем таковая фитопланктона. Это наблюдается во многих водохранилищах (Водохранилища и их воздействие..., 1986) или устьевых областях их притоков (Bolotov et al., 2014).

В связи с вышесказанным именно уровень воды оказывается определяющим развитие планктона фактором в нижней части зарегулированной протоки в 2021 г., о чем свидетельствуют высокие и достоверные коэффициенты корреляции численности

фито- и зоопланктона с ним. Температура воды в 2021 г., по сравнению с 2020 г., в зарегулированной части протоки была гораздо ниже и не могла обуславливать наблюдаемую вспышку развития планктона, что подтверждают недостоверные отрицательные коэффициенты корреляции первой с численностью планктона. Впрочем, и в 2020 г. численность планктона в нижней части протоки слабо или отрицательно коррелировала с температурой, что можно связать с низкой вариабельностью сравнительно высокой температуры здесь в этот год (на ст. 4 $22,5\text{--}26,3$ °C в 2020 г. против $15,1\text{--}24,7$ °C в 2021 г.).

В сформировавшихся водохранилищах развитие планктона обычно отрицательно связано с водностью года, например, с суммарным объемом притока вод за май-октябрь (Mineeva et al., 2022) или притоком воды ливней во влажный сезон (Zhou et al., 2008), в связи с разбавляющим эффектом бедных речных вод и увеличением мутности (Водохранилища и их воздействие..., 1986). Однако в случае с Абаканской протокой в 2021 г. высокая водность Енисея и соответствующий высокий уровень воды в Красноярском водохранилище и в реке ниже оказывают эвтрофирующее влияние за счет затопления долгое время «летовавших» берегов водохранилища, реки и протоки, и поступления с них детрита, органики и биогенов. Основным фактором, позволившим оказать вышеназванный эвтрофирующий эффект, является длительное время удерживания высокого уровня (максимальный уровень на отметках 400–450 см держался около 20 дней, а высокий уровень выше 300 см – полтора месяца – рис. 2). Важность увеличения времени удерживания воды в участках водоема или водотока (и соответствующего уменьшения их проточности) для развития планктона, особенно зоопланктона, подчеркивается в литературе (Водохранили-

ща и их воздействие..., 1986; Baranyi et al., 2002; Chételat et al., 2006; Zhou et al., 2008; Czerniawski, Sługocki, 2018; Wang et al., 2018). Например, ракообразный зоопланктон развивался в пойменных водоемах р. Дунай через 10 дней и достигал пика через 20 дней после их заполнения (Baranyi et al., 2002). И для развития фитоперифитона гидрологический режим важен так же, как и биогены (Biggs, Close, 1989; Tonkin et al., 2009).

Однако стоит отметить, что увеличение содержания биогенов в воде на ст. 3 и 4, по сравнению с фоновым участком (ст. 1), является тенденцией, которая была обнаружена в предыдущих исследованиях (Kravchuk et al., 2021; Anishchenko et al., 2023) и которая сохраняется также в 2021 г. Иными словами, степень эвтрофирования этих участков увеличивается в форме многолетнего тренда и объяснять этот тренд только следствием высокого уровня воды недостаточно. Существует предположение, что увеличение содержания биогенных веществ (форм азота, общего фосфора, калия) является прямым следствием деятельности расположенного между ст. 3 и 4 садкового рыбоводного хозяйства (Anishchenko et al., 2023). Отсутствие стокового течения, доминирование ветровых течений и разнонаправленной циркуляции воды в протоке (Kravchuk et al., 2021) приводит к приносу вышеназванных биогенов (или их предшественников) от садков с рыбой то к ст. 4, то к ст. 3, что объясняет повышение их концентраций на обеих станциях, по сравнению с фоновой, и высокую ошибку средних значений (NH_4 , NO_2 , Р общ. на рис. 2 у (Kravchuk et al., 2021); здесь табл. 1). Кроме того, отмеченная в работе (Kravchuk et al., 2021, рис. 9) тенденция к увеличению во всей зарегулированной протоке (ст. 2–4), по сравнению с рекой (ст. 1), количества азота, связанного в биомассе перифитона, метафитон-

ных матов и высшей водной растительности, может свидетельствовать о наличии внутренней биогенной нагрузки из донных отложений, накопленных в предыдущие годы.

В зарегулированной протоке не доминируют цианопрокариоты, в отличие от водохранилищ, где эвтрофирующий эффект затопления почв и замедления течения проявляется именно в чрезмерном развитии цианопрокариот (Водохранилища и их воздействие..., 1986; Wang et al., 2018). Это связано отчасти с тем, что мелководность протоки способствует развитию конкурентов цианопрокариот – макрофитов и фитоперифитона, в том числе видов р. *Spirogyra* (Kravchuk et al., 2021). В результате затопления поймы протоки сообщества литорального фитоперифитона и зообентоса формируются на свежеслитых грунтах заново, поэтому, в отличие от планктона, в 2021 г. их количественные показатели ниже, чем в 2020 г. Коэффициенты корреляции показывают, что фитоперифитон в нижней части протоки ожидаемо развивается по мере падения уровня и увеличения прогрева воды. К концу сезона спирогира опять доминирует в биомассе фитоперифитона, как и в предыдущие годы (Kravchuk et al., 2021; Отчет..., 2021). Следует отметить, что в отдельные даты в июне, а также 21 июля и 4 августа 2021 г. *Spirogyra* sp. присутствовала в толще воды, несмотря на ее отсутствие в пробах перифитона прибрежной зоны. Мы предполагаем, что рост спирогиры начался в глубоководной части протоки в условиях низкой турбулентности (Gladyshev, Gubelit, 2019), и только в период ее максимального развития и снижения уровня воды она появилась в прибрежном перифитоне на глубинах менее 0,5 м. Для мелководий многих водохранилищ характерно массовое появление нитчатых водорослей среди затопленной наземной растительности, последняя служит субстратом для

прикрепления и, наряду с залитыми почвами, источником биогенных веществ при отмирании (Водохранилища и их воздействие..., 1986). Продукция нитчаток может быть очень высока (Водохранилища и их воздействие..., 1986), в Абаканской протоке первичная продукция фитоперифитона даже в многоводный 2021 г. на большинстве станций была в той или иной степени выше, чем ВПП фитопланктона. В 2018–2019 гг. в целом на всех станциях ВПП фитоперифитона на порядок превышала ВПП фитопланктона (Kravchuk et al., 2021).

Высшая водная растительность в 2021 г. развивалась слабо, растительно-водорослевые маты на поверхности воды с комками метафитона не образовывались (Отчет..., 2021). Причинами слабого формирования макрофитов, очевидно, были высокий уровень воды значительную часть сезона, экскаваторные работы в предыдущем году (с августа 2020 г.) по расширению, выравниванию и углублению ложа протоки в районе ст. 2 и 3. Кроме того, в августе 2020 г. проводились выкосы подводной растительности специальной техникой в районе ст. 3 и 4. В связи с этими обстоятельствами отборы проб макрофитов в 2020–2021 гг., по сравнению с 2018–2019 гг. (Kravchuk et al., 2021), были более фрагментарны и эти данные здесь не обсуждаются.

Аналогично фитоперифитону, литоральный макрозообентос развился на свежезалитых грунтах к концу сезона, поэтому его количественные показатели в 2021 г. были ниже таковых в 2020 г. Формирующиеся сообщества состояли в основном из хирономид и олигохет, причем мотыль (хирономиды р. *Chironomus*) преимущественно доминировал в зарегулированной части протоки в 2021 г. (табл. 6). Это соответствует известным данным о формировании бентоса водохранилищ: выраженной хирономидной («мотылевой»)

стадией в начале заселения залитых зарослей растительностью больших площадей – источников легкоусвояемого детрита, затем обилие олигохет (Цееб, 1978; Водохранилища и их воздействие..., 1986; Скальская и др., 2005). В условиях варьирующего расхода и уровня воды в реке хирономиды, являясь ранними колонизаторами, заселяют одними из первых вновь затопленную литораль, и, например, через 48 дней их количество может сравняться с таковым в глубоких неосушаемых участках (Kjærstad et al., 2018). В этих условиях олигохеты всегда остаются доминирующим таксоном на мелководьях (Kjærstad et al., 2018).

Заключение

Если в 2018–2019 гг. основным фактором, определяющим облик экосистемы Абаканской протоки, явилось отсутствие стокового течения в зарегулированной части протоки, приведшее к формированию лентических вместо лотических сообществ и нивелировавшее специфические проявления антропогенных факторов на отдельных участках (Kravchuk et al., 2021), то в 2021 г. таким фактором выступил сохраняющийся полтора месяца высокий уровень воды в р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС, оказавший эвтрофирующий эффект на экосистему протоки за счет вымывания органических и биогенных веществ из затопленных берегов Красноярского водохранилища, Енисея и самой протоки. Это привело к вспышке развития планктона (значительному увеличению численности и биомассы фито- и зоопланктона, возрастанию первичной продукции планктона, появлению видов-индикаторов высокой трофности) в зарегулированной части протоки, особенно на нижних станциях, куда поступила вода р. Енисей. Несмотря на то, что в 2021 г. показатели фитоперифитона и зообентоса были ниже, чем в предыдущие годы,

поскольку этим сообществам пришлось формироваться заново на свежесалитых грунтах, к концу сезона нитчатка *Spirogyra* sp. опять доминировала в биомассе фитоперифитона, как и в предыдущие годы. В 2020 г. уровень режим и характеристики экосистемы протоки существенно не отличались от предыдущих лет. Ежегодное увеличение концентраций минеральных форм азота и общего фосфора на нижних станциях, по сравнению

с другими станциями, вероятно, обусловлено эвтрофирующим влиянием антропогенного фактора – садкового рыбоводного хозяйства. Отсутствие в протоке стокового течения через дамбу вниз способствует увеличению содержания биогенов от рыбоводного хозяйства как на нижерасположенной ст. 4, так и на вышерасположенной ст. 3, в зависимости от поступления воды снизу и/или ветрового нагона воды.

Список литературы / References

Водохранилища и их воздействие на окружающую среду (1986) Москва, Наука, 367 с. [Reservoirs and their environmental impact (1986) Moscow, Nauka, 367 p. (in Russian)]

ГОСТ 33045–2014. Межгосударственный стандарт. Вода. Методы определения азотсодержащих веществ (2015) Москва, Стандартинформ, 20 с. [GOST 33045–2014. Interstate standard. Water. Nitrogen-containing substances measurement methods (2015) Moscow, Standartinform, 20 p. (in Russian)]

Дубовская О. П. (2009) Не связанная с хищниками смертность планктонных ракообразных, ее возможные причины (обзор литературы). *Журнал общей биологии*, 70(2): 168–192 [Dubovskaya O. P. (2009) Non-predatory mortality of the crustacean zooplankton, and its possible causes (a review). *Journal of General Biology* [Zhurnal obshchei biologii], 70(2): 168–192 (in Russian)]

Кононова О. Н., Фефилова Е. Б. (2018) *Методическое руководство по определению размерно-весовых характеристик организмов зоопланктона европейского севера России*. Сыктывкар, ИБ Коми НЦ УрО РАН, 152 с. [Kononova O. N., Fefilova E. B. (2018) *Methodological guideline for the determination of dimensional and weight characteristics of zooplankton organisms in the European North of Russia*. Syktyvkar, IB Komi SC UB RAS, 152 p. (in Russian)]

Лазарева В. И., Смирнова С. М., Фролова А. Н. (2007) Доминантные комплексы ракообразных и коловраток гипертрофного озера Неро (Ярославская область). *Биология внутренних вод*, 1: 61–72 [Lazareva V. I., Smirnova S. M., Phrolova A. N. (2007) Dominant complexes of crustaceans and rotifers in hypertrophic Lake Nero (Yaroslav Region, Russia). *Inland Water Biology* [Biologiya vnutrennih vod], 1: 61–72 (in Russian)]

Отчет о научно-исследовательской работе «Разработка сценариев управления рекреационным потенциалом Абаканской протоки р. Енисей в г. Красноярске на основе мониторинга ее экологического состояния и математического моделирования» (итоговый) (2021) Красноярск, ИБФ СО РАН, ФИЦ КНЦ СО РАН, 100 с. [Report on the research work «Development of scenarios for managing the recreational potential of the Abakanskaya branch of the Yenisei River in Krasnoyarsk based on monitoring of its ecological state and mathematical modeling» (final) (2021) Krasnoyarsk, IBP SB RAS, FRC KSC SB RAS, 100 p. (in Russian)]

РД 52.24.382–2006. Массовая концентрация фосфатов и полифосфатов в водах. Методика выполнения измерений фотометрическим методом (2006) Ростов-на-Дону, ГУ «Гидрохимический институт», 27 с. [RD 52.24.382–2006. Mass concentration of phosphates and polyphosphates

in water. Procedure of measurement by photometric method (2006) Rostov-on-Don, Institute of Hydrochemistry, 27 p. (in Russian)]

РД 52.24.387–2006. Массовая концентрация фосфора общего в водах. Методика выполнения измерений фотометрическим методом после окисления персульфатом калия (2006) Ростов-на-Дону, ГУ «Гидрохимический институт», 26 с. [RD 52.24.387–2006. Mass concentration of total phosphorus in water. Procedure for measurement by photometric method after oxidation by potassium persulfate (2006) Rostov-on-Don, Institute of Hydrochemistry, 26 p. (in Russian)]

РД 52.24.380–2017. Массовая концентрация нитратного азота в водах. Методика измерений фотометрическим методом с реактивом Грисса после восстановления в кадмиевом редуторе (2017) Ростов-на-Дону, 30 с. [RD 52.24.380–2017. Mass concentration of nitrate nitrogen in water. Measurement technique by photometric method with Griess reagent after reduction in cadmium reducer (2017) Rostov-on-Don, 30 p. (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)]

Скальская И. А., Баканов А. И., Флеров Б. А. (2005) Особенности формирования перифитонных и бентосных сообществ в волжских водохранилищах (обзор). *Биология внутренних вод*, 1: 3–10 [Skalskaya I. A., Bakanov A. I., Flerov B. A. (2005) Peculiarities of the formation of periphyton and benthos communities in the Volga Reservoirs (review). *Inland Water biology* [Biologiya vnutrennih vod], 1: 3–10 (in Russian)]

Цееб Я. Я. (1978) Изменения гидробиологического режима рек, вызванные созданием водохранилищ электростанций (на примере днепровского каскада). *Проблемы гидробиологии и альгологии*. Киев, Наукова думка, с. 73–85 [Tseeb Ya. Ya. (1978) Changes in the hydrobiological regime of rivers caused by the creation of reservoirs for power plants (a case study of the Dnieper cascade). *Problems of hydrobiology and algology*. Kyiv, Naukova Dumka, p. 73–85 (in Russian)]

Шевелева Н. Г. (2021) Формирование зоопланктона Богучанского водохранилища в период его заполнения. *Труды Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН*, 95: 25–40 [Sheveleva N. G. (2021) Formation of zooplankton in the Boguchany Reservoir during its filling. *Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS* [Trudy Instituta biologii vnutrennikh vod im. I. D. Papanina RAN], 95: 25–40 (in Russian)]

Anishchenko Yu. D., Anishchenko O. V., Zuev I. V., Ivanova E. A., Kolmakova A. A. (2023) Assessment of anthropogenic impact on the Yenisei River anabranch within the city of Krasnoyarsk based on elemental analysis of macrophytes and water. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 16(1): 87–108 (in Russian)

Baranyi C., Hein T., Holarek C., Keckeis S., Schiemer F. (2002) Zooplankton biomass and community structure in a Danube River floodplain system: effects of hydrology. *Freshwater Biology*, 47(3): 473–482

Biggs B. J. F., Close M. E. (1989) Periphyton biomass dynamics in gravel bed rivers: the relative effects of flows and nutrients. *Freshwater Biology*, 22(2): 209–231

Bolotov S. E., Romanenko A. V., Tszvetkov A. I., Otyukova N. G., Sokolova E. A., Krylov A. V. (2014) Bacterio- and zooplankton in the outfall of a tributary of a flatland water reservoir during a period of abnormal climatic conditions. *Inland Water Biology*, 7(1): 37–47

