

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК



ИБВВ РАН



Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

ВЫПУСК 102(105)

2023

АПРЕЛЬ – ИЮНЬ

Выходит 4 раза в год

п. Борок

2023

THE MINISTRY OF EDUCATION AND SCIENCE OF THE RUSSIAN FEDERATION

THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES



IBIW RAS



Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS

ISSUE 102(105)

2023

APRIL – JUNE

The journal is published quarterly

Borok

2023

УДК 574(28)

ББК 28.081

T78

Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. – Борок : ИБВВ РАН – 2023. – Вып. 102 (105) – 94 с.

Редакционная коллегия:

С. А. Поддубный (гл. редактор), д.г.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия

А. В. Крылов (зам. гл. редактора), д.б.н., проф., ИБВВ РАН, Борок, Россия

А. А. Бобров, к.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия

Б. К. Габриелян, д.б.н., проф., НАН РА НЦ ЗГЭ, Ереван, Армения

Ю. В. Герасимов, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия

А. Н. Дзюбан, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия

Хай Доан Нё, д.ф., Институт океанографии, ВАНТ, Нячанг, Вьетнам

В. Т. Комов, д.б.н., проф., ИБВВ РАН, Борок, Россия

В. И. Лазарева, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия

Н. М. Минеева, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия

Лам Нгуен Нгок, д.ф., проф., Институт океанографии, ВАНТ, Нячанг, Вьетнам

К. Робинсон, д.ф., EAWAG, Цюрих, Швейцария

В. П. Семенченко, д.б.н., чл.-кор. ННЦ НАН по биоресурсам, Минск, Беларусь

И. Л. Голованова, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия

Ю. С. Даценко, д.г.н., МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

М. М. Трофимчук, к.б.н., Гидрохимический институт, Ростов-на-Дону, Россия

Ответственный редактор: **Е. А. Мовергоз**

Ответственный секретарь **А. А. Сажнева**

ISSN 0320-3557 Print

ISSN 2712-8377 Online

Учредитель (адрес): Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук (152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, д. 109, ИБВВ РАН; Телефон/факс: (48547)24042; e-mail: adm@ibiw.ru).

Издатель (адрес): Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук (152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, д. 109, ИБВВ РАН; Телефон/факс: (48547)24042; e-mail: adm@ibiw.ru).

Адрес редакции: 152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н,
ИБВВ РАН
тел./факс (48547) 2-48-09; e-mail: trud@ibiw.ru

© ИБВВ РАН, 2023 г.

Editorial board:

S. A. Poddubny (editor), Dr. of geogr., IBIW RAS, Borok, Russia
A. V. Krylov (deputy editor), Dr. of biol., prof., IBIW RAS, Borok, Russia
A. A. Bobrov, PhD., IBIW RAS, Borok, Russia
Hai Doan Nhu, PhD., Institute of Oceanography, VAST, Nha Trang, Vietnam
A. N. Dzuban, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia
B. K. Gabrielyan, Dr. of biol., prof., SC ZHE NAS RA, Yerevan, Armenia
Yu. V. Gerasimov, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia
V. T. Komov, Dr. of biol., prof., IBIW RAS, Borok, Russia

V. I. Lazareva, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia
N. M. Mineeva, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia
Lam Nguyen Ngoc, PhD., prof., Institute of Oceanography, VAST, Nha Trang, Vietnam
C. Robinson, PhD., EAWAG, Zurich, Switzerland
V. P. Semchenko, Dr. of biol., corr. member NASB, Minsk, Belar
I. L. Golovanova, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia
Y. S. Datsenko, Dr. of geogr., Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia
M. M. Trofimchuk, Ph.D., Hydrochemical Institute, Rostov-on-Don, Russia

Editor-in-chief of the volume: ***E. A. Movergoz***

Coordinating editor: ***A. A. Sazhneva***

ISSN 0320-3557 Print
ISSN 2712-8377 Online

Founder (address): Federal State Budgetary Scientific Institution, the Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences (152742, Yaroslavl oblast, Nekouz region, Borok, 109, IBIW RAS;
Phone/fax: (48547)24042; *e-mail:* adm@ibiw.ru).

Publisher (address): Federal State Budgetary Scientific Institution, the Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences (152742, Yaroslavl oblast, Nekouz region, Borok, 109, IBIW RAS;
Phone/fax: (48547)24042; *e-mail:* adm@ibiw.ru).

Editorial address: 152742. Borok, Yaroslavl region, Nekouz district,
IBIW RAS
tel./fax (48547) 2-48-09; *e-mail:* trud@ibiw.ru

СОДЕРЖАНИЕ

Биология, морфология и систематика гидробионтов

А. О. Беляев, Д. В. Тихоненков

О МОРФОЛОГИИ И ГЕОГРАФИЧЕСКОМ РАСПРОСТРАНЕНИИ ГЕТЕРОТРОФНОГО ЖГУТИКОНОСЦА <i>WOVBLLIA LUNATA</i>	7
--	---

Флора водоемов и водотоков

С. И. Генкал, С. Ф. Комулайн

МОРФОЛОГИЯ И ТАКСОНОМИЯ РЕДКОГО ВИДА <i>NUPELA SILVAHERCYNIA</i> (LANGE-BERTALOT) LANGE-BERTALOT (BACILLARIOPHYTA)	14
--	----

С. И. Генкал, В. А. Габышев

МОРФОЛОГИЯ, ТАКСОНОМИЯ И ЭКОЛОГИЯ <i>NAVICULA PHYLLEPTA</i> (BACILLARIOPHYTA)	18
---	----

Водные беспозвоночные

В. Г. Гагарин, Нгуен Динь Ты

<i>METACHROMADORA (BRADYLAIMUS) TENUIS</i> sp. n. И <i>SPIRINIA LAEVIOIDES</i> GERLACH, 1963 (NEMATODA, DESMODORIDA) С КОРАЛЛОВЫХ РИФОВ ВО ВЬЕТНАМЕ	25
---	----

Н. И. Копытина, Н. Г. Сергеева

АССОЦИАЦИИ ГРИБОВ И НЕМАТОД В ЧЕРНОМ МОРЕ	36
---	----

А. С. Сажнев

СОСТАВ ФАУНЫ И ИЗУЧЕННОСТЬ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ СЕМЕЙСТВА <i>HETEROCERIDAE</i> (COLEOPTERA) РОССИИ	47
--	----

Зоопланктон, зообентос, зооперифитон

Е. В. Медведева, В. А. Горенко, М. И. Зметная

СОСТОЯНИЕ ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ НИКОЛЬСКОГО УСТЬЯ РЕКИ СЕВЕРНАЯ ДВИНА В ОСЕННИЙ ПЕРИОД 2022 ГОДА	55
--	----

И. Ю. Македонская, Е. В. Медведева, Н. Г. Отченаш, И. И. Студенов, А. М. Торцев, Ю. М. Коница

ВНУТРИГОДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ УСТЬЕВОЙ ОБЛАСТИ РЕКИ СЕВЕРНАЯ ДВИНА	65
---	----

Памяти наших коллег

К 100-летию СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ ЛЬВА АНДРЕЕВИЧА ЖАКОВА (1923–2005)	82
ВОСПОМИНАНИЯ ОБ УЧЕНОМ И УЧИТЕЛЕ АЛЕКСАНДРЕ ПЕТРОВИЧЕ МЫЛЬНИКОВЕ (1952–2019)	91

CONTENTS

Biology, Morphology and Taxonomy of Aquatic Organisms

A. O. Belyaev, D. V. Tikhonenkov

ON THE MORPHOLOGY AND GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF THE HETEROTROPHIC FLAGELLATE <i>WOBBLIA LUNATA</i>	7
--	---

Flora of Reservoirs and Streams

S. I. Genkal, S. F. Komulaynen

MORPHOLOGY AND TAXONOMY OF THE RARE SPECIES <i>NUPELA SILVAHERCYNIA</i> (LANGE-BERTALOT) LANGE-BERTALOT (BACILLARIOPHYTA)	14
--	----

S. I. Genkal, V. A. Gabyshev

MORPHOLOGY, TAXONOMY AND ECOLOGY OF <i>NAVICULA PHYLLEPTA</i> (BACILLARIOPHYTA)	18
--	----

Aquatic Invertebrates

V. G. Gagarin, Nguyen Dinh Tu

<i>METACHROMADORA (BRADYLAIMUS) TENUIS</i> SP. N. AND <i>SPIRINIA LAEVIODES</i> GERLACH, 1963 (NEMATODA, DESMODORIDA) FROM CORAL REEFS IN VIETNAM	25
--	----

N. I. Kopytina, N. G. Sergeeva

ASSOCIATIONS OF FUNGI AND NEMATODES IN THE BLACK SEA	36
--	----

A. S. Sazhnev

FAUNA COMPOSITION AND KNOWLEDGE ABOUT THE VARIEGATED MUD-LOVING BEETLES (COLEOPTERA: HETEROCERIDAE) OF RUSSIA	47
--	----

Zooplankton, Zoobenthos, Zooperiphyton

E. V. Medvedeva, V. A. Gorenko, M. I. Zmetnaya

THE CURRENT STATE OF PLANKTON COMMUNITIES OF THE NIKOLSKY ESTU- ARY OF THE SEVERNAYA DVINA RIVER IN 2022	55
---	----

I. Y. Makedonskaya, E. V. Medvedeva, N. G. Otchenash, I. I. Studenov, A.M. Tortsev

INTRA-ANNUAL VARIABILITY OF PLANKTON COMMUNITIES IN THE ESTUARY REGION OF THE SEVERNAYA DVINA RIVER	65
--	----

In Memory of Our Colleagues

TO THE 100TH ANNIVERSARY OF THE BIRTH OF LEV ANDREEVICH ZHAKOV (1923–2005)	82
---	----

MEMORIES OF THE SCIENTIST AND TEACHER ALEXANDER PETROVICH MYLNIKOV (1952–2019)	91
---	----

Биология, морфология и систематика гидробионтов

УДК 593.16

О МОРФОЛОГИИ И ГЕОГРАФИЧЕСКОМ РАСПРОСТРАНЕНИИ ГЕТЕРОТРОФНОГО ЖГУТИКОНОСЦА *WOBBLIA LUNATA*

А. О. Беляев*, Д. В. Тихоненков

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: *abelyaev@ibiw.ru
Поступила в редакцию 20.04.2023

В работе приведены неопубликованные ранее морфологические характеристики новой находки жгутиконосца *Wobblia lunata* из оз. Кючукчекмедже (Турция). Получены изображения сканирующей электронной микроскопии с визуализацией клеточных бороздок, жгутиков и мастигонем, выполнен анализ географического распространения природных последовательностей участка V4 гена 18S рРНК исследуемого протиста и их обилия в морских экосистемах.

Ключевые слова: сканирующая электронная микроскопия, мастигонемы, жгутиконосцы, 18S рРНК.

