

Структурно-функциональные характеристики и жирные кислоты зообентоса на участке реки Обь и в ее притоках

С. В. АНДРУЩЕНКО^{1, 2}, С. П. ШУЛЕПИНА², П. Ю. АНДРУЩЕНКО^{1, 2}, М. И. ГЛАДЫШЕВ^{1, 2}

¹Институт биофизики Федерального исследовательского центра
“Красноярский научный центр СО РАН”
660036, Красноярск, Академгородок, 50/50
E-mail: sv.shelekhina@mail.ru

²Сибирский федеральный университет
660041, Красноярск, пр. Свободный, 79

Статья поступила 07.06.2024

После доработки 10.07.2024

Принята к печати 15.07.2024

АННОТАЦИЯ

Определены таксономический и жирнокислотный состав, сезонная динамика биомассы, продукция и продуктивность по эйкозапентаеновой (ЭПК) и докозагексаеновой (ДГК) кислотам зообентоса реки Обь и ее притоков – рек Иня и Тула. Суммарное содержание ЭПК и ДГК во всех систематических группах зообентоса находилось на сравнительно высоком уровне, за исключением Trichoptera, Bivalvia и Gastropoda, но в случае всех таксонов попало в диапазон значений, приведенных в литературе для соответствующих систематических групп из разнообразных местообитаний, что подтверждает гипотезу об основном вкладе филогенетического фактора в содержание ЭПК и ДГК зообентоса. Установлено, что сходство видового состава зообентоса между реками Иня и Тула было ниже, чем сходство каждого из притоков с рекой Обь, что, скорее всего, обусловлено разными гидрологическими режимами и типами грунта притоков, а также дрифтом донных беспозвоночных из притоков в принимающий их водоток. Реки Обь, Иня и Тула имели сходные значения продукции зообентоса и его продуктивности по ЭПК и ДГК, но отличались, судя по литературным данным, от реки Енисей и его притоков, имеющих другие доминирующие комплексы донных беспозвоночных. Обнаружено, что при сопоставимых величинах биомассы и продукции зообентоса рек определяющее влияние на его продуктивность по ЭПК и ДГК, т. е. на биохимическое качество кормовой базы рыб, оказывает видовой состав, формирующийся в результате взаимодействия комплекса абиотических факторов.

Ключевые слова: зообентос, видовой состав, биомасса, продукция, эйкозапентаеновая кислота, докозагексаеновая кислота, сезонная динамика.

ВВЕДЕНИЕ

Потоки вещества и энергии лежат в основе функционирования любой экосистемы [Алимов, 2000]. Наряду с количественной оценкой потоков вещества необходимо учитывать и их качественные характеристики, среди кото-

рых одной из важнейших считается содержание таких физиологически важных компонентов, как полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК) [Сущик, 2008].

Длинноцепочечные ПНЖК семейства омега-3, а именно эйкозапентаеновая кислота

(20:5n-3, ЭПК) и докозагексаеновая кислота (22:6n-3, ДГК), являются биохимическими предшественниками ряда сигнальных молекул – эндогормонов (оксилипинов), регулирующих воспалительные процессы и работу сердечно-сосудистой системы, обеспечивающих функционирование нервной и мышечной ткани животных и человека [Simopoulos, 2000; Hulbert, 2007; Calder, 2018; Gladyshev, Sushchik, 2019; Sambra et al., 2021].

Многие животные не могут в достаточных количествах синтезировать ЭПК и ДГК, и поэтому должны получать их с пищей [Tocher, 2015; Patel et al., 2020]. Так, первостепенным источником ЭПК и ДГК для человека является рыба [Gladyshev et al., 2015; Tocher et al., 2019; Patel et al., 2020]. Основными продуcentами ЭПК и ДГК в биосфере выступают некоторые группы микроводорослей, от которых эти ПНЖК по трофическим сетям передаются к организмам высших трофических уровней – зоопланктону и зообентосу [Gladyshev, Sushchik, 2019]. Как известно, в реках с быстрым течением зообентос составляет основу кормовой базы рыб. Наиболее важным показателем биохимического качества корма, т. е. его пищевой ценности для рыб, считается содержание в биомассе ЭПК и ДГК [Sargent et al., 1999; Tocher, 2003, 2015]. Относительно содержания ЭПК и ДГК в биомассе зообентоса существует гипотеза о том, что оно определяется в первую очередь филогенетическим фактором, т. е. видовой принадлежностью организма, тогда как экологические факторы играют лишь второстепенную роль [Makhutova et al., 2011; Lau et al., 2012]. Следует отметить, что содержание ПНЖК в биомассе сравнительно хорошо изучено, но измерение продуктивности речного зообентоса в отношении ЭПК и ДГК в доступной литературе описано лишь в одной работе [Gladyshev et al., 2016].

Река Обь является одной из крупнейших рек Арктического бассейна, занимая первое место по водосборной площади и третье по водостоку [Безматерных и др., 2020]. На своем протяжении р. Обь принимает в себя большое количество притоков, представленных малыми и средними реками, такими как Иня и Тула. Река Иня представляет собой наиболее крупный правобережный приток первого порядка, впадающий в р. Обь в черте г. Новосибирска, тогда как р. Тула является един-

ственным левобережным притоком первого порядка данной местности. Малые и средние реки играют важную роль в формировании биологических ресурсов принимающих их водотоков [Ткачев, Булатов, 2002; Бакаева, Тадайдко, 2021].

В верхнем течении р. Оби значительную долю ихтиофауны составляют бентоядные рыбы, питающиеся как в основном русле реки, так и способные заходить для кормления в притоки первого порядка [Экология..., 2006; Визер, Визер, 2018]. Однако качество кормовой базы, а именно состав и содержание жирных кислот зообентоса Оби и ее притоков не изучены. Таким образом, целью настоящей работы было измерение продукции зообентоса и ее качественной составляющей по содержанию ПНЖК на участке верхнего течения р. Оби и в двух притоках первого порядка. Также проверялась гипотеза о ведущей роли филогенетического фактора в продуктивности речного зообентоса по ЭПК и ДГК.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Река Обь протекает на территории Западной Сибири и имеет водосборный бассейн площадью 2990 000 км², протяженность – 3660 км [Пузанов и др., 2017]. Скорость течения реки на равнинном участке составляет 0,2–0,5 м/с. Средняя минерализация воды низкая – менее 200 мг/л, с преобладанием гидрокарбонатов и ионов кальция. Содержание кислорода на исследуемом участке составляет в среднем около 100 % насыщения в летний период [Гончаров и др., 2013].

Река Иня является правобережным притоком первого порядка р. Оби, ее протяженность 663 км, водосборная площадь 17 600 км². Средняя скорость течения 0,07–0,15 м/с, минерализация воды в период межени 0,4–0,83 г/дм³, содержание органических веществ и биогенов невысокое [Романов, Кириллов, 2009]. Насыщение кислородом в летний период не превышает 100 % [Гончаров и др., 2013]. Река Тула является левобережным притоком первого порядка р. Оби, ее протяженность 72 км, водосборная площадь 740 км². Общая минерализация варьирует от 542 до 731 мг/дм³. Вода слабощелочная – pH 7,4–8,1, содержание растворенного кислорода 0,29–5,52 мг/дм³ [Пыряев и др., 2021].

Пробы зообентоса в реках Обь, Иня и Тула отбирали круговым скребком Дулькейта [Колпаков, 2015] (площадь захвата 0,1 м²) в августе 2021 г., с мая по сентябрь 2022 г. и в августе 2023 г. Глубина отбора проб 0,5 м. Одновременно проводили замеры температуры воды в пробе с помощью ручного термометра DT 131 (CEM, Китай) с точностью 0,1 °C. При промывке собранного грунта для отделения животных использовали капроновые сите из мельничного газа с размером ячей 224 мкм.

Пробы донных беспозвоночных отбирали с 10 станций: с четырех – на р. Обь, по две на каждом берегу выше и ниже устьев исследуемых притоков, с трех – на р. Туле и с трех станций на р. Ине (рис. 1).

Пробы на каждой станции в каждую дату отбирали в трех повторностях, которые при дальнейших расчетах усреднялись и использовались как одна проба со станции, чтобы избежать псевдорепликации. За весь период исследования собрано 70 проб зообентоса из которых 28 – из р. Оби, 21 – из р. Ини, 21 – из р. Тулы.

Исследованные станции различались по составу грунта. На 1-й и 3-й станции р. Оби был песчаный грунт, на станции 2 – песчано-илистый, на станции 4 – илисто-песчаный. Для р. Ини на станции 5 был характерен илистый грунт, на станции 6 – каменистый, на станции 7 – каменисто-песчаный. На всех станциях р. Тулы был илисто-песчаный грунт.

Разбор проб зообентоса и фиксацию 80 % этианолом проводили в течение суток. В лабораторных условиях осуществляли идентификацию беспозвоночных животных, подсчитывали численность зообентоса и определяли биомассу путем взвешивания на аналитических весах HR-150AZ (A&D, Япония) с точностью до 0,1 мг.

Частоту встречаемости видов F (%) в пробах рассчитывали обычным способом:

$$F = \frac{n_i}{N_i} \cdot 100 \%,$$

где n_i – количество проб с исследуемой рекой, в которых встречается данный вид; N_i – общее количество проб, отобранных на исследуемой реке.

Для установления сходства видового состава зообентоса исследуемых рек использовали индекс Серенсена K_s , как в аналогичных исследованиях [Woodward et al., 2010]:

$$K_s = \frac{2c}{a + b},$$

где a – число видов в реке A ; b – число видов в реке B ; c – количество общих видов для рек A и B .

