

УДК 556:574.5

С.Р. Чалов¹, Е.В. Есин², В.Н. Леман^{2*}¹ Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
119991, г. Москва, ул. Ленинские горы, 1;² Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии,
107140, г. Москва, ул. Верхняя Красносельская, 17

ВЛИЯНИЕ ВЗВЕШЕННЫХ НАНОСОВ НА РЕЧНЫЕ ИХТИОЦЕНЫ

На основе литературных данных проанализировано влияние минеральной взвеси на физиологическое состояние и смертность рыб при разных концентрациях в экспериментальных (острые и хронические опыты) и природных (постоянное воздействие) условиях. Проведены лабораторные тесты на гольце *Salvelinus malma*. По убыванию толерантности к мутности воды обосновано ранжирование рыб по порогу чувствительности — от осетровых и сомовых (1000 мг/л) до карповых (250 мг/л), окуневых (100 мг/л) и лососевых (10 мг/л, выраженные изменения при 25–35 мг/л). На примере Камчатского полуострова и бассейнов рек Лена и Селенга рассмотрены региональные связи между мутностями воды и составом сообществ рыб.

Ключевые слова: ихтиоцены, взвешенные частицы, мутность воды, пресноводная ихтиофауна, лососевые рыбы.

DOI: 10.26428/1606-9919-2019-199-179-192.

Chalov S.R., Esin E.V., Leman V.N. Influence of suspended fluvial sediments on the river ichthyocene // *Izv. TINRO*. — 2019. — Vol. 199. — P. 179–192.

Published data on direct and indirect impacts of suspended matter on freshwater fish are overviewed, both for short-term (hours) experiments and long-term (weeks and months) monitoring in natural conditions. Lethal or para-lethal concentrations of the suspended matter are determined for 18 species from 8 families. Accumulation effect of the permanent concentration is observed for charr *Salvelinus malma* in the laboratory experiment. The most common fish families of the freshwater ichthyofauna in Russia are ranked by threshold of their sensitivity to suspended matter in the order: sturgeon and catfish (1000 mg/L) — carp (250 mg/L) — perch (100 mg/L) — salmon (10 mg/L, with para-lethal concentration 25–35 mg/L). Fish mortality is estimated in dependence on the suspended matter concentration and time of exposure, by species. Environmental consequences of the suspended sediments impact are assessed for fish communities of the rivers of Kamchatka, the Lena River, and the Selenga River.

Key words: ichthyocenosis, suspended matter, turbidity, freshwater fish, salmon.

* Чалов Сергей Романович, кандидат географических наук, доцент, e-mail: srchalov@geogr.msu.ru; Есин Евгений Владиславович, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: esinevgeniy@yandex.ru; Леман Всеволод Николаевич, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, доцент, e-mail: vsew.leman@yandex.ru.

Chalov Sergey R., Ph.D., associate professor, Moscow State University, 1 Lenin mountains Str., Moscow, 119991, Russia, e-mail: srchalov@geogr.msu.ru; Esin Eugeny V., Ph.D., leading researcher, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, 17 Verkhnyaya Krasnoselskaya Str., Moscow, 107140, Russia, e-mail: esinevgeniy@yandex.ru; Leman Vsevolod N., Ph.D., head of laboratory, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, 17 Verkhnyaya Krasnoselskaya Str., Moscow, 107140, Russia, e-mail: vsew.leman@yandex.ru.

Введение

Взвешенные и влекомые наносы в значительной мере обуславливают распределение, обилие и численность фауны в реках [Ryan, 1991; Wilber, Clarke, 2001; Kemp et al., 2011; Franssen et al., 2014]. Частицы разного гранулометрического, минералогического и химического состава закономерно рассредотачиваются по глубине потока между взвешенными и влекомыми наносами, донными отложениями и аллювием, влияя на условия среды во всех речных биотопах. Так, определенную роль в формировании ихтиоценов играет перемещаемый по дну материал (влекомые наносы). При увеличении количества последнего изменяются темпы реколонизации дна кормовым бентосом [Ceola et al., 2014; Murphy et al., 2015] и выживаемость икры, развивающейся на дне [Есин и др., 2012]. В целом воздействия наносов связаны с четырьмя характеристиками (рис. 1): концентрацией (мутностью воды), механическим (гранулометрическим), химическим составом частиц, а также величиной (и направленностью) массообмена в придонном слое. Эти воздействия проявляются на разных функциональных уровнях и имеют типовые эффекты для рыбного населения рек: поведенческие, механические (повреждение покровов), токсические, изменения местообитаний и в кормовой базе (рис. 1). Разные эффекты приводят к разным последствиям (проявлениям) [Kemp et al., 2011].



Рис. 1. Схема воздействий речных наносов на сообщества речных организмов [по: Kemp et al., 2011, с дополнениями]

Fig. 1. Impacts of the river sediments on aquatic ecosystems [from: Kemp et al., 2011, revised]

Воздействие взвешенных частиц на ихтиоцены наиболее ярко проявляется через поведенческие эффекты — снижение эффективности ориентирования и пищевой активности. Воздействие может быть качественно оценено по мутности воды S (рис. 1) или по дозе воздействия, рассчитанной по шкале «мутность–время» ST (мг ч/л) [Newcombe, Jensen, 1996]. Учет последствий увеличения мутности воды и их особенностей для разных групп рыб необходим для обоснования эффективной системы нормирования воздействия хозяйственной деятельности на речные экосистемы. Эффекты могут быть подразделены на острые (настают в течение 96 ч) и хронические (более недели) [Русанов и др., 1990; Chiasson, 1993]. Значения критических мутностей в хронических тестах всегда ниже,

чем в острых, а постоянно действующие эффекты воздействия регистрируются на популяционном уровне за многолетний период, вызывая адаптации рыб к повышенной мутности. Механизмы хронического воздействия (более 1 нед), будучи более слабоизученными, в то же время представляют особый интерес, так как являются моделью акклимации рыб к сезонному повышению мутности.

Целью настоящей статьи является систематизация данных о воздействии мутности воды на представителей основных групп речных рыб России, в том числе определение пороговых (критических) значений мутности воды и количественная оценка влияния взвешенных частиц при острых и хронических воздействиях.

Материалы и методы

Статья основана на литературных данных по острым эффектам и результатах собственных экспериментов по хроническим эффектам. При изучении влияния острых эффектов повышенной мутности использована база данных Агентства по охране окружающей среды США (United States Environmental Protection Agency), дополненная литературными данными [Ryan, 1991; Newcombe, Jensen, 1996; Ardjosediro, Ramnarine, 2002; Robertson et al., 2006; Kemp et al., 2011; Swinkels et al., 2014]. Пороговые значения мутности проанализированы для 20 видов из 11 семейств: атлантический шед *Alosa sapidissima* (сельдевые Clupeidae); арктический голец *Salvelinus alpinus*, атлантический лосось *Salmo salar*, радужная форель *Oncorhynchus* (= *Parasalmo*) *mykiss*, чавыча *Oncorhynchus tshawytscha*, горбуша *Oncorhynchus gorbusha*, кета *Oncorhynchus keta* (лососевые Salmonidae); сибирский хариус *Thymallus arcticus* (хариусовые Thymallidae); обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus* (сиговые Coregonidae); южноевропейская атерина *Atherina mochon* (атериновые Atherinidae); фундулюсы *Fundulus majalis*, *Fundulus heteroclit* и карпозуб *Cyprinodon variegatus* (карпозубые Cyprinodontidae); малиновая тилapia *Coptodon rendalli* и ореохромис *Oreochromis* sp. (цихлидовые Cichlidae); белый американский лаврак *Morone americana* (мороновые Moronidae); голубой окунь *Tautoglabrus adspersus* (губановые Labridae); *Leiostomus xanthurus* (горбылевые Sciaenidae); трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* (колюшковые Gasterosteidae); *Pseudoplatystoma coruscans* (длинноусые сомы Pimelodidae).