DOI: 10.47021/0320-3557-2023-7-13

ВВЕДЕНИЕ

Группа эукариот Stramenopiles чрезвычайно разнообразна и состоит как из автотрофных, так и гетеротрофных представителей. Общим признаком для всех организмов, принадлежащих к страменопилам, является жгутиковая стадия жизненного цикла с гетеродинамичными жгутиками, передний из которых оснащен трубчатыми мастигонемами [Patterson, 1989; Cavalier-Smith, 1986]. Среди страменопил филогенетическая группа Bigyа содержит значительное количество малоизученных представителей, морфология и систематическое положение которых слабо исследованы [Adl et al., 2019]. Таковым является жгутиконосец *Wobblia lunata* [Moriya et al., 2000], который, по-видимому, впервые был описан как *Pendulomonas adriperis* [Tong, 1997]. *P. adriperis* характеризовался яйцевидными или каплевидными клетками размером 4–

9 мкм, двумя равными жгутиками без акроном, выходящими субапикально. При питании клетки прикреплялись к субстрату кончиком заднего жгутика, задняя часть клетки при этом вытягивалась. Прикрепленные клетки совершали очень быстрые колеблющиеся (дрожашие) движения [Tong, 1997; Lee, Patterson, 2000]. Позже Moriya с соавторами выделили несколько изолятов очень похожих гетеротрофных жгутиконосцев из разных биотопов Тихоокеанского побережья Японии и изучили их ультраструктуру и филогению по последовательности гена 18S рРНК, независимо описав новый род и вид *Wobblia lunata* [Moriya et al., 2000], что внесло таксономическую путаницу. В работе Moriya et al. [2000] не цитируется исследование С. Тонг с соавторами и, вероятно, о *Pendulomonas adriperis* исследователи не были осведомлены.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изолят PD-1 выделен из пробы детрита солоноватого (~8‰) озера Кючукчекмедже (Турция). Чтобы свести к минимуму количество фотосинтезирующих водорослей и ускорить развитие гетеротрофных организмов, чашки Петри с пробами выдерживали в термостате при температуре 25°C в полной темноте. Пробы содержали в условиях свободного доступа воздуха, что позволило развиваться аэробным формам. Пробы исследовали на третьи, шестые и девятые сутки после подкормки бактериями *Aeromonas sobria*. После выделения с помощью стеклянной микропипетки, клоны размножали на штамме В-69 *Procrystobia sorokinii*, который выращивали в морской среде Шмальца-Пратта или искусственной морской среде (RS-R11040, Красное

море) с использованием бактерии *Aeromonas sobria* в качестве пищи.

Для сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) клетки собирали центрифугированием (5500×g). К 0.5 мл ресуспендированных клеток добавляли 0.5 мл 2.5%-ного глутарового альдегида (в 0.1 М какодилатном буфере) и выдерживали при температуре +4°C в течение 30 мин. Фиксированные клетки аккуратно осаждали на поликарбонатном фильтре (диаметр 24 мм, поры 1 мкм). Затем клетки промывали 0.05 М какодилатным буфером в течение 10 мин. Фиксированные клетки обезжизивали в серии спиртов (30, 50, 70% один раз по 10 мин; 96% по 10 мин дважды). Затем спирт был заменен окисью пропилена. Раствор 96%-ного этанола и окиси пропилена

в соотношении 1:1 добавляли сначала в течение 10 мин, затем раствор заменяли 100%-ной окисью пропилена (по 10 мин дважды). Окись пропилена заменяли гексаметилдисилоксаном и выдерживали в течение ночи. Сухие фильтры были приклеены к алюминиевым столикам и напылены золотом. Наблюдения проводили с помощью электронного микроскопа JSM-6510LV (JEOL, Токио, Япония).

При выделении тотальной ДНК жгутиконосцев ожидали полного выедания ими бактериотрофных кинетопластид *Procrystobia sorokinii*. После этого клетки флаголлит собирали центрифугированием (1000 × g, комнатная температура) в пластиковых колонках объемом 0.8 мл (Vivaclear mini, Sartorius Stedim Biotech Gmng, Cat. No. 203000007). Для выделения ДНК использовался набор MasterPure™ Complete DNA and RNA Purification Kit (Epicentre, Мадисон, Висконсин, США, Cat. No. MC85200).

Для амплификации гена 18S рРНК использовали мастермикс для ПЦР EconoTaq PLUS GREEN 2X Master Mix (Lucigen, Миддлтон, Висконсин, США, Cat. No. 30033-1). Амплификацию проводили в ДНК-амплификаторе T100 Thermal Cycler (Bio-Rad Lab Inc., Геркулес, Калифорния, США). Для амплификации использовали следующие праймеры:

PF1 (прямой):

GCGCTACCTGGTTGATCCTGCC;

FAD4 (обратный):

TGATCCTTCTGCAGGTTTACCTAC

ПЦР-программа состояла из начальной денатурации при 95°C в течение 3 мин, 35 циклов амплификации (95°C в течение 30 с, 52°C в течение 30 с, 72°C в течение 1.5 мин) и финальной элонгации при 72°C в течение 5 мин. Результат амплификации проверяли с помощью гель-электрофореза. Полученный

ПЦР-продукт очищали на колонках QIAquick PCR Purification Kit (Quagen, Хильден, Германия, Cat. No. 28106). Концентрацию выделенной ДНК и очищенного ПЦР-продукта проверяли на флуориметре Qubit 2.0 (Invitrogen, Карлсбад, Калифорния, США) набором dsDNA HS Assay Kit (Invitrogen, Карлсбад, Калифорния, США, Cat. No. Q32851).

Полученный ПЦР продукт клонировали с использованием набора StrataClone PCRCloning Kit (Agilent, Санта-Клара, США, Cat. No. 240205). Бактериальные колонии, имеющие плазмиды со вставкой требуемой длины, идентифицировали при помощи ПЦР с универсальными праймерами M13F и M13R и гель-электрофореза. С очищенными продуктами амплификации проводили секвенсирование с помощью набора реагентов BigDye® Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems, Уолтем, Массачусетс, США).

Дидезокси-секвенирование по Сэнгеру проводили на капиллярном анализаторе-секваторе Applied Biosystems 3500 (Applied Biosystems, США; Hitachi, Япония).

Секвенировали образцы в одной повторности с использованием внешних плазмидных праймеров M13F и M13R, а также двух универсальных внутренних праймеров:

18SintF (прямой):

5'-GGTAATTCCAGCTCCAATAGCGTA-3'

18SintR (обратный):

5'-GTTTCAGCCTTGCGACCATACT-3'

Поиск по базе данных Tara oceans OTU 18S V4 v. 2 был выполнен с использованием веб-сайта Ocean Barcode Atlas (<http://oba.mio.osupytheas.fr>), используя для запроса полученную нами последовательность гена 18S рРНК и алгоритм vsearch с порогом сходства 97%.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфология клеток выделенного изолята PD-1 из пробы детрита солоноватоводной лагуны в целом идентична описанию *Wobblia lunata* [Moriya et al., 2000] и *Pendulomonas adriperis* [Tong, 1997]. Изображения, полученные с помощью СЭМ, визуализируют жгутиконосцев с четко оформленными трехчастными мастигонемами на переднем жгутике (рис. 1a, b). Мастигонемы большинства страменопил состоят из трех частей, средняя и дистальная из которых имеют почти равную длину [Clayton 1989; Fenchel and Patterson 1988; Honda et al., 1995; Moestrup 1982]. Мастигонемы *Wobblia lunata*, напротив, имеют две неравные дистальные части (рис. 1b) [Moriya et al., 2000]. Подобный признак известен для оомицетов [Domnas et al., 1986; Hardham, 1987;

Reichle, 1969]. Дистальный конец переднего жгутика тупой, без акронематического сужения. Задний жгутик гладкий, оснащен акронемой (рис. 1a, c, e). Клетки плавают передним концом вперед. На вентральной стороне клетки есть небольшой выступ, из которого выходят два гетеродинамичных жгутика, проходящие через индивидуальные вентральные бороздки (рис. 1d). Вентральная сторона клетки уплощенная с выемкой (рис. 1c), в то время как дорсальная выпуклая (рис. 1a, c, e). Клетки PD-1 полушаровидной формы, 6–10 мкм в длину и 4–6 мкм в ширину. Жгутиконосцы совершают движение по спирали. Передний жгутик вытянут вперед и двигается по синусоиде. Задний жгутик неподвижен при плавании клетки. Нередко наблюдается скользящее движение

при контакте вентральной поверхности клетки с субстратом. Рулевой жгутик при этом вытянут и направлен назад, соприкасаясь с субстратом.

Клетки часто прикрепляются к субстрату дистальной частью заднего жгутика. Передний жгутик создает поток воды в направлении цитостома, расположенного в зад-

ней части клетки. При этом клетка интенсивно качается/вибрирует. *W. lunata* питается бактериями или другими жгутиконосцами. Отмечены случаи каннибализма [Tong, 1997]. Клетки размножаются путем продольного бинарного деления, жгутики не втягиваются внутрь клетки в процессе цитокенеза. Половое размножение не наблюдали.