Пробы зообентоса для анализа жирных кислот были отобраны в 2023 г. Живых беспозвоночных животных разбирали по систематическим группам и выдерживали в течение суток в емкостях с водой комнатной темпера-

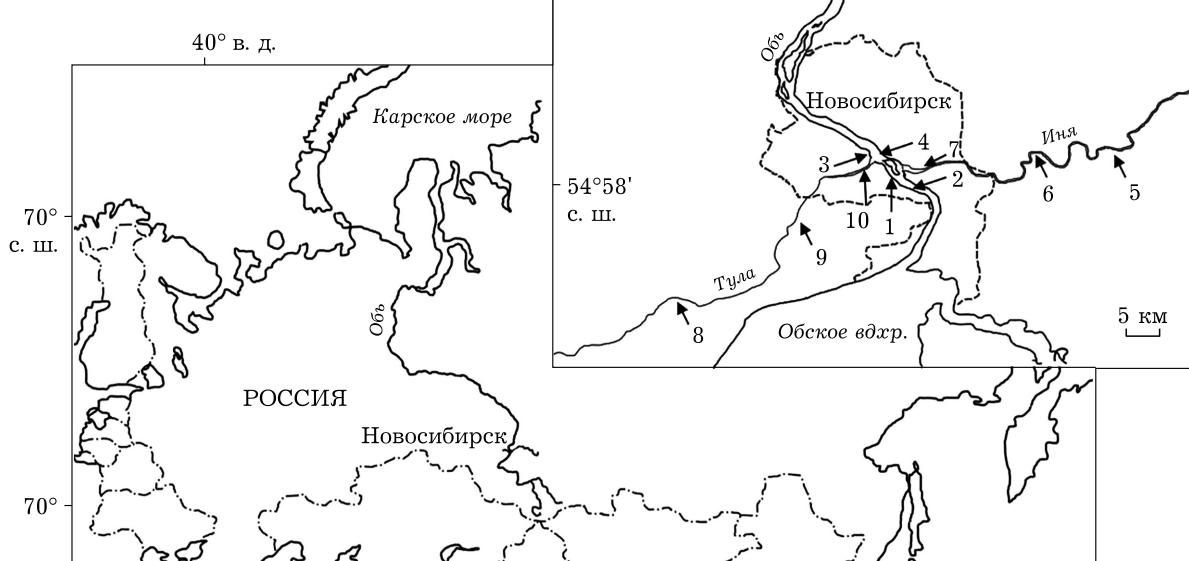


Рис. 1. Карта района исследования. Места отбора проб: 1–4 – р. Обь; 5–7 – р. Иня; 8–10 – р. Тула

туры для очищения кишечных трактов. Далее организмы зообентоса промакивали фильтровальной бумагой и взвешивали на аналитических весах. Отобранные пробы зообентоса помещали в смесь хлороформа : этанол в соотношении 2 : 1 для экстрагирования липидной фракции. Анализ жирных кислот (ЖК) производился, как в работе М. И. Гладышева с соавт. [Gladyshev et al., 2020]. Как указано в цитируемой работе, полученные в ходе гомогенизации и экстракции липиды подвергали двухстадийному метилированию на песчаной бане при температуре 90 °С. Анализ метиловых эфиров ЖК проводили на газовом хроматографе с масс-спектрометрическим детектором (модель 7890A/7000 QQQ, "Agilent Technologies", США). Условия анализа следующие: несущий газ – гелий, ввод с делением потока, скорость потока газа 1 мл/мин, капиллярная колонка высокой полярности HP-FFAP длиной 30 м, внутренним диаметром 0,25 мм и фазой полиэтиленгликоля, модифицированного нитротерефталевой кислотой толщиной 0,25 мкм.

Идентификацию пиков жирных кислот осуществляли путем сравнения масс-спектров с базой данных NIST 2008 MS LIB (Revision Jan 2010), а также сравнением времен удерживания с таковыми стандартов (U-47885, Sigma, США). Относительное содержание ЖК определяли как отношение площади пика определенной ЖК к сумме площадей всех ЖК. Абсолютное содержание ЖК рассчитывали через площадь пика внутреннего стандарта –

метилового эфира 19:0, фиксированное количество которого добавляли в пробы перед экстракцией липидов.

Расчеты продукции проводились по формулам, применявшимся ранее в аналогичной работе М. И. Гладышева с соавт. [Gladyshev et al., 2016]. Суточную продукцию $P_{\text{сут}}$ ($\text{г}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$) отдельных систематических групп зообентоса рассчитывали следующим образом:

$$P_{\text{сут}} = G \cdot B,$$

где G – суточная удельная скорость роста зообентосных организмов, 1/сут; B – биомасса зообентоса по систематическим группам, $\text{г}/\text{м}^2$.

Суточную удельную скорость роста G для членистоногих (за исключением Hemiptera) определяли из уравнения

$$G = a \cdot e^{b \cdot T},$$

где a и b – таксон-специфичные коэффициенты (табл. 1); T – температура, °С.

Суточную удельную скорость роста G для других таксонов находили из выражения

$$G = G_{20} / 2^{0,1(20 - T)},$$

где G_{20} – таксон-специфичный коэффициент (см. табл. 1).

Продуктивность зообентоса по ЭПК + ДГК, E ($\text{мг}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$) для каждой станции в каждую дату рассчитывалась по следующей формуле:

$$E = \sum_{i=1}^n P_i \cdot C_i,$$

Таблица 1

Коэффициенты для расчета суточной удельной скорости роста отдельных систематических групп зообентоса

Таксон	a	b	G_{20}	Источник
Amphipoda	0,0160	0,009		Berezina, 2008
Odonata	0,0075	0,080		Голубков, 2000
Ephemeroptera	0,0130	0,099		Голубков, 2000
Trichoptera	0,0130	0,054		Голубков, 2000
Plecoptera	0,0166	0,028		Голубков, 2000
Diptera*	0,0075	0,143		Голубков, 2000
Chironomidae	0,0087	0,142		Голубков, 2000
Coleoptera	0,0049	0,092		Голубков, 2000
Megaloptera	0,0098	0,042		Голубков, 2000
Hemiptera		0,050		Barahona et al., 2005
Gastropoda		0,017		Аракелова, 1999
Bivalvia		0,025		Golubkov et al., 2003
Oligochaeta		0,030		Berezina, 2008
Hirudinea		0,034		Николаев, 1980

* Не включая Chironomidae.

где P_i – продукция i -го таксона, $\text{г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$; C_i – содержание суммы ЭПК + ДГК в биомассе i -го таксона, $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$; n – число таксонов.

Сезонная продукция $P_{\text{сез}}$ ($\text{г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сез}^{-1}$) рассчитывалась с использованием метода трапеций:

$$P_{\text{сез}} = \sum_{i=1}^n \frac{P_i + P_{i+1}}{2} (t_{i+1} - t_i),$$

где P_i, P_{i+1} – суточная продукция ($\text{г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$) в даты i и $i+1$ соответственно; t_i, t_{i+1} – даты, сут. Сезон с мая по сентябрь 2022 г. составил 120 суток. Значения сезонной продуктивности по ЭПК + ДГК ($E_{\text{сез}}$, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сез}^{-1}$) также определяли методом трапеций.

Годовая продукция $P_{\text{год}}$ ($\text{г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$) рассчитывалась следующим образом:

$$P_{\text{год}} = B_{\text{сез}} \cdot P/B,$$

где $B_{\text{сез}}$ – средняя биомасса зообентоса за май – сентябрь 2022 г.; $P/B = 3,5 \text{ год}^{-1}$ – годовой коэффициент соотношения продукции и биомассы для рек Западно-Сибирского рыбохозяйственного бассейна [Методика..., 2020].

Годовую продуктивность по ЭПК + ДГК, $E_{\text{год}}$ ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$) рассчитывали с использованием среднего значения ЭПК + ДГК для всех таксонов:

$$E_{\text{год}} = P_{\text{год}} \cdot C,$$

где $P_{\text{год}}$ – годовая продукция зообентоса, $\text{г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$, за 2022 г.; C – среднее содержание суммы ЭПК + ДГК в биомассе для всех таксонов, $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$ сырой массы.

Расчет стандартных ошибок, проверка на нормальность по критерию Колмогорова – Смирнова, однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), тест Тьюки HSD и канонический корреспондентный анализ были проведены в программном пакете R версии 4.3.3 (R. Core Team, 2013).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сезонная динамика температуры воды в реках Обь, Иня и Тула достоверно не отличалась и менялась в среднем от 8,2 до 23,4 °C, с достижением максимального прогревания воды в июле (рис. 2). Только для р. Тулы был отмечен сдвиг пиковых значений температуры с середины на начало летнего сезона. Межгодовые средние значения температуры воды в августе в реках достоверно не отличались.

Таксономический состав зообентоса в исследованных реках имел некоторые различия. В р. Оби обнаружено 69 видов беспозвоночных животных из 15 систематических групп (табл. 2).

По числу видов преобладали представители семейства Chironomidae – 17 таксонов, брюхоногие моллюски (Gastropoda) представ-

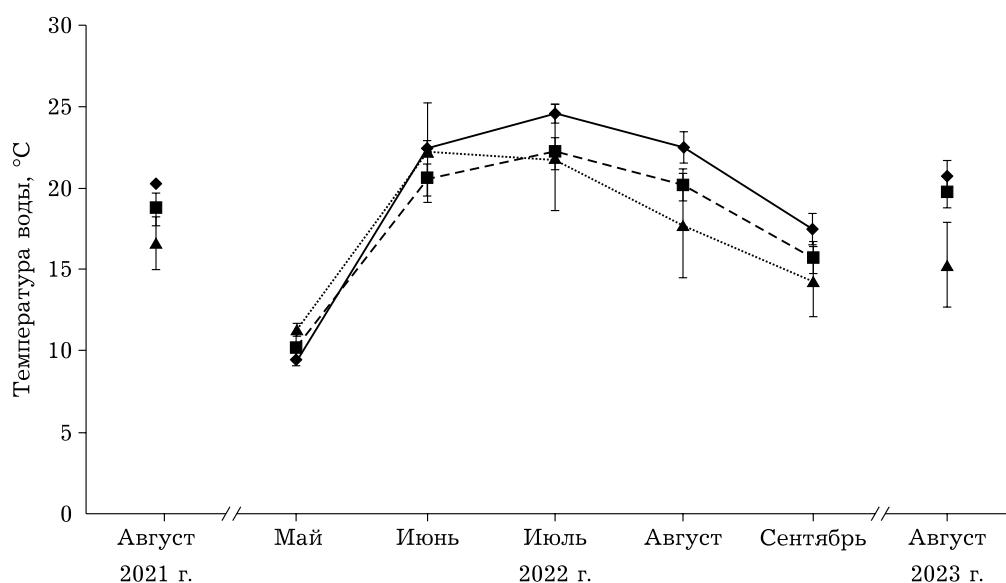


Рис. 2. Средняя температура воды (°C) в реках Обь, Иня и Тула в 2021–2023 гг. Сплошная линия и ромбы – р. Обь, штриховая и квадраты – р. Иня, пунктирная и треугольники – р. Тула; вертикальные линии с перекладинами – стандартные ошибки

Т а б л и ц а 2

Видовой состав зообентоса рек Обь, Иня и Тула, частота встречаемости (*F*, %)
и индекс видового сходства Серенсена *K_s*, 2021–2023 гг.