При изучении хронических эффектов использовались литературные данные [EIFAC, 1964*; Ryan, 1991; Newcombe, Jensen, 1996; Kemp et al., 2011; Swinkels et al., 2014] и собственные материалы, полученные на реках Камчатки [Чалов, Леман, 2014; Чалов и др., 2015]. Обобщалась вся доступная информация о видах из наиболее распространенных семейств ихтиофауны рек России: карповых Cyprinidae, лососевых Salmonidae, хариусовых Thymallidae, сиговых Coregonidae, окуневых Percidae, осетровых Acipenseridae и сомовых Siluridae.

Для оценки механизмов воздействия мутности на наиболее чувствительную группу рыб — лососевых — проведены экспериментальные работы. Сравнили влияние избыточного содержания в воде минеральных взвесей на физиологическое состояние молоди мальмы *Salvelinus malma* на разных стадиях раннего постнатального развития. Анализировали состояние молоди сразу после вылупления, а также после трехмесячной акклимации. Мальма выбрана в качестве объекта исследования, поскольку особи этого широко распространенного на Дальнем Востоке вида высоко чувствительны к взвеси.

Оплодотворенную икру мальмы получили от проходных особей на западной Камчатке. Инкубацию до полного завершения органогенеза провели по стандартной технологии на рыбопроизводном заводе «Кеткино» при минимальном содержании взвесей (< 0,1 мг/л) в воде. Непосредственно перед вылуплением эмбрионы разделили на три группы и поместили в аквариумы с концентрацией илистой взвеси 0,1, 10,0 ± 1,0 и 50,0 ± 3,0 мг/л. Вылупление и дальнейшее выращивание молоди шло при заданной

* Water quality criteria for European freshwater fish: Report on Finely Divided Solids and Inland Fisheries. Rome, 1964. 26 p.

мутности, в каждой группе молодь поместили в 3 садка объемом 5 л с одинаковой плотностью посадки — по 50 экз. Возраст молоди оценивали по накоплению стандартных градусо-дней. Условия выращивания, за исключением концентрации взвеси, были стандартными и находились в оптимальной экологической зоне (жесткость 150 мг/л, концентрация кислорода 11 мг/л, температура 3–5 °С, ежедневно кормление кормом Skretting Nutra feed и 8-часовое люминесцентное освещение с 22-й недели развития). В качестве источника взвеси использовали бентонит (LD Carlson) — химически инертный мелкодисперсный материал вулканического происхождения, аналогичный по своим свойствам пеплам вулканического пояса Дальнего Востока. Контроль качества воды осуществляли 2 раза в неделю. О степени развития оксидативного стресса судили по гибели молоди в эксперименте, а также по динамике трех биохимических показателей: активности антиоксидантных ферментов, катализирующих разрушение высокотоксичных свободных радикалов; концентрации фосфолипидов, выступающих основным первичным субстратом окисления для перекисных радикалов и супероксидов; концентрации диеновых конъюгатов и кетонов — конечных продуктов перекисного окисления липидов [Есин и др., 2018]. Отбор молоди для анализа провели в возрасте 0 (вылупление), 30 (достижение стадии личинки), 170 (переход на внешнее питание) и 570 (сформированный малек) градусо-дней. Для каждого типа анализа в каждой группе использовали по 4 случайно отобранных особи из разных садков (всего 12 особей). Общую антиоксидантную активность тканей изучали по методу М.А. Королюка с соавторами [1988], липиды экстрагировались по методу Фолша [Folch et al., 1957], фосфолипиды определяли ферментативно-колориметрическими методами по конечному продукту — киномину [Kates, 1972], диены определяли в спирт-гептановом экстракте тканей [Гаврилов, Мишкорудная, 1983].

Результаты и их обсуждение

Краткосрочные воздействия экстремальной мутности (острые тесты)

Обобщение доступных результатов природных наблюдений и лабораторных экспериментов, где указывается продолжительность воздействия T (ч), абсолютное значение мутности S (мг/л) и смертность (%), позволило выявить сублетальные (нарушения жизнедеятельности, не приведшие к немедленной гибели) и летальные значения мутности, характерные для разных групп рыб (рис. 2). Самыми чувствительными к мутности являются представители лососевых и окуневых: в экспериментах смертность фиксируется в интервале от 100 до 200000 мг/л. В большей степени адаптированы к высоким значениям мутности другие исследуемые группы, диапазоны летальных концентраций меняются в пределах более высоких значений. Для относительно подробно изученных карпозубых они находятся в интервале от 2000 до 300000 мг/л.

Различия в чувствительности к мутности определяются специфическими адаптациями, эволюционно возникшими на видовом и надвидовом уровнях. Диапазон летальных значений зависит от систематической (филогенетической) принадлежности и экологической предадаптированности. Полученное поле точек (рис. 2) характеризует диапазоны критических значений мутности воды для разных групп рыб. При этом следует отметить универсальную природу воздействия избыточной краткосрочной мутности на рыб. Гибель разных видов и экологических групп в острых тестах всегда наступала от асфиксии. У погибающих особей проявлялись судорожные движения жаберной крышки («кашель»), неравномерный ритм движения. Такие особи, как правило, переставали питаться; жаберы погибших рыб имели характерное анемичное кольцо и были чрезмерно ослизнены. Наиболее опасное действие глинистых фракций взвеси связано с налипанием на респираторный эпителий и его механическим повреждением, что вызывает нарушение газового обмена, а также с проникновением частиц в микроциркуляторную сеть жабр с последующим воспалением [Newcombe, Jensen, 1996]. Итогом воздействия становится неспецифический оксидативный стресс организма. Наиболее остро оксидативный стресс проявляется на фенокритических стадиях развития: при