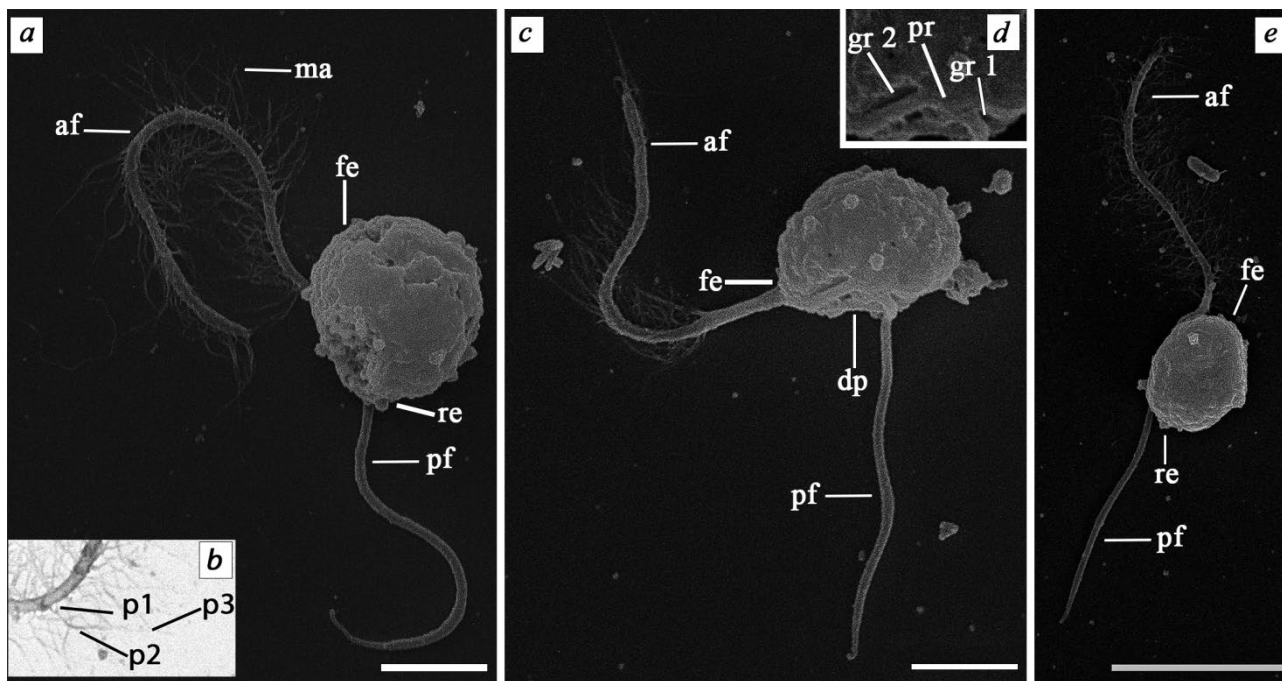


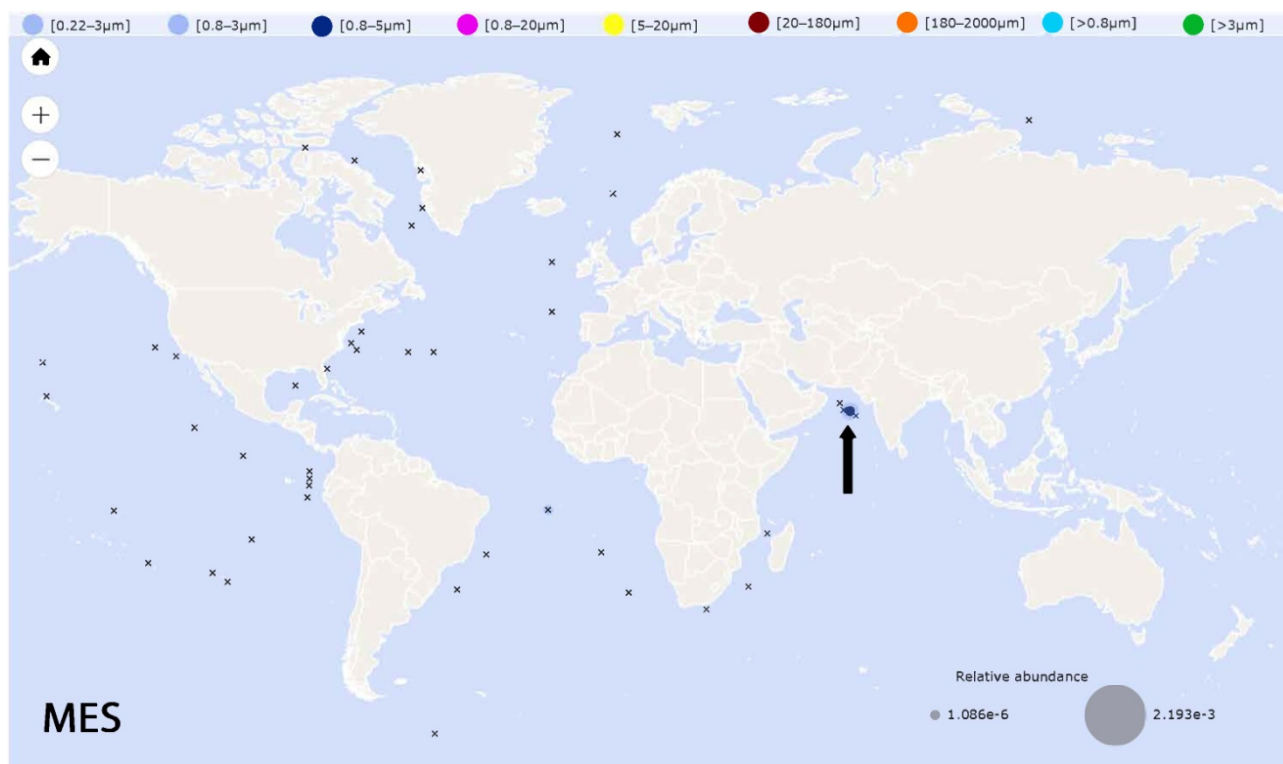
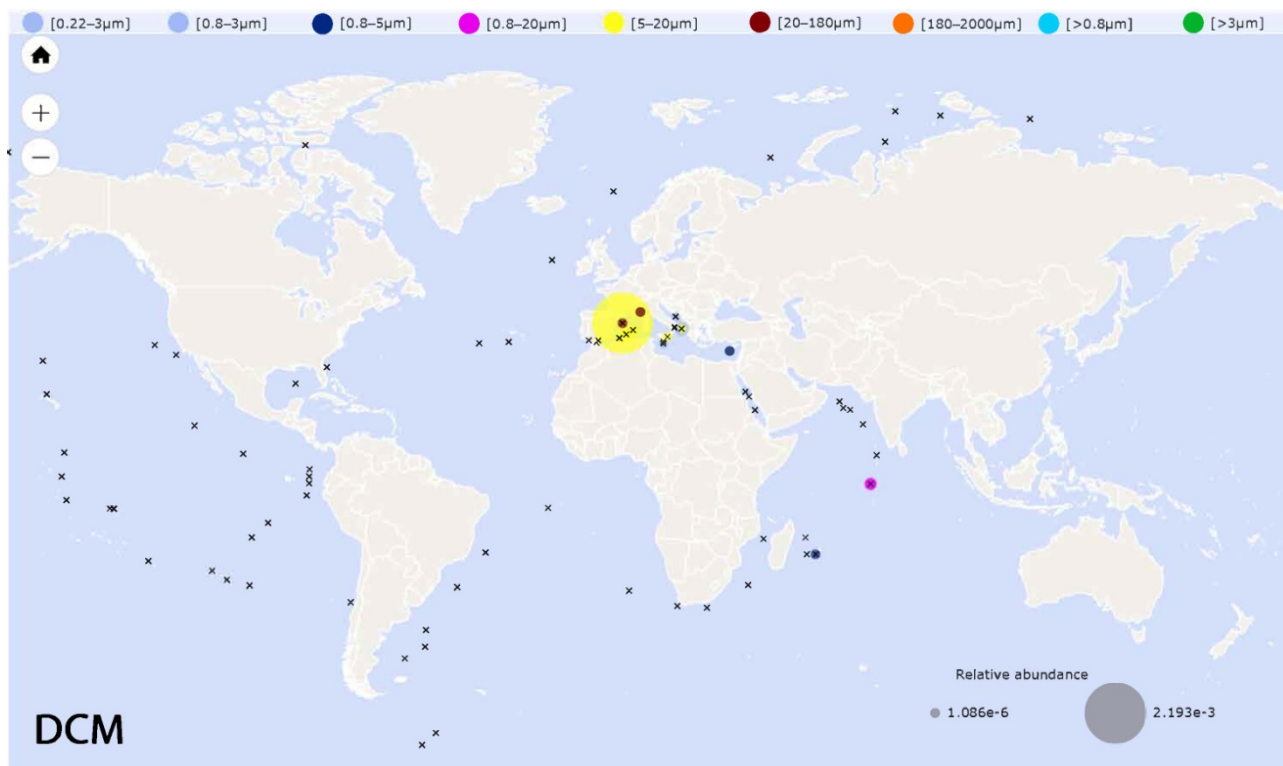
Рис. 1. Морфология клона PD-1, сканирующая электронная микроскопия. *a, c, e* – общий вид клетки, *b* – трехчастные мастигонемы, *d* – проксимальные концы жгутиков. *af* – передний жгутик, *dp* – углубление в вентральной части клетки, *fe* – передний конец клетки, *gr 1, 2* – жгутиковые бороздки 1 и 2 (по аналогии с традиционной нумерацией жгутиков), *ma* – мастигонемы, *p1, 2, 3* – части мастигонемы, *pf* – задний жгутик, *pr* – выступ, из которого выходят жгутики, *re* – задний конец клетки.

Fig. 1. Morphology of clone PD-1, scanning electron microscopy. *a, c, e* – general view of the cell, *b* – tripartite mastigonemes, *d* – proximal ends of flagella. *af* – anterior flagellum, *dp* – depression on the ventral part of the cell, *fe* – front end of the cell, *gr 1, 2* – flagella grooves 1 and 2 (according to flagella 1 (posterior) and 2 (anterior)), *ma* – mastigonemes, *p1, 2, 3* – parts of mastigoneme, *pf* – posterior flagellum, *pr* – protrusion and flagella emergence, *re* – rear end of the cell.

Систематическое положение *W. lunata* [согласно Adl et al., 2019] – Stramenopiles: Bigyra: Opalozoa: Placidida.

Ген 18S рРНК клона PD-1 демонстрирует 99.5% сходства с последовательностью *W. lunata* AB032606, согласно базе данных NCBI. Поиск по базе данных метабаркодирования Tara Oceans 18S V4 v. 2 с использованием последовательности *W. lunata* (strain PD-1) выявил одну операционную таксономическую единицу (OTU) со сходством >97%, которую мы относим к тому же виду. Вертикальное распределение нуклеотидных последовательностей *W. lunata* в водной толще варьирует от поверхностного слоя (~5 м)

с относительной численностью 1.16×10^{-4} до мезопелагической зоны (~800 м) с относительной численностью 1.88×10^{-6} (рис. 3). OTU *W. lunata* в пробах поверхностного слоя морских вод наиболее широко представлены в Средиземном море, в Индийском океане недалеко от о. Мадагаскар и в Аравийском море. Похожая картина географического распределения наблюдается и для горизонта глубинного максимума хлорофилла. В мезопелагической зоне OTU *W. lunata* отмечены только в пробе из Аравийского моря. OTU *W. lunata* наиболее представлены в размерной фракции планктонных организмов от 5 до 20 мкм, с относительной численностью 2.19×10^{-3} .