Вид	<i>F</i>		
	р. Обь	р. Иня	р. Тула
	1	2	4
Ephemeroptera			
<i>Baetis</i> sp.	7	5	10
<i>Caenis macrura</i> Stephens, 1835	7	19	10
<i>Caenis maculata</i> Tshernova, 1952	14	5	14
<i>Caenis pseudorivulorum</i> Keffermüller, 1960	18	10	10
<i>Ecdyonurus joernensis</i> Bengtsson, 1930		5	
<i>Ephemera lineata</i> Eaton, 1870	7	14	
<i>Ephemera vulgata</i> Linnaeus, 1758	7	14	
<i>Ephemerella ignita</i> Poda, 1761		10	
<i>Ephoron virgo</i> Olivier, 1791	4	5	
<i>Heptagenia fuscogrisea</i> Retzius, 1783		29	
<i>Polymitarcys nigridorsum</i> Fishkis, 1955	4	24	
<i>Potamanthus luteus</i> Linnaeus, 1767	4	5	
Megaloptera			
<i>Sialis morio</i> Klingstedt, 1932			14
<i>Sialis sordida</i> Klingstedt, 1932	4	5	38
Coleoptera			
<i>Haliphus</i> sp.	4	5	
<i>Hygrrotus inaequalis</i> Fabricius, 1776			
<i>Ilibius</i> sp.	11		5
<i>Nebriporus nostilis</i> (Sharp, 1884)			5
<i>Potamonectes</i> sp.		5	
Trichoptera			
<i>Agrypnia obsolete</i> Hagen, 1864	4		
<i>Anabolia laevis</i> Zetterstedt, 1840		5	10
<i>Ceratopsyche nevae</i> Kolenati, 1858		24	5
<i>Hydropsyche ornatula</i> McLachlan, 1878		14	
<i>Hydroptila</i> sp.	7		
<i>Limnephilus rhombicus</i> Linnaeus, 1758			29
<i>Molanna submarginalis</i> McLachlan, 1872		5	
<i>Molanna angustata</i> Curtis, 1834	7	5	
<i>Oecetis notata</i> Rambur, 1842		10	
<i>Oecetis ochracea</i> Curtis, 1825	4	5	
<i>Potamophylax latipennis</i> Curtis, 1834		5	
<i>Setodes</i> sp.	4	5	
Hemiptera			
<i>Aphelocheirus aestivalis</i> Fabricius, 1794		10	
<i>Aphelocheirus nawae</i> Nawa, 1905		5	
<i>Arctocoris germari</i> Fieber, 1848	7		5
<i>Plea minutissima</i> Leach, 1817			5
<i>Ranatra linearis</i> Linnaeus, 1758		5	
<i>Sigara</i> sp.		5	
Diptera			
<i>Dicranomyia ventralis</i> (Schummel, 1829)	4		5
<i>Tipula</i> sp.			5
<i>Dicranota bimaculata</i> (Schummel, 1829)			10
<i>Hexatoma bimaculata</i> Linnaeus, 1758		5	
<i>Ceratopogonidae</i> spp.	11	5	10
<i>Simuliidae</i> spp.	7	5	5
Chironomidae			
<i>Ablabesmyia</i> sp.	32	33	62
<i>Chironomus</i> sp.	79	52	43
<i>Cladotanytarsus mancus</i> Walker, 1856		10	
<i>Cricotopus</i> sp.	4	24	10
<i>Cryptochironomus defectus</i> Kieffer, 1913	36	5	33
<i>Endochironomus albipennis</i> Meigen, 1830	18		24
<i>Glyptotendipes glaucus</i> Meigen, 1818	7	10	24
<i>Dicrotendipes nervosus</i> (Staeger, 1839)	21	5	

1	2	3	4
<i>Lipiniella arenicola</i> Shilova, 1961		5	
<i>Micropsectra</i> gr. <i>praecox</i>	11		10
<i>Microtendipes chloris</i> Meigen, 1818	4	5	
<i>Microtendipes pedellus</i> De Geer, 1776	14	48	
<i>Paracladopelma</i> gr. <i>camptolabis</i>	4	5	
<i>Paratendipes intermedius</i> Chernovskij, 1949	7		33
<i>Paratrichocladius</i> sp.			32
<i>Pentapedilium exectum</i> (Kieffer, 1916)		14	
<i>Polypedilum breviatennatum</i> Chernovsky, 1949	21	14	14
<i>Polypedilum convictum</i> Walker, 1856	18	48	
<i>Polypedilum</i> gr. <i>nubeculosum</i>	25	10	14
<i>Procladius</i> sp.	11		62
<i>Prodiamesa olivacea</i> Meigen, 1818			38
<i>Stempellina bausei</i> Kieffer, 1911		5	
<i>Tanypus vilipennis</i> Kieffer, 1918	4	5	
Odonata			
<i>Epitheca limaculata</i> Charpentier, 1825	4		5
<i>Erythromma humerale</i> Selys, 1887	11		
<i>Erythromma najas</i> Hansemann, 1823	21	5	10
<i>Erythromma viridulum</i> Charpentier, 1840	4		
<i>Gomphus epophthalmus</i> Selys, 1872		10	
<i>Gomphus vulgatissimus</i> Linnaeus, 1758	4	5	
<i>Ischnura elegans</i> Linden, 1820	4		
<i>Libellula quadrimaculata</i> Linnaeus, 1758		5	5
<i>Macromia amphigena</i> Martin, 1907		5	
<i>Ophiogomphus obscurus</i> Bartenev, 1909		5	
<i>Ophiogomphus serpentinus</i> Charpentier, 1825		5	
<i>Platycnemis pennipes</i> Pallas, 1771	7	5	
<i>Somatochlora alpestris</i> Selys, 1840	7	5	5
<i>Somatochlora exuberata</i> Bartenev, 1910	4	5	5
<i>Sympetrum uniforme</i> Selys, 1883			5
Hirudinea			
<i>Glossiphonia complanata</i> Linnaeus, 1758	14	14	5
<i>Haementeria costata</i> Muller, 1846		5	
<i>Helobdella stagnalis</i> Linnaeus, 1758	25	24	19
<i>Herpobdella octoculata</i> Linnaeus, 1758	21	19	19
<i>Piscicola geometra</i> Linnaeus, 1761	7		5
<i>Protoclepsis tessellata</i> Müller, 1774	4		
Oligochaeta			
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparede, 1862	54	24	33
<i>Tubifex tubifex</i> Muller, 1774	39	19	33
Gastropoda			
<i>Bithynia tentaculata</i> Linnaeus, 1758	18	38	
<i>Hippeutis diaphanella</i> (Bourguignat, 1864)	4		5
<i>Lymnaea auricularia</i> Linnaeus, 1758			5
<i>Lymnaea glutinosa</i> Müller, 1774	4		5
<i>Lymnaea ovata</i> Draparnaud, 1805	21	5	33
<i>Lymnaea stagnalis</i> Linnaeus, 1758	4		5
<i>Lymnaea truncatula</i> Müller, 1774	4		5
<i>Valvata cristata</i> Müller, 1774	4		
<i>Valvata depressa</i> Pfeiffer, 1821	32	19	5
<i>Valvata klinensis</i> Milachevich, 1881	7	10	
<i>Valvata trochoidea</i> Menke, 1846		5	
<i>Viviparus viviparus</i> Linnaeus, 1758	32	14	14
Bivalvia			
<i>Pisidiidae</i> spp.	18	48	19
<i>Pseudanodonta complanata</i> Rossmaessler, 1835	7	5	
Amphipoda			
<i>Gammarus lacustris</i> Sars, 1863	4	5	43
<i>Gmelinoides fasciatus</i> Stebbing, 1899	29		10
Общее число видов	69	73	54
<i>K_s</i>			
р. Иня	0,65	—	—
р. Тула	0,67	0,44	—

лены 10 видами, поденки (Ephemeroptera) и стрекозы (Odonata) – девятью таксонами, ручейники (Trichoptera) и пиявки (Hirudinea) – пятью, двустворчатые моллюски (Bivalvia), жуки (Coleoptera), олигохеты (Oligochaeta) и амфиподы (Amphipoda) – двумя, вислокрылки (Megaloptera), клопы (Hemiptera), мокрецы (Ceratopogonidae), болотницы (Limoniidae), мошки (Simuliidae) встречались единично и были представлены по одному таксону (см. табл. 2). Наибольшую частоту встречаемости имели хирономиды *Chironomus* sp. и *Cryptochironomus defectus* Kieffer, 1913, олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparedes, 1862 и *Tubifex tubifex* Muller, 1774 (см. табл. 2). По биомассе во все годы исследования преобладали брюхоногие моллюски (рис. 3). Также значимую долю в биомассе зообентоса р. Оби составляли стрекозы (см. рис. 3).

В р. Ине отмечено наибольшее количество видов зообентоса среди исследуемых рек. Всего установлено 73 вида донных беспозвоночных из 15 систематических групп (см. табл. 2). Ведущая роль в формировании зообентосного сообщества принадлежала личинкам хирономид, представленным 17 таксонами, личинки поденок – 12 таксонами, стрекозы – 10, ручейники – 9, брюхоногие моллюски – 6, пиявки и клопы – по 4 таксона, олигохеты и двустворчатые моллюски – по 2 таксо-

на, мокрецы, мошки, болотницы, вислокрылки, жуки и амфиподы – по одному таксону и встречались единично (см. табл. 2). Наибольшая частота встречаемости была у *Chironomus* sp., *Microtendipes pedellus* De Geer, 1776 и *Polypedilum convictum* Walker, 1856 (см. табл. 2). Также большая частота встречаемости отмечена для двустворчатых моллюсков семейства Pisidiidae, вносящих наибольший вклад в значение биомассы в 2021 и 2022 гг. (см. табл. 2, рис. 3). В 2023 г. преобладали по биомассе брюхоногие моллюски (см. рис. 3).