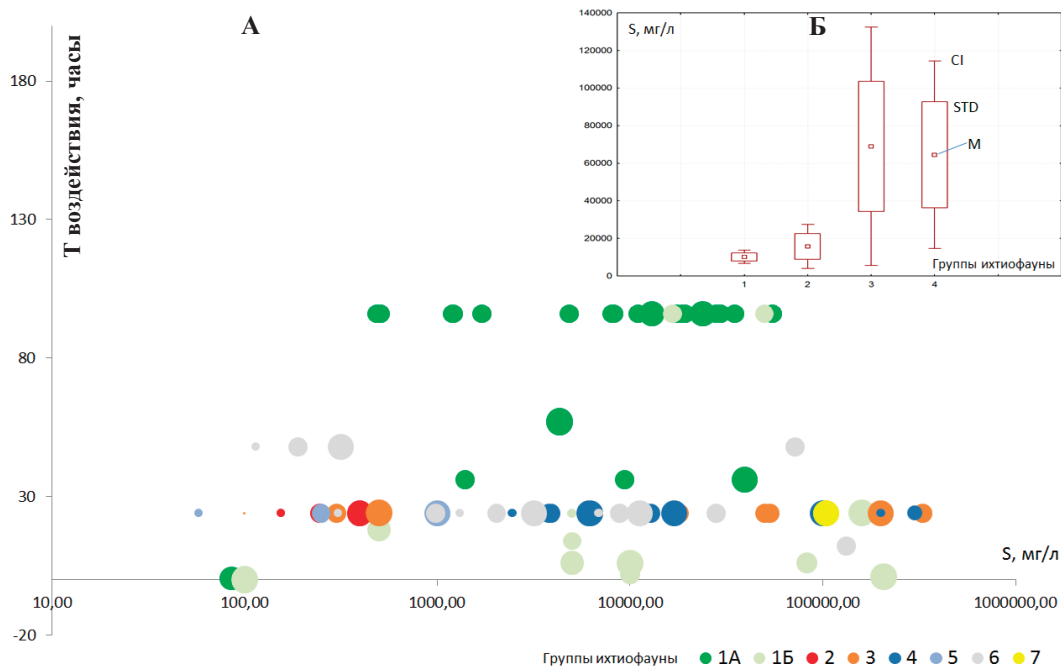


Рис. 2. Распределение регистрировавшихся значений смертности рыб в связи с повышенными концентрациями взвешенных наносов S , наблюдавшимися в острых тестах за время T . **А** — фактические данные по степени смертности (размер значков от 0 до 100 %): 1 — лососевые Salmonidae, хариусовые Thymallidae, сиговые Coregonidae (1A — молодь, 1B — взрослые); 2 — сельдевые Clupeidae; 3 — колюшковые Gasterosteidae; 4 — карповые Cyprinodontidae; 5 — атериновые Atherinidae; 6 — цихлидовые Cichlidae, губановые Labridae, горбылевые Sciaenidae, мороновые Moronidae; 7 — длинноусые сомы Pimelodidae; **Б** — обобщение значений мутности воды, соответствующих зарегистрированной смертности для групп 1–4: диапазон без выбросов, среднее (M), стандартная ошибка (STD) и доверительный интервал 25–75 % (CI)

Fig. 2. Results of short-term tests of the suspended sediments concentration S influence on fish: **A** — mortality, by taxon groups (size of symbols corresponds to percent of dead fish, from 0 to 100 %): 1 — Salmonidae, Thymallidae, Coregonidae (1A — juveniles, 1B — adults); 2 — Clupeidae; 3 — Gasterosteidae; 4 — Cyprinodontidae; 5 — Atherinidae; 6 — Cichlidae, Labridae, Sciaenidae, Moronidae; 7 — Pimelodidae; **B** — lethal thresholds of sediment concentration for certain groups, without outlier values: M — mean, STD — interval of standard error, CI — confident interval 25–75 %

вылуплении и при переходе из свободного зародыша в личинку. При экстремальной мутности представители многих видов впадают в анабиоз [Gadomski, Parsley, 2005a].

Длительное воздействие повышенной мутности (хронические тесты)

В природных условиях у рыб формируется комплекс приспособлений, который возможно анализировать для более продолжительных периодов времени. Сомовые и осетровые имеют ряд специальных адаптаций к высокой мутности: защита от механических повреждений обеспечивается толстыми покровами или мощным ослизнением; темпы метаболизма замедленные, потребности в кислороде низкие; большое значение в поиске корма имеют тактильные органы чувств. Для ряда видов в качестве фоновой мутности мест обитания указываются значения более 100 мг/л, поэтому ориентировочно наиболее благоприятные условия обитания осетровых связаны со значениями мутности до 500 мг/л (табл. 1). Приспособленность к высокой мутности дополняется негативными эффектами, отмечаемыми для выживаемости молоди осетровых в прозрачной воде в связи с выеданием хищниками. В результате для некоторых видов (белый осетр *Acipenser transmontanus*, белый лопатонос *Scaphirhynchus albus*) отмечалось снижение выживаемости молоди при значениях мутности менее 50 мг/л (приводимой в шкале оптической мутности — от 30 до 60 НТУ и выше) [Gadomski, Parsley, 2005b].

Таблица 1

Дифференцированная параметрическая шкала продолжительного воздействия (месяцы-годы) мутности на разные группы рыб, характерных для рек России

Table 1

Thresholds of suspended matter concentration for long-term exposure (months and years),
by fish species typical for the Russian rivers

Мутность, мг/л	Семейства					
	Лососевые, хариусовые	Сиговые	Окуневые	Карповые	Сомовые	Осетровые
< 10						
10–25						
25–100						
100–250						
250–500						
500–1000						
1000–5000						
5000–10000						
10000–25000						
25000–100000						
> 100000						

Примечание. Белый — нормальное состояние; серый — поведенческие последствия; темно-серый — летальные эффекты.

Комплекс адаптаций большинства карповых рыб (толстые покровы, замедленный метаболизм) предопределяет достаточно высокую толерантность к замутнению вод. Они могут выдерживать значительную перманентную мутность. При этом многие виды совершают специальные миграции между основным руслом и притоками, избегая зон сильного замутнения. Для обыкновенного голяна *Phoxinus phoxinus* летальная концентрация для молоди в острых тестах регистрируется примерно при 250 мг/л взвеси, взрослых особей — 10000 мг/л [Newcombe, Jensen, 1996]. Для обыкновенного карпа *Cyprinus carpio* смертность отмечалась при еще более высоких значениях — более 25000 мг/л при продолжительном воздействии. Таким образом, нижним порогом чувствительности для этой группы можно рассматривать величину 100 мг/л.

Хищный образ жизни окуневых определяет сравнительно высокую плавательную способность, умеренную толщину чешуйного покрова для сохранения гибкости тела, ускоренный метаболизм и сравнительно высокие потребности в кислороде. Комплекс адаптаций так же, как и у лососевых, предопределяет пониженную толерантность к замутнению вод. Для взрослых особей обыкновенного окуня *Perca fluviatilis*, которых использовали в хронических тестах [Morgan et al., 2002], физиологические нарушения и повреждения жабр регистрировались при 300–650 мг/л, 50 %-ная гибель — при 985 мг/л. Для близкого американского вида желтого окуня *Perca flavescens* торможение роста из-за сниженной пищевой активности регистрировалось в хронических тестах при 145 мг/л взвеси [Newcombe, Jensen, 1996]. Порогом чувствительности для окуневых следует считать величину 100 мг/л.

Многие представители лососевых и хариусовых, комплекс адаптаций которых предопределяет минимальную толерантность к замутнению вод, могут выдерживать значительные кратковременные скачки мутности. При этом изменение поведения и первые сигналы стресса в хронических условиях начинают выявляться у лососевых уже при мутности более 10 мг/л [EIFAC, 1964*; Newcombe, Jensen, 1996]. В наших исследованиях в бассейне р. Вывенка (Корякия) [Чалов, Леман, 2014; Чалов и др., 2015] снижение численности анадромных лососей в реках, подверженных нагрузке от разработки россыпной платины, регистрировалось при увеличении меженной мутности выше 10 мг/л. По истечении 5 лет при постоянной меженной мутности 40–50 мг/л в р. Левтыриновьям (приток р. Вывенка) отмечались лишь единичные

* Water... [1964].