- Burford M. A., Carey C. C., Hamilton D. P., Huisman J., Paerl H. W., Wood S. A., Wulff A. (2020) Perspective: Advancing the research agenda for improving understanding of cyanobacteria in a future of global change. *Harmful Algae*, 91: 101601
- Czerniawski R., Sługocki Ł. (2018) A comparison of the effect of beaver and human-made impoundments on stream zooplankton. *Ecohydrology*, 11(5): e1963
- Chételat J., Pick F.R., Hamilton P.B. (2006) Potamoplankton size structure and taxonomic composition: influence of river size and nutrient concentrations. *Limnology and Oceanography*, 51(1-Part 2): 681–689
- Fefilova E. B. (2011) The state of a river in Pechora basin after an oil spill: assessment of changes in zooplankton community. *Water Resources*, 38(5): 637–649
- Gaevskii N. A., Kolmakov V. I., Popel'nitskii V. A., Gold V. M., Dubovskaya O. P. (2000) Evaluation of the effect of light intensity on the measurement of the photosynthetic rate in plankton microalgae by the chlorophyll fluorescence method. *Russian Journal of Plant Physiology*, 47(6): 820–825
- Gladyshev M. I., Gubelit Y. I. (2019) Green tides: new consequences of the eutrophication of natural waters (invited review). *Contemporary Problems of Ecology*, 12(2): 109–125
- Kappes H., Mechenich C., Sinsch U. (2000) Long-term dynamics of *Asplanchna priodonta* in Lake Windsborn with comments on the diet. *Hydrobiologia*, 432(1–3): 91–100
- Kjærstad G., Arnekleiv J. V., Speed J. D. M., Herland A. K. (2018) Effects of hydropowering on benthic invertebrate community composition in two central Norwegian rivers. *River Research and Applications*, 34(3): 218–231
- Kravchuk E. S., Dubovskaya O. P., Shulepina S. P., Anishchenko O. V., Ivanova E. A., Glushchenko L. A., Sushchik N. N., Makhutova O. N., Kolmakova A. A., Tolomeev A. P., Drobotov A. V., Ageev A. V., Morozova I. I., Anishchenko Yu. D., Gladyshev M. I. (2021) Effect of anthropogenic factors on the ecosystem of the Yenisei River anabranch within the city of Krasnoyarsk. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 14(2): 208–237 (in Russian)
- Krylov A. V. (2020) Distribution and interannual changes of the zooplankton of the Durgun water basin and adjoining water objects (the Western Mongolia). *Inland Water Biology*, 13(1): 41–50
- Krylov A. V., Tsvetkov A. I., Malin M. I., Romanenko A. V., Poddubnii S. A., Otjukova N. G. (2010) Communities of hydrobionts and the physical-chemical characteristics of the estuary area of inflow of a flat water basin. *Inland Water Biology*, 3(1): 59–69
- Mineeva N. M., Semadeni I. V., Solovyeva V. V., Makarova O. S. (2022) Chlorophyll content and the modern trophic state of the Volga River reservoirs (2019–2020). *Inland Water Biology*, 15(4): 410–414
- Mineeva N. M. (2021) Long-term dynamics of chlorophyll in plankton of different sites in a large plain reservoir. *Inland Water Biology*, 14(6): 679–690
- Nusch E. A. (1980) Comparison of different methods for chlorophyll and phaeopigment determination. *Archiv für Hydrobiologie*, 14: 14–36
- Oganjan K., Virro T., Lauringson V. (2013) Food spectrum of the omnivorous rotifer *Asplanchna priodonta* in two large northeastern European lakes of different trophic. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 42(3): 314–323
- Sługocki Ł., Czerniawski R., Kowalska-Górska M., Teixeira C. A. (2021) Hydro-modifications matter: Influence of vale transformation on microinvertebrate communities (Rotifera, Cladocera, and Copepoda) of upland rivers. *Ecological Indicators*, 122: 107259

- Tonkin J. D., Death R. G., Joy M. K. (2009) Invertebrate drift patterns in a regulated river: dams, periphyton biomass or longitudinal patterns? *River Research and Applications*, 25(10): 1219–1231
- Wang F., Maberly S. C., Wang B., Liang X. (2018) Effects of dams on riverine biogeochemical cycling and ecology. *Inland Waters*, 8(2): 130–140
- Zhou S., Tang T., Wu N., Fu X., Cai Q. (2008) Impacts of a small dam on riverine zooplankton. *International Review of Hydrobiology*, 93(3): 297–311

EDN: MUXSVS

УДК 597.58

Biology, Stock Structure, and Fisheries of Pikeperch *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) in the Kama Reservoir (Perm Krai, Russia)

**Semyon N. Kazarinov^{*a},
Lidiya V. Komarova^{a, b}, Stanislav V. Ponosov^a,
Igor N. Merzlyakov^a, Pavel B. Mikheev^{b, c}**
*^aPerm Branch of the FSBSI “VNIRO”
Perm, Russian Federation
^bPerm State University
Perm, Russian Federation
^cKhabarovsk Branch of the FSBSI “VNIRO”
Khabarovsk, Russian Federation*

Received 19.04.2022, received in revised form 07.05.2023, accepted 15.07.2023

Abstract. The aim of the present study is to analyze biology and fisheries of pikeperch in three areas of the Kama reservoir, which is one of the largest in Russia. The age structure, length, and mass in age groups, mass–length relationship, as well as specifics of harvesting of pikeperch stock were analyzed. The materials used for the study were collected during the seven-year, 2015–2021, gillnet monitoring. For pikeperch inhabiting the Kama reservoir, the study revealed interannual dynamics of the age structure and recruitment abundance. This may indicate the interannual variability of spawning conditions and fluctuations of factors affecting the mortality of pikeperch juveniles in the reservoir. Also, differences in growth and relative condition factor of fish from different parts of the reservoir were found, suggesting the existence of spatially separated groups of pikeperch adhering to certain feeding areas within the reservoir. Comparison of the linear growth curves of pikeperch of the Kama reservoir with those for the reservoirs of the Volga-Kama cascade suggested that in the Kama reservoir the conditions for feeding of juveniles are more favorable, but the conditions for adult fish feeding are less favorable. In addition, the results indicate interannual differences in the length of fish in age classes and the character of length-weight relationships, which may also indicate the interannual dynamics of feeding conditions. We suggested the method for calculating the possible value of pikeperch harvest by unregulated and

© 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: kazarinov@permniro.ru

ORCID: 0000-0003-1732-7459 (Kazarinov S.); 0000-0001-8703-8594 (Komarova L.); 0000-0001-8703-8594 (Ponosov S.); 0000-0002-6372-2444 (Merzlyakov I.); 0000-0002-0934-6935 (Mikheev P.)

unreported fisheries. The approach used in the study shows that the volume of possible unaccounted catches exceeds the official data by a factor of 3 to 5. The information obtained in the current study suggests the existence of separate stocks of pikeperch within the Kama reservoir and the variability of factors determining the recruitment and feeding conditions of the species. The results are important for understanding the population structure of pikeperch within large water bodies and for managing pikeperch fisheries.

Keywords: pikeperch, growth, size and age structure, von Bertalanffy growth curve, length-weight relationships, relative condition factor, factors affecting fisheries, unreported catch, bycatch, gillnet selectivity, recruitment, population structure.

Citation: Kazarinov S.N., Komarova L.V., Ponosov S.V., Merzlyakov I.N., Mikheev P.B. Biology, stock structure, and fisheries of pikeperch *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) in the Kama reservoir (Perm Krai, Russia). J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2023, 16(3), 363–385. EDN: MUXSVS



Промыслово-биологическая характеристика судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) Камского водохранилища (Пермский край)

С. Н. Казаринов^а, Л. В. Комарова^{а, б},
С. В. Поносов^а, И. Н. Мерзляков^а, П. Б. Михеев^{б, в}
^аПермский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ПермНИРО»)
Российская Федерация, Пермь

^бПермский государственный национальный
исследовательский университет
Российская Федерация, Пермь

^вХабаровский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ХабаровскНИРО»)
Российская Федерация, Хабаровск

Аннотация. Приведены результаты исследований возрастного состава, длины и массы в возрастных классах, зависимости массы от длины, а также особенностей эксплуатации запасов судака в трех районах Камского водохранилища – одного из крупнейших в России. Материалом послужили результаты семилетних наблюдений 2015–2021 гг. Выявлена межгодовая динамика возрастного состава, а также динамика численности пополнения промыслового стада судака, что может указывать на нестабильность условий воспроизводства и флуктуации факторов, влияющих на смертность молоди вида. Выявлены различия в линейном росте, характере зависимости массы от длины и коэффициенты относительной упитанности рыб из разных районов водохранилища, свидетельствующие о сосуществовании пространственно-разобщенных группировок судака, придерживающихся определенных мест нагула в пределах водохранилища. Полученные результаты межгодовых различий длины рыб в возрастных классах могут указывать на межгодовую

динамику условий нагула. Сравнение кривых линейного роста судака Камского водохранилища с таковыми для водохранилищ Волжско-Камского каскада показало, что в Камском водохранилище наблюдаются более благоприятные условия нагула молоди судака, но менее благоприятные условия для нагула взрослых рыб. Полученная информация свидетельствует о пространственной неоднородности судака, обитающего в пределах такого крупного водохранилища, как Камское, а также о непостоянстве факторов, определяющих пополнение и условия нагула вида. Нами предложена методика расчета возможного неучтенного изъятия рыбы на промысле, на основании которой установлено, что объемы возможного неучтенного вылова превосходят официальные данные в 3–5 раз. Полученные сведения важны для понимания популяционной структуры судака в пределах крупных водных объектов, а также разработки мер по регулированию промысла вида.

Ключевые слова: судак, рост, размерно-возрастная структура уловов, уравнение Бергаланфи, зависимость длина-масса, относительная упитанность, промысел и факторы, на него влияющие, неучтенный вылов, прилов, селективность орудий лова, пополнение, структура запасов.

Цитирование: Казаринов С. Н. Промыслово-биологическая характеристика судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) Камского водохранилища (Пермский край) / С. Н. Казаринов, Л. В. Комарова, С. В. Поносов, И. Н. Мерзляков, П. Б. Михеев // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2023. 16(3). С. 363–385. EDN: MUXSVS

Введение

Судак *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) является одним из важнейших объектов промышленного и любительского рыболовства, а также перспективным видом рыб для использования в аквакультуре ввиду высоких темпов роста. Судак широко распространен в водоемах Европы, являясь основным хищником открытых озерных систем (van Densen, Grimm, 1988; Wysujack et al., 2002). Также судак населяет солоноватые воды, образуя полупроходные формы в Балтийском, Каспийском, Черном и Азовском морях (Lehtonen et al., 1996; Денисенко, 2017; Рабазанов и др., 2017). Типичные места обитания судака – это мезо- и эвтрофные водоемы с невысокой прозрачностью воды и отсутствием термической стратификации (Nagies, 1977). Благодаря особой структуре сетчатки, судак хорошо адаптирован к низкой освещенности, характерной для таких водоемов (Ali et al., 1977). Как правило, объектами питания судака являются массовые пелагические виды рыб, на которые он предпочитает охотиться

в сумерки (Collette et al., 1977; Костицын, 2005). В ряде случаев особенности экологии судака способствовали его успешной акклиматизации и саморасселению. По данным FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations), наибольшие объемы вылова судака приходятся на Россию и Казахстан. Так, в 1999 году суммарный вылов вида в пределах его ареала составил 17 892 тонн, из которых доля вылова в РФ и Казахстане составила 3 644 и 3 250 тонн соответственно. В целом объемы вылова судака имеют тенденцию к сокращению с 48,8 тыс. тонн в 1950 до 23,1 тыс. тонн в 2019 г. (<https://www.fao.org/home/en>). Отметим, что управление эксплуатацией запасов судака является сложной задачей ввиду значительной межгодовой вариабельности пополнения, что в целом характерно для вида (Buijse, Houthuijzen, 1992; Lappalainen, 2001).

В Камском водохранилище (Пермский край) судак является одним из наиболее массовых хищников, а также важным объектом промышленного и любительского рыболов-

ства. До зарегулирования стока р. Камы роль судака в промысле была незначительна – в период 1946–1952 гг. уловы составляли от 0,13 до 0,99 т или от 0,14 до 1,20 % всего вылова рыбы. Создание Камского водохранилища в 1954 г., по всей видимости, благоприятно отразилось на условиях нереста и нагула молоди судака, что отмечалось при заполнении ложа многих водохранилищ (Попов, 2010). В последующие 1955–1957 гг. в Камском водохранилище отмечалась высокая численность пополнения вида, что привело к росту его уловов: в период 1961–1962 гг. на контрольных участках водохранилища численность судака составляла от 23,6 % (1961 г.) до 26,5 % (1962 г.) от массы рыб в улове. Далее, до 1969 г. объемы вылова вида составили в среднем 36,5 т (17,5–49,6 т), или 6,6 % (3,5–10,9 %) от биомассы улова (Пушкин, 1965; Бривкальн, 1975; Зиновьев, Соловьева, 1975). После первоначальной вспышки численности и биомассы наблюдались спады промысловых уловов судака. Первый спад уловов судака относится к периоду 1970–1981 гг., когда его вылов составлял от 0,6 до 13,5 т, а доля вида в общем вылове варьировала от 0,4 до 3,8 %. Снижение промысловых уловов судака в этот период было характерно и для других водохранилищ Волго-Камского каскада (Рыбы Рыбинского водохранилища..., 2015), что, по-видимому, может быть связано не столько с воздействием промысла, сколько с общей депрессией численности промысловых видов рыб. Следующий спад промысловых уловов судака наблюдался в период 1997–2009 гг. и был связан с социально-экономическими причинами, прежде всего с разрушением устоявшейся структуры промысла, наблюдающейся и на других водоемах. Промысловые уловы судака в этот период на Камском водохранилище составляли от 5,8 до 20,9 т, а доля в общем вылове варьировала от 5,5 до 13,9 %.

В период 2010–2020 гг. уловы судака стабилизировались, среднегодовой вылов находился на уровне 33,5 т, средняя доля в общем вылове составляла 10,5 %.

Промысел судака происходит преимущественно в Камском плёсе Камского водохранилища (рис. 1), площадь которого составляет 83 % (1479 км²) от площади всего водоема (Михалев, Мацкевич, 2010). Именно с Камского плеса поступают основные данные промысловой статистики. Кроме того, судак является одним из ключевых элементов ихтиофауны краевого Сылвенско-Чусовского плеса, где осваивается официальным промыслом в незначительных объемах, при этом зачастую составляя основу любительских уловов. Отметим, что существенным фактором, влияющим на формирование запасов рыб Камского водохранилища, является значительная сработка его объема воды в подледный период, приводящая к осушению значительных площадей мелководий (Михалев, Мацкевич, 2010). Глубокая сработка уровня приводит к значительным вынужденным перемещениям рыб из мелководных биотопов в глубоководные станции, в которых происходит основной вылов рыбы в зимний период.

Литературные сведения по биологии вида в Камском водохранилище представлены работами, большая часть которых приходится на первые десятилетия существования водохранилища (Усольцев, 1969; Зиновьев, Соловьева, 1975; Пушкин, Зиновьев, 1975; Пушкин, 1980, 1985; Родионова, 1986; Коняев, Костицын, 2001; Мельникова и др., 2007). Современные сведения о размерно-возрастном составе и пространственной структуре запасов судака в пределах Камского водохранилища отсутствуют.