Наименьшее количество видов среди исследуемых рек обнаружено в р. Туле: 54 вида из 16 систематических групп (см. табл. 2). Хирономиды были представлены 13 таксонами, брюхоногие моллюски – 8, стрекозы – 6, пиявки и поденки – по 4 таксона, ручейники и болотницы – по 3, вислокрылки, жуки, клопы, олигохеты и амфиподы – по 2, двустворчатые моллюски, комары-долгоножки (Tipulidae), мокрецы и мошки встречались единично (см. табл. 2). Наибольшая частота встречаемости была у хирономид *Ablabesmyia* sp., *Procladius* sp. и *Chironomus* sp., вислокрылок *Sialis sordida* Klingstedt, 1932 и амфипод *Gammarus lacustris* Sars, 1863 (см. табл. 2). В межгодовой динамике отмечалось варьирование преобладающих по биомассе систематических групп зообентоса (см. рис. 3). Так,

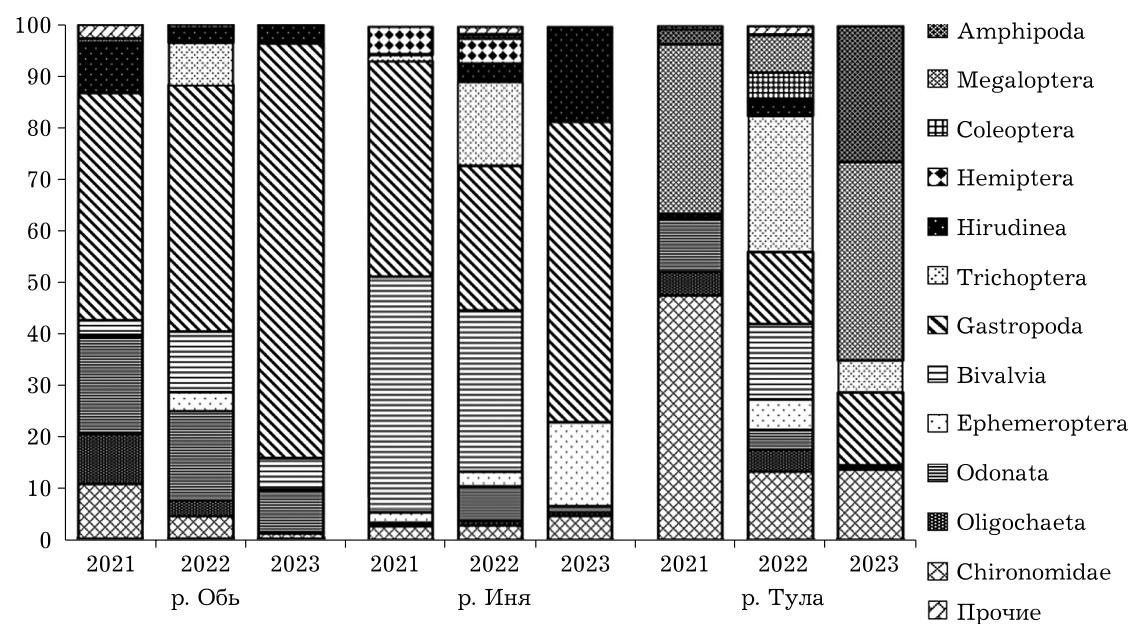


Рис. 3. Межгодовая динамика распределения биомассы (%) по систематическим группам зообентоса рек Обь, Иня и Тула, 2021–2023 гг.

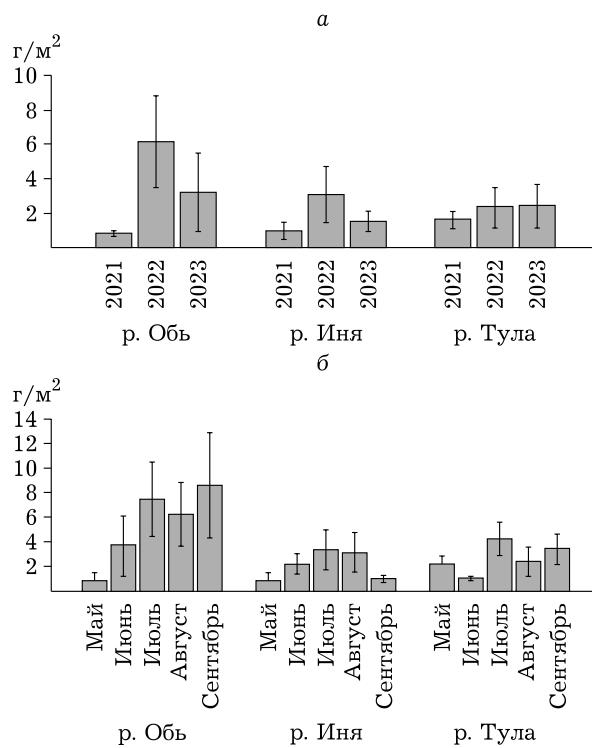


Рис. 4. Средние значения биомассы ($\text{г}/\text{м}^2$, \pm стандартная ошибка, обозначенная вертикальными линиями с перекладинами) зообентоса в реках Обь, Иня и Тула: а – в августе 2021–2023 гг.; б – сезонная динамика в 2022 г.

в 2021 г. наибольшее значение биомассы было отмечено у комплекса хирономид и вислокрылок (см. рис. 3). В 2022 г. стали преобладать ручейники и в почти равной доле хирономиды и моллюски (см. рис. 3). В 2023 г. вновь наибольший вклад в значение биомассы стали вносить вислокрылки, а также наблюдалось увеличение доли амфиопод, что оказалось значимое влияние на структуру зообентоса р. Тулы (см. рис. 3).

В целом видовой состав зообентоса р. Оби по индексу Серенсена имел значительное сходство с видовым составом каждого из притоков, тогда как притоки Иня и Тула были гораздо менее схожи между собой по данному показателю (см. табл. 2).

Сезонная динамика биомассы зообентоса в исследованных реках Обь, Иня и Тула имела некоторые отличия, но они не были статистически достоверными (рис. 4). Межгодовая динамика биомассы зообентоса в августе во всех реках имела схожую тенденцию, однако обнаруженные различия оказались недостоверными (см. рис. 4).

Для выявления жирных кислот, вносящих основной вклад в различие систематических групп зообентоса рек Обь, Иня и Тула, проведен корреспондентный анализ (рис. 5).

Первая ось (Фактор 1) отобразила 37,5 % инерции и выявила различия между представителями членистоногих (Trichoptera, Amphipoda, Megaloptera, Chironomidae, Odonata, Ephemeroptera) и моллюсков (Gastropoda, Bivalvia) с пиявками (Hirudinea). Основной вклад в данное разделение внесли следующие жирные кислоты: 16:1n-7, 16:4n-3, 16:3n-3, 18:1n-9 18:1n-7, 18:3n-3 и 20:5n-3 со стороны членистоногих, и сумма мононенасыщенных жирных кислот 20:1, 20:4n-6, 20:2n-6, 22:5n-3, 20:2n-9 со стороны моллюсков и пиявок. Вторая ось (Фактор 2) отобразила 20,5 % инерции и установила различия между ручейниками и остальными группами членистоногих за счет основного вклада 18:3n-3, 16:4n-3, 16:3n-3 и 18:1n-9 в Trichoptera и 20:5n-3, 18:1n-7, 16:1n-7 в Amphipoda, Megaloptera, Chironomidae, Odonata, Ephemeroptera. Также были выявлены различия между двустворчательными моллюсками, брюхоногими моллюсками и пиявками за счет вклада 22:5n-3 и 20:2n-9, суммы мононенасыщенных жирных кислот 20:1, 20:4n-6 и 20:2n-6 соответственно. Согласно данным корреспондентного анализа, основные различия в жирнокислотном составе организмов зообентоса связаны с их таксономической принадлежностью, а не с местобитанием.

Общие различия ЖК состава, выявленные корреспондентным анализом, были уточнены для каждой кислоты при помощи ANOVA (табл. 3). Личинки Ephemeroptera статистически достоверно имели наиболее высокий уровень i15:0, 16:1n-5 по сравнению со всеми систематическими группами исследования. У Megaloptera установлен самый высокий уровень линолевой кислоты (18:2n-6). В Trichoptera выявлен наибольший уровень α -линовеновой кислоты (18:3n-3), а также 16:3n-3, 16:4n-3. Представители Amphipoda имели высокий уровень ДГК (22:6n-3), как и представители Bivalvia. Кроме высокого содержания ДГК, у Bivalvia также выявлен высокий уровень 20:2n-9, 22:5n-6 и 22:5n-3. В Gastropoda отмечено наиболее высокое содержание арахидоновой кислоты (20:4n-6), а также высокий уровень содержания суммы мононенасыщенных жирных кислот 20:1, 20:4n-6 и 20:2n-6.

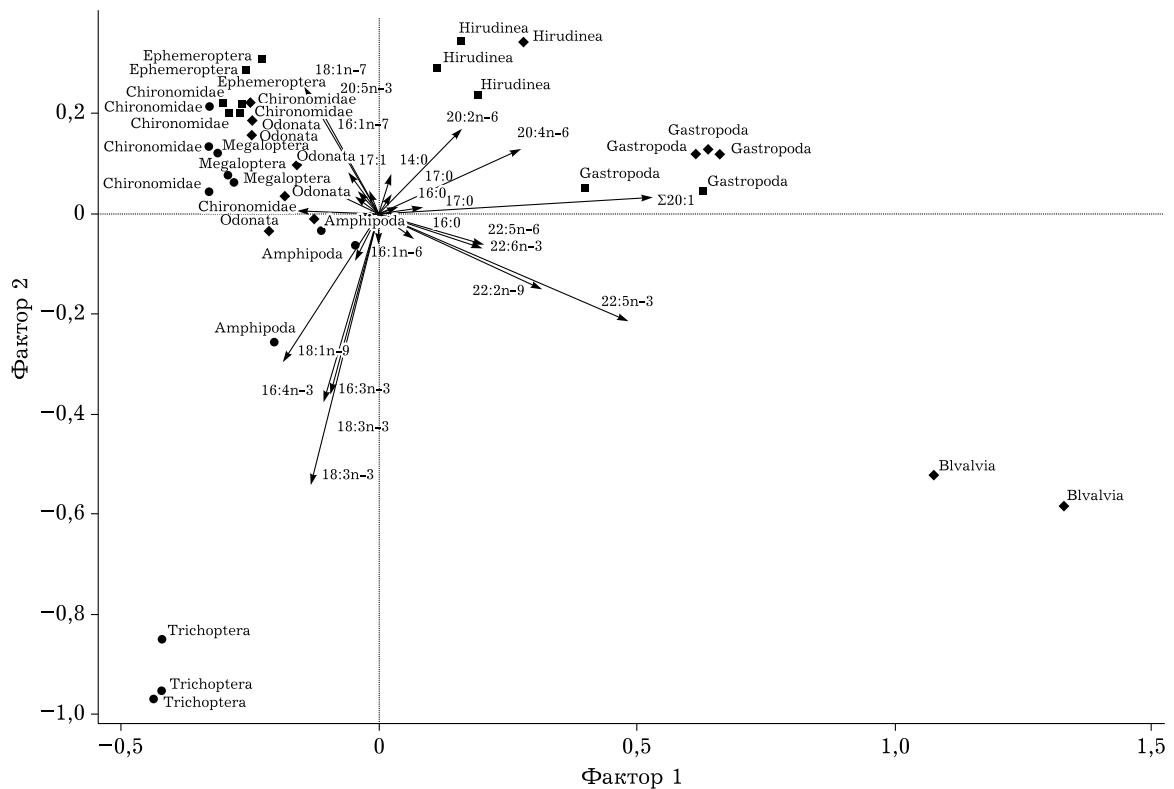


Рис. 5. Результаты канонического корреспондентного анализа жирнокислотного состава систематических групп зообентоса рек Обь (ромбы), Иня (квадраты) и Тула (круги), 2023 г. Фактор 1 и фактор 2 отображают 37,5 и 20,5 % инерции (объясненной дисперсии) соответственно