заходы анадромных рыб. Сопоставление этих результатов с литературными данными подтверждает, что существенная деградация ихтиоценов лососевых рыб фиксируется при хронической мутности выше 25–35 мг/л.

В наших экспериментах доля успешного вылупления мальмы не различалась в группах сравнения при содержании взвесей 0,1, 10,0 и 50,0 мг/л и составила в среднем 90 %. В контрольных условиях не наблюдалось гибели молоди при переходе в личинку (30 градусо-дней) и отмечена единичная гибель (5 % выборки) при переходе на внешнее питание (170 градусо-дней). За следующие 400 градусо-дней в контрольных условиях погибло еще 6 % молоди. Смертность в мутной воде была выше. В личинку перешло 95 % молоди в воде с мутностью 10 мг/л и 85 % молоди в воде с мутностью 50 мг/л. На смешанное питание перешло 95 % оставшейся в живых молоди в воде с мутностью 10 мг/л и лишь 84 % молоди в воде с мутностью 50 мг/л. В течение следующих 400 градусо-дней смертность составила соответственно 5 и 11 %. Эффект акклимации на ранних этапах развития значительным образом сказался на последующей выживаемости сформированных мальков — по сравнению с опубликованными результатами острых тестов (рис. 2) смертность оказалась в несколько раз ниже.

Анализ антиоксидантной активности организма молоди мальмы показал, что ткани вылупившихся зародышей имели сходную невысокую активность перекись-разрушающих ферментов во всех группах сравнения. По мере развития ферментная активность в контрольных условиях плавно повышалась, при этом возрастал индивидуальный разброс значений. Ферментная активность питающейся молоди была достоверно выше (тест Крускала-Уоллиса $p < 0,05$). Средние показатели антиоксидантной активности тканей молоди, выращиваемой в мутной воде, демонстрировали сложную динамику с характерным пиком при переходе к внешнему питанию (рис. 3, а).

Содержание фосфолипидов в мышцах характеризовалось высокой изменчивостью, связанной с физиологической разнокачественностью по интенсивности метаболизма. Фосфорилированные липиды являются одним из основных компонентов биологических мембран; их содержание определяет вязкость и проницаемость мембран, коррелируя с общей интенсивностью метаболизма ткани [Богдан и др., 2001]. В эксперименте у молоди, выращиваемой в воде с концентрацией взвеси 10 мг/л, незначительно повышенная антиоксидантная активность ферментов купировала перекисную деградацию липидов, показатели существенно не отличались от нормы. У молоди, выращиваемой в воде с концентрацией взвеси 50 мг/л, была выявлена интенсивная перекисная деградация фосфолипидов. В раннем возрасте молодь этой группы отличалась увеличенным разбросом значений, встречались особи со значениями ниже нормы (рис. 3, б).

Анализ перекисного окисления липидов в тканях показывает, что в результате разрушения цепей фосфорилированных жирных кислот образуются гидроперекиси, деградирующие до диеновых конъюгатов и кетонов, а также диальдегидов. Диеновые соединения не несут физиологических функций и являются абсолютными токсикантами; их содержание напрямую коррелирует с силой токсикоза [Thomson et al., 1998]. У молоди мальмы, выращиваемой в воде с мутностью 10 мг/л, регистрировалось постоянно повышенное содержание диенов, которое тем не менее не выходило за пределы нормы. Напротив, в воде с мутностью 50 мг/л содержание диенов в тканях молоди с возрастом не понизилось, но продолжило расти, достигнув максимума к моменту перехода на внешнее питание (рис. 3, в). Таким образом, при высокой мутности антиоксидантная активность тканей была недостаточна, происходило перекисное разрушение липидов и накопление в организме токсичных соединений.

Разные группы рыб в ходе эволюции сформировали набор типовых приспособлений к повышенной мутности воды, поскольку географические центры происхождения и адаптивной радиации разных групп рыб различались условиями обитания, в том числе режимом мутности. Непродолжительное воздействие взвесей в высоких концентрациях не позволяет рыбам адаптироваться к неблагоприятным условиям, гибель во всех случаях происходит из-за токсикоза и неспецифического стресса. Эффект адаптации к хроническому негативному воздействию минеральных взвесей, приводящий к оп-

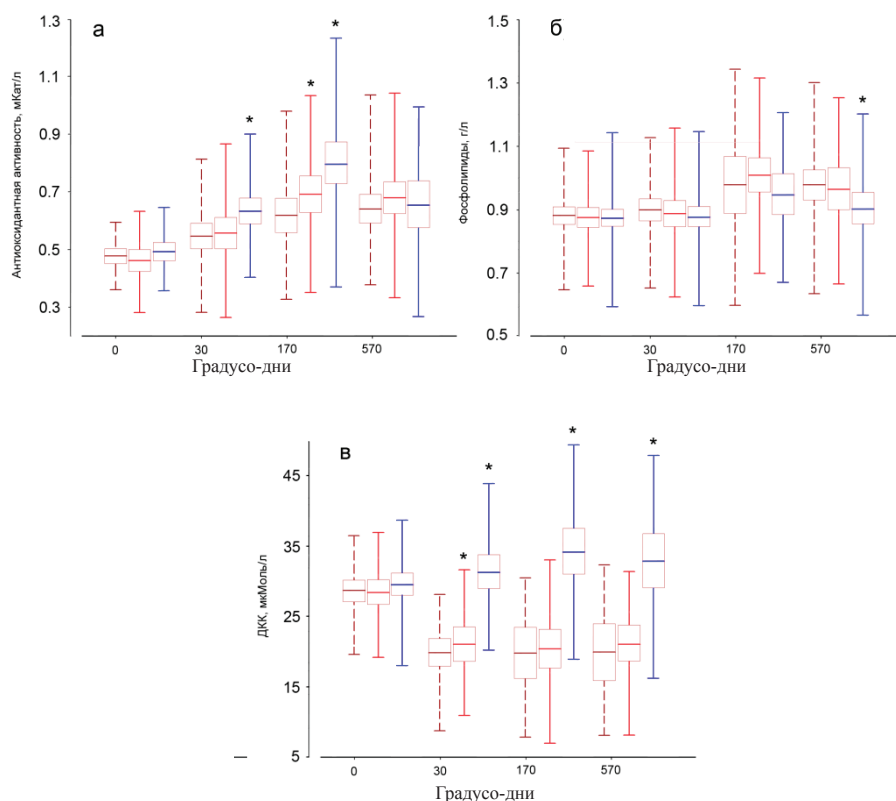


Рис. 3. Изменение показателей оксидативного стресса по мере развития ранней молоди мальмы *S. malma*: **а** — суммарная активность перекись-разрушающих ферментов тканей; **б** — концентрация фосфолипидов в мышцах; **в** — концентрация продуктов перекисного окисления липидов (диеновых конъюгатов и кетонов). Пунктир — контрольные условия (0,1 мг/л); красная линия — слабомутная вода ($10,0 \pm 1,0$ мг/л); синяя линия — сильномутная вода ($50,0 \pm 3,0$ мг/л). Показаны среднее значение, интерквартильный размах и пределы варьирования. Звездочкой обозначены распределения, достоверно отличающиеся от контроля (U тест, $p < 0,05$)