Вместе с тем основой рационального управления промысла является объективная оценка пространственной структуры экс-

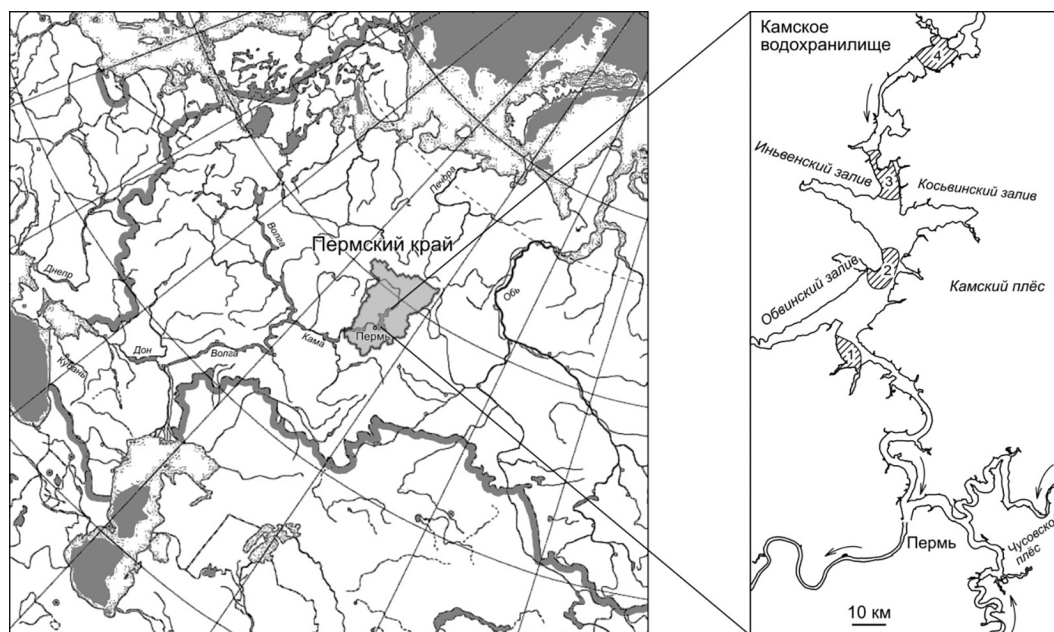


Рис. 1. Места сбора ихтиологического материала на Камском водохранилище в 2015–2021 гг.: 1 – нижний район; 2,3 – центральный район; 4 – верхний район

Fig. 1. Map of sampling sites at the Kama reservoir in 2015–2021: 1 – lower area; 2,3 – central area; 4 – upper area

плуатируемого запаса, анализ селективности орудий лова, в том числе особенностей прилова молоди. Немаловажны данные по изменчивости роста как важнейшего фактора, влияющего на формирование продукции. Ретроспективные исследования темпов линейного роста судака охватывали периоды 1963–1968 гг. (Зиновьев, Соловьева, 1975) и 1976–1980 гг. (Пушкин, 1985), при этом сведения, представленные в работах, отражали данные по росту судака в целом по Камскому водохранилищу. В то же время значительная протяженность водоема и особенности его морфометрии (Михалев, Мацкевич, 2010) позволяют предположить существование пространственно-разграниченных локальных группировок судака, различия условий нагула которых должны отражаться на линейном росте рыб.

Цель работы – определить современное состояние размерно-возрастной структуры

промысловых уловов судака, проанализировать различия в линейном росте рыб в разных районах водохранилища и в разные годы, определить наличие полового диморфизма в линейном росте, а также провести сравнение параметров линейного роста судака Камского водохранилища с другими популяциями и ретроспективными данными. Также нами проводился анализ зависимости длина-масса и относительной упитанности рыб в разных районах водохранилища, что в совокупности с результатами изучения роста необходимо для исследований условий нагула судака в пределах такого крупного водохранилища, как Камское. Важным элементом работы стала оценка объемов прилова молоди различными орудиями лова и их соответствие допустимым нормам вылова, а также определение влияния такого фактора, как уровень режим на уловы судака. Также нами проводилась оценка объемов возможного не-

учтенного вылова судака в Камском водохранилище. Полученная информация важна для понимания популяционной структуры судака в пределах крупных водных объектов и выявления динамики биологических показателей, что является ключевым элементом для разработки мер по регулированию промысла в соответствии с предосторожным подходом к рациональной эксплуатации объектов промысла (Бабаян, 2000).

Материал и методы

Ихтиологический материал для анализа возрастной структуры судака и оценки селективности орудий лова был собран в нижнем, центральном и верхнем районах Камского плёса Камского водохранилища (рис. 1) в период 2015–2021 гг. на рыболовных участках, на которых ведется промысел судака. Основной объем материала был собран в период ледостава. Для анализа линейного роста, а также сравнения линейного роста рыб между тремя районами Камского плёса и выявления межгодовых различий в линейном росте использовали материал, собранный в преднерестовый и нерестовый периоды в мае 2019 и 2021 гг.

Оценку коэффициентов зависимости длина-масса и относительной упитанности осуществляли на материале, собранном в центральном и верхнем районах Камского плеса в декабре 2020 г. (локации 3 и 4, рис. 1), а также в нижнем и центральном районах в марте 2021 г. (локации 1 и 2, рис. 1).

Отлов рыбы осуществлялся ставными сетями сечением ячеи 30, 35, 40, 45, 50, 60 и 70 мм. Измерения рыб проводили в полевых условиях сразу после поимки рыб. Биологический анализ рыб осуществляли по общепринятым методикам (Чугунова, 1959). Возраст рыб определяли по чешуе. Длину тела измеряли до конца чешуйного покрова (SL)

с точностью до 1 мм. Массу рыб определяли на электронных весах с точностью до 1 г. Количество особей, у которых был определен возраст, а также результаты измерения длины и массы тела представлены в табл. 1–5.

Линейный рост рыб описывали с помощью уравнения Берталанфи:

$$L_t = L_{\infty} \times (1 - \exp^{-K(t-t_0)}),$$

где L_t – длина рыб в возрасте t ; L_{∞} – предельная (асимптотическая) длина тела; K – коэффициент роста; t_0 – теоретический возраст, в котором длина тела рыбы равна нулю (Мина, Клевзаль, 1976).

Соотношение длины и массы описывали степенной функцией:

$$W = a \times L^b,$$

где W – масса рыбы; L – длина рыбы; a и b – параметры уравнения; оценку параметров a и b нелинейной регрессии длина-масса осуществляли с использованием функции `nls` в среде R.

Коэффициент относительной упитанности Kn (Froese, 2006) определяли по формуле:

$$Kn = 100 \times \frac{W}{aL^b}$$

где W – масса рыб (г), L – длина рыб (см), a и b – параметры уравнения зависимости длина-масса для объединенной выборки судака Камского водохранилища.

Нормальность распределения выборок оценивали с помощью критерия Шапиро-Уилка. Данные, используемые для сравнения линейного роста, имели ненормальное распределение, поэтому сравнение показателей линейного роста судака проводили с использованием критерия Краскела-Уоллеса. Данные, используемые для анализа массы рыб и коэффициента относительной упитанности, имели нормальное распределение, в связи

с чем сравнение выборок проводили с использованием критерия Тьюки.

Сопоставление данных о линейном росте судака Камского водохранилища с популяциями других водохранилищ Волжско-Камского каскада проводили на основе литературных сведений, представленных в работе В. А. Кузнецова (2010).

Для определения селективности ставных сетей, особи судака, отловленные каждым классом орудий лова, были разбиты на размерные группы с шагом длины 50 мм. Затем рассчитывали относительную численность рыб (%) в каждой размерной группе как количество рыб в данной размерной группе к общему количеству рыб для каждого класса орудий лова.

Для оценки связи между уровнем режимом водоема и величиной уловов судака, выраженной через единицу промыслового усилия (кг/стандартную сеть), за период 2015–2021 гг. на Камском водохранилище было обработано 20926 стандартных сетепостановок (минимальное усилие – 89,8, максимальное – 1888 стандартных сетепостановок; средняя величина усилия – 775 стандартных сетепостановок). Всего в уловах было обработано 5697 экземпляров судака. За единицу промыслового усилия принята стандартная сетепостановка – сеть длиной 37,5 м, высотой 2,0 м, стоявшая сутки. Анализ зависимости официальных зарегистрированных уловов судака от уровня водохранилища проводили с помощью линейного регрессионного анализа.

Оценка неучтенного изъятия осуществлялась на данных 2015–2017 гг., собранных в верхнем районе водохранилища и основанных на поштучном пересчете рыбы в промысловых уловах в осенние месяцы (сентябрь–ноябрь) и период ледостава (декабрь–март). Поштучно был проанализирован состав уло-

вов с величиной суммарного усилия 4368 стандартных сетепостановок. Количество обследованных для этой цели рыб составило 11 829 экз. Полученные данные соотносили с официальными данными рыбопромысловой статистики в верхнем районе за этот период.

Для расчета возможного неучтенного вылова авторами предложен метод, основанный на сопоставлении величины уловов рыбы относительно наименее изымаемого на промысле вида. Соотношение в видовом составе рыб в просмотренных нами уловах было принято как таковое в фактическом промысловом вылове. В качестве исходного объекта для перерасчета уловов нами был выбран лещ – массовый и коммерчески малоценный вид. За основу расчета неучтенного изъятия было принято условие, что соотношение ежегодной величины официального вылова леща к ежегодной величине научно-исследовательского лова, проведенного нами, будет являться константой. Путем умножения полученной константы на величину улова судака, полученного по нашим данным (данные поштучного пересчета рыб в промысловых уловах), был восстановлен возможный реальный объем вылова вида с учетом возможного неучтенного изъятия.

Статистическую обработку данных проводили по стандартным методикам (Ивантер, Коросов, 2013) с использованием пакетов статистического анализа R (Core Team, 2022) FSA, nlstools. При определении нормальности выборок и оценке достоверности различий по использованным статистическим критериям применяли стандартный уровень значимости $p=0,05$.

Результаты и обсуждение

Возрастная структура

В 2015–2021 гг. в сетных промысловых уловах на Камском плесе судак харак-

Таблица 1. Возрастной состав судака в сетных промысловых уловах на Камском водохранилище в 2015–2021 годах, % численности.

Table 1. The age composition of pikeperch in commercial catches at the Kama reservoir in 2015–2021, %.

Возраст	Годы						
	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021
0+	—	—	—	0,08	0,22	0,28	—
1–1+	0,51	0,63	1,14	0,26	1,57	1,45	0,68
2–2+	9,37	6,62	3,06	4,38	2,24	3,18	2,18
3–3+	28,61	18,62	3,97	4,29	6,85	4,77	10,61
4–4+	39,67	34,24	28,04	16,48	14,48	9,16	15,10
5–5+	15,17	28,49	33,82	28,23	16,39	11,17	19,32
6–6+	2,56	8,13	18,84	27,72	26,04	20,79	16,87
7–7+	3,08	2,13	8,29	10,22	17,62	28,04	12,25
8–8+	1,03	0,63	1,82	4,46	10,89	15,65	11,70
9–9+	—	0,25	—	2,15	2,81	3,92	5,99
10–10+	—	—	0,57	0,17	0,45	0,98	3,54
11–11+	—	0,13	0,23	0,69	—	0,28	0,68
12–12+	—	—	0,11	0,09	0,22	0,19	0,54
13–13+	—	0,13	0,11	0,34	—	0,09	0,27
14–14+	—	—	—	0,26	0,11	0,05	0,27
15 и старше	—	—	—	0,18	0,11	—	—
N, экз.	195	785	883	1165	889	2017	1207

теризовался растянутым возрастным рядом и был представлен особями в возрастах от 0+ до 16+ лет (табл. 1). Основу промысловых уловов создавали особи возрастов 4–7+, доля которых в общем вылове судака в среднем составляла более 70 %. В связи с тем что основной промысел на Камском водохранилище всегда осуществляется только ставными сетями, структура возрастного состава судака в уловах, аналогичная современной, была характерна и для более ранних периодов промысла (Коняев, Костицын, 2001; Мельникова и др., 2007). Начиная с четырехлетнего возраста, относительная численность судака в промысловых уловах позволяет судить об урожайности поколений рыб и возможной динамике промыслового запаса судака. Межгодовые отличия в возрастном составе

судака во многом определяются межгодовой динамикой относительной численности пополнения судака, которая варьировала от 2,2 до 9,4 % для рыб в возрасте 2+ лет, и от 4,0 до 28,6 % для особей в возрасте 3+ лет. Это может свидетельствовать о нестабильности условий воспроизводства и флуктуации факторов, приводящих к различной смертности молоди судака Камского водохранилища, что характерно в целом для вида (Buijse, Houthuijzen, 1992; Lappalainen, 2001).

Линейный рост

Сравнение длины в возрастных классах рыб в разных районах водохранилища за 2019 и 2021 гг. выявило значимую разницу в ряде случаев. В 2019 г., при сравнении нижнего и центрального районов,

Таблица 2. Длина тела в возрастных классах судака в Камском плёсе Камского водохранилища в 2019 и 2021 гг., а также результаты сравнения длины судака из разных районов Камского плёса в 2019 и 2021 гг.

Table 2. Linear growth of pikeperch in the Kama reach of the Kama reservoir in 2019 and 2021. The results of statistical comparison of the length of pikeperch in age classes of pikeperch from different areas of the Kama reach in 2019 and 2021.

Возраст, годы	Нижний (1)		Центральный (2)		Верхний (3)	
	2019 г.	2021 г.	2019 г.	2021 г.	2019 г.	2021 г.
2	235±6,9 (5) ^a 210–250	234	229±14,7 (3) ^a 201–251	234±12,3 (3) ^a 210–250	–	–
3	279±3,3 (18) ^a 255–307	298±6,4 (7) ^b 277–330	281±1,4 (4) ^a 278–285	278±3,8 (12) ^c 257–297	–	–
4	327±2,5 (25) ^a 297–345	363±4,4 (9) ^b 332–375	342±2,1 (11) ^c 330–350	332±2,7 (28) ^d 302–357	–	–
5	372±3,0 (14) ^a 355–395	396±2,9 (17) ^b 380–415	372±2,3 (21) ^a 350–398	371±3,1 (12) ^a 358–394	360	359±2,1 (3) ^c 355–362
6	428±3,9 (21) ^a 400–465	441±3,8 (9) ^a 422–455	415±1,1 (87) ^b 397–440	434±4,1 (19) ^a 394–458	386±2,5 (11) ^c 370–400	391±10,5 (2) ^d 380–401
7	458±1,2 (8) ^a 455–462	468±5,5 (3) ^b 461–479	448±1,7 (46) ^c 425–473	472±3,4 (19) ^a 450–500	418±3,8 (9) ^d 400–435	438±7,6 (3) ^d 424–450
8	491±1,6 (9) ^a 485–499	490	480±2,7 (38) ^a 460–510	519±2,9 (16) ^b 496–541	453±10,9 (3) ^a 440–475	463±8,6 (7) ^a 436–501
9	542±9,2 (4) ^a 517–558	545	530±3,7 (16) ^a 505–555	560±4,6 (6) ^b 550–581	490±5,5 (2) ^c 484–495	489±6,6 (5) ^c 471–510
10	–	584	567±1,2 (4) ^a 565–570	588±2,5 (5) ^b 582–597	524	522±7,0 (2) ^c 515–529

Примечание: статистически отличающиеся средние значения между районами водохранилища отмечены разными буквами. Над чертой $M \pm SE$, под чертой – минимальное и максимальное значения, в скобках – число экз.

различия обнаружены в трех возрастных классах из восьми – рыбы в возрасте 4 лет были крупнее в центральном районе Камского плеса, тогда как для 6–7-годовалых рыб было выявлено обратное. В 2021 г. значимые отличия наблюдались у 3–5-годовалых особей в нижнем и центральном районах, причем рыбы из центрального района характеризовались меньшими значениями длины в этих возрастных классах. Рыбы из верхнего района значимо отличались меньшими размерами от рыб других районов по всем рассматриваемым возрастным группам (табл. 2).

Выявленные различия в линейном росте рыб из разных районов могут свидетельствовать о том, что в условиях Камского водохранилища сосуществуют пространственно-разграниченные группировки судака, придерживающиеся определенных мест нагула, что подтверждается исследованиями миграции судака, показавшими, что в пределах крупных озер значительным перемещениям подвержена лишь небольшая часть особей (Andersson et al., 2015).

Сравнение линейного роста судака в пределах каждого из районов за 2019 и 2021 гг. также выявило значимую разницу в боль-

шинстве возрастных классов в нижнем и центральном районах (табл. 2). В нижнем районе в 2021 г. во всех сравниваемых возрастных группах рыбы имели большие размеры. В центральном районе молодь судака значимо не отличалась по длине вплоть до 5-годовалого возраста (за исключением трех- и четырехгодовалых рыб, имевших меньшие размеры в 2021 г.), тогда как рыбы возраста 6–9 лет в 2021 г. характеризовались в среднем большими размерами. Следует отметить, что в 2019 г. в пределах центральной части водохранилища материал преимущественно был собран около пос. Чермоз (локация 2 на рис. 1), в то время как в 2021 г. большей частью около пос. Пожва (локация 3 на рис. 1). Локация 3 находится у границы с верхним районом, группировка судака которого, как было показано выше, характеризуется наиболее низкими темпами линейного роста. В верхнем районе межгодовые различия в линейном росте рыб обнаружены не были. Полученные результаты свидетельствуют не только о пространственной изменчивости линейного роста судака и его оседлости, но и о том, что исследования межгодовой динамики роста вида необходимо проводить с использованием материалов, собранных в пределах одной локации.