щенных жирных кислот 20:1, как и у *Bivalvia*. Для *Hirudinea* установлено более низкое содержание суммы мононенасыщенных жирных кислот 20:1, чем у *Amphipoda* и *Bivalvia*, но достоверно выше, чем у остальных групп исследования. Кроме суммы 20:1 у *Hirudinea* выявлены высокое содержание 20:2n-6 и низкий уровень 16:0. *Bivalvia* имели минимальный средний уровень ЭПК (20:5n-3), хотя он статистически не отличался от *Trichoptera* и *Gastropoda* (см. табл. 3).

Суммарное содержание ЭПК и ДГК во всех систематических группах зообентоса находилась на относительно высоком уровне, за исключением Trichoptera, Bivalvia и Gastropoda – у данных таксонов отмечается низкое суммарное содержание ЭПК и ДГК (рис. 6).

Значения средней суточной, сезонной и годовой продукции зообентоса статистически достоверно не отличались между реками Обь, Иня и Тула (табл. 4). Суточная, сезонная и годовая продуктивность зообентоса по сумме ЭПК и ДГК в исследованных реках так

же не имела статистически значимых отличий (см. табл. 4). Годовые показатели всех рек были

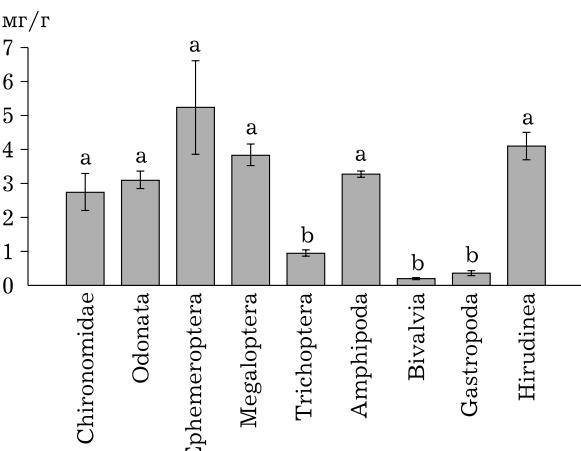


Рис. 6. Среднее суммарное содержание ЭПК и ДГК (мг/г сырой массы, \pm стандартная ошибка, обозначенная вертикальными линиями с перекладинами) в систематических группах зообентоса рек Обь, Иня и Тула, 2023 г. Средние, обозначенные одинаковыми буквами, достоверно не отличаются ($p > 0,05$) по post-hoc критерию Тьюки в однофакторном дисперсионном анализе (ANOVA)

Таблица 3
Уровни жирных кислот (% от общей суммы ЖК, среднее значение \pm стандартная ошибка) и содержание их суммы (ЖК, мг/г сырой массы) в биомассе систематических групп зообентоса рек Обь, Ини и Тула, 2023 г.

Количество проб	Chironomidae	Odonata	Ephemeroptera	Megaloptera	Trichoptera	Amphipoda	Bivalvia	Gastropoda	Hirudinea
	n = 8	n = 5	n = 3	n = 3	n = 3	n = 3	n = 2	n = 5	n = 4
%									
12:0	0,5 \pm 0,1	0,3 \pm 0,0	0,4 \pm 0,1	0,3 \pm 0,1	0,5 \pm 0,3	0,2 \pm 0,0	0,1 \pm 0,1	0,1 \pm 0,0	0,4 \pm 0,2
14:0	2,6 \pm 0,4	1,6 \pm 0,2	2,3 \pm 1,1	1,1 \pm 0,1	1,0 \pm 0,1	1,4 \pm 0,2	2,0 \pm 0,4	2,5 \pm 0,2	2,0 \pm 0,4
Σ 12:1-14:1	0,5 \pm 0,1AB	0,4 \pm 0,1AB	0,2 \pm 0,1A	0,3 \pm 0,1A	1,0 \pm 0,3B	0,2 \pm 0,0A	0,3 \pm 0,1AB	0,2 \pm 0,0A	0,7 \pm 0,2AB
15:0	0,5 \pm 0,1A	0,5 \pm 0,0A	1,3 \pm 0,1B	0,3 \pm 0,1A	0,2 \pm 0,0A	0,3 \pm 0,0A	0,4 \pm 0,0A	0,2 \pm 0,1A	0,3 \pm 0,1A
15:0	0,8 \pm 0,1AB	1,0 \pm 0,2AB	1,3 \pm 0,3A	0,3 \pm 0,0B	0,3 \pm 0,1B	0,5 \pm 0,0AB	1,1 \pm 0,2AB	1,2 \pm 0,2A	0,4 \pm 0,1B
i16:0	0,2 \pm 0,0AB	0,2 \pm 0,1AB	0,1 \pm 0,0AB	0,1 \pm 0,1AB	0,0 \pm 0,0B	0,1 \pm 0,0AB	0,3 \pm 0,0AB	0,3 \pm 0,1A	0,2 \pm 0,1AB
16:0	17,4 \pm 1,2AB	14,9 \pm 0,5A	18,8 \pm 1,9AB	12,1 \pm 0,8A	13,7 \pm 0,5A	17,0 \pm 0,6AB	22,5 \pm 2,0B	17,4 \pm 1,2AB	5,8 \pm 0,5C
16:1n-9	1,1 \pm 0,2	1,3 \pm 0,3	0,5 \pm 0,0	0,8 \pm 0,2	1,4 \pm 0,3	1,0 \pm 0,1	1,5 \pm 0,8	0,9 \pm 0,2	0,4 \pm 0,1
16:1n-7	11,4 \pm 1,0AC	5,2 \pm 1,1B	17,1 \pm 3,1C	6,5 \pm 0,3AB	5,1 \pm 0,2AB	8,8 \pm 1,0AB	3,9 \pm 0,2AB	4,9 \pm 0,3B	10,8 \pm 2,6ABC
16:1n-5	0,6 \pm 0,1A	0,3 \pm 0,1B	1,2 \pm 0,2C	0,3 \pm 0,0B	0,4 \pm 0,0AB	0,3 \pm 0,0B	0,4 \pm 0,0AB	0,3 \pm 0,1B	0,3 \pm 0,0B
i17:0	0,5 \pm 0,1A	0,6 \pm 0,1AB	0,2 \pm 0,0A	0,8 \pm 0,1AB	0,3 \pm 0,1A	0,2 \pm 0,0A	1,4 \pm 0,1B	1,1 \pm 0,1B	1,0 \pm 0,2B
a17:0	0,3 \pm 0,1A	0,3 \pm 0,0A	0,0 \pm 0,0A	0,5 \pm 0,2AB	0,0 \pm 0,0A	0,0 \pm 0,0A	0,4 \pm 0,0A	0,5 \pm 0,1A	0,7 \pm 0,2B
16:2n-4	2,1 \pm 0,4A	0,2 \pm 0,1B	1,5 \pm 0,1AB	1,3 \pm 0,1AB	0,8 \pm 0,0AB	0,9 \pm 0,2AB	0,0 \pm 0,0B	0,1 \pm 0,1B	0,5 \pm 0,2B
17:0	1,3 \pm 0,3AC	2,4 \pm 0,2B	1,1 \pm 0,1AC	1,3 \pm 0,0ABC	0,5 \pm 0,0A	0,5 \pm 0,0A	0,5 \pm 0,0A	1,3 \pm 0,1ABC	1,9 \pm 0,1BC
Σ 17:1	0,7 \pm 0,1AB	1,4 \pm 0,5B	0,7 \pm 0,1AB	0,4 \pm 0,1AB	0,1 \pm 0,0A	0,1 \pm 0,1A	0,0 \pm 0,0A	0,1 \pm 0,1A	0,5 \pm 0,1AB
16:3n-3	0,0 \pm 0,0A	0,0 \pm 0,0A	0,0 \pm 0,0A	0,0 \pm 0,0A	2,4 \pm 0,1C	0,3 \pm 0,2B	0,0 \pm 0,0A	0,0 \pm 0,0A	0,0 \pm 0,0A
16:4n-3	0,1 \pm 0,1A	0,0 \pm 0,0A	0,0 \pm 0,0A	0,1 \pm 0,0A	3,0 \pm 0,3B	0,5 \pm 0,3A	0,0 \pm 0,0A	0,1 \pm 0,1A	0,1 \pm 0,1A
18:0	8,8 \pm 0,6A	9,3 \pm 0,9A	6,3 \pm 1,5ABC	8,8 \pm 0,3AB	6,8 \pm 0,4ABC	2,7 \pm 0,2C	4,9 \pm 0,7ABC	7,8 \pm 0,2AB	4,8 \pm 1,0B
18:1n-9	8,3 \pm 0,6A	10,3 \pm 0,3AC	7,0 \pm 0,8AB	14,4 \pm 0,9C	21,3 \pm 1,4D	16,8 \pm 0,4DC	6,2 \pm 0,3AB	4,3 \pm 0,6B	10,1 \pm 2,0AC
18:1n-7	9,5 \pm 0,6B	12,0 \pm 0,7A	10,0 \pm 0,8AB	6,9 \pm 0,2BC	3,0 \pm 0,5C	4,3 \pm 0,1C	2,1 \pm 0,2C	2,9 \pm 0,7C	10,2 \pm 0,4AB
18:2n-6	9,5 \pm 0,6C	6,9 \pm 0,6C	3,6 \pm 0,7A	19,2 \pm 0,4D	6,8 \pm 0,3C	7,8 \pm 0,2BC	3,4 \pm 0,1A	4,8 \pm 0,1AC	3,9 \pm 0,3A
18:3n-6	0,4 \pm 0,0A	0,3 \pm 0,0AC	0,2 \pm 0,0BC	0,1 \pm 0,0B	0,2 \pm 0,0BC	0,2 \pm 0,0B	0,0 \pm 0,0B	0,1 \pm 0,0B	0,2 \pm 0,0BC
18:3n-3	3,8 \pm 0,9A	6,6 \pm 0,8A	3,3 \pm 0,6A	2,7 \pm 0,1A	19,6 \pm 0,8B	5,1 \pm 1,3A	3,8 \pm 0,3A	4,1 \pm 0,4A	2,0 \pm 0,1A
18:4n-3	0,6 \pm 0,1	0,8 \pm 0,1	0,8 \pm 0,0	0,2 \pm 0,0	0,6 \pm 0,1	0,6 \pm 0,1	0,6 \pm 0,1	0,4 \pm 0,1	0,6 \pm 0,1
20:0	0,6 \pm 0,1A	0,2 \pm 0,0B	0,1 \pm 0,0B	0,2 \pm 0,0B	0,1 \pm 0,0B	0,0 \pm 0,0B	0,2 \pm 0,0B	0,0 \pm 0,0B	0,1 \pm 0,0B
Σ 20:1	0,2 \pm 0,1A	0,2 \pm 0,1A	0,1 \pm 0,0A	0,7 \pm 0,1A	0,3 \pm 0,0A	0,5 \pm 0,0A	11,4 \pm 1,1B	9,9 \pm 1,1B	6,6 \pm 0,3C
20:2n-9	0,0 \pm 0,0A	4,3 \pm 0,3B	0,2 \pm 0,1AC	0,3 \pm 0,1C					
20:2n-6	0,1 \pm 0,0A	0,3 \pm 0,1A	0,1 \pm 0,0A	0,2 \pm 0,0A	0,0 \pm 0,0A	0,7 \pm 0,1A	0,4 \pm 0,0A	2,8 \pm 0,5B	5,2 \pm 0,6C
20:4n-6	1,7 \pm 0,7A	4,9 \pm 0,4AC	2,5 \pm 0,3AC	2,1 \pm 0,1AC	1,0 \pm 0,3A	3,1 \pm 0,2AC	4,9 \pm 0,5AC	11,4 \pm 1,4B	6,7 \pm 1,6C
20:5n-3	13,7 \pm 2,0AC	14,6 \pm 0,4AC	17,3 \pm 2,3AC	16,5 \pm 1,1AC	7,6 \pm 0,9AB	17,5 \pm 2,0AC	2,6 \pm 0,1B	8,9 \pm 0,7AB	17,9 \pm 2,2C
22:5n-6	0,0 \pm 0,0A	1,5 \pm 0,1B	0,6 \pm 0,2C	0,0 \pm 0,0A					
22:5n-3	0,1 \pm 0,0A	0,4 \pm 0,1A	0,1 \pm 0,0A	0,1 \pm 0,0A	0,0 \pm 0,0A	0,7 \pm 0,1AC	10,5 \pm 1,2B	1,5 \pm 0,4C	0,7 \pm 0,1AC
22:6n-3	0,1 \pm 0,0A	0,4 \pm 0,8A	20,8 \pm 4,8A	20,2 \pm 2,7A	23,5 \pm 6,0A	12,7 \pm 0,9A	3,3 \pm 0,8B	3,4 \pm 0,3B	1,8 \pm 0,4C
Σ ЖК, мг/г	18,9 \pm 6,6A							3,1 \pm 0,1B	24,0 \pm 9,6A