Fig. 3. Change of oxidative stress for juvenile *Salvelinus malma*: **а** — total activity of peroxide-destructive tissue enzymes; **б** — phospholipids concentration in muscles; **в** — lipid peroxidation products concentration (diene conjugates and ketones). Dotted line — control samples (turbidity 0.1 mg/L); red line — low turbid water (10.0 ± 1.0 mg/L); blue line — high turbid water (50.0 ± 3.0 mg/L). Mean values, total range and range for 50 % cases are shown, the distributions declined significantly from the distribution for control samples (U-test, $p < 0.05$) are marked by stars

тимизации физиологических параметров организма у выживших рыб, проявляется на популяционном уровне. Нижним порогом чувствительности наименее толерантных видов рыб (прежде всего лососевых и хариусовых) является величина 10 мг/л, негативные последствия на популяционном уровне начинают проявляться при 25–35 мг/л. Эффект адаптации к хроническому негативному воздействию минеральных взвесей приводит к оптимизации физиологических параметров организма у выживших рыб после длительного пребывания в мутной воде. Смертность акклиматизированной молоди в хронических тестах достоверно ниже смертности в аналогичных концентрациях взвеси в острых тестах. Сиговые, видимо, менее чувствительны к повышенной мутности, нижним порогом чувствительности следует считать 25 мг/л. Наоборот, для осетровых рыб с низкими значениями мутности связано увеличение смертности за счет выедания икры хищниками [Gadomski, 2005a]. Среди основных семейств рыб рек России ряд по убыванию толерантности к мутности воды выглядит следующим образом: осетровые и сомовые — карповые — окуневые и сиговые — лососевые и хариусовые.

Рост и развитие в условиях избыточных мутностей обеспечивают дополнительную акклимацию выживших особей. Обобщение собранных данных позволяет пред-

ложить дифференцированную шкалу оценки (табл. 1), ранжирующую мутность воды для разных групп рыб в ряду нарастания воздействия. Норма (белая часть цветовой шкалы) соответствует наиболее благоприятным условиям воспроизводства; поведенческие последствия (серый) характеризуют изменения поведения, физиологических показателей, рост значений маркеров физиологического стресса, нарушения в тканях и органах. Летальные эффекты соответствуют избеганию рыбами участка повышенной мутности или гибели данной группы (темный цвет). Такая шкала согласуется с классами, используемыми в модели доза–эффект [Newcombe, 2003], для оценки воздействия повышенных уровней мутности на реках США.

Указанные связи между мутностями воды и составом ихтиоценов прослеживаются в пределах крупных пресноводных бассейнов, в пределах континуума отдельных рек или регионов. Дифференциация ареалов наиболее чувствительных к замутнению воды лососевых и сиговых рыб, а также карповых, менее чувствительных к взвесям, частично объясняется особенностями формирования мутности воды. Наиболее четко она проявляется при контрастном режиме взвешенных наносов в разных реках, когда для части гидрографической сети оказываются превышены критические для данной группы значения мутности. Например, в реках Камчатского полуострова (Камчатско-Северокурильская провинция [Равкин и др., 2016]) среднегодовая мутность в основном крайне низкая (< 10 мг/л). В этих реках массово распространены тихоокеанские лососи *Oncorhynchus* spp., максимально чувствительные к содержанию взвешенных веществ. В связи с этим для рек с низкой фоновой мутностью (реки «лососевого типа») Камчатского края критические значения мутности воды, устойчивое превышение которых приводит к негативным последствиям для лососевых рыб, находятся в диапазоне 25–35 мг/л [Чалов, Леман, 2014]. В то же время в реках вулканических территорий Камчатки отмечаются значения мутности до 100 мг/л и выше, а в пределах водотоков лахаровых долин, где во взвешенном состоянии переносятся крупные частицы, значения мутности составляют более 10000 мг/л [Чалов, Есин, 2015] (табл. 2).

Регionalные пороговые значения содержания взвешенных веществ

Table 2

Regional thresholds for concentration of suspended matter

Бассейн реки	Выделяемые территории	Наиболее чувствительные группы рыб	Средняя фоновая мутность S_0 , мг/л	Критический уровень мутности воды, мг/л
Реки Камчатского края	Большая часть гидрографической сети Камчатского полуострова, «лососевые реки»	Тихоокеанские лососи	< 10	25
	Реки, протекающие в районах современной вулканической деятельности, лахаровых долинах	Рыбы отсутствуют	> 1000	Не применим
Селенга	Верхняя часть бассейна	Сибирский таймень, ленок, сибирский хариус	< 25	25
	Бассейн р. Туул	Елец сибирский и голец обыкновенный	> 100	100
	Нижняя часть бассейна	Пыжьян, байкальский сиг, байкальский омуль, пелядь	50–100	50 (25 — в период нагула лососевых при $S < 25$ мг/л ($S < S_0$))
Лена	Основное русло р. Лена и крупнейшие притоки (Виллой, Алдан)	Муксун, чир, пелядь, тугун, нельма, обыкновенный валец	50–100	50
	Большая часть гидрографической сети	Сибирский таймень, ленок, голец, сибирский хариус	< 50	25

Другим примером подобной систематизации служат реки бассейна крупнейшей из впадающих в оз. Байкал рек — Селенги, относящейся к восточной периферии Алтае-Верхне-Алданской провинции. Реки бассейна Селенги, расположенного на стыке степной и лесостепной зон, заселены 28–33 видами рыб (в зависимости от взглядов на таксономический ранг отдельных популяций), относящихся к 12 семействам [Карасев, 1987; Экологический атлас..., 2015]. Бассейн характеризуется контрастным режимом мутности воды. В малых и средних реках бассейна с пониженной мутностью воды в составе ихтиофауны преобладают лососевые (сибирский таймень *Hucho taimen*, остро-рылый ленок *Brachymystax lenok*) и хариусовые (сибирский хариус). Местообитания сиговых (пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian*, байкальского сига *Coregonus (lavaretus) baikalensis*, байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* и пеляди *Coregonus peled*) в основном приурочены к крупным рекам бассейна, где лососевые и хариусовые встречаются единично. Максимальная зона мутности [Алексеевский и др., 2013; Chalov et al., 2014] — от 100 до 250 г/м³ — расположена в средней и нижней частях бассейнов рек Орхон и Туул, нижнем течении Селенги и бассейнах ее российских притоков. Высокие значения мутности воды в бассейне р. Туул (Монголия) обусловлены антропогенными причинами (сбросы неочищенных сточных вод г. Улан-Батор, эрозия сельскохозяйственных и горнодобывающих территорий). Здесь полностью исчезают лососевые, а доминантами становятся карповые (елец сибирский *Leuciscus leuciscus baicalensis*, обыкновенный голянь). В связи с этим для этой части речной сети современный региональный критический уровень мутности определяется на уровне 100 мг/л (табл. 2).

