

## ПОДТВЕРЖДЕНИЕ СУЖДЕНИЯ О ПОВЫШЕННОЙ УСТОЙЧИВОСТИ ПАЛЕОЛИМНИЧЕСКИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ К АНТРОПОГЕННОМУ ЗАГРЯЗНЕНИЮ ВОДЫ

© 2022 г. А. В. Макрушин<sup>а</sup>, \*, Е. В. Кузьмин<sup>а</sup>, Е. А. Соколова<sup>а</sup>, А. С. Васильев<sup>а</sup>, Э. В. Гарин<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,  
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

\*e-mail: makru@ibiw.ru

Поступила в редакцию 29.06.2020 г.

После доработки 24.08.2021 г.

Принята к публикации 03.09.2021 г.

Проведено сравнение чувствительности к антропогенному загрязнению видов Cladocera (Crustacea) и сделана попытка объяснить различия их чувствительности. Исследовались пробы планктона, собранные в июне–августе 2010–2013 и 2019 гг. на шести станциях Рыбинского водохранилища. При сравнении доли пораженных токсикозом особей у самых ранних вселенцев из моря в континентальные воды палеолимнических видов рода *Daphnia* с таковой у позже вселившихся в континентальные воды мезолимнических видов *Leptodora kindti* и *Limnospira frontosa* (Cladocera (Crustacea)) было выявлено, что у мезолимнических видов она выше, чем у палеолимнических. Это подтвердило взгляды Я.И. Старобогатова о меньшей устойчивости мезолимнических беспозвоночных к антропогенному загрязнению воды, чем палеолимнических.

*Ключевые слова:* Cladocera, токсикозы, эволюция

DOI: 10.31857/S0320965222010077

Полученные авторами результаты можно объяснить, если принять точку зрения Я.И. Старобогатова (1970) – советского и российского зоолога, малаколога, профессора, доктора биологических наук, главного научного сотрудника Зоологического института РАН. Первичноводных беспозвоночных континентальных вод он делил по давности вселения их предков из моря в континентальные воды на нео-, мезо- и палеолимнические. Неолимнические беспозвоночные – недавние вселенцы и поэтому имеют близких морских родичей. Они еще мало приспособлены ко всему разнообразию условий жизни в континентальных водах, требовательны к содержанию в воде кислорода, не переносят резких колебаний температуры и поэтому населяют лишь крупные водоемы, режим которых относительно стабилен. Число видов в неолимнических родах мало, а ареалы их узкие. В мезолимнических родах число видов тоже невелико. Их предки вселились в континентальные воды раньше неолимнических, и поэтому у них приспособления к жизни в континентальных во-

дах совершеннее, чем у неолимнических видов, а ареалы шире. Но и они населяют только крупные водоемы. Наиболее приспособлены ко всему разнообразию условий жизни в континентальных водах палеолимнические беспозвоночные, самые древние вселенцы. Их роды, в отличие от нео- и мезолимнических родов, часто содержат много видов, а семейства – много родов. Видовое их разнообразие – результат адаптивной радиации, произошедшей за долгое время жизни в континентальных водах. Близких морских родичей у них нет. Населяют они не только крупные водоемы, но и пруды, и лужи, а также осолоненные водоемы. Их ареалы широкие. Вселяясь из моря в континентальные воды, предки каждой группы становились сначала неолимническими, затем мезолимническими и потом палеолимническими. Палеолимнические беспозвоночные задолго до появления на Земле человека приобретали устойчивость к естественному загрязнению воды, т.е. к сапробности, к изменениям степени минерализованности воды, к насыщению ее гуминовыми и

фульвокислотами, к выделениям макрофитов и водорослей и к другим изменениям ее химического состава. Поэтому, по мнению Я.И. Старобогатова, которое он устно сообщил в беседе с первым автором этой статьи, они менее чувствительны к антропогенному загрязнению, чем нео- и мезолимитические беспозвоночные. Прав ли он был? Авторы попытались ответить на этот вопрос.