Анализ межполовой изменчивости в линейном росте судака был проведен за 2019 г. на четырех возрастных группах (6–9-годовики), за 2021 г. – на трех возрастных группах (6–8-годовики), пойманных в центральном районе водохранилища. Самцы старше 11-годовалого возраста в уловах отсутствовали. Значимые различия в линейном росте самцов и самок как в 2019 г., так и в 2021 г. не были выявлены. Отсутствие существенных различий между линейным ростом самцов и самок характерно и для других популяций судака, в частности Волжского плёса Куйбышев-

ского водохранилища (Кузнецов и др., 2012). В связи с отсутствием значимых межполовых различий линейный рост судака в центральном районе водохранилища (в котором собрано больше всего материала) можно описать единым уравнением роста Берталанфи, коэффициенты которого за 2019 г. и 2021 г. соответственно равны: $L_{\infty}=1364\pm282,20$, $K=0,041\pm0,012$, $t_0=-2,843\pm0,45$ ($n=231$ экз., $SD=13,09$) и $L_{\infty}=1131\pm93,66$, $K=0,065\pm0,009$, $t_0=-1,35\pm0,22$ ($n=124$ экз., $SD=14,46$).

Для нижнего района водохранилища получены следующие коэффициенты уравнения линейного роста Берталанфи, которые за 2019 и 2021 гг. соответственно равны: $L_{\infty}=1072\pm160,1$, $K=0,065\pm0,015$, $t_0=-1,66\pm0,28$ ($n=106$ экз., $SD=14,2$) и $L_{\infty}=804,6\pm98,6$, $K=0,107\pm0,027$, $t_0=-1,41\pm0,47$ ($n=49$ экз., $SD=13,9$).

Высокий темп линейного роста судака в 2021 г. в нижнем и центральном районах (табл. 2) может быть связан с более благоприятными условиями нагула в летне-осенний период 2020 г. Одним из основных объектов питания судака в водохранилищах является черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840), массовый нерест которой происходит при температуре воды 22 °С (Рыбы Рыбинского водохранилища..., 2015). Летом 2020 г. такие условия прогрева воды сложились уже 5 июня, тогда как в 2018 г. на месяц позже. С учетом скоротечности вегетационного периода в условиях Пермского края более ранний массовый нерест тюльки 2020 г. мог привести к большей выживаемости и, соответственно, численности поколения этого года, что могло благотворно сказаться на условиях нагула хищных рыб Камского водохранилища во второй половине 2020 г. и 2021 г. Интересно, что для судака верхнего района водохранилища межгодовой динамики роста не выявлено, что мо-

жет быть связано с тем, что основные запасы тюльки сосредоточены в нижней части Камского плёса. В верхней части Камского плёса тюлька не является многочисленным видом, поскольку в этом участке водохранилища условия обитания рыб ближе к речным. Незначительная зависимость условий нагула судака верхнего района от флуктуаций численности тюльки в водоеме является наиболее вероятной причиной отсутствия значимой разницы в линейных размерах рыб в 2019 и 2021 гг. Неравномерное распределение запасов тюльки в разрезе районов Камского плеса также может являться основной причиной тенденции увеличения размерно-возрастных характеристик рыб от верхнего района к нижнему.

По характеру линейного роста судак Камского водохранилища отличается от рыб из других популяций бассейна Волги. Сопоставление длины судака центрального района Камского плеса за 2019 г. в возрастных классах с популяциями вида других водохрани-

лищ Волжско-Камского каскада может свидетельствовать о современном замедлении линейного роста созревающих и взрослых особей судака в Камском водохранилище, что может указывать на различия в условиях нагула взрослых рыб по сравнению с другими популяциями бассейна р. Волги (рис. 2). При этом молодь судака Камского водохранилища характеризуется большими линейными размерами по сравнению с молодь судака Куйбышевского и Нижнекамского водохранилищ (Зиновьев, Соловьева, 1975; Бартош, 2006; Кузнецов, 2010).

Аналогичная закономерность отмечена и при сопоставлении наших данных с ретроспективными материалами по росту судака Камского водохранилища в 1965–1975 гг. (Зиновьев, Соловьева, 1975). В прошлом молодь судака характеризовалась меньшими размерами, тогда как взрослые рыбы, очевидно, имели более благоприятные условия нагула, что отразилось в траектории кривых роста.

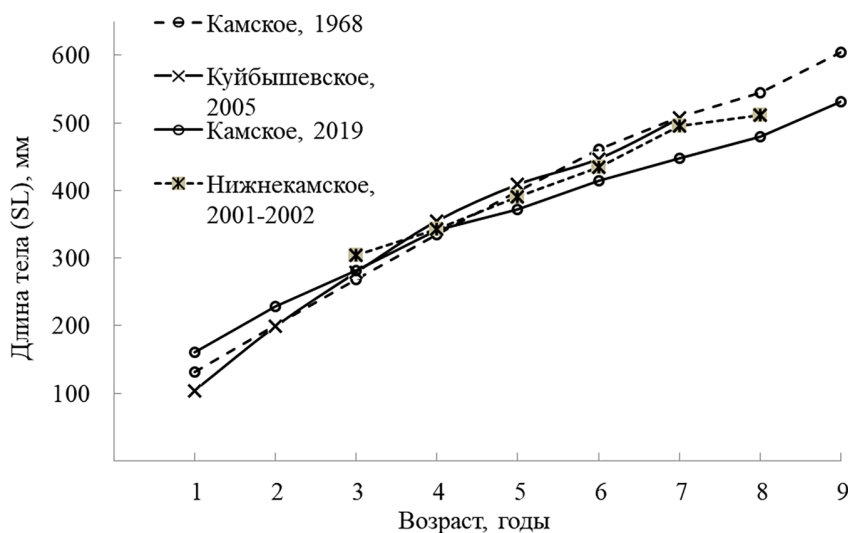


Рис. 2. Средняя длина возрастных групп судака в Камском водохранилище в 1968 г. (Зиновьев, Соловьева, 1975) и 2019 г. (использованы данные для рыб центрального района) и других популяций водохранилищ Волжско-Камского каскада (по Кузнецову (2010))

Fig. 2. The average length (SL) in age groups of pikeperch from different reservoirs of the Volga-Kama cascade (according to Kuznetsov (2010))

Наиболее вероятным объяснением может служить изменение условий нагула судака с проникновением тюльки в Камское водохранилище в 1970-е годы (Пушкин, Антонова, 1977). Вполне вероятно, что тюлька представляет собой массовый доступный корм для молоди судака, что положительно сказывается на ее росте, но ввиду своих размеров не может в полной мере удовлетворить энергетические потребности в росте взрослых рыб, что требует более детального изучения.

*Зависимость длина-масса
и относительная упитанность*

Формирование промысловой биомассы судака напрямую определяется темпами его роста. В весовом росте судака Камского водохранилища, как и в линейном, наблюдается увеличение массы рыб в возрастных группах от верхнего района к нижнему. Парный анализ сравнения массы рыб в одинаковых возрастных классах между районами водохранилища показал, что между нижним и центральным районами значимая разница в весе рыб выявлена в пяти возрастных классах из восьми рассматриваемых. Наименьшие отличия выявлены при сравнении судака верхнего и центрального районов, где значимая разница в массе тела наблюдалась только в двух возрастных классах – семи и девятилетних особей (табл. 3). Полученная незначительная разница позволяет описать зависимость длины от массы для судака центрального и верхнего районов в декабре 2020 г. единым уравнением степенной функции. Коэффициенты уравнения зависимости длины от массы судака Камского плеса Камского водохранилища представлены в табл. 4.

Для сравнения условий нагула рыб в рассматриваемых выборках мы использовали коэффициент относительной упитанности ($Kп$).

Проведенный анализ свидетельствует о более благоприятных условиях нагула судака в нижнем и центральном районах водохранилища (табл. 5). Значимая разница ($p < 0,05$) при сравнении $Kп$ рыб между районами водохранилища была получена для всех сравниваемых выборок за исключением рыб из верхнего и центрального (2021 г.) районов. Минимальные значения $Kп$ наблюдались в верхнем районе. В нижнем районе рыбы характеризуются не только большими значениями массы в возрастных группах, но и максимальными показателями $Kп$, что является следствием более благоприятных условий нагула судака в этой части Камского плеса.

*Сезонная динамика уловов
и влияние уровня режима водоема
на промысел судака*

Промысел судака, как и прочих видов, в условиях Камского водохранилища имеет ярко выраженный сезонный характер. По данным официальной промысловой статистики, на период ледостава (ноябрь–апрель) в среднем за 2016–2018 гг. приходилось 82,6 % годового вылова рыбы на водоеме. Максимальные уловы судака на водохранилище наблюдались в декабре (29,6 % среднегодового вылова), в период с января по март уловы находились на стабильном уровне, составляя от 15,1 до 16,8 % среднегодового вылова вида по водоему. Минимальные уловы судака на водоеме наблюдались в летний период (0,7–1,4 % среднегодового вылова). За период 2016–2018 гг. среднегодовые уловы по районам Камского плеса были достаточно стабильными, составляя 8,8 т в верхнем районе (7,3–11,4 т), 11,4 т в центральном районе (6,5–16,1 т) и 9,6 т в нижнем районе (6,3–17,7 т). Сезонная динамика уловов судака в разрезе районов Камского водохранилища не обнаруживает существенных различий. В период

Таблица 3. Весовой рост судака (г) в Камском водохранилище в подледный период 2020–2021 гг.

Table 3. Mass growth of pikeperch (g) in the Kama reservoir during the under-ice period of 2020–2021

Возраст, лет	Декабрь 2020 г.			Март 2021 г.		
	Центральный	Верхний	<i>p</i>	Нижний	Центральный	<i>p</i>
2+	–	$154 \pm 7,9$ (4) 142–176	–	$235 \pm 12,4$ (19) 143–314	$184 \pm 22,7$ (6) 129–275	0,06
3+	$331 \pm 6,5$ (38) 262–394	$360 \pm 14,0$ (10) 308–440	0,05	$502 \pm 14,3$ (66) 257–791	$444 \pm 12,4$ (25) 281–565	0,02
4+	$527 \pm 8,3$ (25) 456–604	$522 \pm 11,2$ (35) 415–690	0,77	$860 \pm 9,8$ (139) 477–1169	$668 \pm 10,1$ (54) 517–858	2E-16
5+	$678 \pm 9,5$ (37) 564–782	$698 \pm 11,2$ (30) 577–822	0,18	$1201 \pm 19,7$ (47) 938–1552	$977 \pm 16,1$ (39) 740–1180	5E-11
6+	$929 \pm 7,2$ (205) 710–1205	$888 \pm 8,0$ (74) 739–1031	2E-03	$1549 \pm 25,9$ (14) 1368–1700	$1250 \pm 25,4$ (18) 1056–1430	3E-06
7+	$1239 \pm 8,3$ (258) 957–1663	$1223 \pm 7,8$ (209) 992–1610	0,15	$2048 \pm 72,4$ (11) 1677–2403	$1627 \pm 61,8$ (12) 1350–1960	2E-04
8+	$1744 \pm 25,8$ (49) 1342–2084	$1644 \pm 11,3$ (212) 1295–2050	2E-04	$2505 \pm 103,4$ (7) 2006–2925	$2366 \pm 124,1$ (4) 2040–2590	0,43
9+	$2252 \pm 37,6$ (24) 1941–2599	$2163 \pm 34,1$ (39) 1641–2664	0,10	$3000 \pm 266,0$ (2) 2734–3266	$2922 \pm 70,0$ (6) 2690–3123	0,68
10+	$3010 \pm 93,1$ (5) 2793–3340	$3236 \pm 115,3$ (10) 2848–4092	0,23	3438	–	–
11+	$3726 \pm 159,7$ (4) 3473–4170	$3937 \pm 532,4$ (3) 3094–4922	0,68	4310	$3685 \pm 175,0$ (2) 3510–3860	–

Примечание: над чертой $M \pm SE$, под чертой – минимальное и максимальное значение, в скобках – число экз.; жирным шрифтом выделены значения уровня значимости (*p*), при котором сравниваемые выборки значительно отличались друг от друга

Таблица 4. Коэффициенты уравнения степенной функции соотношения длины и массы судака в Камском плесе Камского водохранилища в 2020 и 2021 гг.

Table 4. Coefficients of the power function used for description of the length–weight relationships of pikeperch of the Kama reservoir in 2020 and 2021.

Район Камского плеса	<i>n</i> , шт	SL (см), min-max	W (г), min-max	Параметры уравнения				
				<i>a</i>	Дов. Интервалы	<i>b</i>	Дов. Интервалы	<i>R</i> ²
Центральный и верхний, 2020 г.	1419	22,5– 71,5	142–5445	0,00841	0,008–0,009	3,120	3,093–3,147	0,98
Нижний, 2021 г.	377	21,2– 66,7	121–4310	0,00950	0,008–0,011	3,101	3,068–3,134	0,99
Центральный, 2021 г.	197	19,7–67,5	85–3985	0,01006	0,008–0,012	3,068	3,022–3,113	0,99
В целом по водоему	1993	19,7–71,5	85–5445	0,00943	0,009–0,010	3,092	3,071–3,112	0,98

Таблица 5. Показатели коэффициента относительной упитанности (K_n) судака в Камском плесе Камского водохранилища в 2020 и 2021 гг.

Table 5. Relative condition factor (K_n) of pikeperch of the Kama reservoir in 2020 and 2021

Район	Месяц, год	n, экз.	Mean	SE	min-max
Верхний	декабрь, 2020	717	96,76 ^a	0,24	76,57–114,46
Центральный	декабрь, 2020	702	102,04 ^b	0,25	84,44–127,29
Центральный	март, 2021	197	97,33 ^a	0,52	80,33–121,22
Нижний	март, 2021	377	103,88 ^d	0,34	85,11–130,08
В целом по водоему		1993	100,02	0,16	76,57–130,08

Примечание: статистически отличающиеся средние значения для каждого района отмечены разными буквами.

максимального охвата водохранилища промыслом (декабрь–март), за исключением пиковых значений декабря, уловы варьируют незначительно. Так, в период с января по март доля вылова судака в верхнем районе изменялась от 17,5 % в марте до 23,1 % в феврале. В нижнем районе уловы снижались с января по март (с 17,8 % до 15,7 % всего вылова вида). Последовательный рост уловов наблюдался только в центральном районе – доля вылова судака увеличилась с 11,1 % в январе до 12,3 % в марте.

Учитывая значительную сработку уровня Камского водохранилища в подледный период и связанное с этим осушение значительных площадей мелководий, можно предположить, что снижение уровня водоема должно в той или иной степени отражаться на величине уловов. Проведенный анализ возможной зависимости ежемесячных уловов судака на Камском водохранилище, по данным официальной статистики за период 2016–2021 гг., от уровня режима водоема, для расчета которого был взят среднемесячный уровень водоема за каждый отчетный период, не выявил какой-либо закономерности ($R^2=0,06$) (рис. 3).