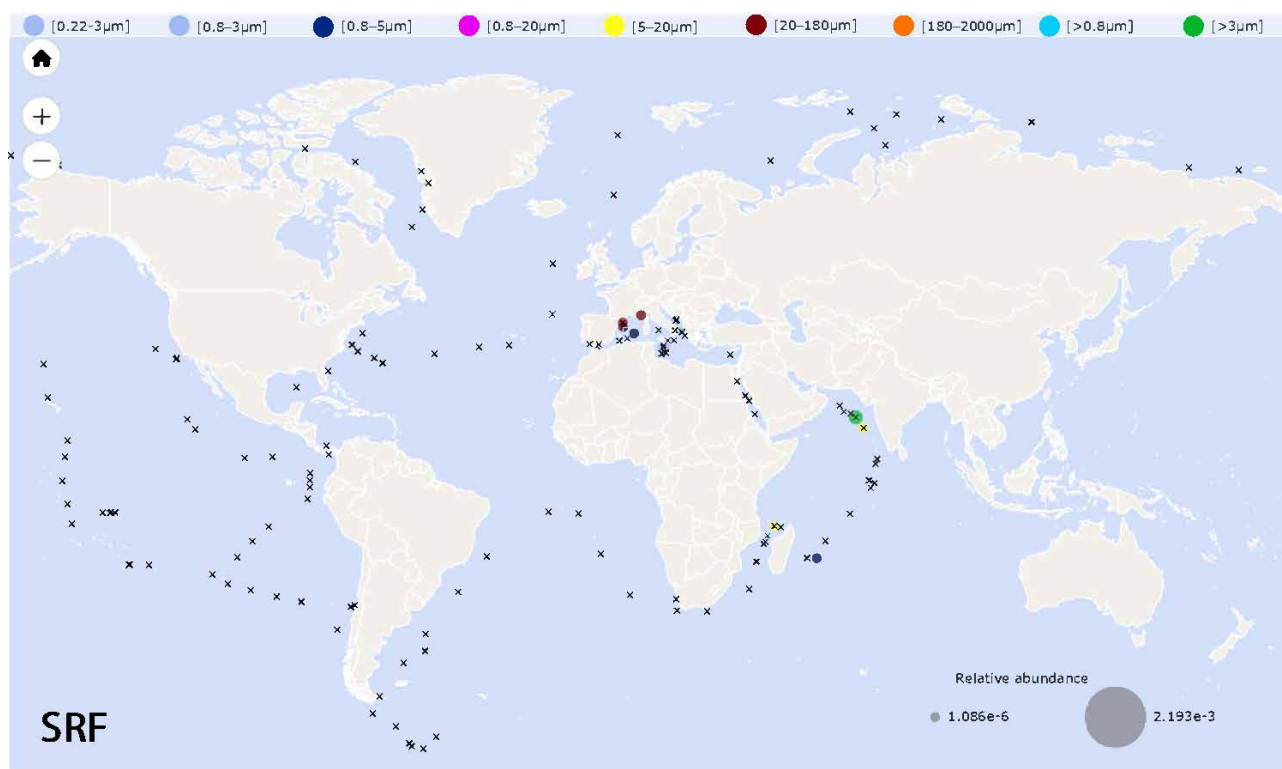


Рис. 2. Карта географического распределения операционных таксономических единиц (OTU) *Wobblia lunata* (Tara oceans 18S v. 2). DCM – глубинный максимум хлорофилла; MES – мезопелагическая зона (200–1000 м); SRF – поверхностные воды. Размеры кружков пропорциональны обилию OTU. Крестиками отмечены станции отбора проб экспедиции Tara Oceans. Стрелка указывает на станцию с OTU *W. lunata*. Размерные фракции планктонных организмов имеют цветовую маркировку, соответствующую легенде на рисунках.

Fig. 2. Map of the geographic distribution of operational taxonomic units (OTU) of *Wobblia lunata* (Tara Oceans 18S v. 2). DCM – deep chlorophyll maximum; MES – mesopelagic zone (200–1000 m); SRF – surface water. Sizes of the circles are proportional to the abundance of OTU. Crosses mark the sampling stations of the Tara Oceans expedition. The arrow points to the station with OTU of *W. lunata*. Size fractions of planktonic organisms are color-coded according to the legend in the figures.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование позволило установить, что изолят PD-1 характеризуется двумя гетеродинамичными жгутиками, один из которых имеет мастигонемы, состоящие из трех частей неравной длины. Жгутики выходят из апикального выступа и имеют отдельные жгутиковые бороздки. Клетка каплевидной формы, с выемкой в вентральной части. Распространение последовательности гена 18 рРНК в морских экосистемах по данным

Tara Ocean ограничено Средиземным и Аравийским морями, а также двумя точками в Индийском океане. Наибольшим обилием операционных таксономических единиц *W. lunata* характеризуется размерная фракция планктона 5–20 мкм, что согласуется с полученными нами и литературными данными по размеру клеток исследованных жгутиконосцев.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-14-00280, <https://rscf.ru/project/23-14-00280/>.

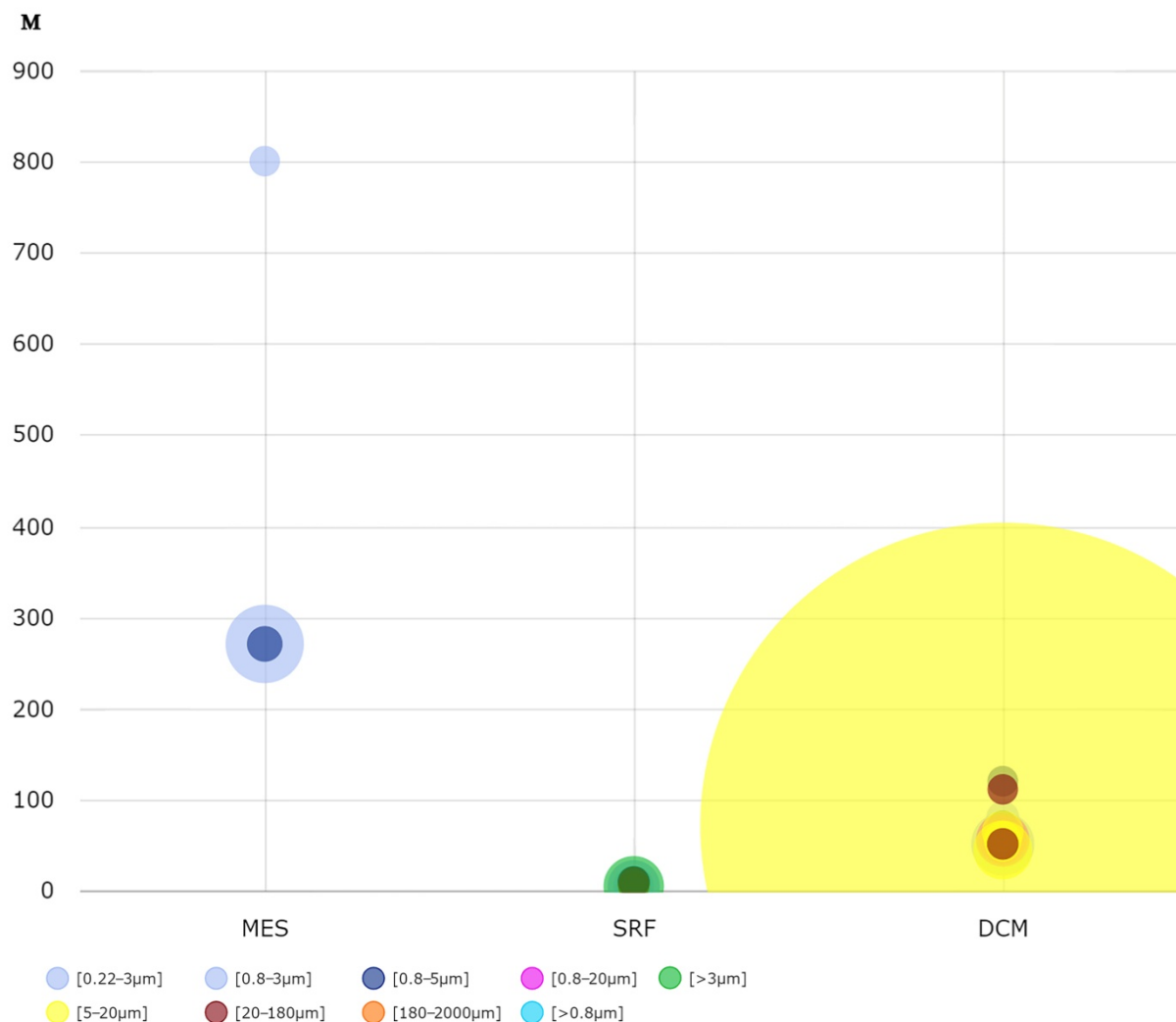


Рис. 3. Обилие OTU *Wobblia lunata* (пропорционально цветным кружкам) на разных глубинах (м). Цвета соотносятся с размерными фракциями на легенде к рисунку. DCM – глубинный максимум хлорофилла; MES – мезопелагическая зона (200–1000 м); SRF – поверхностные воды.

Fig. 3. Abundance of OTUs of *Wobblia lunata* (proportional to colored circles) at different depths (m). Size fractions of planktonic organisms are color-coded according to the legend in the figure. DCM – deep chlorophyll maximum; MES – mesopelagic zone (200–1000 m); SRF – surface water.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Adl S.M., Bass D., Lane C.E., Lukes J., Schoch C.L. et al. Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes // J. Eukaryot. Microbiol. 2019. Vol. 66. P. 4–119.
- Cavalier-Smith T. The kingdom Chromista: origin and systematics // Progress in Phycological Research. 1986. Vol. 4. P. 309–347.
- Clayton M.N. Brown Algae and Chromophyte Phylogeny. In: The Chromophyte algae: Problems and Perspectives. Eds.: Green J.C., Leadbeater B.S.C., Diver W.L. Clarendon Press, Oxford, 1989, pp. 229–253.
- Domnas A, Jaronski S, Hanton W.K. The zoospore and flagellar mastigonemes of *Lagenidium giganteum* (Oomycetes, Lagenidiales) // Mycologia. 1986. Vol. 78. P. 810–817.
- Fenchel T., Patterson D.J. *Cafeteria roenbergensis* nov. gen., nov. sp., a heterotrophic microflagellate from marine plankton // Mar. Microb. Food Webs. 1988. Vol. 3. P. 9–19.
- Hardham A.R. Microtubules and the flagellar apparatus in zoospores and cysts of the fungus *Phytophthora cinnamomic* // Protoplasma. 1987. Vol. 137. P. 109–124.
- Honda D., Kawachi M., Inouye I. *Sulcochrysis biplastida* gen. et sp. nov.: cell structure and absolute configuration of the flagellar apparatus of an enigmatic chromophyte alga // Phycol Res. 1995. Vol. 43. P. 1–16.
- Lee W.J., Patterson D.J. Heterotrophic flagellates (Protista) from marine sediments of Botany Bay, Australia // J. Nat. Hist. 2000. Vol. 34. P. 483–562.

- Moestrup Ø. Flagellar structure in algae: a review, with new observations particularly on the Chrysophyceae, Phaeophyceae (Fucophyceae), Euglenophyceae, and Reckertia // *Phycologia*. 1982. Vol. 21. P. 427–528.
- Moriya M., Nakayama T., Inouye I. Ultrastructure and 18S rDNA sequence analysis of *Wobblia lunata* gen. et nov., a new heterotrophic flagellate (stramenopiles, incertae sedis) // *Protist*. 2000. Vol. 151. P. 41–55.
- Patterson D.J. Stramenopiles: Chromophytes from a Protistan Perspective. In: *The Chromophyte Algae: Problems and Perspectives*. Eds.: Green J.C., Leadbeater B.S.C., Diver W.L. Clarendon Press, Oxford, 1989. P. 357–379.
- Reichle R.E. Fine structure of *Phytophthora parasitica* zoospores // *Mycologia*. 1969. Vol. 61. P. 30–51.
- Tong S. Heterotrophic flagellates and other protists from Southampton Water, UK // *Ophelia*. 1997. Vol. 47. P. 71–131.