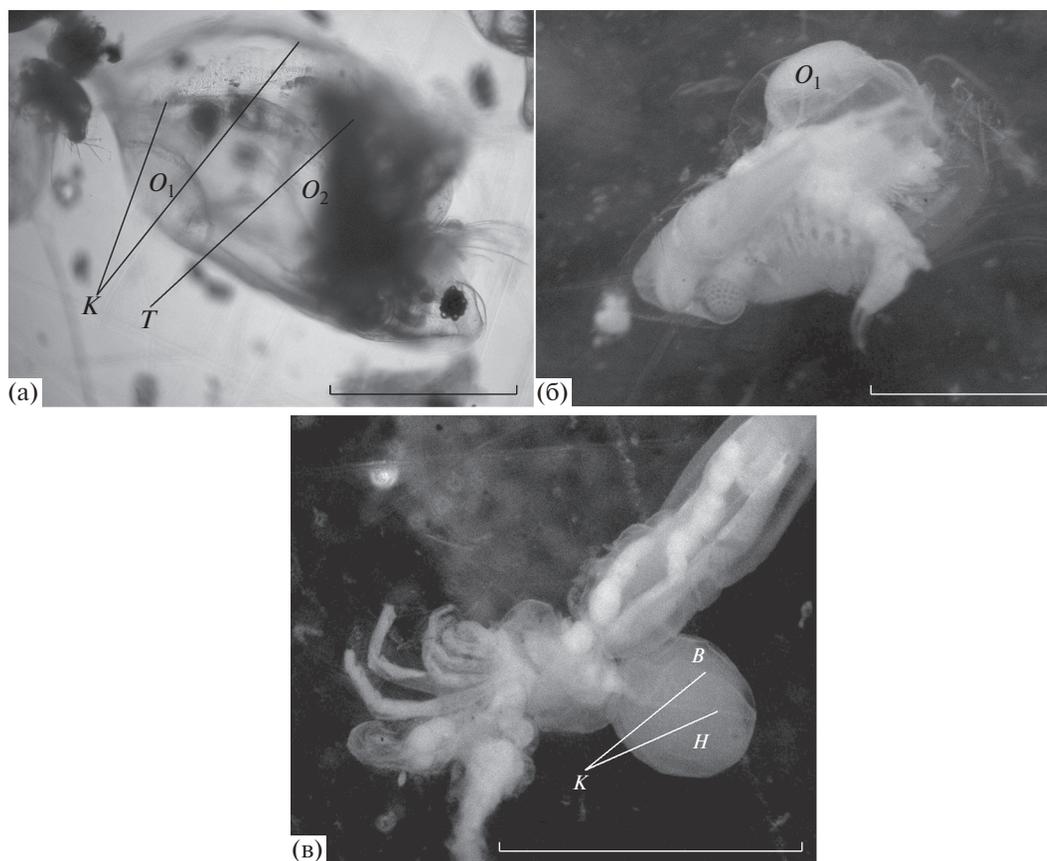
Проверка утверждения Я.И. Старобогатова проводилась на представителях трех родов Cladocera – *Leptodora*, *Daphnia* и *Limnosida*. Среди Cladocera, по Я.И. Старобогатову (1970), неолитических видов нет. Naplopoda, Onychopoda и с некоторым сомнением Holopedidae он относил к мезолимитическим видам, а Anomopoda и Sididae – к палеолимитическим. Таким образом, по Я.И. Старобогатову, *Leptodora kindti* (Focke, 1844) (Naplopoda) – мезолимитический вид, род *Daphnia* (Anomopoda) и вид *Limnosida frontosa* Sars, 1862 (Sididae) – палеолимитические. Отнесение Я.И. Старобогатовым всех Sididae к палеолимитическим группам встречает возражение. В этом семействе палеолимитический род лишь *Diaphanosoma*. В нем 30 видов, которые встречаются во всех типах континентальных водоемов (Коровчинский, 2004). Род *Penilia* (Sididae) не палеолимитический, а вторично-морской. Род *Limnosida* (Sididae) тоже не палеолимитический, а мезолимитический. Мезолимитическим его следует считать в соответствии с критерием давности заселения предками континентальных вод (Старобогатов, 1970). Этот род включает только один вид – *Limnosida frontosa*, который обитает лишь в крупных водоемах. Проблема одновременности вселения предков Cladocera из моря в континентальные воды вскользь обсуждается Я.И. Старобогатовым в монографии, посвященной моллюскам (Старобогатов, 1970). Деление этих рачков на мезо- и палеолимитические он рассматривал лишь как возможное, из-за неполноты своих знаний. По нашему мнению, объяснить наличие в сем. Sididae столь различающихся по давности вселения в пресные воды родов *Diaphanosoma*, *Penilia* и *Limnosida* можно либо тем, что это семейство произошло от разных предков, либо, что входящие в него виды эволюционировали в разных направлениях и с разной скоростью. В настоящей работе чувствительность к загрязнению двух мезолимитических видов *Leptodora kindti* и *Limnosida frontosa* сравнивали с таковой палеолимитических видов *Daphnia* (всех оказавшихся в пробах представителей этого рода).