В фауне крупных бассейнов севера Евразии (Обь-Енисейско-Ленская провинция) возрастает роль лососевых, хариусовых и сиговых. Современный состав ихтиофауны р. Лена включает 46 видов и подвидов [Кириллов, Книжин, 2014]. В пределах среднего течения преобладают лососевые (массово — ленок, сибирский таймень), сиговые (пыжьян, муксун *Coregonus muksun*, обыкновенный валец *Prosopium cylindraceum*) и хариусовые (сибирский хариус). Широкое распространение лососевых рыб и расположение большей части бассейна в области средней мутности (< 50 мг/л) предопределяют значение критической мутности воды в диапазоне от 25 до 35 мг/л, устойчивое превышение которого приводит к негативным последствиям для ихтиоценов бассейна Лены. Ряд чувствительных к мутности эндемиков, например якутский голец *Salvelinus jacuticus* [Атлас..., 2002; Кириллов, Книжин, 2014], распространены исключительно локально.

На участках нижнего течения Лены и крупнейших притоков, отличающихся более высокими значениями мутности воды ($S_0 = 50\text{--}100$ мг/л), из наиболее чувствительных в составе ихтиофауны преобладают представители семейства сиговых (муксун, чир *Coregonus nasus*, пелядь, тугун *C. tugun*, нельма *Stenodus leucichthys nelma*). Поэтому для данной части речной сети рекомендуется допустимая мутность воды 50 мг/л.

Заключение

Многофакторные воздействия характеристик среды обитания на ихтиоцены приводят к формированию сложных систем расселения рыб. Они связаны в том числе с лимитирующими значениями концентраций твердых частиц. Рассмотренные параметры влияния взвешенных частиц можно учитывать при региональном нормировании [Чалов, Леман, 2014], которое должно быть основано на определении особенностей расселения в пределах крупных фаунистических комплексов [Равкин и др., 2016] и распространении тех или иных чувствительных к мутности видов рыб. Проведенное обобщение развивает опубликованные ранее обобщения токсикологических тестов по определению критических (острых и хронических) концентраций и механизмов действия химических соединений [Есин, 2015]. Это, в свою очередь, дает возможность в дальнейшем разработать классификацию допустимых воздействий поступления твердых частиц и их характеристик (продолжительность воздействия, состав и др.) на состояние сообществ рыб с учетом состава ихтиофауны. Такая классификация в настоящее время оказывается востребованной в практике экологического мониторинга и проведения оценки воздействия хозяйственной деятельности на окружающую среду.

Благодарности

Авторы благодарят коллег, принимавших участие в подготовке данных, использовавшихся в статье, а также рецензентов за ценные замечания и советы.

Финансирование работы

Исследование выполнено в рамках проекта РФФИ 19-05-50109. Обобщение данных по рекам бассейна Байкала выполнено в рамках гранта РФФИ 1729-05027, по рекам Арктики — гранта РФФИ 18-05-60219 Арктика.

Соблюдение этических стандартов

Все применимые международные, национальные и институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Список литературы

Алексеевский Н.И., Белозерова Е.В., Касимов Н.С., Чалов С.Р. Пространственная изменчивость характеристик стока взвешенных наносов в бассейне Селенги в период дождевых паводков // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. — 2013. — Вып. 3. — С. 60–65.

Атлас пресноводных рыб России / под ред. Ю.С. Решетникова. — М. : Наука, 2002. — Т. 1. — 379 с.

Богдан В.В., Сидоров В.С., Зекина Л.М. Липиды рыб при адаптации к различным экологическим условиям // Экологические проблемы онтогенеза рыб: физиолого-биохимические аспекты. — М. : МГУ, 2001. — С. 188–202.

Гаврилов В.Б., Мишкорудная М.И. Спектрофотометрическое определение содержания гидроперекисей липидов в плазме крови // Лаб. дело. — 1983. — № 3. — С. 33–36.

Есин Е.В. Обзор токсичности основных элементов-загрязнителей лососевых нерестовых рек Камчатки // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 180. — С. 210–225.

Есин Е.В., Леман В.Н., Сорокин Ю.В., Чалов С.Р. Популяционные последствия высокочисленного подхода горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* к северо-восточному побережью Камчатки в 2009 году // Вопр. ихтиол. — 2012. — Т. 52, № 6. — С. 446–455.

Есин Е.В., Шульгина Е.В., Широков Д.А. и др. Физиологическая адаптация молоди гольца *Salvelinus malma* (Salmonidae) к обитанию в загрязненных реках вулканических территорий Камчатки // Биология внутренних вод. — 2018. — № 2. — С. 57–69. DOI: 10.7868/S0320965218020079.

Карасев Г.Л. Рыбы Забайкалья : моногр. — Новосибирск : Наука, 1987. — 296 с.

Кириллов А.Ф., Книжин И.Б. Современный состав и история формирования ихтиофауны реки Лена (бассейн моря Лаптевых) // Вопр. ихтиол. — 2014. — Т. 54, № 4. — С. 413–425. DOI: 10.7868/S0042875214040031.

Королюк М.А., Иванова Л.И., Майорова И.Г., Токарев В.Е. Метод определения активности каталазы // Лаб. дело. — 1988. — № 1. — С. 16–19.

Равкин Ю.С., Ядренкина Е.Н., Интересова Е.А. и др. Пространственная неоднородность ихтиофауны Северной Евразии и ее районирование // Поволж. экол. журн. — 2016. — № 1. — С. 72–84. DOI: 10.18500/1684-7318-2016-1-72-84.

Русанов В.В., Зюсько А.Я., Олышванг В.Н. Состояние отдельных компонентов водных биоценозов при разработке россыпных месторождений дражным способом : моногр. — Свердловск : УРО АН СССР, 1990. — 121 с.

Чалов С.Р., Есин Е.В. Принципы экологической классификации рек районов современного вулканизма (на примере Камчатки) // География и природные ресурсы. — 2015. — № 1. — С. 80–87.

Чалов С.Р., Леман В.Н. Нормирование допустимого воздействия открытых разработок россыпных месторождений полезных ископаемых на речные системы (Камчатский край) // Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. — 2014. — № 2. — С. 69–86.

Чалов С.Р., Школьный Д.И., Промахова Е.В. и др. Формирование стока наносов в районах разработок россыпных месторождений // География и природные ресурсы. — 2015. — № 2. — С. 22–30.

Экологический атлас бассейна озера Байкал / отв. ред. А.Р. Батуев, Л.М. Корытный, Ж. Оюунгэрэл, Д. Энхтайван. — Иркутск : Институт географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2015. — 145 с.