В то же время результаты наших исследований, основанных на поштучном пересчете рыб в промысловых уловах, показывают

наличие связи между уровнем режимом водоема и величиной уловов судака, выраженной через единицу промыслового усилия (кг/стандартную сеть) (рис. 4). Наибольшие разбросы относительной биомассы судака в уловах (от 0,07 до 0,99 кг/стандартную сеть) наблюдались при уровнях воды более 107,5 м БСВ (Балтийская система высот), что, по-видимому, свидетельствует о случайном характере распределения рыб в водоеме в период максимальной водности. С понижением уровня водоема ниже 107,5 метров БСВ наблюдается снижение уловов. Темпы падения эффективности промысла судака с уровнем воды наиболее точно аппроксимируются уравнением степенной функции $y=1E-125x^{61,374}$. Связь величины относительного вылова (кг/сеть) от уровня режима статистически достоверная ($R^2=0,70$). Выявленное снижение уловов на сеть, соответствующее подледному периоду с января по март, может быть связано со спецификой промысла, осуществляющегося ставными сетями. Принцип уловистости пассивных орудий напрямую зависит от двигательной активности рыбы. Зимой, в период наименее низкого уровня воды, наблюдается наименьшая активность рыб, что может приводить к низким значениям уловов на усилие, поэтому полученные нами результаты противоречат ранее

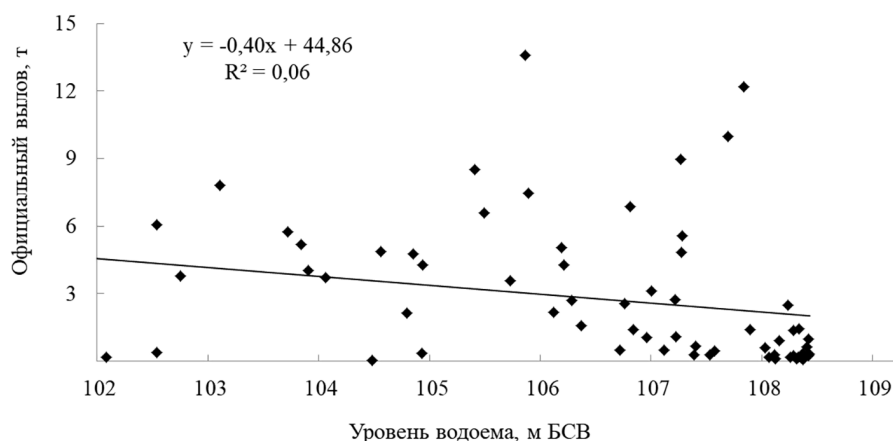


Рис. 3. Динамика официального вылова судака в зависимости от уровня водоема за 2016–2021 гг. Отслеживание хода уровня воды осуществлено по верхнему бьефу Камской ГЭС с использованием сайта <http://www.rushydro.ru>

Fig. 3. The relationships between commercial catches of pikeperch and water level of the Kama reservoir during 2016–2021. The data on the water level obtained from the website <http://www.rushydro.ru>

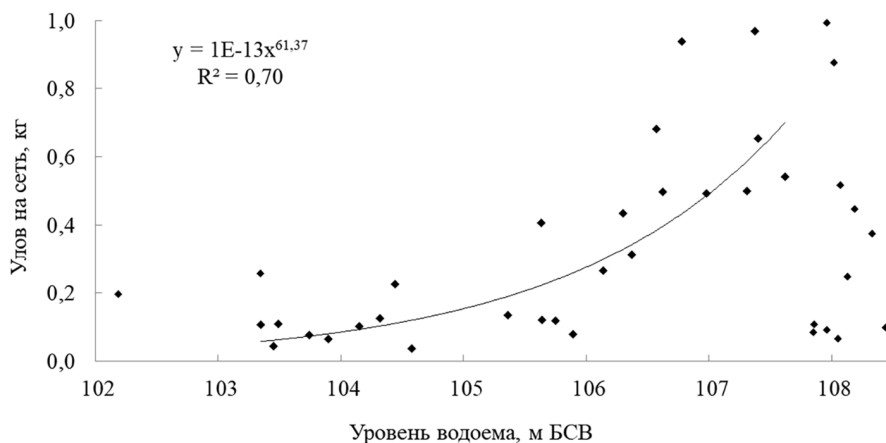


Рис. 4. Динамика относительных уловов судака (кг/стандартную сетепостановку) от уровня водоема по данным проведенных съемок в 2015–2021 гг. Отслеживание хода уровня воды осуществлено по верхнему бьефу Камской ГЭС с использованием сайта <http://www.rushydro.ru>

Fig. 4. Relationships between the dynamics of pikeperch CPUE (kg / standard netting) and water level of the Kama reservoir in 2015–2021. The data on the water level obtained from the website <http://www.rushydro.ru>

опубликованным данным об обратной связи объемов вылова судака от уровня водохранилища (Зиновьев, Соловьева, 1975).

Селективность орудий лова

В Камском водохранилище судак достигает промыслового размера в 40 см в возрас-

те 4+ лет. Наши результаты свидетельствуют о значительном изъятии особей не промыслового размера, доля которых в промысловых уловах составила 43,8 % для всех классов орудий лова (табл. 6). Наиболее высокая доля молоди – более 90 % численности от улова судака, наблюдается в сетях с ячейей от 30

Таблица 6. Размерная структура судака в промысловых сетных уловах по данным поштучного пересчета на Камском водохранилище в 2015–2021 гг. (% численности)

Table 6. The size structure of pikeperch in commercial catches based on the individual counting at the Kama reservoir in 2015–2021 (%)

Размерный класс, мм	Размер ячеек в ставных сетях, мм									Всего, %
	30–32	35–36	40	45	50	55	60	65	70	
50–100	1,2	—	—	—	—	—	—	0,1	—	0,1
100–150	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
150–200	0,6	—	0,7	—	—	—	0,2	0,6	4,3	0,3
200–250	9,1	—	1,5	2,3	2,1	0,6	1,2	5,0	12,8	2,4
250–300	40,0	34,1	9,6	4,7	4,1	2,1	2,1	3,8	3,4	5,5
300–350	27,3	46,9	43,4	16,8	15,1	5,8	5,9	10,4	15,4	12,7
350–400	12,7	11,9	32,4	45,9	37,9	24,2	9,8	19,0	13,7	22,9
400–450	9,1	4,0	6,6	24,1	28,5	48,3	34,2	22,9	12,0	29,5
450–500		0,9	3,7	5,4	8,9	15,1	30,4	18,1	19,7	17,0
500–550		0,4		0,6	2,1	3,4	11,8	13,2	10,3	6,8
550–600						0,4	3,3	4,3	5,1	2,0
600–650						0,1	1,0	1,1	0,9	0,5
650–700							0,2	0,8	1,7	0,2
700–800								0,6	0,9	0,1
Количество экземпляров, шт.	165	226	136	684	936	822	1825	786	117	5697
Усилие, стандарт. сетепостановок	940	1033	491	1761	3831	3902	8996	4412	587	25953

до 40 мм (мелкочастиковые сети). Доля молоди в сетях с ячейей 45 и 50 мм составила 69,7 % и 59,2 %, соответственно. В сетях с ячейей 55–70 мм (крупночастиковые сети) доля судака непромыслового размера варьировала от 19,1 до 49,6 %.

Допустимый прилов рыб длиной менее промысловой меры при использовании крупночастиковых сетей должен составлять не более 40 % по численности прилова от общего улова видов рыб и не более 20 % численности прилова от общего улова видов рыб для мелкочастиковых орудий лова (Приказ..., 2022).

Анализ соответствия объемов изъятия молоди судака установленным нормам показал, что доля вылова судака в общем объеме уловов всей рыбы для сетей с ячейей от 30 до 40 мм в среднем составляла 4,3 % чис-

ленности, для сетей с ячейей 45 и 50 мм – 8,4 и 29,4 % численности соответственно. В крупночастиковых сетях доля судака в общем объеме вылова рыбы в среднем по численности составляла 25 % (17,2–35 %). Таким образом, высокие значения прилова молоди в уловах ставных сетей не превышают допустимые нормы изъятия.

Отметим, что в рамках настоящей работы не затрагивается любительский вылов судака на Камском водохранилище, который сопоставим по объему с промышленным выловом (Михеев, Лесникова, 2014). Так, по нашим оценкам, в 2013 году на Камском водохранилище любителями было отловлено порядка 25–30 тонн судака, что близко объему промышленного вылова вида, по данным официальной статистики. При этом значительная

доля любительских уловов приходится именно на особей непромыслового размера.

*Обоснование и расчет
неучтенного вылова
промышленным рыболовством*

Неучтенный вылов на водоеме, прежде всего по наиболее востребованным и ценным видам рыб, достигает значительных размеров. По устным опросам рыбаков, участвующих в промысле, в рыбоприемные пункты не поступает до половины уловов хищников – судака, щуки, налима и жереха. Проблема соответствия статистических данных действительному вылову рыбы была характерна как для промысла на р. Каме до зарегулирования стока, так и на разных этапах существования промысла на Камском водохранилище (Букирев и др., 1959; Соловьева, Зиновьев, 1971; Паздерин, 1975; Пушкин, 1980; Костицын, 2001). Моделирование возможного вылова, основанное на пересчете величины уловов через показатели уловов на усилие, осуществленные на других пресноводных водоемах России (Шашуловский, Мосияш, 2003; Барбанов и др., 2017), также показывают, что возможное неучтенное изъятие рыбы на промысле может достигать значительных объемов. Таким образом, использование промысловой

статистики, которая базируется на предоставляемых субъектами промысловства сведениях, может привести к существенному искажению оценки запасов промысловых видов рыб. Основной причиной неучтенного изъятия в настоящее время является рыночная стоимость рыбы, и судак в данном случае – один из самых востребованных и коммерчески ценных видов рыб.

Путем сопоставления данных, основанных на поштучном пересчете рыбы в промысловых уловах в осенние месяцы и период ледостава (сентябрь–март) за 2015–2017 гг., с данными рыбопромысловой статистики нами были получены результаты, подтверждающие значительные объемы неучтенного изъятия судака в верхнем районе Камского водохранилища. Сопоставление результатов расчетов с данными официальной статистики показало, что объем восстановленного промышленного вылова судака превышает официальные значения вылова судака промыслом в 2,3–4 раза (табл. 7). Полученные нами величины близки данным о величине нелегального промысла судака в дельте Волги и Северном Каспии, которая с 2012 по 2016 гг. в среднем в 2 раза превышала фактический вылов (Левашина, 2018). Близкая ситуация складывается в Южном Каспии (Иран), где также развит нерегулируемый

Таблица 7. Восстановленный возможный вылов судака в верхнем районе Камского плеса за период 2015–2017 гг.

Table 7. Recalculated possible catch of pikeperch in the upper area of the Kama reach for the period of 2015–2017.

Год	Вылов судака, т		Константа пересчета по лещу	Восстановленный вылов судака, т
	По данным официальной статистики	Наши данные		
2015	7,44	0,176	95,79	16,86
2016	8,14	0,214	126,25	27,02
2017	8,22	0,492	66,95	32,93
В среднем за 2015–2017 гг.	7,93	0,29	96,33	25,60

промысел судака, и официальная статистика не отражает объемы его реального изъятия (Abdolmalaki, Psuty, 2007).

Отметим, что с учетом любительского вылова, объем которого предположительно эквивалентен официальному вылову промыслом, фактический вылов судака в верхнем районе Камского водохранилища может превосходить данные официальной статистики в 3–5 раз. Кроме того, эта оценка не включает вылов судака браконьерским промыслом, оценка объемов вылова которым в пределах Камского водохранилища требует проведения специализированных работ.

Заключение

Результаты свидетельствуют о межгодовой динамике относительной численности пополнения судака Камского водохранилища, что может указывать на нестабильность условий воспроизводства и флуктуации факторов, приводящую к дифференцированной смертности молоди судака этого водоема. Выявлены различия в росте и относительной упитанности рыб из разных районов водохранилища, свидетельствующие о сосуще-

ствовании пространственно-разобщенных группировок судака, придерживающихся определенных мест нагула в пределах Камского водохранилища. Отмечены отличия судака Камского водохранилища от рыб других водохранилищ Волжско-Камского каскада, а также выявлена межгодовая динамика в линейном росте и массе рыб, по всей вероятности, определяемая динамикой численности ключевого кормового объекта вида – черноморско-каспийской тюльки. Установлено, что значения вылова молоди в уловах промысловых ставных сетей не превышают допустимые нормы изъятия. При этом объемы прилова молоди в вылове судака на Камском водохранилище могут быть существенно выше, что объяснимо высокой коммерческой ценностью судака и согласуется с тем, что объемы возможного неучтенного вылова промысловиками и любителями превосходят официальные данные в 3–5 раз. Полученная информация является ключевым элементом для разработки мер по регулированию промысла в соответствии с предосторожным подходом к рациональной эксплуатации объектов промысла.

Список литературы / References

- Бабаян В. К. (2000) *Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ)*. Москва, 192 с. [Babayan V. K. (2000) *A precautionary approach to the assessment of the total allowable catch (TAC)*. Moscow, 192 p. (in Russian)]
- Бривкальн М. А. (1975) К эклективности питания судака Камского водохранилища. *Биологические ресурсы Камских водохранилищ. Вып. 1*. Пермь, ПГУ, с. 27–34 [Brivkain M. A. (1975) On the electivity of feeding the pikeperch of the Kama reservoir. *Biological resources of the Kama reservoirs. Issue 1*. Perm, Perm State University, p. 27–34 (in Russian)]
- Барабанов В. В., Ткач В. Н., Шипулин С. В. (2017) Опыт оценки неучтенного изъятия полупроходных и речных видов рыб в Астраханской области. *Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство*, 2: 18–25 [Barabanov V. V., Tkach V. N., Shipulin S. V. (2017) Experience in evaluating un accounted fluvial anadromous and river fish species in the Astrakhan region. *Vestnik of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing Industry* [Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoe khozyaistvo], 2: 18–25 (in Russian)]

Бартош Н. А. (2006) *Состояние рыбных ресурсов в Нижнекамском и Куйбышевском водохранилищах в начале XXI столетия*. Казань, Отечество, 181 с. [Bartosh N. A. (2006) *State of fish resources in the Nizhnekamsk and Kuibyshev Reservoirs in the early 21st century*. Kazan, Otechestvo, 181 p. (in Russian)]

Букирев А. И., Козьмин Ю. А., Соловьева Н. С. (1959) Рыбы и рыбный промысел Средней Камы. *Известия Естественного-научного института при Пермском государственном университете им. А. М. Горького*, 14(3): 17–53 [Bukirev A. I., Kozmin Yu. A., Solovyova N. S. (1959) Fish and fishery of the Middle Kama. *News of the Natural Science Institute at A. M. Gorky Perm State University* [Izvestiya Estestvenno-nauchnogo instituta pri Permskom gosudarstvennom universitete im. A. M. Gor'kogo], 14(3): 17–54 (in Russian)]

Денисенко О. С. (2017) Ретроспективный анализ и современное состояние запасов и промысла судака (*Stizostedion lucioperca* (L.)) в Азовских лиманах Краснодарского края. *Научный журнал КубГАУ*, 130: 335–347 [Denisenko O. S. (2017) Retrospective analysis and the present state of pikeperch (*Stizostedion lucioperca* (L.)) stock and fishing in the Azov limans of the Krasnodar region. *Scientific Journal of KubSAU* [Nauchnyi zhurnal KubGAU], 130: 335–347 (in Russian)]

Зиновьев Е. А., Соловьева Н. С. (1975) О формировании стада и биологии судака Камского водохранилища. *Биологические ресурсы Камских водохранилищ. Вып. 1*. Пермь, ПГУ, с. 27–34 [Zinoviev E. A., Solovyova N. S. (1975) On the formation of the herd and biology of the pikeperch of the Kama reservoir. *Biological resources of the Kama reservoirs. Issue 1*. Perm, Perm State University, p. 27–34 (in Russian)]

Ивантер Э. В., Коросов А. В. (2013) *Введение в количественную биологию*. Петрозаводск, Издательство ПетрГУ, 302 с. [Ivanter E. V., Korosov A. V. (2013) *Introduction to quantitative biology*. Petrozavodsk, PetrSU, 302 p. (in Russian)]

Коняев В. П., Костицын В. Г. (2001) К биологии хищных рыб Камского водохранилища. *Рыбные ресурсы Камско-Уральского региона и их рациональное использование: Материалы научно-практической конференции*. Пермь, с. 67–71 [Konyaev V. P., Kostitsyn V. G. (2001) On the biology of predatory fish of the Kama reservoir. *Fish resources of the Kama-Ural region and their rational use: Proceedings of the scientific and practical conference*. Perm, p. 67–71 (in Russian)]

Костицын В. Г. (2005) Исследование трофической структуры ихтиоценоза Камского водохранилища. *Вестник Пермского университета. Серия Биология*, 6: 137–144 [Kostitsyn V. G. (2005) Investigation of trophic pattern fish part of community the Kama-reservoir. *Bulletin of Perm University. Biology* [Vestnik Permskogo universiteta. Seriya Biologiya], 6: 137–144 (in Russian)]

Костицын В. Г. (2001) Влияние плавного лова на рыбные запасы и его регламентирование в фазе снижения популяционной численности. *Рыбные ресурсы Камско-Уральского региона и их рациональное использование: Материалы научно-практической конференции*. Пермь, с. 73–77 [Kostitsyn V. G. (2001) The effect of smooth fishing on fish stocks and its regulation in the phase of population decline. *Fish resources of the Kama-Ural region and their rational use: Proceedings of the scientific and practical conference*. Perm, p. 73–77 (in Russian)]

Кузнецов В. А. (2010) Эффективность размножения, размерно-возрастная структура и рост судака *Stizostedion lucioperca* в Волжском плёсе Куйбышевского водохранилища за время его существования. *Вопросы рыболовства*, 11(1): 89–99 [Kuznetsov V. A. (2010) Efficiency of reproduction, size-age structure and growth pike perch *Stizostedion lucioperca* in Volzhsk stretch of