Пробы собирали на двух плесах Рыбинского водохранилища: Волжском (ст. 1) и Главном (ст. 5) с судна в 2010–2013 гг. дважды в месяц с июня по

август. Использовали планктонную сеть с газом № 76 размером ячеи 0.082 мм. В такую сеть *L. kindti* попадалась редко. В 2019 г. для увеличения количества обследованных рачков этого вида также применяли сеть с газом № 7 размером ячеи 1.093 и с большим диаметром входного отверстия (~1 м). Пробы собирали 18 июня, 9, 25 июля и 19 августа на тех же станциях, что и в 2010–2013 гг. Рачков фиксировали в 4%-ном формалине. Просмотрены 220 проб (сборы 2010–2013 гг.) и 34 пробы (сборы 2019 г.). В пробах, собранных в 2010–2013 гг., сравнивали чувствительность к загрязнению *Limnosida frontosa* с таковой видов рода *Daphnia* (*Leptodora kindti* была очень малочисленна). В пробах 2019 г. сравнивали чувствительность к загрязнению *L. kindti* с таковой видов рода *Daphnia*. Пробы просматривали в камере Богорова под микроскопом МБС-9. Фотографии сделаны на цифровом микроскопе “VHX-1000E” (Япония). Перед фотографированием пробы окрашивали жидкостью Буэна. Содержащаяся в ней пикриновая кислота иногда окрашивала содержащуюся в отеках жидкость в желтый цвет и делала отеки выводковой сумки рачков более заметными.

За меру чувствительности вида к загрязнению воды принимали соотношение в пробах особей, имеющих отек выводковой сумки, и особей без видимых признаков этого токсикоза. Оценку достоверности различия проводили при помощи критерия  $\chi^2$ -квадрат Пирсона (Лакин, 1980; Животовский, 1991). Полученные значения этого критерия сравнивали с критическими для 5%-ного уровня значимости и соответствующего числа степеней свободы. Эти соотношения в 2010–2013 гг., за редким исключением, достоверно различались между собой, поэтому сравнивали долю особей *Limnosida frontosa* и видов рода *Daphnia* за каждый из 2010–2013 гг. по отдельности.

Отек – избыточное накопление жидкости во внеклеточном пространстве организма. У Cladocera отекает наружная стенка выводковой сумки (раковина) и внутренняя ее стенка (дно выводковой сумки, т.е. дорсальная сторона туловища) (Макрушин и др., 2014). Отек дна выводковой сумки наблюдали только у видов рода *Daphnia*. У *Limnosida frontosa* и *Leptodora kindti* отекала только раковина. У обследованных Cladocera раковина состоит из двух слоев гиподермы. Оба они выстланы хитином и соединены протоплазматическими мостиками. Отек на раковине возникает вследствие разрушения мостиков, расслоения раковины и заполнения пространства между разошедшимися слоями ее гиподермы жидкостью. На дне выводковой сумки отек образуется след-



**Рис. 1.** Ветвистоусые рачки с отечной выводковой сумкой: а – *Daphnia* sp., б – *Limnosida frontosa*, в – *Leptodora kindti*. Т – туловище; К – прежние края раковины, место соединения наружного (Н) и внутреннего (В) листов гиподермы.  $O_1$  – отек раковины,  $O_2$  – отек дна выводковой сумки. Масштаб 500 мкм.