- Ardjosoediro I., Ramnarine I.W.** The influence of turbidity on growth, feed conversion and survivorship of the Jamaica red tilapia strain // *Aquaculture*. — 2002. — Vol. 212, № 1–4. — P. 159–165.
- Ceola S., Bertuzzo E., Singer G. et al.** Hydrologic controls on basin-scale distribution of benthic invertebrates // *Water Resour. Res.* — 2014. — Vol. 50, № 4. — P. 2903–2920. DOI: 10.1002/2013WR015112.
- Chalov S.R., Jarsjö J., Kasimov N.S. et al.** Spatio-temporal variation of sediment transport in the Selenga River Basin, Mongolia and Russia // *Environ. Earth Sci.* — 2014. — Vol. 73, № 2. — P. 663–680.
- Chiasson A.G.** The effects of suspended sediment on rainbow smelt (*Osmerus mordax*): a laboratory investigation // *Can. J. Zool.* — 1993. — Vol. 71, № 12. — P. 2419–2424. <https://doi.org/10.1139/z93-337>
- Folch J., Lees M., Sloane Stanley G.H.** A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues // *J. Biol. Chem.* — 1957. — Vol. 226, № 1. — P. 497–509.
- Franssen J., Lapointe M., Magnan P.** Geomorphic controls on fine sediment reinfiltration into salmonid spawning gravels and the implications for spawning habitat rehabilitation // *Geomorphology*. — 2014. — Vol. 211. — P. 11–21. DOI: 10.1016/j.geomorph.2013.12.019.
- Gadomski D.M., Parsley M.J.** Vulnerability of young white sturgeon, *Acipenser transmontanus*, to predation in the presence of alternative prey // *Environ. Biol. Fish.* — 2005a. — Vol. 74, Iss. 3–4. — P. 389–396. DOI: 10.1007/s10641-005-3038-2.
- Gadomski D.M., Parsley M.J.** Effects of turbidity, light level, and cover on predation of white sturgeon larvae by prickly sculpins // *Trans. Am. Fish. Soc.* — 2005b. — Vol. 134, Iss. 2. — P. 369–374. DOI: 10.1577/T03-213.1.
- Kates M.** Techniques of lipidology: isolation, analysis and identification of lipids. — Amsterdam : North-Holland Pub. Co., 1972. — 342 p.
- Kemp P., Sear D., Collins A. et al.** The impacts of fine sediment on riverine fish // *Hydrol. Process.* — 2011. — Vol. 25, Iss. 11. — P. 1800–1821. DOI: 10.1002/hyp.7940.
- Morgan D.L., Hambleton S.J., Gill H.S., Beatty S.J.** Distribution, biology and likely impacts of the introduced redfin perch (*Perca fluviatilis*) (Percidae) in Western Australia // *Mar. Freshw. Res.* — 2002. — Vol. 53, № 8. — P. 1211–1221. DOI: 10.1071/MF02047.
- Murphy J.F., Jones J.I., Pretty J.L. et al.** Development of a biotic index using stream macroinvertebrates to assess stress from deposited fine sediment // *Freshw. Biol.* — 2015. — Vol. 60, № 10. — P. 2019–2036. DOI: 10.1111/fwb.12627.
- Newcombe C.P.** Impact assessment model for clear water fishes exposed to excessively cloudy water // *J. Amer. Water Resour. Assoc.* — 2003. — Vol. 39, Iss. 3. — P. 529–544. DOI: 10.1111/j.1752-1688.2003.tb03674.x.
- Newcombe C.P., Jensen J.O.T.** Channel suspended sediment and fisheries: a synthesis for quantitative assessment of risk and impact // *North Am. J. Fish. Manag.* — 1996. — Vol. 16, № 4. — P. 693–727. DOI: 10.1577/1548-8675(1996)016<0693:CSSAFA>2.3.CO;2.
- Robertson M.J., Scruton D.A., Gregory R.S., Clarke K.D.** Effect of suspended sediment on freshwater fish and fish habitat : *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 2644. — 2006. — 37 p.
- Ryan P.A.** Environmental effects of sediment on New Zealand streams: A review // *New Zeal. J. Mar. Freshw. Res.* — 1991. — Vol. 25, № 2. — P. 207–221. DOI: 10.1080/00288330.1991.9516472.
- Swinkels L.H., Van de Ven M.W.P.M., Stassen M.J.M. et al.** Suspended sediment causes annual acute fish mortality in the Pilcomayo River (Bolivia) // *Hydrol. Process.* — 2014. — Vol. 28, Iss. 1. — P. 8–15. DOI: 10.1002/hyp.9522.
- Thomson A., Hemphill D., Jeejeebhoy K.N.** Oxidative stress and antioxidants in intestinal disease // *Dig. Dis.* — 1998. — Vol. 16, № 3. — P. 152–158. DOI: 10.1159/000016859.
- Wilber D.H., Clarke D.G.** Biological Effects of Suspended Sediments: A Review of Suspended Sediment Impacts on Fish and Shellfish with Relation to Dredging Activities in Estuaries // *North Am. J. Fish. Manag.* — 2001. — Vol. 21, № 4. — P. 855–875. DOI: 10.1577/1548-8675(2001)021<0855:BE-OSSA>2.0.CO;2.

References

- Alexeevsky, N.I., Belozerova, E.V., Kasimov, N.S., and Chalov, S.R.,** Spatial variability of the sediment runoff parameters in the Selenga River basin during rainfall floods, *Vestn. Mosk. Gos. Univ., Ser. 5. Geografiya*, 2013, no. 3, pp. 60–65
- Atlas presnovodnykh ryb Rossii** (Atlas of Freshwater Fishes in Russia), Reshetnikov, Yu.S., ed., Moscow: Nauka, 2002, vol. 1.
- Bogdan, V.V., Sidorov, V.S., and Zykina, L.M.,** Lipids of fishes at adaptation to various ecological conditions, in *Ekologicheskiye problemy ontogeneza ryb: fiziologo-biokhimicheskiye aspekty*