REFERENCES

- Adl S.M., Bass D., Lane C.E., Lukes J., Schoch C.L. et al. Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes. *J. Eukaryot. Microbiol.*, 2019, vol. 66, pp. 4–119.
- Cavalier-Smith T. The kingdom Chromista: origin and systematics. *Progress in Phycological Research*, 1986, vol. 4, pp. 309–347.
- Clayton M.N. *Brown Algae and Chromophyte Phylogeny*. The Chromophyte algae: Problems and Perspectives. Eds.: Green J.C., Leadbeater B.S.C., Diver W.L. Clarendon Press, Oxford, 1989, pp. 229–253.
- Domnas A., Jaronski S., Hanton W.K. The zoospore and flagellar mastigonemes of *Lagenidium giganteum* (Oomycetes, Lagenidiales). *Mycologia*, 1986, vol. 78, pp. 810–817.
- Fenchel T., Patterson D.J. *Cafeteria roenbergensis* nov. gen., nov. sp., a heterotrophic microflagellate from marine plankton. *Mar. Microb. Food Webs*, 1988, vol. 3, pp. 9–19.
- Hardham A.R. Microtubules and the flagellar apparatus in zoospores and cysts of the fungus *Phytophthora cinnamomic*. *Protoplasma*, 1987, vol. 137, pp. 109–124.
- Honda D., Kawachi M., Inouye I. *Sulcochrysis biplastida* gen. et sp. nov.: cell structure and absolute configuration of the flagellar apparatus of an enigmatic chromophyte alga. *Phycol. Res.*, 1995, vol. 43, pp. 1–16.
- Lee W.J., Patterson D.J. Heterotrophic flagellates (Protista) from marine sediments of Botany Bay, Australia. *J. Nat. Hist.*, 2000, vol. 34, pp. 483–562.
- Moestrup Ø. Flagellar structure in algae: a review, with new observations particularly on the Chrysophyceae, Phaeophyceae (Fucophyceae), Euglenophyceae, and Reckertia. *Phycologia*, 1982, vol. 21, pp. 427–528.
- Moriya M., Nakayama T., Inouye I. Ultrastructure and 18S rDNA sequence analysis of *Wobblia lunata* gen. et nov., a new heterotrophic flagellate (stramenopiles, incertae sedis). *Protist*, 2000, vol. 151, pp. 41–55.
- Patterson D.J. *Stramenopiles: Chromophytes from a Protistan Perspective*. The Chromophyte Algae: Problems and Perspectives. Eds.: Green J.C., Leadbeater B.S.C., Diver W.L. Clarendon Press, Oxford, 1989, pp. 357–379.
- Reichle R.E. Fine structure of *Phytophthora parasitica* zoospores. *Mycologia*, 1969, vol. 61, pp. 30–51.
- Tong S. Heterotrophic flagellates and other protists from Southampton Water, UK. *Ophelia*, 1997, vol. 47, pp. 71–131.

ON THE MORPHOLOGY AND GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF THE HETEROTROPHIC FLAGELLATE *WOBBLIA LUNATA*

A. O. Belyaev*, D. V. Tikhonenkov

Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences

*152742 Borok, Russia, e-mail: *abelyaev@ibiw.ru*

Revised 20.04.2023

We are presenting previously unpublished morphological characteristics of a new finding of the flagellate *Wobblia lunata* from Küçükçekmeje lake (Turkey). Scanning electron microscopy images with visualization of flagellar grooves, flagella, and mastigonemes were obtained. The geographical distribution of environmental V4 18S rRNA sequences of the studied protist and their abundance in marine ecosystems were analyzed.

Keywords: scanning electron microscopy, mastigonemes, flagellates, 18S rRNA

Флора водоемов и водотоков

УДК 582.261/296

МОРФОЛОГИЯ И ТАКСОНОМИЯ РЕДКОГО ВИДА *NUPELA SILVAHERCYNIA* (LANGE-BERTALOT) LANGE-BERTALOT (BACILLARIOPHYTA)

С. И. Генкал^{1,*}, С. Ф. Комулайнен²

¹ Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: *genkal47@mail.ru

² Институт биологии Карельского научного центра РАН,
185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская

Поступила в редакцию 12.01.2023

С помощью сканирующей электронной микроскопии проведено изучение морфологических особенностей панциря диатомовой водоросли *Nupela silvahercynia*. Использован материал из оз. Пизанец (республика Карелия) и иконотека С.И. Генкала с изображением створок по водоемам и водотокам республики Карелии, полученных с помощью сканирующей электронной микроскопии. Сравнительный анализ количественных (длина и ширина створки, число штрихов и ареол в 10 мкм) и качественных (форма створки и центрального и осевого полей, расположение шва и штрихов) признаков показал сходство этого вида с *N. vitiosa*, что позволило свести к нему в синонимику *N. silvahercynia*. Новые данные позволили расширить диагноз и ареал *N. vitiosa*.

Ключевые слова: республика Карелия, озеро Пизанец, Bacillariophyta, *Nupela silvahercynia*, *N. vitiosa*, электронная микроскопия, морфология, таксономия, распространение.

DOI: 10.47021/0320-3557-2023-14-17

ВВЕДЕНИЕ

Achnanthes silvahercynia Lange-Bertalot был описан по материалам из Германии [Lange-Bertalot, Krammer, 1989] и позднее этот вид перевели в род *Nupela* – *N. silvahercynia* (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot [Lange-Bertalot, Metzeltin, 1996]. Этот редкий вид известен из некоторых водоемов и водотоков Европы

[Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Lange-Bertalot et al., 2017] и России [Генкал и др., 2011, 2015 (Genkal et al., 2011, 2015); Генкал, Габышев, 2020 (Genkal, Gabushev, 2020)].

Цель настоящего исследования – уточнить систематическое положение *Nupela silvahercynia*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом послужили пробы микрорифитобентоса и фитопланктона из оз. Пизанец (республика Карелия) собранные 2 августа 2020 г. Координаты географического центра озера: N 63°12,868', E 32°57,911'. Площадь озера 0.825 км², длина – 5.7 км, средняя ширина – 145 м. Рельеф дна сложный; максимальная глубина в центральной части до 70 м. Литоральная зона практически отсутствует. Вода в озере слабоминерализованная ($\Sigma_{\text{ион}} = 8.5$ мг/л), гидрокарбонатного класса, группы кальция, слабокислая (pH = 6.1), с цветностью 65 градусов по Pt-Co шкале.

Озеро мезотрофное ($P_{\text{общ}} = 16$ мкг/л); мезогумусное (гумусность = 15 ед.). Отмечена повышенная концентрация $\text{Fe}_{\text{общ}}$ (0.18 мг/л), что является особенностью вод региона, а не показателем их загрязнения [Лозовик, 2013 (Lozovik, 2013)].

Также использовали негативы из иконотеки С.И. Генкала с изображением створок, определенных как *Nupela silvahercynia*, из водоемов и водотоков Карелии и Восточной Сибири полученные с помощью сканирующей электронной микроскопии [Генкал и др., 2011, 2015 (Genkal et al., 2011, 2015)].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Литературные и наши данные по длине створки соответствует первоописанию, однако по другим количественным признакам (ширина створки, число штрихов и ареол в 10 мкм имеются отличия (см. таблицу). Качественные признаки (форма створки и центрального и осевого полей, расположение шва и штрихов) совпадают с диагнозом [Lange-Bertalot, Krammer, 1989].

Nupela silvahercynia имеет большое сходство с другим видом этого рода, который был описан раньше как *Navicula vitiosa* Schimanski [Schimanski, 1978] и затем переведен в род *Nupela* – *N. vitiosa* (Schimanski) Siver et Hamilton [Siver, Hamilton, 2005].

Диапазоны изменчивости количественных морфологических признаков исследованных видов рода *Nupela*Variability ranges of quantitative morphological characters of the studied species of the genus *Nupela*

Длина створки, мкм Length of valve, µm	Ширина створки, мкм Width of valve, µm	Число штрихов в 10 мкм Number of striae in 10 µm	Число ареол в 10 мкм Number of areolae in 10 µm	Источник References
<i>N. silvaheerynia</i>				
10–20	3–3.8	31–33	40*	Lange-Bertalot, Krammer, 1989 (как <i>Achnanthes silvaheerynia</i>)
10–20	3–3.8	31–33	40*	Krammer, Lange-Bertalot, 1991 (как <i>Achnanthes silvaheerynia</i>)
20.7	4.3	28		Генкал и др., 2011 (Genkal et al., 2011)
11.7–17.7	4.4–5.2	28–30(30–35)**	40–50***	Генкал и др., 2015 (Genkal et al., 2015)
10–20	3–3.8	31–33		Lange-Bertalot et al., 2017
14	4.5	35	40	Наши данные (оз. Большое Токо)
9–15.2	3.2–4	35–40	40–50	Наши данные (оз. Пизанец)
<i>N. vitiosa</i>				
10–16	3–4	35–40	~50	Schimanski, 1978 (как <i>Navicula vitiosa</i>)
6.5–15	2.7–3.6	35–40	~45	Potapova, 2010
7.4–17.2	3–4.3	38–43	36–62	Чудаев, Гололобова, 2016 (Chudaev, Gololobova, 2016)

Примечание. “*” – согласно подсчетам на иллюстрациях, “***” – согласно пересчетам на негативах, “****” – согласно подсчетам на негативах.

Note. “*” – by to the calculations in the illustrations, “***” – by to the calculations on the negatives, “****” – by to the calculations on the negatives.

Диапазоны количественных признаков этих видов перекрываются (см. таблицу). Согласно диагнозов качественные признаки (форма створки и центрального и осевого полей, расположение шва и штрихов) совпадают [Schimanski, 1978; Lange-Bertalot, Krammer, 1989]. В работе Potapova [2010] отмечено, что ареолы у *N. vitiosa* поперечно-эллиптические и с наружной стороны закрыты гименом. Однако, на иллюстрациях *N. vitiosa* на створках имеются ареолы как поперечно-эллиптические, так и круглой формы [Potapova, 2010; Чудаев, Гололобова, 2016 (Chudaev, Gololobova, 2016)], и аналогичная ситуация имеет место и у *Nupela vitiosa* [Schimanski, 1978], *Nupela silvaheerynia* [Lange-Bertalot, Krammer, 1989; Lange-Bertalot, Metzeltin, 1996] и в нашем материале (см. рисунок). Что касается гимена с наружной поверхности ареол, то на приведенных СЭМ иллюстрациях створок *N. vitiosa* он отсутствует [Schimanski, 1978; Potapova, 2010; Чудаев, Гололобова, 2016 (Chudaev, Gololobova, 2016)], но на створках *Navicula vitiosa* заметно, что ареолы имеют кратерообразную форму [Schimanski, 1978], хорошо заметную и у *A. silvaheerynia* [Lange-Bertalot, Metzeltin, 1996, Taf.118, Fig.1],

и в нашем материале (см. рисунок). Вышеприведенное свидетельствует о конспецифичности этих двух видов и с учетом принципа приоритета *Nupela silvaheerynia* является синонимом *N. vitiosa*.