ствии отслоения от туловища гиподермы и накопления под ней жидкости. Отек имеет вид пузыря, наполненного прозрачной жидкостью.

У видов рода *Daphnia* наружный листок гиподермы раковины гораздо менее гибкий, чем внутренний. Внутренний ее листок у видов этого рода очень тонкий и очень прозрачный. Рассмотреть его в случае его отслоения от наружного листка и образования отека удавалось редко. У находящихся в зафиксированных пробах особей видов рода *Daphnia* он обычно был разорван, а содержащая под ним жидкость отека разлита. Но о том, что отек прежде присутствовал и что он давил на туловище живого рачка, свидетельствовало отогнутое положение его туловища (рис. 1а). На рис. 1а видно, что отек раковины у *Daphnia* sp. еще не достиг больших размеров. Вероятно, поэтому внутренний листок гиподермы, ограждающий отек изнутри, не поврежден. Он выпячивается внутрь выводковой сумки и немного похож на эфиппий. Наружной стенкой ему служит наружный листок

гиподермы раковины, внутренней – внутренний ее листок. Из-за отека раковины и отека дна выводковой сумки пространство выводковой сумки у рачка уменьшилось, и его туловище выступает из створок раковины наружу (рис. 1а), а не находится, как у здоровых особей, между створками раковины.

У *Leptodora kindti* и у *Limnosida frontosa*, в отличие от *Daphnia*, оба листка гиподермы раковины одинаково гибкие. На рис. 1б у *L. frontosa* часть раковины расслоена. При отеке раковины этого вида наружный слой гиподермы выгибается наружу, внутренний – внутрь выводковой сумки. Жидкость, находящаяся между слоями гиподермы, окрашена пикриновой кислотой и поэтому не прозрачная, а мутная.

У *Leptodora kindti* раковина имеет форму ложки. Она не охватывает туловище рачка с боков, как у *Limnosida frontosa* и у видов рода *Daphnia*, а прижимается к дорсальной стороне туловища. Между раковинной и туловищем у *Leptodora kindti*

**Таблица 1.** Доля особей с отечной выводковой сумкой

Год	N	Рачки с отечной выводковой сумкой	
		число	доля, %
Виды рода <i>Daphnia</i>			
2010	882	268	30
2011	993	259	26
2012	560	102	18
2013	489	131	27
2019	1158	19	2
<i>Limnosida frontosa</i>			
2010	45	27	60
2011	96	62	65
2012	146	69	47
2013	91	76	86
<i>Leptodora kindti</i>			
2019	126	7	6

Примечание. N – количество рачков в пробе.

**Таблица 2.** Температура (°C) поверхностного слоя воды Рыбинского водохранилища в летний период

Год	Июнь	Июль	Август	Среднелетняя
2010	18.4 ± 2.1	26.2 ± 0.8	22.5 ± 2.4	22.3 ± 1.4
2011	17.0 ± 0.6	23.1 ± 0.6	21.2 ± 0.2	20.5 ± 0.9
2012	17.8 ± 0.9	21.3 ± 0.5	17.6 ± 0.5	19.9 ± 0.4
2013	20.2 ± 1.0	21.7 ± 1.1	19.8 ± 0.3	20.6 ± 0.5
2019	18.1 ± 0.9	18.5 ± 0.6	16.8 ± 0.8	18.0 ± 0.5

Примечание. Даны средние значения и их ошибка (по наблюдениям лаборатории гидрологии и гидрохимии Института биологии внутренних вод РАН).