- (Ecological problems of ontogenesis of fishes: physiological and biochemical aspects), Moscow: Mosk. Gos. Univ., 2001, pp. 188–202.
- Gavrilov, V.B. and Mishkorudnaya, M.I.**, Spectrophotometric determination of the content of lipid hydroperoxides in blood plasma, *Lab. Delo*, 1983, no. 3, pp. 33–36.
- Esin, E.V.**, Review of toxicity for the main chemical elements-pollutants of salmonid spawning rivers in Kamchatka, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 180, pp. 210–225.
- Esin, E.V., Leman, V.N., Sorokin, Yu.V., and Chalov, S.R.**, Population consequences of mass coming of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* to the Northeastern Coast of Kamchatka in 2009, *J. Ichthyol.*, 2012, vol. 52, no. 6, pp. 369–378.
- Esin, E.V., Shul'gina, E.V., Leman, V.N., Shirokov, D.A., and Zlenko D.V.**, Physiological Adaptations in Juvenile Dolly Varden *Salvelinus malma* (Salmonidae) Dwelling in Polluted Rivers of Kamchatkan Volcanic Territories, *Inland Water Biology*, 2018, vol. 11, no. 2, pp. 195–206. doi 10.1134/S1995082918020049
- Karasev, G.L.**, *Ryby Zabaykal'ya* (Fish Transbaikalia), Novosibirsk: Nauka, 1987.
- Kirillov, A.F. and Knizhin, I.B.**, Ichthyofauna of the Lena River (Laptev Sea Basin): Modern composition and historical formation, *J. Ichthyol.*, 2014, vol. 54, no. 7, pp. 433–445.
- Korolyuk, M.A., Ivanova, L.I., Mayorova, I.G., and Tokarev, V.E.**, Method for determination of catalase activity, *Lab. Delo*, 1988, no. 1, pp. 16–19.
- Ravkin, Yu.S., Yadrenkina, E.N., Interesova, E.A., Bogomolova, I.N., Yudkin, V.A., Lyalina, M.I., and Kosareva, A.M.**, Spatial heterogeneity of the ichthyofauna of Northern Eurasia and its biogeographical division, *Povolzhskiy J. of Ecology*, 2016, no.1, pp. 72–84. doi 10.18500/1684-7318-2016-1-72-84
- Rusanov, V.V., Zyushko, A.Ya., and Olshvang, V.N.**, *Sostoyaniye otdel'nykh komponentov vodnykh biotsenozov pri razrabotke rossypanykh mestorozhdeniy drazhnym sposobom* (The state of the individual components of aquatic biocenoses in the development of alluvial deposits by the dragee method), Sverdlovsk: URO Akad. Nauk SSSR, 1990.
- Chalov, S.R. and Esin, E.V.**, The principles of ecological classification of rivers in areas of contemporary volcanism (Exemplified by Kamchatka), *Geogr. Nat. Resour.*, 2015, vol. 36, no. 1, pp. 62–69.
- Chalov, S.R. and Lehman, V.N.**, Normirovanie permissible impact of open development of placer deposits of minerals on river systems (Kamchatka Krai), *Vodnoye khozyaystvo Rossii: problemy, tekhnologii, upravleniye*, 2014, no. 2, pp. 69–86.
- Chalov, S.R., Shkol'nyi, D.I., Promakhova, E.V., Romanchenko, A.O., and Leman, V.N.**, Formation of the sediment yield in areas of mining of placer deposits, *Geogr. Nat. Resour.*, 2015, vol. 36, no. 2, pp. 124–131.
- Ekologicheskii atlas basseyna ozera Baykal** (Ecological atlas of the Baikal basin), Batuev, A.R., Korytny, L.M., Oyungerel, J., and Enkhtayvan, D., eds., Irkutsk: Institut geografii im. V.B. Sochavy SO RAN, 2015.
- Ardjosoediro, I. and Ramnarine, I.W.**, The influence of turbidity on growth, feed conversion and survivorship of the Jamaica red tilapia strain, *Aquaculture*, 2002, vol. 212, no. 1–4, pp. 159–165.
- Ceola, S., Bertuzzo, E., Singer, G., Battin, T.J., Montanari, A., and Rinaldo, A.**, Hydrologic controls on basin-scale distribution of benthic invertebrates, *Water Resour. Res.*, 2014, vol. 50, no. 4, pp. 2903–2920. doi 10.1002/2013WR015112
- Chalov, S.R., Jarsjö, J., Kasimov, N.S., Romanchenko, A.O., Pietroni, J., Thorslund, J., and Promakhova, E.V.**, Spatio-temporal variation of sediment transport in the Selenga River Basin, Mongolia and Russia, *Environ. Earth Sci.*, 2014, vol. 73, no 2, pp. 663–680.
- Chiasson, A.G.**, The effects of suspended sediment on rainbow smelt (*Osmerus mordax*): a laboratory investigation, *Can. J. Zool.*, 1993, vol. 71, no. 12, pp. 2419–2424. <https://doi.org/10.1139/z93-337>
- Folch, J., Lees, M., and Sloane Stanley, G.H.**, A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues, *J. Biol. Chem.*, 1957, vol. 226, no. 1, pp. 497–509.
- Franssen, J., Lapointe, M., and Magnan, P.**, Geomorphic controls on fine sediment re-infiltration into salmonid spawning gravels and the implications for spawning habitat rehabilitation, *Geomorphology*, 2014, vol. 211, pp. 11–21. doi 10.1016/j.geomorph.2013.12.019
- Gadomski, D.M. and Parsley, M.J.**, Vulnerability of young white sturgeon, *Acipenser transmontanus*, to predation in the presence of alternative prey, *Environ. Biol. Fishes*, 2005a, vol. 74, no. 3–4, pp. 389–396. doi 10.1007/s10641-005-3038-2
- Gadomski, D.M. and Parsley, M.J.**, Effects of turbidity, light level, and cover on predation of white sturgeon larvae by prickly sculpins, *Trans. Am. Fish. Soc.*, 2005b, vol. 134, no. 2, pp. 369–374. doi 10.1577/T03-213.1

Kates, M., *Techniques of lipidology: isolation, analysis and identification of lipids*, Amsterdam: North-Holland Pub. Co., 1972.

Kemp, P., Sear, D., Collins, A., Naden, P., and Jones I., The impacts of fine sediment on riverine fish, *Hydrol. Process.*, 2011, vol. 25, no. 11, pp. 1800–1821. doi 10.1002/hyp.7940

Morgan, D.L., Hambleton, S.J., Gill, H.S., and Beatty, S.J., Distribution, biology and likely impacts of the introduced redfin perch (*Perca fluviatilis*) (Percidae) in Western Australia, *Mar. Freshw. Res.*, 2002, vol. 53, no. 8, pp. 1211–1221. doi 10.1071/MF02047

Murphy J.F., Jones J.I., Pretty J.L., Duerdoth C.P., Hawczak A., Arnold A., Blackburn J.H., Naden P.S., Old G., Sear D.A., Hornby D., Clarke R.T., and Collins A.L., Development of a biotic index using stream macroinvertebrates to assess stress from deposited fine sediment, *Freshw. Biol.*, 2015, vol. 60, no. 10, pp. 2019–2036. doi 10.1111/fwb.12627

Newcombe, C.P., Impact assessment model for clear water fishes exposed to excessively cloudy water, *J. Amer. Water Resour. Assoc.*, 2003, vol. 39, no. 3, pp. 529–544. doi 10.1111/j.1752-1688.2003.tb03674.x

Newcombe, C.P. and Jensen, J.O.T., Channel suspended sediment and fisheries: a synthesis for quantitative assessment of risk and impact, *North Am. J. Fish. Manag.*, 1996, vol. 16, no. 4, pp. 693–727. doi 10.1577/1548-8675(1996)016<0693:CSSAFA>2.3.CO;2

Robertson, M.J., Scruton, D.A., Gregory, R.S., and Clarke, K.D., Effect of suspended sediment on freshwater fish and fish habitat, *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 2644, 2006.

Ryan, P.A., Environmental effects of sediment on New Zealand streams: A review, *New Zeal. J. Mar. Freshw. Res.*, 1991, vol. 25, no. 2, pp. 207–221. doi 10.1080/00288330.1991.9516472

Swinkels, L.H., Van de Ven, M.W.P.M., Stassen, M.J.M., Van der Velde, G., Lenders, H.J.R., and Smolders, A.J.P., Suspended sediment causes annual acute fish mortality in the Pilcomayo River (Bolivia), *Hydrol. Process.*, 2014, vol. 28, no. 1, pp. 8–15. doi 10.1002/hyp.9522

Thomson, A., Hemphill, D., and Jeejeebhoy, K.N., Oxidative stress and antioxidants in intestinal disease, *Dig. Dis.*, 1998, vol. 16, no. 3, pp. 152–158. doi 10.1159/000016859

Wilber, D.H. and Clarke, D.G., Biological Effects of Suspended Sediments: A Review of Suspended Sediment Impacts on Fish and Shellfish with Relation to Dredging Activities in Estuaries, *North Am. J. Fish. Manag.*, 2001, vol. 21, no 4, pp. 855–875. doi 10.1577/1548-8675(2001)021<0855:BE-OSSA>2.0.CO;2

Water quality criteria for European freshwater fish: Report on Finely Divided Solids and Inland Fisheries, Rome, 1964.

Поступила в редакцию 31.07.2019 г.

После доработки 7.10.2019 г.

Принята к публикации 29.10.2019 г.