Наши и литературные данные показали более широкую изменчивость количественных признаков, что позволяет расширить диагноз вида.

Nupela vitiosa (Schimanski) Siver et Hamilton 2005 emend. Genkal (рис. 1).

Basionym: *Navicula vitiosa* Schimanski 1978, Nova Hedwigia 30:592, pl. 8: figs 1, 2.

Synonyms: *Achnanthes silvaheerynia* Lange-Bertalot 1989, Bibliotheca Diatomologica 18: 139, pl. 71: figs 30–37, pl. 73: figs 2–4; *Nupela silvaheerynia* (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot 1996, Iconographia Diatomologica 2: 97.

Створки линейно-эллиптически-ланцетные с округлыми, слегка оттянутыми концами. Длина створки 6–20.7 мкм, ширина створки 2.7–5.2 мкм. Осевого участка узколинейный. Центральное поле эллиптическое или округлое, обычно асимметрично расширено в одну сторону створки. Штрихи радиальные, на концах слабо сходящиеся, 28–43 в 10 мкм. Ареолы поперечно-эллиптические или круг-

лые, 36–62 в 10 мм. Шов нитевидный, прямой или очень слабо изогнутый, со слабо расширенными наружными проксимальными окончаниями, конечные щели загнуты в одну сторону.

По литературным данным *Nupela vitiosa* отмечена только в оз. Глубоком [Чудаев, Го-

лобова, 2016 (Chudaev, Gololobova, 2016)]. С учетом того, что *N. silvahercynia* сведена в синонимику к *N. vitiosa*, последний имеет более широкое распространение в России: Карелия [Генкал и др., 2015 (Genkal et al., 2015)], Восточная Сибирь [Генкал и др., 2011 (Genkal et al., 2011)].

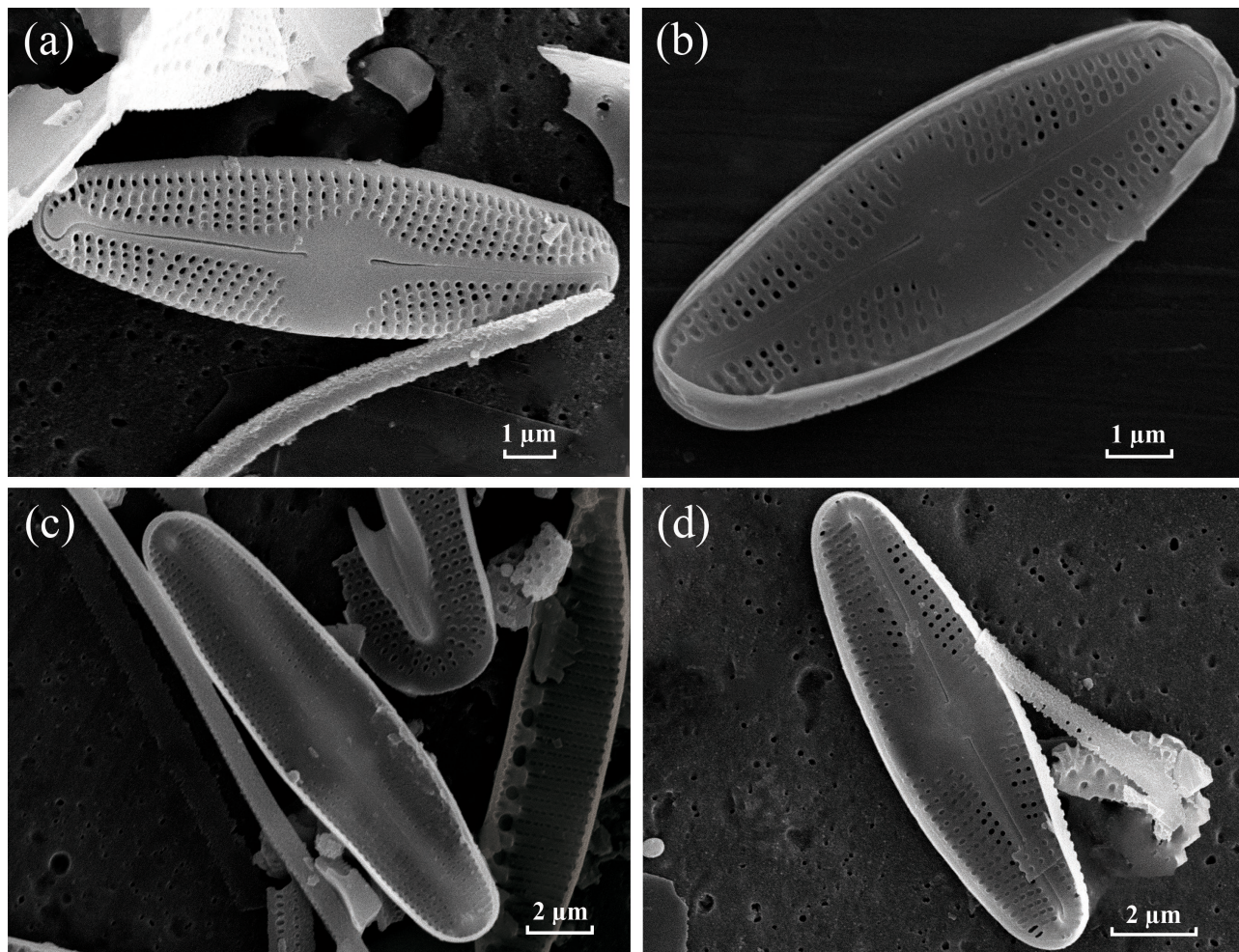


Рисунок. Электронные микрофотографии створок *Nupela vitiosa* (СЭМ). а–b – створки с наружной поверхности; с–d – створка с внутренней поверхности.

Figure. Valves electron micrographs *Nupela vitiosa* (SEM). а–b – external view of the valve; с–d – internal view of the valve.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ морфологических признаков *Nupela silvahercynia* показал их сходство с *N. vitiosa*, что позволило свести

N. silvahercynia в синонимку к последнему и расширить его диагноз.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания по темам № 121051100099-5 и 122031700452-3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Генкал С.И., Бондаренко Н.А., Щур Л.А. Диатомовые водоросли озер юга и севера Восточной Сибири. Рыбинск: Рыбинский Дом печати. 2011. 72 с.
- Генкал С.И., Габышев В.А. Пеннатные диатомовые водоросли (Bacillariophyta, Fragilariophyceae, Bacillariophyceae) оз. Большое Токо (южная Якутия) // Биология внутренних вод. 2020. № 3. С. 222–231. DOI: 10.31857/S0320965220030067
- Генкал С.И., Чекрыжева Т.А., Комулайнен С.Ф. Диатомовые водоросли водоемов и водотоков Карелии. М.: Научный мир, 2015. 202 с.
- Лозовик П.А. Геохимическая классификация поверхностных вод гумидной зоны на основе их кислотно-основного равновесия // Водные ресурсы. 2013. Т. 40. № 6. С. 583–592. DOI: 10.7868/S0321059613060072

- Чудаев Д.А., Гололобова М.А. Диатомовые водоросли озера Глубокое (Московская область). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. 447 с
- Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae 4. Teil: Achnanthaceae. Kritische Ergänzungen zu *Navicula* (Lineolatae) und *Gomphonema*. Gesamtliteraturverzeichnis Teil 1–4. // Süßwasserflora von Mitteleuropa, 1991. Band 2/4: Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena. S. 1–437.
- Lange-Bertalot H., Hofmann G., Werum M., Cantonati M. Freshwater benthic diatoms of Central Europe. 2017. Schmitten-Oberreifenberg. 942 p.
- Lange-Bertalot H., Krammer K. *Achnanthes*, eine Monographie der Gattung mit Definition der Gattung *Cocconeis* und Nachträgen zu den Naviculaceae // Bibliotheca Diatomologica. 1989. Bd. 18. S. 1–393.
- Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Oligotrophie-Indikatoren. 800 Taxa repräsentativ für drei diverse Seen-Typen, kalkreich – oligodystroph – schwachgepuffertes Weichwasser // Iconographica Diatomologica. 1996. Vol. 2. S. 7–390.
- Potapova M. *Nupela vitiosa*. In Diatoms of North America. 2010. Retrieved January 07, 2023, from https://diatoms.org/species/nupela_vitios
- Schimanski H. Beitrag zur Diatomeenflora des Frankenwaldes // Nova Hedwigia. 1978. Bd. 30. S. 557–634. <https://doi.org/10.1127/nova.hedwigia/30/1979/557>
- Siver P.A., Hamilton P.B. Observations on new and rare species of freshwater diatoms from Cape Cod, Massachusetts, USA // Canadian Journal of Botany. 2005. Vol. 83. P. 362–378. <https://doi.org/10.1139/b05-010>

REFERENCES

- Genkal S.I., Bondarenko N.A., Schur L.A. Diatoms of Lakes in the South and North of Eastern Siberia. Rybinsk, OJSC Rybinsk Printing House, 2011, 72 p. (In Russian)
- Genkal S.I., Gabyshev V.A. Diatoms (Bacillariophyta, Fragilariophyceae, Bacillariophyceae) of Lake Bolshoye Toko (South Yakutia). *Inland Water Biology*, 2020, no. 3, pp. 222–231. (In Russian)
- Genkal S.I., Chekryzheva T.A., Komulaynen S.F. Diatom algae in waterbodies and watercourses of Karelia. Moscow, Scientific World, 2015, 202 p. (In Russian)
- Lozovik P.A. Geochemical classification of surface waters of the humid zone based on their acid-base equilibrium. *Vodnye resursy*, 2013, vol. 40, no. 6, pp. 583–592. (In Russian). doi: 10.7868/S0321059613060072
- Chudaev D.A., Gololobova M.A. Diatoms of Lake Glubokoe (Moscow Region). Moscow, Association of Scientific Publications KMK, 2016, 447 p. (In Russian)
- Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae 4. Teil: Achnanthaceae. Kritische Ergänzungen zu *Navicula* (Lineolatae) und *Gomphonema*. Gesamtliteraturverzeichnis Teil 1–4. *Süßwasserflora von Mitteleuropa*, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, 1991, Bd. 2/4, pp. 1–437.
- Lange-Bertalot H., Hofmann G., Werum M., Cantonati M. Freshwater benthic diatoms of Central Europe. Schmitten-Oberreifenberg, 2017, 942 p.
- Lange-Bertalot H., Krammer K. *Achnanthes*, eine Monographie der Gattung mit Definition der Gattung *Cocconeis* und Nachträgen zu den Naviculaceae. Bibliotheca Diatomologica, 1989, Bd. 18, pp. 1–93.
- Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Oligotrophie-Indikatoren. 800 Taxa repräsentativ für drei diverse Seen-Typen, kalkreich – oligodystroph – schwachgepuffertes Weichwasser. *Iconographica Diatomologica*, 1996, vol. 2, pp. 7–390.
- Potapova M. *Nupela vitiosa*. In Diatoms of North America. 2010. Retrieved January 07, 2023, from https://diatoms.org/species/nupela_vitios
- Schimanski H. Beitrag zur Diatomeenflora des Frankenwaldes. *Nova Hedwigia*, 1978, Bd. 30, pp. 557–634. <https://doi.org/10.1127/nova.hedwigia/30/1979/557>
- Siver P.A., Hamilton P.B. Observations on new and rare species of freshwater diatoms from Cape Cod, Massachusetts, USA. *Canadian Journal of Botany*, 2005, vol. 83, pp. 362–378. <https://doi.org/10.1139/b05-010>