расположено пространство выводковой сумки, в ней самка вынашивает партеногенетических зародышей. При небольшом отеке раковины, т.е. при отслоении части внутреннего листка гиподермы от наружного, на раковине *L. kindti*, как и у *Limnosida frontosa*, возникает пузырь. Он уменьшает пространство выводковой сумки и снижает плодовитость самки. При обширном отеке у *Leptodora kindti* расслаивается не часть, как у *Limnosida frontosa*, а вся раковина, и раковина приобретает форму вытянутого шара (рис. 1в). Поскольку

пространство выводковой сумки у такой самки перестает существовать, при овуляции она вынуждена сбрасывать яйца в воду, где они, вероятно, погибают.

Вызывает вопрос низкая доля с отеком выводковой сумки особей рода *Daphnia* в 2019 г. – лишь 2% (табл. 1). Возможно, это связано с тем, что лето 2019 г. было холодным (табл. 2). С понижением температуры негативное действие загрязнения на *Cladocera*, по-видимому, снижается. Вероятно, среди *Leptodora kindti* доля пораженных токсикозом особей летом 2019 г. тоже была ниже, чем в 2010–2013 гг. Доля представителей рода *Daphnia* с отечной выводковой сумкой за период 2010–2013 гг. была значительно ниже, чем доля *Limnosida frontosa*, пораженных этим токсикозом. Статистическая проверка показала достоверность различий: в 2010 г.  $\chi^2_{\text{ф}} = 18.40 \gg \chi^2_{\text{ст}} = 3.84$ , в 2011 г.  $\chi^2_{\text{ф}} = 63.88 \gg \chi^2_{\text{ст}} = 3.84$ , в 2012 г.  $\chi^2_{\text{ф}} = 54.67 \gg \chi^2_{\text{ст}} = 3.84$ , в 2013 г.  $\chi^2_{\text{ф}} = 198.37 \gg \chi^2_{\text{ст}} = 3.84$ . Достоверные различия в доле заболевших особей зарегистрированы и в 2019 г. между видами рода *Daphnia* и *Leptodora kindti*:  $\chi^2_{\text{ф}} = 6.17 > \chi^2_{\text{ст}} = 3.84$ . Следовательно, *L. kindti* и *Limnosida frontosa* более чувствительны к антропогенному загрязнению Рыбинского водохранилища, чем представители рода *Daphnia*.

**Выводы.** Проведенное исследование подтверждает мнение Я.И. Старобогатова о большей чувствительности к антропогенному загрязнению мезолимнических беспозвоночных по сравнению с палеолимническими.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Животовский Л.А. 1991. Популяционная биометрия. Москва: Наука.
- Коровчинский Н.М. 2004. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). Москва: Товарищество науч. изданий КМК.
- Котов А.А. 2013. Морфология и филогения Anomopoda (Cladocera, Crustacea). Москва: Тов-во науч. изд. КМК.
- Лакин Г.Ф. 1980. Биометрия. Москва: Высш. шк.
- Макрушин А.В., Семенова А.С., Дубовская О.П. и др. 2014. Географическое распространение отека раковинки у Cladocera (Crustacea) // Вода, химия и экология. № 10. С. 69.
- Старобогатов Я.И. 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. Ленинград: Наука.

## Confirmation of the Judgment on Increased Resistance of Paleolimnic Invertebrates to Anthropogenic Water Pollution

A. V. Makrushin<sup>1, \*</sup>, E. V. Kuzmin<sup>1</sup>, E. A. Sokolova<sup>1</sup>, A. S. Vasil'ev<sup>1</sup>, and E. V. Garin<sup>1</sup>

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

*\*e-mail: makru@ibiw.ru*

The plankton samples collected in June–August 2010–2013 and 2019 at six stations in the Rybinsk reservoir were studied. The proportion of specimens affected by toxicosis in the earliest invaders the paleolimnic species of the genus *Daphnia* from the sea into the continental waters was compared with that of the mesolimnic species *Leptodora kindti* and *Limnospira frontosa* (Cladocera Crustacea) that later penetrated to the continental waters. It found that this proportion is higher in mesolimnic species than in paleolimnic ones. This confirms the opinion of Starobogatov that mesolimnic invertebrates are less resistant to anthropogenic water pollution than paleolimnic invertebrates.

*Keywords:* Cladocera, toxicoses, evolution