Правила членения. Средние, обозначенные одинарковыми буквами, достоверно не отличаются по post-hoc критерию Тьюки в однофакторном дисперсионном анализе (ANOVA). При недостоверном ANOVA ($p > 0,05$) буквенные обозначения отсутствуют.

Таблица 4

Средняя продукция зообентоса (P_t , среднее значение \pm стандартная ошибка) и продуктивность зообентоса по сумме ЭПК + ДГК (E_t , среднее значение \pm стандартная ошибка), где t – время (период). Река Обь и ее притоки, 2021–2023 гг.

	р. Обь	р. Иня	р. Тула
$P_{\text{сут}^*}$ ($\text{г}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$)	$0,14 \pm 0,07$	$0,09 \pm 0,03$	$0,13 \pm 0,03$
$E_{\text{сут}}$ ($\text{мг}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$)	$0,25 \pm 0,11$	$0,27 \pm 0,12$	$0,38 \pm 0,09$
$P_{\text{сез}^{**}}$ ($\text{г}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сез}^{-1}$)	$31,09 \pm 8,21$	$17,08 \pm 4,87$	$27,23 \pm 11,22$
$E_{\text{сез}}$ ($\text{мг}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сез}^{-1}$)	$55,49 \pm 12,41$	$38,49 \pm 12,31$	$73,13 \pm 36,27$
$P_{\text{год}}$ ($\text{г}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$)	$18,95 \pm 7,99$	$6,86 \pm 2,32$	$9,40 \pm 1,84$
$E_{\text{год}}$ ($\text{мг}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$)	$49,04 \pm 20,79$	$17,76 \pm 6,03$	$24,34 \pm 4,79$

*сут – сутки, август 2021–2023 гг.

**сез – сезон, май – сентябрь 2022 г., $t = 120$ суток.

ниже сезонных, что, очевидно, обусловлено методом расчета.

ОБСУЖДЕНИЕ

Величина сезонной продукции зообентоса р. Оби оказалась близкой к среднему значению сезонной продукции зообентоса р. Енисей [Андреанова и др., 2019]. Следует отметить, что расчеты среднесуточной продукции за август в р. Оби и притоках давали заниженные значения в пересчете на сезон по сравнению с величинами продукции, рассчитанной на основе ежемесячного отбора проб в мае – сентябре. Значения годовой продукции, рассчитанные по годовому P/B коэффициенту, принятому для рек Западно-Сибирского рыболово-хозяйственного бассейна, оказались в 2–3 раза ниже сезонных значений (см. табл. 4).

В отличие от сходных величин продукции, величины сезонной продуктивности зообентоса по ЭПК и ДГК в р. Оби были в 3,5 раза ниже, чем в Енисее [Gladyshev et al., 2016]. Обнаруженные различия объясняются отличиями в доминирующих комплексах зообентоса рек и в их жирнокислотном составе. Преобладающей группой донных беспозвоночных по биомассе в р. Оби, по нашим данным и данным других авторов [Визер и др., 2019], являются моллюски (см. рис. 3), характеризующиеся относительно низким содержанием ЭПК и ДГК (см. рис. 6, а также [Makhutova et al., 2016]), тогда как в зообентосе р. Енисей значительный вклад вносят амфишоды, весьма богатые ЭПК и особенно ДГК [Gladyshev et al., 2016].

Сезонная продукция зообентоса притоков р. Оби – рек Иня и Тула, оказалась сопоставима с его продукцией в притоках р. Енисей – реках Абакан, Агул и Кунгус, но ниже, чем в реках Кан и Мана [Андреанова и др., 2019]. Сравнивая притоки р. Оби с притоками р. Енисей, следует отметить, что величина сезонной продуктивности зообентоса по ЭПК и ДГК р. Иня была близка к таковой р. Мана, но меньше в 3,5 раза, чем для р. Кача [Gladyshev et al., 2016]. Отличия в значениях продуктивности зообентоса по ЭПК и ДГК между реками Иня и Кача, как и в случае с принимающими их реками – Обью и Енисеем, возможно, объясняются доминированием по биомассе моллюсков в р. Ине, характеризующихся более низким содержанием ЭПК [Gladyshev et al., 2016], чем преобладающие по биомассе ручейники и поденки р. Кача [Gladyshev et al., 2016]. Сезонная продуктивность зообентоса по ЭПК и ДГК р. Тула была близка к значениям продуктивности зообентоса рек Мана и Кача [Gladyshev et al., 2016]. Таким образом, в нашей работе, как и в другом аналогичном исследовании [Gladyshev et al., 2016], основным фактором, определяющим продуктивность зообентоса по ЭПК и ДГК, оказался видовой состав.

В нашей работе впервые определен ЖК-состав и измерено содержание ПНЖК брюхоногих моллюсков *Viviparus viviparus* Linnaeus, 1758, личинок поденок *Ephemera lineata* Eaton, 1870 и ручейников *Limnephilus rhombicus* Linnaeus, 1758. Однако значения содержания ЭПК и ДГК во всех впервые исследованных видах, как и почти во всех исследованных

повторно, попало в диапазон значений, приведенных в литературе для соответствующих таксонов из разнообразных местообитаний (в пересчете на единицы сухой массы или органического углерода) [Гладышев и др., 2011; Makhutova et al., 2011; Gladyshev et al., 2016; Makhutova et al., 2016; Mathieu-Resuge et al., 2021; Демина и др., 2022; Tan et al., 2022; Силина и др., 2023; Strandberg et al., 2023; Kesti et al., 2024]. Исключение составил лишь повторно исследованный вид *Megaloptera* – *Sialis sordida* Klingstedt, 1932, содержание ЭПК и ДГК в личинках которого почти в 3 раза превышало аналогичный показатель для представителей данного таксона из озер Финляндии [Strandberg et al., 2023].

Таким образом, нами были подтверждены данные других авторов о близких значениях содержания ЭПК и ДГК в одинаковых таксонах зообентоса из различных местообитаний, и вывод о том, что содержание ЭПК и ДГК в биомассе зообентоса в основном определяется филогенетическим фактором [Makhutova et al., 2011; Lau et al., 2012; Gladyshev et al., 2016; Mathieu-Resuge et al., 2021; Vesterinen et al., 2022; Kesti et al., 2024]. То есть филогенетический фактор в значительной степени определяет продуктивность зообентоса по этим физиологически незаменимым ПНЖК.

При рассмотрении зообентоса в качестве кормовой базы и источника ПНЖК для рыб необходимо также учитывать частоту встречаемости организмов. Так, в реках Обь и Иня среди донных беспозвоночных наиболее часто встречается комплекс Chironomidae, в котором доминируют личинки *Chironomus* sp. (см. табл. 2). Подобное количество видов Chironomidae и частота встречаемости характерны и для среднего, и для нижнего течения р. Оби [Степанова, 2009]. Доминирование комплекса Chironomidae является характерным для рек с песчаным и песчано-илистым типами грунта, поскольку биотопы на данных типах грунта постоянно подвержены волновому разрыву [Тарасова, Карыгина 2014; Даирова, Тарасова, 2017]. Сходство доминирующего комплекса, возможно, обусловлено схожими условиями местообитания – типом грунта, скоростью течения, прогреваемостью воды и т. д. [Безматерных, 2007].