MORPHOLOGY AND TAXONOMY OF THE RARE SPECIES *NUPELA SILVAHERCYNIA* (LANGE-BERTALOT) LANGE-BERTALOT (BACILLARIOPHYTA)

S. I. Genkal^{1,*}, S. F. Komulaynen²

¹ Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences
152742 Borok, Russia, e-mail: *genkal@ibiw.ru

² Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
185910 Petrozavodsk, Russia

Revised 12.01.2023

This electron microscopy study was undertaken to investigate morphological features of the frustule of the diatom *Nupella silvahercynia*. Materials from Lake Pizans (Republic of Karelia) and S.I. Genkal's iconotheca of scanning electron microscopy images of valves collected from Karelian water bodies and watercourses were used. A comparative analysis of quantitative (valve length and width, number of striae and areolae in 10 µm) and qualitative (shape of valve, central and axial areas, arrangement of raphe and striae) features showed the similarity of this species with *N. vitiosa*, which made it possible to reduce *N. silvahercynia* to synonymy of the latter. The new data also allowed us to expand the diagnosis and range of *N. vitiosa*.

Keywords: Republic of Karelia, Lake Pizans, Bacillariophyta, *Nupella silvahercynia*, *N. vitiosa*, electron microscopy, morphology, taxonomy, distribution

МОРФОЛОГИЯ, ТАКСОНОМИЯ И ЭКОЛОГИЯ *NAVICULA PHYLLEPTA* (BACILLARIOPHYTA)

С. И. Генкал^{1,*}, В. А. Габышев²

¹ Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н; e-mail: *genkal47@mail.ru

² Государственный природный заповедник “Усть-Ленский”,
678400 п. Тикси, Республика Саха (Якутия), Булунский район

Поступила в редакцию 28.02.2023

Изучение водорослей озер окрестностей Усть-Ленского заповедника с помощью сканирующей электронной микроскопии позволило получить новые сведения по морфологии ряда представителей рода *Navicula*: *N. phyllepta* и *N. phylleptosoma*. Выявлена более широкая изменчивость основных количественных (длина и ширина створки, число штрихов и ареол в 10 мкм) и качественных (строение шва) диагностических признаков. Показана конспецифичность этих двух видов. Предложено свести *N. phylleptosoma* в синонимику к *N. phyllepta* и расширить диагноз последнего.

Ключевые слова: Усть-Ленский заповедник, Якутия, тундровые водоемы, фитопланктон, бентос, диатомовые водоросли, *Navicula phyllepta* и *N. phylleptosoma*, электронная микроскопия, морфология.

DOI: 10.47021/0320-3557-2023-17-24

ВВЕДЕНИЕ

Вид *Navicula phyllepta* Kützinger описан в 1844 году (Kützinger, 1844) и относится к редким видам для флоры России. Отмечен в водоемах и водотоках Крайнего Севера Западной Сибири [Генкал, Ярушина, 2018 (Genkal, Yarushina, 2018)] и Русской Арктики [Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Генкал, Вехов, 2007 (Genkal, Vekhov, 2007)]. По мнению Lange-Bertalot [2001] *N. phyllepta* вероятно относится к космополитам и характерен для солоноватых вод, и известен для Европы [Krammer, Lange-Bertalot, 1986; Lange-Bertalot, 2001; Lange-Bertalot et al., 2017]. Позднее по материалам из водоемов Русской Арктики был

описан сходный по морфологии и экологии вид *N. phylleptosoma* Lange-Bertalot, который отличается от *N. phyllepta* по ряду количественных и качественных признаков [Lange-Bertalot, Genkal, 1999]. При этом оба вида могут встречаться в одних и тех же водоемах и водотоках [Генкал, Ярушина, 2018 (Genkal, Yarushina, 2018)].

Цель исследования – изучение морфологической изменчивости редких для флоры России диатомовых водорослей *N. phyllepta* и *N. phylleptosoma*, уточнение их систематического положения и экологии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили шесть проб, отобранных из мелководных тундровых озер, расположенных на северной экспозиции склона Приморского кряжа, образующего участок побережья Моря Лаптевых Северного Ледовитого Океана (бухта Тикси и залив Неелова) (табл. 1). Отбор проб был выполнен в период

с 3 по 6 июля 2021 года. Материал фиксировался добавлением формалина. Освобождение створок диатомей от органического вещества проводили методом холодного сжигания [Балонов, 1975 (Balonov, 1975)]. Приготовленные препараты изучали в сканирующем электронном микроскопе JSM-6510LV.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Идентификация *N. phyllepta* и *N. phylleptosoma* в нашем материале вызвала определенные проблемы. Форма створки у этих видов сходная и согласно диагнозов у *N. phyllepta* створки ланцетные, концы остро закругленные, у крупных экземпляров ± удлиненные; у *N. phylleptosoma* – строго ланцетные, концы от умеренно острых до слегка тупо закругленных, иногда резко удлиненные (Lange-Bertalot, 2001, Pl. 46). Согласно диагнозам, по размерным признакам (длина и ширина створки) и числу ареол в 10 мкм штриха меж-

ду этими видами имеется четкий хиатус (табл. 2; [Lange-Bertalot, 2001]). Здесь следует отметить, что у представителей этого рода наблюдается значительная изменчивость количественных признаков и даже хорошо изученные виды при их исследовании из водоемов и водотоков разных по географическому положению и экологии показывают отклонения от известных диапазонов [Генкал и др., 2007, (Genkal et al., 2007); Генкал, 2014 (Genkal, 2014)]. По другим количественным признакам также имеются отличия. У *N. phyllepta* в отли-

чие от *N. phylleptosoma* осевое поле узкое, более широкое центральное поле, центральные поры расположены на большем расстоянии и они имеют другую форму (Lange-Bertalot,

2001, сравни Pl. 46, Fig. 9 и 18). На световых иллюстрациях этих двух видов заметной разницы в ширине осевого и центрального поля не наблюдается (Lange-Bertalot, 2001, Pl. 46).

Таблица 1. Альгологический материал и географические координаты пунктов отбора проб

Table 1. Algological material and geographical coordinates of sampling points

Дата отбора Selection date	Водоем (номер пробы) Reservoir (sample number)	Координаты пунктов отбора проб, ° Coordinates of sampling points, °	
		с.ш. / N	в.д. / E
03.07.2021	Озеро 2 (17) Lake 2 (17)	71.725193	128.64189
	Озеро 3 (2) Lake 3 (2)	71.736595	128.69375
04.07.2021	оз. Фигурное (15) Figurnoe Lake (15)	71.681182	128.61969
	Озеро 1 (18) Lake 1 (18)	71.669574	128.72409
	Озеро 10 (4*) Lake 10 (4*)	71.683665	128.60134
06.07.2021	Озеро 8 (12) Lake 8 (12)	71.554593	128.64756

Примечание. При отборе планктонных проб использовали сеть Апштейна (ткань SEFAR NITEX, диаметром ячеи 15 мкм). “*” – проба отобрана путем смывания биопленки с поверхности погруженного в воду камня с использованием кисти.

Note. The Apstein network (SEFAR NITEX fabric with a cell diameter of 15 microns) was used in the selection of plankton samples. “*” – the sample was taken by flushing the biofilm from the surface of the stone immersed in water using a brush.

Таблица 2. Диапазоны изменчивости количественных морфологических признаков исследованных видов рода *Navicula*

Table 2. Variability ranges of quantitative morphological characters of the studied species of the genus *Navicula*

Длина створки, мкм Length of valve, μm	Ширина створки, мкм Width of valve, μm	Число штрихов в 10 мкм Number of striae in 10 μm	Число ареол в 10 мкм Number of areolae in 10 μm	Источник References
<i>N. phyllepta</i>				
12–45	4–8	14–20	<45	Krammer, Lange-Bertalot, 1986
25–46	6.6–8.5	17–20	34–36	Lange-Bertalot, 2001
27–40	7.5–8.0	13–18	35–36	Генкал, Вехов, 2007
25–46	6.6–8.5	17–20	34–36	Lange-Bertalot et al., 2017
16.4–30	6.8–8.3	14–16	35–40	Генкал, Ярушина, 2018
24.2–35.5	5.8–7.9	15–16	40	Наши данные
<i>N. phylleptosoma</i>				
15–26	4.7–6.6	17–20	40–45	Lange-Bertalot, Genkal, 1999
15–26	4.7–6.6	17–20	40–45	Lange-Bertalot, 2001
14.5–21.3	5.2–7.6	18–22	40–50	Генкал, Вехов, 2007
25–25.6	8.2–8.3	14	37–40	Генкал, Ярушина, 2018
14.4–28.2	4.1–6.8	15–22	35–50	Наши данные

На электронной микрофотографии *N. phyllepta* [Lange-Bertalot, 2001, Pl. 46, Fig. 9] по замерам ширина центрального поля равна 3.5 мкм, а у *N. phylleptosoma* [Lange-Bertalot,

2001, Pl. 46, Fig. 17] – 4 мкм, т.е. в данном случае – противоположная картина. Аналогично и расстояние между центральными порами: *N. phyllepta* [Lange-Bertalot, 2001, Pl. 46, Fig. 9]

– 0.9 мкм, *N. phylleptosoma* [Lange-Bertalot, 2001, Pl. 46, Fig. 18] – 1.1 мкм. Единственным надежным дифференциальным качественным признаком остается форма центральных пор – у *N. phyllepta* они на концах слегка расширены и в виде крючка загнуты в одну сторону [Lange-Bertalot, 2001, Pl. 46, Fig. 9], у *N. phylleptosoma* имеют форму слезы и лишь слегка загнуты в одну сторону [Lange-Bertalot, 2001, Pl. 46, Fig. 18]. С учетом вышеизложен-

ных аргументов мы при определении использовали в первую очередь именно этот признак. Форма центральных пор в нашем материале, типичная для *N. phyllepta* (рис. 1а) и *N. phylleptosoma* (рис. 2а), встречаются на створках разной формы (рис. 1а–е; рис. 2а–д, ф). При этом форма центральных пор типичная для *N. phyllepta* встречается на створках длиной меньше 25 мкм, а характерная для *N. phylleptosoma* – на створках более 26 мкм.