Kuibyshev water reservoir during its existence. *Problems of Fisheries* [Voprosy rybolovstva], 11(1): 89–99 (in Russian)]

Кузнецов В.А., Григорьев В.Н., Галанин И.Ф., Кузнецов В.В. (2012) Промыслово-биологическая характеристика судака *Sander lucioperca* в верхней части Волжского плёса Куйбышевского водохранилища. *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*, 14(1–8): 1894–1897 [Kuznetsov V.A., Grigoriev V.N., Galanin I.F., Kuznetsov V.V. (2012) Trade and biological characteristic of pike perch *Sander lucioperca* in the top part of Volga reach at Kuibyshev water basin. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences* [Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk], 14(1–8): 1894–1897 (in Russian)]

Левашина Н.В. (2018) Промыслово-биологическая характеристика популяции судака *Sander lucioperca* дельты Волги в современный период. *Вопросы рыболовства*, 19(3): 343–353 [Levashina N.V. (2018) Fishery and biological characteristics of the zander population *Sander lucioperca* delta of river Volga in the present period. *Problems of Fisheries* [Voprosy rybolovstva], 19(3): 343–353 (in Russian)]

Мельникова А.Г., Костицын В.Г., Коняев В.П., Истомин С.Г., Поносов С.В. (2007) Современное состояние ихтиофауны Камского и Воткинского водохранилищ и особенности ее промысловой эксплуатации. *Современное состояние, проблемы охраны и рациональное использование биоресурсов пресноводных водоемов. Том IV*. Пермь, ФГНУ «ГосНИОРХ» Пермское отделение, с. 3–37 [Melnikova A.G., Kostitsyn V.G., Konyaev V.P., Istomin S.G., Ponomov S.V. (2007) The current state of the ichthyofauna of the Kama and Votkinsk reservoirs and the peculiarities of its commercial harvesting. *The current state, problems of protection and rational use of biological resources of freshwater reservoirs. Volume IV*. Perm, FSSI “GosNIORKh” Perm Branch, p. 3–37 (in Russian)]

Мина М.В., Клевезаль Г.А. (1976) *Рост животных*. Москва, Наука, 291 с. [Mina M.V., Klevezal G.A. (1976) *The growth of animals*. Moscow, Nauka, 291 p. (in Russian)]

Михалев В.В., Мацкевич И.К. (2010) Современная морфометрия Камского водохранилища. *Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление*, 3: 4–18 [Mikhalev V.V., Matskevich I.K. (2010) Contemporary morphometry of the Kama reservoir. *Water Sector of Russia: Problems, Technologies, Management* [Vodnoe khozyaistvo Rossii: problemy, tekhnologii, upravlenie], 3: 4–18 (in Russian)]

Михеев П.Б., Лесникова Т.В. (2014) Любительское рыболовство на Камском водохранилище (Пермский край). *Современное состояние водных биоресурсов. Материалы 3-й международной конференции*. Пищенко Е.В., Барсукова М.А., Морузи И.В. (ред.) Пермь, с. 127–128 [Mikheev P.B., Lesnikova T.V. (2014) Amateur fishing at the Kama reservoir (Perm Krai). *The current state of aquatic bioresources. Proceedings of the 3rd International Conference*. Pishchenko E.V., Barsukova M.A., Moruzi I.V. (eds.) Perm, p. 127–128 (in Russian)]

Паздерин В.П. (1975) К рыбохозяйственному освоению Камского и Воткинского водохранилищ. *Биологические ресурсы Камских водохранилищ. Ученые записки № 338, Вып. I*. Пермь, с. 9–15 [Pazderin V.P. (1975) On the fishery development of the Kama and Votkinsk reservoirs. *Biological resources of the Kama reservoirs. Scientific Notes No. 338, Issue I*. Perm, p. 9–15 (in Russian)]

Попов П.А. (2010) *Формирование ихтиоценозов и экология промысловых рыб водохранилищ Сибири*. Малолетко А.М. (ред.) Новосибирск, Академическое издательство «Гео», 216 с.

[Popov P. A. (2010) *Formation of ichthyocenoses and ecology of commercial fish reservoirs in Siberia*. Maloletko A. M. (ed.) Novosibirsk, Geo, 216 p. (in Russian)]

Приказ Министерства сельского хозяйства РФ (Минсельхоз России) от 13.10.2022 г. № 695 «Об утверждении правил рыболовства для Волжско-Каспийского рыбохозяйственного бассейна» с изменениями и дополнениями [Order of the Ministry of Agriculture of the Russian Federation (Ministry of Agriculture of Russia) of 13.10.2022 No. 695 “On approval of fishing rules for the Volga-Caspian fishery basin” with amendments and additions]

Пушкин Ю. А. (1965) К вопросу о численности и росте молоди рыб в Камском водохранилище. *Ихтиологическая и гидробиологическая характеристика Камских водохранилищ. Ученые записки № 125*. Пермь, с. 79–84 [Pushkin Yu. A. (1965) On the number and growth of juvenile fish in the Kama reservoir. *Ichthyological and hydrobiological characteristics of the Kama reservoirs. Scientific notes No. 125*. Perm, p. 79–84 (in Russian)]

Пушкин Ю. А. (1980) Характеристика современного состояния ихтиофауны и промысла в водоемах Пермской области и перспективы развития рыбного хозяйства. *Биологические ресурсы водоемов Западного Урала: Межвузовский сборник научных трудов*. Пермь, с. 91–103 [Pushkin Yu. A. (1980) Characteristics of the current state of ichthyofauna and fishing in the reservoirs of the Perm region and prospects for the development of fisheries. *Biological resources of reservoirs of the Western Urals: Interuniversity collection of scientific papers*. Perm, p. 91–103 (in Russian)]

Пушкин Ю. А. (1985) Обзор исследований по росту рыб Камских водохранилищ. *Биология водоемов Западного Урала: Межвузовский сборник научных трудов*. Пермь, с. 86–107 [Pushkin Yu. A. (1985) Review of studies on the growth of fish in the Kama reservoirs. *Biology of reservoirs of the Western Urals: Interuniversity collection of scientific papers*. Perm, p. 86–107 (in Russian)]

Пушкин Ю. А., Зиновьев Е. А. (1975) Размерно-возрастная изменчивость внешнеморфологических признаков хищных рыб камских водохранилищ. *Основы рационального использования рыбных ресурсов Камских водохранилищ: Межвузовский сборник научных трудов*. Пермь, с. 35–52 [Pushkin Yu. A., Zinoviev E. A. (1975) Size and age variability of external morphological features of predatory fish of the Kama reservoirs. *Fundamentals of rational use of fish resources of the Kama reservoirs: Interuniversity collection of scientific papers*. Perm, p. 35–52 (in Russian)]

Пушкин Ю. А., Антонова Е. Л. (1977) Тюлька *Clupeonella delicatula caspia morpha tscharchalensis* (Borodin) как новый компонент ихтиофауны Камских водохранилищ. *Труды Пермской Лаборатории ГосНИОРХ. Вып. 1*. Пермь, с. 30–47 [Pushkin Yu. A., Antonova E. L. (1977) Sprat *Clupeonella delicatula caspia morpha tscharchalensis* (Borodin) as a new component of the ichthyofauna of the Kama reservoirs. *Proceedings of the Perm Laboratory GosNIORH. Issue 1*. Perm, p. 30–47 (in Russian)]

Рабазанов Н. И., Бархалов Р. М., Бутаева А. К., Ашумова С. Г. (2017) Промыслово-биологическая характеристика судака *Sander (Stizostedion) lucioperca* (Linnaeus, 1758) в Терско-Каспийском рыбохозяйственном подрайоне с учетом внутренних водоемов Дагестана. *Вестник Дагестанского государственного университета. Серия 1: Естественные науки*, 32(2): 75–81 [Rabazanov N. I., Barkalov R. M., Butaeva A. K., Ashumova S. G. (2017) Fishing – biological characteristics of pikeperch *Sander (Stizostedion) lucioperca* (Linnaeus, 1758) in the Terek-Caspian fishery subdistrict considering inland waters of Dagestan. *Herald of Dagestan State University. Series*

I. Natural Sciences [Vestnik Dagestanskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya 1: Estestvennyye nauki], 32(2): 75–81 (in Russian)]

Родионова Л. А. (1986) Питание основных видов рыб Камского водохранилища. *Биологические ресурсы водоемов Западного Урала*. Пермь, с. 63–69 [Rodionova L. A. (1986) Feeding of the main fish species of the Kama reservoir. *Biological resources of reservoirs of the Western Urals*. Perm, p. 63–69 (in Russian)]

Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология (2015) Герасимов Ю. В. (ред.) Ярославль, Филигрань, 418 с. [*Fish of the Rybinsk reservoir: population dynamics and ecology* (2015) Gerasimov Yu. V. (ed.) Yaroslavl, Filigran, 418 p. (in Russian)]

Соловьева Н. С., Зиновьев Е. А. (1971) Изменение ихтиофауны Средней Камы после зарегулирования стока. *Биология рыб бассейна средней Камы: Ученые Записки Пермского Университета № 261, Выпуск 2*. Пермь, с. 3–16 [Solovyova N. S., Zinoviev E. A. (1971) The change in the ichthyofauna of the Middle Kama after the regulation of the flow. *Biology of fish of the Middle Kama basin: Scientific Notes of Perm University No. 261, Issue 2*. Perm, p. 3–16 (in Russian)]

Усольцев Э. А. (1969) Материалы по морфометрии и возрастной изменчивости судака Камского водохранилища. *Биология рыб бассейна средней Камы: Ученые записки ПГУ № 195*. Пермь, с. 31–40 [Usoltsev E. A. (1969) Materials on morphometry and age variability of pikeperch of the Kama reservoir. *Biology of fish of the Middle Kama basin: Scientific notes of PSU No. 195*. Perm, p. 31–40 (in Russian)]

Чугунова Н. И. (1959) *Руководство по изучению возраста и роста рыб*. Москва, Издательство Академии наук СССР, 164 с. [Chugunova N. I. (1959) *Guide to the study of the age and growth of fish*. Moscow, USSR Academy of Sciences, 164 p. (in Russian)]

Шашуловский В. А., Мосияш С. С. (2003) Опыт оценки неучтенного промыслового вылова рыбы (на примере Волгоградского водохранилища). *Рыбное хозяйство*, 4: 44–46 [Shashulovsky V. A., Mosiyash S. S. (2003) An experience of estimating the unaccounted commercial fishing (by the example of Volgograd reservoir). *Fisheries* [Rybnoe khozyaistvo], 4: 44–46 (in Russian)]

Abdolmalaki S., Psuty I. (2007) The effects of stock enhancement of pikeperch (*Sander lucioperca*) in Iranian coastal waters of the Caspian Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 64(5): 973–980

Ali M. A., Ryder R. A., Ancil M. (1977) Photoreceptors and visual pigments as related to behavioral responses and preferred habitats of perches (*Perca* spp.) and pikeperches (*Stizostedion* spp.). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 34(10): 1475–1480

Andersson M., Degerman E., Persson J., Ragnarsson-Stabo H. (2015) Movements, recapture rate and length increment of tagged pikeperch (*Sander lucioperca*) – a basis for management in large lakes. *Fisheries Management and Ecology*, 22(6): 450–457

Buijse A. D., Houthuijzen R. P. (1992) Piscivory, growth, and size-selective mortality of age 0 pikeperch (*Stizostedion lucioperca*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49(5): 894–902

Collette B. B., Ali M. A., Hokanson K. E. F., Nagiec M., Smirnov S. A., Thorpe J. E., Weatherley A. H., Willemsen J. (1977) Biology of the percids. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 34(10): 1890–1899

R Core Team (2022) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org>

- Froese R. (2006) Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology*, 22(4): 241–253
- Lappalainen J. (2001) *Effects of environmental factors, especially temperature, on population dynamics of pikeperch (Stizostedion lucioperca (L.))*. PhD Thesis. University of Helsinki, 28 p.
- Lehtonen H., Hansson S., Winkler H. (1996) Biology and exploitation of pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.), in the Baltic Sea area. *Annales Zoologici Fennici*, 33(3–4): 525–535
- Nagiec M. (1977) Pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in its natural habitats in Poland. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 34(10): 1581–1585
- van Densen W.L. T., Grimm M.P. (1988) Possibilities for stock enhancement of pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in order to increase predation on planktivores. *Limnologica*, 19(1): 45–49
- Wysujack K., Kasprzak P., Laude U., Mehner T. (2002) Management of a pikeperch stock in a long-term biomanipulated stratified lake: efficient predation vs. low recruitment. *Hydrobiologia*, 479(1–3): 169–180

EDN: HORLYA

УДК 615.46.015

Waste Fish Oil is a Promising Substrate for the Synthesis of Target Products of Biotechnology

Natalia O. Zhila^{*a},
Vladimir V. Volkov^b, Olga Ya. Mezenova^b,
Evgeniy G. Kiselev^a and Tatiana G. Volova^a

^a*Institute of Biophysics SB RAS,
FRC “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”
Krasnoyarsk, Russian Federation*

^b*Kaliningrad State Technical University
Kaliningrad, Russian Federation*

Received 03.06.2023, received in revised form 16.08.2023, accepted 01.09.2023

Abstract. Fat derived from the waste of the Baltic sprat (*Sprattus sprattus*) canning industry was studied as a carbon substrate for the synthesis of single cell protein and degradable bioplastics, polyhydroxyalkanoates (PHAs), in the culture of three bacterial strains: *Cupriavidus necator* B-5786, *C. necator* B-8562, and *C. necator* B-10646. The fatty substrate used in the present study contained 95 % of total lipids, 4 % of proteins, and 1 % of carbohydrates. Sixteen fatty acids (FAs) of lipids were identified, with palmitic (28.0 %), oleic (25.3 %), and docosahexaenoic (16.7 %) acids prevailing. The modes of cell cultivation were varied and the concentration of nitrogen in the medium was changed to direct metabolism towards synthesis of single cell protein or reserve PHAs. On complete nutrient medium, all strains synthesized high-protein biomass containing at least 70 and 50 % of “crude” protein and protein, respectively, which were complete in amino acids, including essential ones. When bacterial growth was limited by nitrogen, high (up to 60–70 %) yields of PHAs were obtained. The PHAs were represented by 3-component copolymers poly(3-hydroxybutyrate-co-3-hydroxyvalerate-co-3-hydroxyhexanoate) (P(3HB-co-3HV-co-3HHx)) with 0.20–0.31 mol.% of 3HV and 0.04–0.07 mol.% of 3HHx and with a weight average molecular weight of at least 600 kDa and a degree of crystallinity of about 70 %. Based on these parameters, the fat-containing waste of the fish-canning industry can be regarded as a promising renewable substrate for the biotechnological production of single cell protein and biodegradable “green” plastics – polyhydroxyalkanoates.

© 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: nzhila@mail.ru

ORCID: 0000-0002-6256-0025 (Zhila N.); 0000-0001-5560-7131 (Volkov V.); 0000-0003-4472-7087 (Kiselev E.); 0000-0001-9392-156X (Volova T.)

Keywords: waste fish oil, carbon substrate, biosynthesis, single cell protein, biodegradable bioplastics.

Acknowledgements. The study was supported by the Russian Science Foundation grant No. 23–64–10007.

Citation: Zhila N. O., Volkov V. V., Mezenova O. Ya., Kiselev E. G., Volova T. G. Waste fish oil is a promising substrate for the synthesis of target products of biotechnology. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2023, 16(3), 386–397. EDN: HORLYA



Отходы рыбопереработки – перспективный субстрат для синтеза целевых продуктов биотехнологии

Н. О. Жила^а, В. В. Волков^б,
О. Я. Мезенова^б, Е. Г. Киселев^а, Т. Г. Волова^а

^аИнститут биофизики СО РАН,
ФИЦ КНЦ СО РАН

Российская Федерация, Красноярск

^бКалининградский государственный
технический университет

Российская Федерация, Калининград

Аннотация. Жир, полученный из отходов производства консервов прибалтийской кильки (*Sprattus sprattus*), впервые исследован в качестве углеродного субстрата для синтеза белка одноклеточных и разрушаемых биопластиков полигидроксиалканоев (ПГА) в культуре трех штаммов бактерий: *Cupriavidus necator* B-5786, *C. necator* B-8562, *C. necator* B-10646. В исследуемом жире общие липиды составили 95 %, белок и углеводы 4 и 1 % соответственно; в составе жирных кислот (ЖК) липидов идентифицировано 16 жирных кислот с доминированием пальмитиновой (28,0 % от суммы ЖК), олеиновой (25,3 % от суммы ЖК), докозагексаеновой (16,7 % от суммы ЖК) кислот. При варьировании режимов выращивания бактерий и изменении концентрации азота в среде показана возможность синтеза белковой биомассы или резервных ПГА. На полной среде все штаммы синтезируют высокобелковую биомассу с содержанием «сырого» протеина и белка не менее 70 и 50 % соответственно с полным набором аминокислот, включая незаменимые. При лимитированном росте бактерий по азоту получены высокие (до 60–70 %) выходы ПГА, представленные 3-х компонентными сополимерами поли(3-гидроксибутират-*co*-3-гидроксиалерат-*co*-3-гидроксигексаноат) (П(ЗГБ-*co*-ЗГВ-*co*-ЗГГ)) с содержанием ЗГВ и ЗГГ соответственно 0,20–0,31 и 0,04–0,07 мол.% и со значениями средневесовой молекулярной массы не ниже 600 кДа и степенью кристалличности порядка 70 %. Исследованный жиросодержащий отход рыбопереработки можно отнести к перспективному возобновляемому и доступному субстрату для биотехнологического получения белка одноклеточных и биоразрушаемых «зеленых» пластиков.