В р. Туле среди 54 установленных видов зообентоса наиболее распространенными были

хирономиды *Ablabesmyia* sp. и *Procladius* sp., субдоминантами – хирономиды *Chironomus* sp., вислокрылки *S. sordida* и амфиоподы *Gammarus lacustris* Sars, 1863 (см. табл. 2). Несмотря на меньшее число видов донных беспозвоночных, в данной реке наблюдается более равномерное распределение частоты встречаемости среди организмов зообентоса по сравнению с реками Обь и Иня (см. табл. 2). Отличие преобладающего комплекса зообентосных организмов р. Тулы от таковых рек Обь и Иня, скорее всего, обусловлено иным типом грунта – илистым и илисто-песчаным, а также наличием разных температурных зон на протяжении реки за счет значительного расширения или сужения русла реки, затененности и т. д. [Безматерных, 2007].

Согласно нашим данным, основанным на составе жирных кислот, сообщества зообентоса, обитающие на грунтах различного типа, различались по спектрам питания. Для обитателей песчаного и каменистого-песчаного грунта с небольшими наносами ила, в частности для Chironomidae, Ephemeroptera, Bivalvia и Gastropoda, был отмечен высокий суммарный уровень маркерных жирных кислот бактерий: i15:0, 15:0, i17:0, ai17:0, 17:0 [Makhutova et al., 2022], варьирующих в пределах от 3,4 до 4,9 %. Данные жирные кислоты могли поступать при питании детритом, листовым опадом [Makhutova et al., 2016] или с частицами взвешенного органического вещества [Борисова и др., 2016] при фильтрации воды. Кроме того, в Chironomidae и Ephemeroptera выявлен высокий уровень маркерных жирных кислот диатомовых водорослей: 16:1n-7 и 16:2n-4 [Makhutova et al., 2022], что свидетельствуют об их значимом вкладе в спектр питания личинок этих таксонов.

У личинок *Megaloptera*, обитающих на илистом грунте, установлен высокий уровень маркерной кислоты высших растений – 18:2n-6 [Makhutova et al., 2022], скорее всего, поступающей при питании данного хищника растительноядными животными. У Trichoptera на илистых грунтах выявлен высокий суммарный уровень жирных кислот – маркеров зеленых водорослей: 16:3n-3, 16:4n-3 и 18:3n-3 [Makhutova et al., 2022], составляющих около 25 % от суммы жирных кислот.

В личинках *Odonata*, обитающих на илисто-песчаном грунте с развитой системой

макрофитов, наблюдался высокий суммарный уровень указанных ранее маркеров бактерий (4,8 %), которые, скорее всего, усваиваются при питании этих хищников детритоядными животными. Спектры питания Amphipoda и Hirudinea, судя по составу жирных кислот, оставались практически неизменными на всех типах исследованных грунтов.

Несмотря на различия в комплексе доминантов и условий местообитаний, отмечено значительное сходство видового состава зообентоса как рек Обь и Тула, так и рек Обь и Иня, что, возможно, объясняется дрифтом донных беспозвоночных из притока в принимающий водоток (см. табл. 2, а также [Bosco, Perry, 2000; Безматерных, 2007]). Сходство видового состава зообентоса между реками Иня и Тула было ниже, чем сходство каждого из притоков с рекой Обь, что, очевидно, обусловливается разными типами грунта и гидрологического режима рек.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Реки Обь, Иня и Тула имели сходные значения продукции и продуктивности зообентоса по ЭПК и ДГК между собой, но отличались от рек, имеющих другие доминирующие комплексы донных беспозвоночных. Кроме того, содержание ЭПК и ДГК в систематических группах зообентоса из различных местообитаний существенно не различалось, что подтверждает гипотезу об определяющем вкладе филогенетического фактора в формирование уровня данных ПНЖК в биомассе. Таким образом, при сопоставимых величинах биомассы и продукции зообентоса рек определяющее влияние на его продуктивность по ЭПК и ДГК, т. е. на биохимическое качество кормовой базы рыб, оказывает видовой состав, формирующийся в результате взаимодействия комплекса абиотических факторов.

Благодарности

Выражаем благодарность д. б. н., чл.-корр. РАН Сущик Надежде Николаевне (ИБФ СО РАН) за методическую помощь в проведении анализа жирных кислот.

Вклад авторов

Андрющенко С. В. – отбор и обработка проб, анализ и интерпретация полученных результатов, подготовка статьи; Шулепина С. П. – помощь в определении видов зообентоса, анализ и интер-

претация результатов; Андрушенко П. Ю. – логистика, отбор проб; Гладышев М. И. – анализ и интерпретация полученных результатов, редактирование статьи.

Финансирование

Работа выполнена за счет Государственного задания Институту биофизики СО РАН № FWES-2024-0024.

Соблюдение этических стандартов

В данной работе отсутствуют эксперименты по исследованию человека или животных.

Конфликт интересов

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А. Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 147 с.
- Андранинова А. В., Дербинева Е. В., Гадинов А. Н., Кри-волуцкий Д. А., Мельников И. И. Кормовая база и потенциал рыбопродуктивности бассейна Енисея (верхнее и среднее течение) // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2019. № 45. С. 142–163.
- Аракелова Е. С. Дыхание, рост и индивидуальная продукция гастропод *Lithoglyphus naticoides* C. Pfeiffer и *Theodoxus astrachanicus* Starobogatov (Mollusca: Gastropoda) из дельты Волги // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60, № 3. С. 333–343.
- Бакаева Е. Н., Тарадайко М. Н. Оценка качества вод малых рек бассейнов Северского Донца и Тузлова по биотическим индексам // Вод. биоресурсы и среда обитания. 2021. Т. 4, № 1. С. 7–18.
- Безматерных Д. М. Зообентос как индикатор экологического состояния водных экосистем Западной Сибири // Экология. Серия аналитических обзоров мировой литературы. 2007. № 85. С. 1–86.
- Безматерных Д. М., Пузанов А. В., Папина Т. С., Кириллов В. В., Рыбкина И. Д. Перспективы совершенствования технологии экологического мониторинга поверхностных вод Обь–Иртышского бассейна // Изв. Алт. отд-ния РГО. 2020. Т. 57, № 2. С. 49–58.
- Борисова Е. В., Махутова О. Н., Гладышев М. И., Сущик Н. Н. Поток биомассы и незаменимых полиненасыщенных жирных кислот из воды на сушу при вылете хирономид из горного озера // Сиб. экол. журн. 2016. Т. 23, № 4. С. 543–556. [Borisova E. V., Makhutova O. N., Gladyshev M. I., Sushchik N. N. Fluxes of biomass and essential polyunsaturated fatty acids from water to land via chironomid emergence from a mountain lake // Contemporary Problems of Ecology. 2016. Vol. 9. P. 446–457.]
- Визер А. М., Визер Л. С. Особенности воспроизводства рыб реки Оби в черте города Новосибирска // Вестник НГАУ. 2018. № 1. С. 120–126.
- Визер А. М., Визер Л. С., Дорогин М. А. Зоопланктон, зообентос, ихтиофауна реки Обь и искусственных водоемов в черте г. Новосибирска // Вода: химия и экология. 2019. № 10–12. С. 18–24.

- Гладышев М. И., Харитонов А. Ю., Попова О. Н., Сущик Н. Н., Махутова О. Н., Калачева Г. С. Количественное определение роли стрекоз в переносе незаменимых полиненасыщенных жирных кислот из водных экосистем в наземные // Докл. АН. 2011. Т. 438, № 5. С. 708–710. [Gladyshev M. I., Kharitonov A. Yu., Popova O. N., Sushchik N. N., Makhutova O. N., Kalacheva G. S. Quantitative estimation of dragonfly role in transfer of essential polyunsaturated fatty acids from aquatic to terrestrial ecosystems // Dokl. Biochem. Biophysics. 2011. Vol. 438. P. 141–143].
- Голубков С. М. Функциональная экология личинок амфибиотических насекомых // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2000. 294 с.
- Гончаров А. В., Заславская М. Б., Исаев В. А., Лобченко Е. Е., Ничипорова И. П. Типы кислородного режима рек бассейна Оби // География и природные ресурсы. 2013. № 3. С. 69–76.
- Даирова Д. С., Тарасова О. Г. Биоразнообразие и пространственное распределение макрозообентоса в водотоках Волго-Ахтубинской поймы как объекта особо охраняемых природных территорий России // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2017. Т. 26, № 3. С. 137–152.
- Демина И. А., Шулепина С. П., Агеев А. В., Сущик Н. Н. Характеристика зообентоса и экспорта биомассы и полиненасыщенных жирных кислот при вылете хирономид (Diptera, Chironomidae) из трех соленных озер Южной Сибири // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология. 2022. Т. 15, № 4. С. 507–528.
- Колпаков Н. В. Продукция макрозообентоса в эстуариях Приморья // Изв. ТИНРО. 2015. Т. 182. С. 197–212.
- Методика определения последствий негативного воздействия при строительстве, реконструкции, капитальном ремонте объектов капитального строительства, внедрении новых технологических процессов и осуществлении иной деятельности на состояние водных биологических ресурсов и среды их обитания и разработки мероприятий по устранению последствий негативного воздействия на состояние водных биологических ресурсов и среды их обитания, направленных на восстановление их нарушенного состояния. Утверждена приказом Федерального агентства по рыболовству № 238 от 6 мая 2020 г.
- Николаев С. Г. Экология и продукция *Herpobdella octoculata* и *Helobdella stagnalis* (Hirudinea) озера Севан // Зоол. журн. 1980. Т. 59, № 9. С. 1421–1425.
- Пузанов А. В., Безматерных Д. М., Зиновьев А. Т., Кириллов В. В. Комплексные экспедиционные водно-экологические исследования в бассейне реки Оби в 2017 г. // Экспедиционные исследования на научно-исследовательских судах ФАНО России и архипелаге Шпицберген в 2017 г. М.: Изд-во ФГБУН МГИ РАН, 2018. С. 167–174.
- Пыряев А. Н., Новиков Д. А., Дульцев Ф. Ф., Черных А. В., Максимова А. А., Деркачев А. С. Изотопный состав природных вод села Верх-Тула (Новосибирская область) // Интерэкспо Гео-Сибирь. 2021. Т. 2, № 1. С. 207–217.
- Романов Р. Е., Кириллов В. В. Состав и структура фитопланктона равнинных рек бассейна верхней Оби // Сиб. экол. журн. 2009. Т. 16, № 4. С. 601–614.
- Силина А. Е., Сущик Н. Н., Гладышев М. И., Курина Е. М., Колмакова А. А., Селезнев Д. Г. Вылет амфибиотических насекомых из старого бобрового пруда в долине Верхнего Хопра в лесостепной зоне // Сиб. экол. журн. 2023. Т. 30, № 6. С. 872–892. [Silina A. E., Sushchik N. N., Gladyshev M. I., Kurnina E. M., Kolmakova A. A., Seleznev D. G. Emergence of amphibious insects from an old beaver pond in the Upper Khoper Valley under conditions of the forest steppe // Contemporary Problems of Ecology. 2023. Vol. 16, N 6. P. 790–806.]
- Степанова В. Б. Макрозообентос Нижней Оби // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтования. 2009. № 9. С. 155–162.
- Сущик Н. Н. Роль незаменимых жирных кислот в трофометabolических взаимодействиях в пресноводных экосистемах (обзор) // Журн. общ. биологии. 2008. Т. 69, № 4. С. 299–316.
- Тарасова О. Г., Карыгина Н. В. Зообентос коренного русла Волги в условиях современного нефтяного загрязнения // Вестн. Астрахан. гос. техн. ун-та. Серия: Рыбное хозяйство. 2014. № 3. С. 71–77.
- Ткачев Б. П., Булатов В. И. Малые реки: современное состояние и экологические проблемы // Экология. Серия аналитических обзоров мировой литературы. 2002. № 64. С. 1–114.
- Экология рыб Обь-Иртышского бассейна / под ред. Д. С. Павлова, А. Д. Мочека. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. 596 с.
- Barahona J., Millan A., Velasco J. Population dynamics, growth and production of *Sigara selecta* (Fieber, 1848) (Hemiptera, Corixidae) in a Mediterranean hypersaline stream // Freshwater Biol. 2005. Vol. 50. P. 2101–2113.
- Berezina N. A. Assessment of predation impact by invasive amphipods in the eastern Baltic Sea // Neobiota. 2008. Vol. 7. P. 210–217.
- Bosco I. J., Perry J. A. Drift and benthic invertebrate responses to stepwise and abrupt increases in non-scouring flow // Hydrobiologia. 2000. Vol. 436, N 1. P. 191–208.
- Calder P. C. Very long-chain n-3 fatty acids and human health: fact, fiction and the future // Proc. Nutrition Society. 2018. Vol. 77. P. 52–72.
- Gladyshev M. I., Anishchenko O. V., Makhutova O. N., Kolmakova O. V., Trusova M. Y., Morgan V. N., Gribovskaya I. V., Sushchik N. N. The benefit-risk analysis of omega-3 polyunsaturated fatty acids and heavy metals in seven smoked fish species from Siberia // J. Food Composit. Analys. 2020. Vol. 90. P. 103489.
- Gladyshev M. I., Sushchik N. N. Long-chain omega-3 polyunsaturated fatty acids in natural ecosystems and the human diet: assumptions and challenges // Biomolecules. 2019. Vol. 9. P. 485.
- Gladyshev M. I., Makhutova O. N., Gubanenko G. A., Rechkina E. A., Kalachova G. S., Sushchik N. N. Livers of terrestrial production animals as a source of long-chain polyunsaturated fatty acids for humans: An alternative to fish? // Eur. J. Lipid Sci. Technol. 2015. Vol. 117. P. 1417–1421.
- Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Shulepina S. P., Ageev A. V., Dubovskaya O. P., Kolmakova A. A., Kalachova G. S. Secondary production of highly unsaturated fatty acids by zoobenthos across rivers contrasting in temperature // River Res. Applicat. 2016. Vol. 32. P. 1252–1263.
- Golubkov S. M., Back S., Nikulina V. N., Orlova M. I., Anokhina L. E., Umnov L. P. Effects of eutrophication and invasion of *Dreissena polymorpha* in the coastal

- zone of the Eastern Gulf of Finland // Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol. 2003. Vol. 52. P. 218–235.
- Hulbert A. J. Membrane fatty acids as pacemakers of animal metabolism // Lipids. 2007. Vol. 42. P. 811–819.
- Kesti P., Strandberg U., Taipale S., Hiltunen M., Vesterinen J., Vainikka A., Kankaala P. Water quality shapes the community structure of zoobenthos in rivers but only has a minor effect on the fatty acid composition of zoobenthos and salmonids // River Res. Applicat. 2024. Vol. 40. P. 436–451.
- Lau D. C. P., Vrede T., Pickova J., Goedkoop W. Fatty acid composition of consumers in boreal lakes – variation across species, space and time // Freshwater Biol. 2012. Vol. 57. P. 24–38.
- Makhutova O. N., Shulepina S. P., Sharapova T. A., Dubovskaya O. P., Sushchik N. N., Baturina M. A., Pryanichnikova E. G., Kalachova G. S., Gladyshev M. I. Content of polyunsaturated fatty acids essential for fish nutrition in zoobenthos species // Freshwater Sci. 2016. Vol. 35, N 4. P. 1222–1234.
- Makhutova O. N., Sushchik N. N., Gladyshev M. I. Fatty acid-markers as foodweb tracers in inland waters. Encyclopedia of Inland Waters, 2nd ed. Elsevier, 2022. Vol. 4. P. 713–726.
- Makhutova O. N., Sushchik N. N., Gladyshev M. I., Ageev A. V., Pryanichnikova E. G., Kalachova G. S. Is the fatty acid composition of freshwater zoobenthic invertebrates controlled by phylogenetic or trophic factors? // Lipids. 2011. Vol. 46, N 8. P. 709–721.
- Mathieu-Resuge M., Martin-Creuzburg D., Twining C. W., Parmar T. P., Hager H. H., Kainz M. J. Taxonomic composition and lake bathymetry influence fatty acid export via emergent insects // Freshwater Biol. 2021. Vol. 66. P. 2199–2209.
- Patel A., Rova U., Christakopoulos P., Matsakas L. Introduction to essential fatty acids // Nutraceutical Fatty Acids from Oleaginous Microalgae: A Human Health Perspective. 2020. P. 1–22.
- Sambra V., Echeverria F., Valenzuela A., Chouinard-Watkins R., Valenzuela R. Docosahexaenoic and arachidonic acids as neuroprotective nutrients throughout the life cycle // Nutrients. 2021. Vol. 13, N 3. P. 986.
- Sargent J., Bell G., McEvoy L., Tocher D., Estevez A. Recent developments in the essential fatty acid nutrition of fish // Aquaculture. 1999. Vol. 177. P. 191–199.
- Simopoulos A. P. Human requirement for n-3 polyunsaturated fatty acids // Poultry Sci. 2000. Vol. 79. P. 961–970.
- Strandberg U., Arhonditsis G., Kesti P., Vesterinen J., Vesamäki J. S., Taipale S. J., Kankaala P. Environmental drivers alter PUFA content in littoral macroinvertebrate assemblages via changes in richness and abundance // Aquat. Sci. 2023. Vol. 85, N 4. P. 100.
- Tan K., Zhang H., Li S., Ma H., Zheng H. Lipid nutritional quality of marine and freshwater bivalves and their aquaculture potential // Critical Reviews in Food Science and Nutrition. 2022. Vol. 62, N 25. P. 6990–7014.
- Tocher D. R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish // Rev. Fisher. Sci. 2003. Vol. 11. P. 107–184.
- Tocher D. R. Omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids and aquaculture in perspective // Aquaculture. 2015. Vol. 449. P. 94–107.
- Tocher D. R., Betancor M. B., Sprague M., Olsen R. E., Napier J. A. Omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids, EPA and DHA: Bridging the gap between supply and demand // Nutrients. 2019. Vol. 11, N 1. P. 89–109.
- Vesterinen J., Strandberg U., Taipale S. J., Kainz M. J., Kankaala P. Periphyton as a key diet source of essential fatty acids for macroinvertebrates across a nutrient and dissolved organic carbon gradient in boreal lakes // Limnol. Oceanogr. 2022. Vol. 67. P. 1604–1616.
- Woodward G., Dybkjærw J. B., Olafsson J. S., Gislason G. M., Hannisdottir E. R., Friberg N. Sentinel systems on the razor's edge: effects of warming on Arctic geothermal stream ecosystems // Global Change Biol. 2010. Vol. 16. P. 1979–1991.

Structural and functional characteristics and fatty acids of zoobenthos in a section of the Ob River and in its tributaries

S. V. ANDRUSHCHENKO^{1, 2}, S. P. SHULEPINA², P. YU. ANDRUSHCHENKO^{1, 2}, M. I. GLADYSHEV^{1, 2}

¹*Institute of Biophysics of the Federal Research Center
"Krasnoyarsk Science Center SB RAS"
50/50, Akademgorodok, Krasnoyarsk, 660036, Russia
E-mail: sv.shelekhina@mail.ru*

²*Siberian Federal University
79, Svobodny ave., Krasnoyarsk, 660041, Russia*

Species composition and fatty acid composition, seasonal dynamics of biomass, production and productivity of eicosapentaenoic acid (EPA) and docosahexaenoic acid (DHA) of the zoobenthos of the Ob River and its tributaries, the Inya River and the Tula River were studied. Total contents of EPA and DHA in all taxa of zoobenthos were relatively high, except of Trichoptera, Bivalvia and Gastropoda. Values of the EPA and DHA contents fell in the ranges reported in literature for the relevant taxa from various habitats, which confirms the hypothesis about the principal contribution of the phylogenetic factor to the contents of EPA and DHA of zoobenthos. As found, a similarity of the species composition between the Inya River and the Tula River was lower than that between the Ob River and each tributary, which may be due to different hydrological features and types of bottom sediments, as well as a drift of benthic invertebrates from the tributaries into the main channel. The Ob River, the Inya River and the Tula River had nearly similar values of zoobenthos production and EPA and DHA of productivity, while they differed from these parameters of the Yenisei River and its tributaries reported in literature, which had another species composition of benthic invertebrates. As found, the EPA and DHA productivity, i. e., the biochemical quality of the fish food under similar values of the production of zoobenthos, was determined by the species composition of zoobenthos, which depended on the complex of environmental factors.

Key words: zoobenthos, species composition, biomass, production, eicosapentaenoic acid, docosahexaenoic acid, seasonal dynamics.