Ключевые слова: жировые отходы рыбопереработки, углеродный субстрат, биосинтез, белок одноклеточных, разрушаемые биопластики.

Благодарности. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23–64–10007.

Цитирование: Жила Н. О. Отходы рыбопереработки – перспективный субстрат для синтеза целевых продуктов биотехнологии / Н. О. Жила, В. В. Волков, О. Я. Мезенова, Е. Г. Киселев, Т. Г. Волова // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2023. 16(3). С. 386–397. EDN: HORLYA

Введение

Вызовы, с которыми человечество сталкивается сегодня, включают исчерпаемость сырьевых и энергетических ресурсов, возрастающий дефицит пищи, глобальное загрязнение окружающей среды техногенными отходами и изменение климата, для решения которых, наряду с традиционными технологиями и средствами, все большее значение приобретают продукты, препараты и материалы, получаемые в процессах биотехнологии.

Проблема продовольственной безопасности и адекватное потребностям населения планеты обеспечение продовольствием – одна из ключевых и глобальных проблем, стоящих перед человечеством XXI века (Porter et al., 2014). Мировая потребность в белке в настоящее время удовлетворяется примерно на 40 % (Boland et al., 2013). Наряду с сельским хозяйством, на решение проблемы продовольственной безопасности и насыщения рынка качественными белковыми продуктами питания значительное влияние оказывает потенциал рыбохозяйственного комплекса. Аквакультура и рыболовство в совокупности составляют 17 % от общего количества белка животного происхождения и 6,7 % от всего потребляемого белка (Богачев, 2017, 2018; Годовой отчет ПАО «Русская аквакультура», 2021). Однако технологии рыбопереработки создают экологические проблемы вследствие образования огромного количества отходов.

Эффективным альтернативным способом получения аминокислот (Wendisch, Kerbs, 2022) и белковых веществ является ми-

кробиологический синтез (Ritala et al., 2017). Качество микробных белков близко белкам животного происхождения (Bourdichon et al., 2012; Wendisch, Kerbs, 2022). Применение микробных белков в кормопроизводстве улучшает качество и усвояемость традиционных растительных кормов. В технико-экономических показателях микробиологического синтеза белка (single cell protein, SCP) определяющее значение имеют удельные затраты и стоимость сырья (до 50 % в структуре всех затрат). Поэтому важнейший вопрос при разработке новых технологий получения белка одноклеточных – это доступность сырьевой базы. В биотехнологических процессах синтеза SCP возможно использование как «чистого» сырья постоянного химического состава, так и комплексных соединений, включая отходы производств. Последнее наиболее выгодно экономически и имеет огромное значение для охраны окружающей среды. В этой связи биотехнологические процессы – это не только синтез целевых продуктов, но и способ утилизации отходов различного происхождения.

Наблюдаемая в настоящее время аккумуляция в биосфере громадных объемов техногенных отходов различного происхождения в результате хозяйственной деятельности человека создает глобальные экологические проблемы. Особую опасность для здоровья человека, а также сохранения биоразнообразия и биоресурсов представляют продукты химического синтеза, среди которых – ПАВы, нефтепродукты, пестициды, синтетические

неразрушаемые пластики, объемы производства которых превысили 380 млн т/год. Накопление пластиковых отходов загрязняет воды Мирового океана, угрожает биоте и здоровью человека; под полигоны и свалки ежегодно изымаются огромные земельные площади, включая плодородные пахотные (Geyer et al., 2017; Lavers, Bond, 2017). Решение проблемы пластикового мусора – постепенный переход на разрушаемые полимерные материалы нового поколения (Awasthi et al., 2022), среди которых особое место принадлежит полигидроксиалканоатам (ПГА), полимерам микробиологического происхождения. ПГА – это семейство биоразрушаемых термопластичных полимеров разнообразного химического строения с различными физико-химическими свойствами (Laycock et al., 2013; Volova et al., 2013; Chen et al., 2020; Mitra et al., 2022; Tan et al., 2021; Koller, Mukherjee, 2022), которые можно перерабатывать в изделия известными и доступными методами из различных фазовых состояний (Kalia et al., 2019; Tarrahi et al., 2020; Pora et al., 2022), а также получать композиты для различных сфер – от коммунального и сельского хозяйства до фармакологии и биомедицины (Polyhydroxyalkanoate (PHA) market..., 2017; Koller, Mukherjee, 2020; Dalton et al., 2022; Palmeiro-Sánchez et al., 2022). Важно отметить, что ПГА, вследствие возможности синтеза на отходах, имеют большой потенциал для вклада в “The Circular Economy” (Adeleye et al., 2020; Parlato et al., 2020).

Ключевая проблема, решение которой необходимо для наращивания объемов выпуска и расширения сфер применения разрушаемых пластиков, – это снижение их стоимости за счет привлечения доступного углеродного сырья, доля которого в структуре затрат при производстве ПГА, аналогично технологиям синтеза белка одноклеточных, составляет до 45–50 %.

Новым и малоизученным источником углеродного сырья для биотехнологических процессов могут стать жиросодержащие отходы рыбоперерабатывающей отрасли. Содержание жиросодержащих отходов оценивается до 60 % от объемов образуемых рыбных субпродуктов (Ghaly et al., 2013). Выбросы рыбоперерабатывающей промышленности превышают 20 млн т/год, что составляет 25 % от общего объема вылова морского рыбного промысла. Это означает наличие и ежегодную доступность большого количества возобновляемого жиросодержащего сырья для синтеза целевых продуктов биотехнологии с высокой добавленной стоимостью. Этот ресурс в качестве субстрата для процессов биотехнологии практически не изучен. Опубликовано незначительное число работ, посвященных исследованию жиросодержащих отходов рыбопереработки: гидролизатов сырого минтая (Ashby, Solaiman, 2008), консервированного тунца (Argiz et al., 2021; Sangkharak et al., 2021), стоков заводов по переработке рыбы (Correa-Galeote et al., 2022).

Цель настоящей работы – оценка потенциала нового источника жиросодержащих отходов, получаемых при производстве консервированных шпротов, для синтеза целевых продуктов биотехнологии – белка одноклеточных и разрушаемых биопластиков полигидроксиалканоатов.

Материалы и методы

Получение и характеристика жиросодержащих отходов

В качестве углеродного субстрата исследованы жиросодержащие отходы, извлекаемые из голов кильки (*Sprattus sprattus*) после копчения. Головы кильки измельчали, смешивали с водой в соотношении 1:1. Полученную смесь нагревали до 90 °С и выдерживали при перемешивании 15–20 мин; затем смесь

центрифугировали при 3000 g (Megafuge 1.0R, Thermo Fisher Scientific, США); жирную фракцию надосадочной жидкости отделяли от обезжиренной фракции декантацией. Жирнокислотный состав масла анализировали после получения метиловых эфиров жирных кислот с использованием газового хроматографа с масс-спектрометром (7890/5975C, Agilent Technologies, США). Условия хроматографирования: газ-носитель – гелий, скорость – 1 мл/мин; колонка капиллярная HP-5. Более подробно условия хроматографирования описаны в работе (Kalacheva, Volova, 2007).

Техника культивирования микроорганизмов

Исследованы микроорганизмы коллекции Института биофизики СО РАН: *Cupriavidus necator* B-5786, глюкозоусваивающий мутантный штамм *C. necator* B-8562, штамм *C. necator* B-10646 с высоким органоτροφным потенциалом (Волова, Шишацкая, 2012). Бактерии выращивали на минеральной среде Шлегеля (Schlegel et al., 1961) в 0,5-л колбах с использованием термостатируемого шейкера-инкубатора «Incubator Shaker Innova®» серии 44 (New Brunswick Scientific, США) при температуре 30 °С. Для синтеза белка концентрация NH_4Cl в среде составляла 1,0 г/л; для синтеза полимеров – 0,5 г/л. Регистрировали полученный выход бактериальной биомассы в культуре (X, г/л), химический состав клеточной биомассы (содержание, состав белка и ПГА). Эксперименты проведены в трех повторностях.

Биохимические анализы

Определение сырого протеина (количество общего азота в биомассе бактерий, умноженное на коэффициент 6,25) проводили по Кьельдалю, углеводов – антроновым мето-

дом (Методы биохимического исследования растений, 1972). Содержание белка определяли по Лоури (Lowry et al., 1951), аминокислотный состав белка исследовали с использованием Amino Acid Analyzer LA8080 (Hitachi, Japan) по методу Moore and Stein (1954) и Spackman et al. (1958), содержание нуклеиновых кислот в клетках бактерий определяли по методу Спирина (Спирин, 1958). Липиды экстрагировали с использованием смеси хлороформ: этанол (2:1), как описано ранее (Kalacheva, Volova, 2007).

Анализ и свойства ПГА

Полимер экстрагировали из клеточной биомассы дихлорметаном. Полученный экстракт концентрировали на ротаторном испарителе R/210V (Büchi, Швейцария), затем полимер осаждали этанолом. Повторение процедуры растворения и переосаждения полимера обеспечило удаление примесей и получение гомогенных образцов. Образцы полимера сушили в вытяжном шкафу при комнатной температуре в течение 72 часов. Содержание и состав полимера анализировали с помощью газовой хроматографии-масс-спектрометрии (ГХ–МС) (6890/5975C, Agilent Technologies, США). Молекулярную массу и молекулярно-массовое распределение ПГА исследовали с помощью гель-проникающей хроматографии (Agilent Technologies 1260 Infinity, США). Термические свойства полимера анализировали на дифференциальном сканирующем калориметре DSC-1 (Mettler Toledo, Швейцария). Температуры плавления определяли по экзотермическим пикам на термограммах с помощью программы STARe. Деструкцию образцов исследовали с помощью системы термического анализа TGA2 (Mettler Toledo, Швейцария). Рентгеноструктурный анализ и определение кристалличности образцов проводили на порошковом

рентгеновском дифрактометре D 8ADVANCE (Bruker AXS, Германия).

Результаты и обсуждение

Химический анализ показал, что в составе жировых отходов общие липиды составляют 95 %, белки – 4 %, углеводы – порядка 1 %. В составе жирных кислот (ЖК) липидов (табл. 1) идентифицировано 16 жирных кислот. Среди доминирующих ЖК – пальмитиновая (28,0 %), олеиновая (25,3 %), докозагексаеновая (16,7 %), а также тимнодоновая (8,7 %); содержание остальных жирных кислот было низким, от менее 1 % до 3–4 %.

Культивирование бактерий на полной питательной среде Шлегеля и 100 %-ной обеспеченности азотом (NH_4Cl 1,0 г/л) при использовании в качестве источника углерода жировых отходов в концентрации 10 г/л реализовано в периодическом режиме в колбах

в культуре трех штаммов: *C. necator* В-5786, *C. necator* В-8562, *C. necator* В-10646. Показано, что все штаммы способны к росту на этом жировом субстрате в качестве единственного источника углерода. Однако показатели по величине урожая биомассы бактерий несколько варьировали, но в целом были сопоставимы с контролем (рост бактерий на глюкозе). За 40 ч процесса урожай биомассы составил 4,0, 4,2 и 4,9 г/л соответственно для штаммов *C. necator* В-5786, *C. necator* В-8562, *C. necator* В-10646. В биомассе присутствовал полимер, при этом его содержание было невысоким и составляло 25, 29 и 24 % от веса сухой биомассы соответственно.

В процессе культивирования жирные кислоты утилизировались бактериями неравномерно и с преимущественным потреблением линоленовой, тимнодоновой, докозагексаеновой кислот, концентрация которых

Таблица 1. Жирнокислотный состав жиросодержащих отходов рыбопереработки кильки балтийской

Table 1. Fatty acid composition of fat-containing waste of Baltic sprat processing industry

Индекс ЖК	Название	Содержание, % от суммы ЖК
14:0	Миристиновая	3,5
15:0	Пентадекановая	0,5
16:0	Пальмитиновая	28,0
16:1	Пальмитинолеиновая	0,3
17:0	Маргариновая	0,1
18:0	Стеариновая	4,5
18:1 ω9	Олеиновая	25,3
18:2 ω6	Линолевая	2,5
18:3 ω3	Линоленовая	4,3
20:0	Арахидовая кислота	0,3
20:1	Эйкозеновая	1,0
20:2	Эйкозодиеновая	0,4
20:5 ω3	Тимнодоновая	8,7
22:0	Бегеновая кислота	0,5
22:6 ω3	Докозагексаеновая	16,7
24:1	Нервоновая	1,5
Другие		1,2

к концу процесса (72 ч) упала многократно, в 10 и более раз. В остаточном липидном субстрате резко сократилось содержание полиненасыщенных и моноеновых длинноцепочечных жирных кислот; остаточные насыщенные кислоты дальнейший рост клеток не обеспечивали. Поэтому продолжение процесса роста бактерий было возможно только при реализации режима культивирования с подпиткой субстратом и внесении в культуру новых порций жира. Достигнутые в предварительных экспериментах показатели полноты усвоения культурой бактерий исследуемого липидного субстрата составили 60–70 %.

Общий химический состав бактериальных клеток приведен в табл. 2. Самое высокое содержание «сырого» протеина и белка получено в культуре быстрорастущего штамма *C. necator* B-10646 (74,2 и 52,3 % соответственно).

Информация о содержании общего белка не является показателем биологической ценности белкового продукта. Более значимым является аминокислотный состав белков. Результаты сравнения аминокислотного состава белков исследованных штаммов с литературными данными по белкам водорослей, дрожжей и животного белка (казеина) приведены в табл. 3. Белок бактерий, дрожжей и водорослей по аминокислотному составу близок к казеину. При этом содержание неза-

менимых аминокислот у исследуемых штаммов, выращиваемых на жировом отходе, сопоставимо с таковым у дрожжей, но общее количество белка в биомассе (% от сухой биомассы) существенно различается. Для дрожжей это значение составляет в среднем 50 %, а для исследуемых бактериальных штаммов – 70 %. Синтезируемый бактериями белок богат незаменимыми аминокислотами (их общее количество достигает 40 %). Отмечено несколько пониженное содержание лейцина и фенилаланина на фоне повышенного содержания лизина, треонина и валина по сравнению с казеином.

Полученные результаты показали, что использование исследуемого жира, являющегося отходом рыбопереработки, в качестве углеродного субстрата позволяет получать полноценную белковую биомассу и отвечает требованиям, предъявляемым к качественным белковым продуктам (Bourdichon et al., 2012; Wendisch, Kerbs, 2022).

Изменение условий культивирования бактерий, а именно, снижение концентрации азота в два раза от содержания NH_4Cl в стандартной среде Шлегеля для лимитирования роста клеток изменяет направленность конструктивного метаболизма и переключает поток внутриклеточных первичных метаболитов в цикл синтеза резервных макромолекул липидной природы – полигидроксика-

Таблица 2. Химический состав биомассы бактерий, полученной на жировых отходах рыбопереработки
Table 2. Chemical composition of bacterial biomass cultivated on waste fat from fish processing

Штаммы	Состав биомассы бактерий (% к АСБ)					
	«сырой» протеин	белок	РНК+ ДНК	Углеводы	Липиды	ПГА
<i>Cupriavidus necator</i> B-10646	74,2	52,3	12,8	5,0	6,0	23,9
<i>Cupriavidus necator</i> B-5786	71,3	50,6	8,2	6,7	9,1	25,4
<i>Cupriavidus necator</i> B-8562	70,6	49,8	7,9	6,4	7,2	28,7
<i>Cupriavidus necator</i> Z1*	64,4	45,2	7,2	6,2	9,1	32,4

* – штамм академика Г. А. Заварзина (коллекция отдела литотрофных культур Института микробиологии РАН)

Таблица 3. Аминокислотный состав белков различного происхождения

Table 3. Amino acid composition of proteins of various origins

Состав аминокислот (% от суммы аминокислот)	Бактериальные штаммы			Пекарские дрожжи*, г/100 г белка	<i>Chlorella</i> *	Казеин*
	<i>C. necator</i> B-10646	<i>C. necator</i> B-5786	<i>C. necator</i> B-8562			
Валин	6,4	7,1	7,5	6,4	5,4	5,7
Изолейцин	4,5	4,6	4,5	4,5	3,6	4,1
Лейцин	8,6	8,9	8,7	7,9	8,9	9,4
Лизин	9,0	8,6	7,2	7,0	6,0	7,3
Метионин	2,6	2,5	0,4	2,6	2,2	2,5
Треонин	5,1	4,5	5,7	5,3	4,9	4,2
Триптофан	1,4	-	-	1,2	1,6	1,3
Фенилаланин	4,4	4,2	3,9	4,5	4,4	4,6
Аланин	9,1	9,5	13,7	9,1	9,2	3,0
Аргинин	7,1	8,0	7,5	7,3	7,7	3,3
Аспарагин	10,1	9,6	9,5	10,1	9,5	7,1
Гистидин	2,0	2,5	1,4	1,2	1,8	2,2
Глицин	6,1	7,1	10,2	6,1	6,3	1,9
Глутаминовая	11,6	12,4	10,8	12,6	13,3	22,2
Пролин	3,8	3,5	0,8	4,6	5,7	10,4
Серин	4,0	3,5	4,8	4,0	4,9	5,7
Тирозин	3,6	3,5	2,9	5,0	3,1	4,8
Цистеин	0,6	-	0,4	0,6	1,4	0,4

Примечание: «-» – не обнаружено; *- Покровский, Сомин (1972)

ноатов. Выращивание исследуемых штаммов на среде, содержащей уменьшенную концентрацию источника азота, привело к урожаю биомассы бактерий 4,7–5,1 г/л и значительному увеличению содержания полимера в клетках бактерий, до 58–64 % от веса сухой биомассы (АСБ). Удлинение процесса культивирования до 72 ч не влияло на урожай биомассы бактерий, но повышало до 65–72 % внутриклеточное содержание полимера (табл. 4). Полученные результаты по урожаю биомассы и выходу полимеров сопоставимы или превосходят показатели, полученные при синтезе ПГА на жировых отходах из других источников (Ashby, Solaiman, 2008; Argiz et al., 2021; Sangkharak et al., 2021; Correa-Galeote et al., 2022).

Образцы ПГА, синтезированные всеми штаммами на жировом субстрате из отходов рыбопереработки, представляли собой трехкомпонентный полимер, образованный мономерами 3-гидроксипропаноата (ЗГП), 3-гидроксивалерата (ЗГВ) и 3-гидроксигексаноата (ЗГГ). Доминирующим мономером (более 99 мол.%) был 3-гидроксипропаноат (табл. 4). Аналогичный эффект синтеза сополимерных ПГА на растительных маслах отмечен в работе Pérez-Arauz et al. (2019) и Volova et al. (2020).

Включения 3-гидроксивалерата и 3-гидроксигексаноата были минорными и составляли, соответственно, 0,20–0,31 и 0,04–0,07 мол.%. Синтезированные полимеры имели значения средневесовой молекуляр-

Таблица 4. Урожай бактериальной биомассы, состав и свойства образцов ПГА, синтезированных на жировом субстрате рыбопереработки

Table 4. Yield of bacterial biomass, composition and properties of PHA samples synthesized on the waste fat from fish processing

Штамм	Урожай биомассы (г/л)	ПГА (% к АСБ)	Состав ПГА (мол.%)			M _w , кДа	Đ	C _x , %	T _{пл} , °C	T _{дегр} , °C
			ЗГБ	ЗГВ	ЗГГ					
<i>C. necator</i> В-5786	4,7	66	99,72	0,24	0,04	600	5,7	68	170	285
<i>C. necator</i> В-8562	4,8	65	99,75	0,20	0,05	590	5,5	72	169	278
<i>C. necator</i> В-10646	5,1	72	99,62	0,31	0,07	620	5,5	69	172	283

ной массы (M_w) от 590 до 620 кДа при повышенных значениях полидисперсности (Đ) (5,5–5,7); степень кристалличности определена на уровне 68–72 %. Показатели температуры плавления (T_{пл}) и термической деградации (T_{дегр}) полигидроксиалканоатов, синтезируемых исследуемыми штаммами, имели близкие значения. Значения T_{пл} лежали в диапазоне 169–172 °C; T_{дегр} – 278–285 °C.

Заключение

Полученные пионерные результаты оценки жирового сырья из отходов переработки балтийской кильки (*Sprattus sprattus*) позволяют отнести его к перспективному субстрату для биотехнологического получения белковой биомассы с полноценным аминокислотным составом и биоразрушаемых «зеленых» пластиков – полигидроксиалканоатов.

Список литературы / References

Богачев А. И. (2017) Роль рыболовства и аквакультуры в обеспечении продовольственной безопасности: мировой аспект. *Вестник сельского развития и социальной политики*, 4: 2–4 [Bogachev A. I. (2017) The role of fisheries and aquaculture in food security: the world aspect. *Bulletin of Rural Development and Social Policy* [Vestnik sel'skogo razvitiya i sotsial'noi politiki], 4: 2–4 (in Russian)]

Богачев А. И. (2018) Обеспечение продовольственной безопасности на основе развития рыбного хозяйства. *Вестник НГИЭИ*, 5: 110–121 [Bogachev A. I. (2018) Provision food security based on development fisheries. *Bulletin NGIEI* [Vestnik NGIEI], 5: 110–121 (in Russian)]

Волова Т. Г., Шишацкая Е. И. (2012) Штамм бактерий *Cupriavidus eutrophus* ВКПМ В-10646 – продуцент полигидроксиалканоатов и способ их получения. Патент РФ № 2439143 [Volova T. G., Shishatskaja E. I. (2012) *Cupriavidus eutrophus* VKPM В-10646 bacteria strain – producer of polyhydroxyalkanoates and production method thereof. RF Patent No. 2439143 (in Russian)]

Годовой отчет ПАО «Русская аквакультура» (2021) 127 с. [Annual report of PJSC «Russian Aquaculture» (2021) 127 p (in Russian)]

Методы биохимического исследования растений (1972) Ермаков А. И. (ред.) Ленинград, Колос, 306 с. [Methods of biochemical research of plants (1972) Ermakov A. I. (ed.) Leningrad, Kolos, 306 p. (in Russian)]

Покровский А. А., Сомин В. И. (1972) Аминокислотный состав некоторых одноклеточных организмов. *Медико-биологические исследования углеводородных дрожжей*. Покровский А. А.

(ред.) Москва, Наука, с. 103–109 [Pokrovskiy A. A., Somin V.I. (1972) Amino acid composition of some unicellular organisms. *Medical and biological studies of hydrocarbon yeast*. Pokrovskiy A. A. (ed.) Moscow, Nauka, p. 103–109 (in Russian)]

Спирин А. С. (1958) Спектрофотометрическое определение суммарного количества нуклеиновых кислот. *Биохимия*, 23(5): 656–662 [Spirin A. S. (1958) Spectrophotometric determination of total nucleic acids. *Biochemistry* [Biokhimiya], 23(5): 656–662 (in Russian)]

Adeleye A. T., Odoh C. K., Enudi O. C., Banjoko O. O., Osiboye O. O., Odediran E. T., Louis H. (2020) Sustainable synthesis and applications of polyhydroxyalkanoates (PHAs) from biomass. *Process Biochemistry*, 96: 174–193

Argiz L., Gonzalez-Cabaleiro R., Correa-Galeote D., del Rio A. V., Mosquera-Corral A. (2021) Open-culture biotechnological process for triacylglycerides and polyhydroxyalkanoates recovery from industrial waste fish oil under saline conditions. *Separation and Purification Technology*, 270: 118805

Ashby R. D., Solaiman D. K. Y. (2008) Poly(hydroxyalkanoate) biosynthesis from crude alaskan pollock (*Theragra chalcogramma*) oil. *Journal of Polymers and the Environment*, 16(4): 221–229

Awasthi S. K., Kumar M., Kumar V., Sarsaiya S., Anerao P., Ghosh P., Singh L., Liu H., Zhang Z., Awasthi M. K. (2022) A comprehensive review on recent advancements in biodegradation and sustainable management of biopolymers. *Environmental Pollution*, 307: 119600

Boland M. J., Rae A. N., Vereijken J. M., Meuwissen M. P. M., Fischer A. R. H., van Boekel M. A. J. S., Rutherford S. M., Gruppen H., Moughan P. J., Hendriks W. H. (2013) The future supply of animal-derived protein for human consumption. *Trends in Food Science and Technology*, 29(1): 62–73

Bourdichon F., Casaregola S., Farrokh C., Frisvad J. C., Gerds M. L., Hammes W. P., Harnett J., Huys G., Laulund S., Ouwehand A., Powell I. B., Prajapati J. B., Seto Y., Schure E. T., Boven A. V., Vankerkhoven V., Zgoda A., Tuijelaars S., Hansen E. B. (2012) Food fermentations: microorganisms with technological beneficial use. *International Journal of Food Microbiology*, 154(3): 87–97

Chen G.-Q., Chen X.-Y., Wu F.-Q., Chen J.-C. (2020) Polyhydroxyalkanoates (PHA) toward cost competitiveness and functionality. *Advanced Industrial and Engineering Polymer Research*, 3(1): 1–7

Correa-Galeote D., Argiz L., del Rio A. V., Mosquera-Corral A., Juarez-Jimenez B., Gonzalez-Lopez J., Rodelas B. (2022) Dynamics of PHA-accumulating bacterial communities fed with lipid-rich liquid effluents from fish-canning industries. *Polymers*, 14(7): 1396

Dalton B., Bhagabati P., De Micco J., Padamati R. B., O'Connor K. (2022) A review on biological synthesis of the biodegradable polymers polyhydroxyalkanoates and the development of multiple applications. *Catalysts*, 12(3): 319

Geyer R., Jambeck J. R., Law K. L. (2017) Production, use, and fate of all plastics ever made. *Science Advances*, 3(7): e1700782

Ghaly A. E., Ramakrishnan V. V., Brooks M. S., Budge S. M., Dave D. (2013) Fish processing wastes as a potential source of proteins, amino acids and oils: a critical review. *Journal of Microbial and Biochemical Technology*, 5(4): 107–129

Kalacheva G. S., Volova T. G. (2007) Fatty acid composition of *Wautersia eutropha* lipids under conditions of active polyhydroxyalkanoates synthesis. *Microbiology*, 76(5): 535–540

Kalia V. C., Ray S., Patel S. K. S., Singh M., Singh G. P. (2019) The dawn of novel biotechnological applications of polyhydroxyalkanoates. *Biotechnological applications of polyhydroxyalkanoates*. Kalia V. C. (ed.) Singapore, Springer, p. 1–11

- Koller M., Mukherjee A. (2020) Polyhydroxyalkanoates—linking properties, applications, and end-of-life options. *Chemical and Biochemical Engineering Quarterly*, 34(3): 115–129
- Koller M., Mukherjee A. (2022) A new wave of industrialization of PHA biopolyesters. *Bioengineering*, 9(2): 74
- Lavers J.L., Bond A.L. (2017) Exceptional and rapid accumulation of anthropogenic debris on one of the world's most remote and pristine islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(23): 6052–6055
- Laycock B., Halley P., Pratt S., Werker A., Lant P. (2013) The chemomechanical properties of microbial polyhydroxyalkanoates. *Progress in Polymer Science*, 38(3–4): 536–583
- Lowry O.H., Rosebrough N.J., Farr A.L., Randall R.J. (1951) Protein measurement with the Folin phenol reagent. *Journal of Biological Chemistry*, 193(1): 265–275
- Mitra R., Xu T., Chen G.-Q., Xiang H., Han J. (2022) An updated overview on the regulatory circuits of polyhydroxyalkanoates synthesis. *Microbial Biotechnology*, 15(5): 1446–1470
- Moore S., Stein W.H. (1954) Procedures for the chromatographic determination of amino acids on four per cent cross-linked sulfonated polystyrene resins. *Journal of Biological Chemistry*, 211(2): 893–906
- Palmeiro-Sánchez T., O'Flaherty V., Lens P.N. L. (2022) Polyhydroxyalkanoate bio-production and its rise as biomaterial of the future. *Journal of Biotechnology*, 348: 10–25
- Parlato M.C. M., Valenti F., Porto S.M. C. (2020) Covering plastic films in greenhouses system: a GIS-based model to improve post use sustainable management. *Journal of Environmental Management*, 263: 110389
- Pérez-Arauz A. O., Aguilar-Rabiela A. E., Vargas-Torres A., Rodríguez-Hernández A. I., Chavarría-Hernández N., Vergara-Porras B., López-Cuellar M. R. (2019) Production and characterization of biodegradable films of a novel polyhydroxyalkanoate (PHA) synthesized from peanut oil. *Food Packaging and Shelf Life*, 20: 100297
- Polyhydroxyalkanoate (PHA) market by type, manufacturing technology and application – global forecast to 2021 – research and markets (July 26, 2017) <https://www.marketsandmarkets.com/Market-Reports/pha-market 395. html>
- Popa M.S., Frone A.N., Panaitescu D.M. (2022) Polyhydroxybutyrate blends: A solution for biodegradable packaging? *International Journal of Biological Macromolecules*, 207: 263–277
- Porter J.R., Xie L., Challinor A.J., Cochrane K., Howden S.M., Iqbal M.M., Lobell D.B., Travasso M.I. (2014) Food security and food production systems. *Climate change 2014: Impacts, adaptation, and vulnerability. Part A: Global and sectoral aspects. Contribution of working group II to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Field C.B., Barros V.R., Dokken D.J., Mach K.J., Mastrandrea M.D., Bilir T.E., Chatterjee M., Ebi K.L., Estrada Y.O., Genova R.C., Girma B., Kissel E.S., Levy A.N., MacCracken S., Mastrandrea P.R., White L.L. (eds.) Cambridge and New York, Cambridge University Press, p. 485–533
- Ritala A., Häkkinen S.T., Toivari M., Wiebe M.G. (2017) Single cell protein – state-of-the-art, industrial landscape and patents 2001–2016. *Frontiers in Microbiology*, 8: 2009
- Sangkhak K., Paichid N., Yunu T., Klomklao S., Prasertsan P. (2021) Utilization of tuna condensate waste from the canning industry as a novel substrate for polyhydroxyalkanoate production. *Biomass Conversion and Biorefinery*, 11(5): 2053–2064

Schlegel H. G., Kaltwasser H., Gottschalk G. (1961) A submersion method for culture of hydrogen-oxidizing bacteria: growth physiological studies. *Archiv für Mikrobiologie*, 38: 209–222

Spackman D.H., Stein W.H., Moore S. (1958) Automatic recording apparatus for use in chromatography of amino acids. *Analytical Chemistry*, 30(7): 1190–1206

Tan D., Wang Y., Tong Y., Chen G.-Q. (2021) Grand challenges for industrializing polyhydroxyalkanoates (PHAs). *Trends in Biotechnology*, 39(9): 953–963

Tarrahi R., Fathi Z., Seydibeyoğlu M. Ö., Doustkhah E., Khataee A. (2020) Polyhydroxyalkanoates (PHA): From production to nanoarchitecture. *International Journal of Biological Macromolecules*, 146: 596–619

Volova T. G., Shishatskaya E. I., Sinskey A. J. (2013) *Degradable polymers: Production, properties, applications*. New York, Nova Science Publishers, 380 p.

Volova T., Sapozhnikova K., Zhila N. (2020) *Cupriavidus necator* B-10646 growth and polyhydroxyalkanoates production on different plant oils. *International Journal of Biological Macromolecules*, 164: 121–130

Wendisch V. F., Kerbs A. (2022) Microbial production of amines and amino acids by fermentation. *Microbial production of high-value products*. Rehm B. H. A., Wibowo D. (eds.) Cham, Springer, p. 47–80