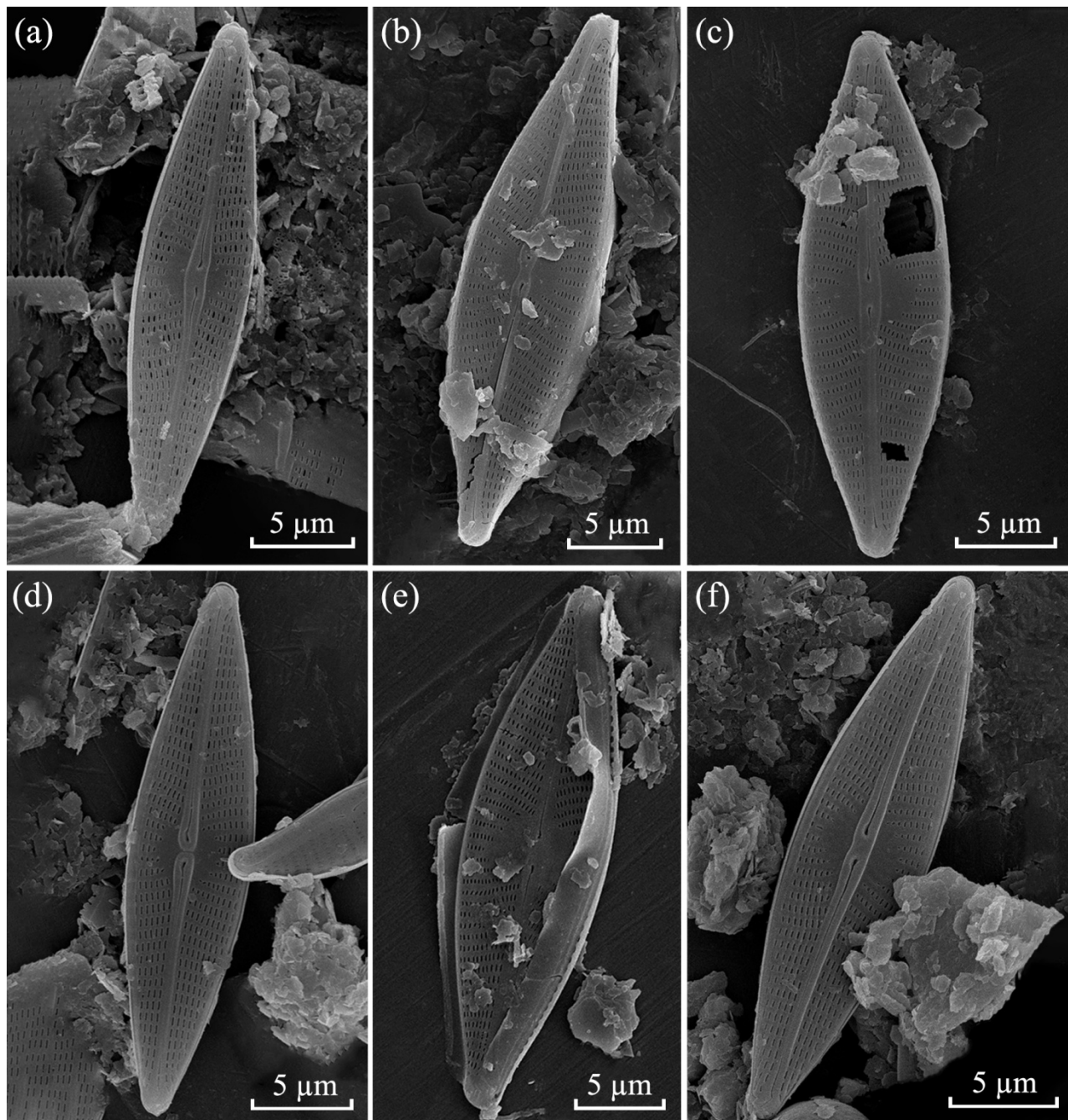


Рис. 1. Электронные микрофотографии створок *Navicula phyllepta* СЭМ). а–ф – створки с наружной поверхности.

Fig. 1. Valves electron micrographs *Navicula phyllepta* (SEM). а–f – external view of the valve.

Здесь следует отметить, что на створках сходного вида *N. trivialis* Lange-Bertalot также встречаются центральные поры разной формы [Lange-Bertalot, 2001, Pl. 68, Fig. 1, 2]. На неко-

торых створках наблюдали переходную форму центральных выростов (рис. 1f) или очень маленькое центральное поле (рис. 2е). Интересная створка отмечена в 14 пробе (длина

36 мкм, ширина 8.3 мкм, штрихов 12 в 10 мкм, ареол 30 в 10 мкм), которая по форме створки и ее центрального поля, расположению штрихов и форме центральных пор имеет сходство с *N. phylleptosoma*. Однако, поскольку значения числа штрихов и ареол в 10 мкм достаточно сильно отличаются от наших и литературных данных, мы не стали относить ее к кругу форм *N. phyllepta* и *N. phylleptosoma*. По лите-

ратурным данным *N. phyllepta* и *N. phylleptosoma* характерны для солоноватых вод [Krammer, Lange-Bertalot, 1986; Lange-Bertalot, 2001; Lange-Bertalot et al., 2017], однако в нашем материале и согласно другим источникам [Генкал, Вехов, 2007 (Genkal, Vekhov, 2007); Генкал, Ярушина, 2018 (Genkal, Yarushina, 2018)] эти виды встречаются и в пресноводных водоемах и водотоках.

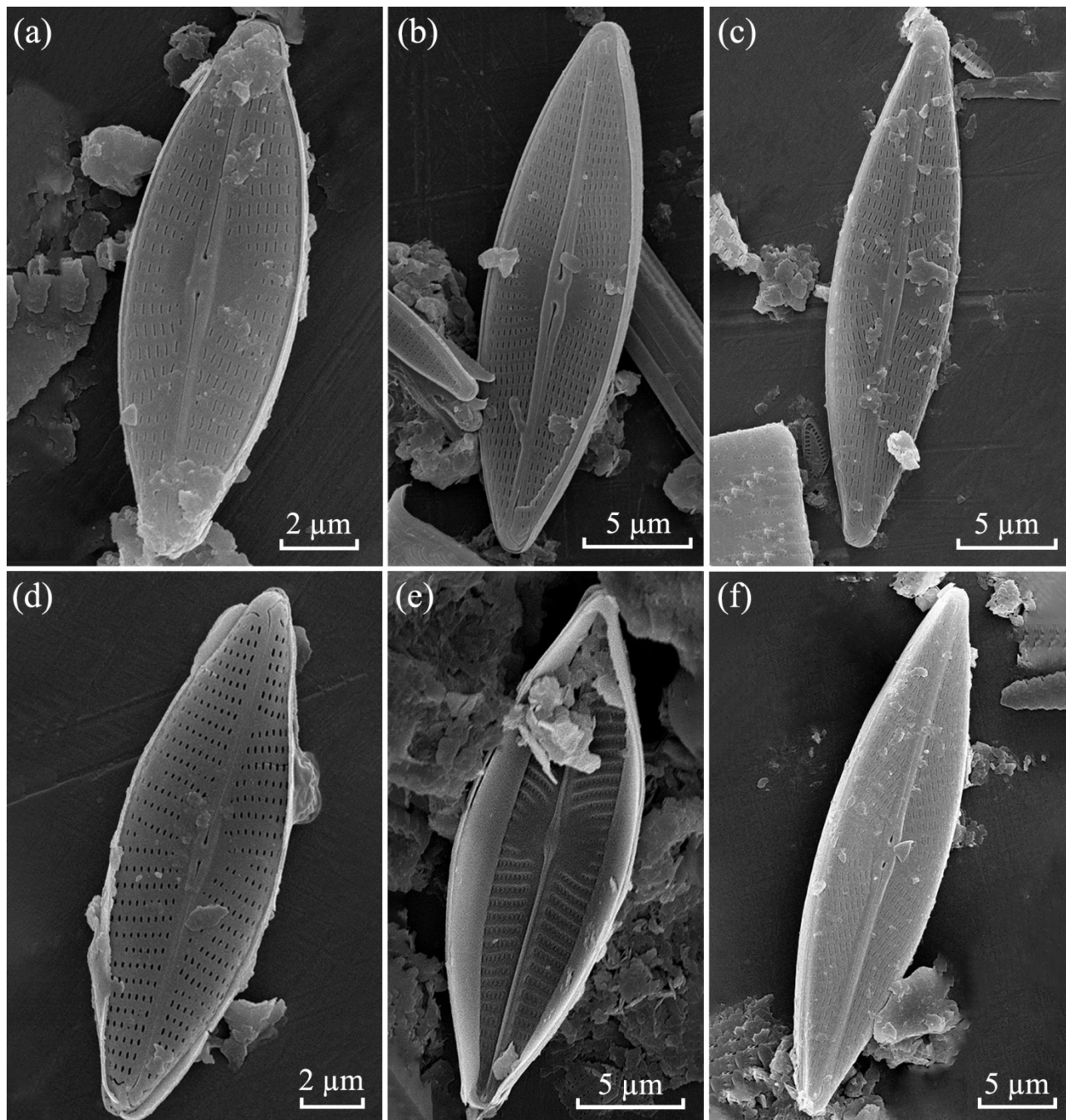


Рис. 2. Электронные микрофотографии створок *Navicula phylleptosoma* СЭМ). а–д, ф – створки с наружной поверхности; е – створка с внутренней поверхности.

Fig. 2. Valves electron micrographs *Navicula phylleptosoma* (SEM). а–д, ф – external view of the valve; е – internal view of the valve.

Наши и литературные данные показали более значительную изменчивость количест-

венных и качественных признаков у *N. phyllepta* и *N. phylleptosoma*, их перекры-

вание и совпадение, что свидетельствует о конспецифичности. С учетом времени описания предлагаем свести *N. phylleptosoma* в синонимику к *N. phyllepta* и расширить диагноз последнего.

Navicula phyllepta Kützing emend. Genkal (Fig. 1, 2).

Synonyms: *Navicula lanceolata* var. *phyllepta* (Kützing) Van Heurck 1885, *Navicula phylleptosoma* Lange-Bertalot 1999.

Valvae lanceolate, ends acutely rounded, in large specimens \pm protracted, length 12–46 μm , breadth 4–8.5 μm . Raphe straight, filiform with distinct close central pores. Axial area very narrow, central area fairly variable in extent and outline, usually almost circular. Striae \pm radiate, parallel to slightly convergent close to the end, poles, 14–22 in 10 μm , lineolae 34–50 in 10 μm . Outer raphe fissure lies in a noticeably strongly raised sternum. The central pores are hook-shaped or tear-shaped and slightly curved to the side.

Изучение популяций *N. phyllepta* из эстуарий с градиентом солености с использованием молекулярно-генетических методов выявило наличие двух псевдокриптических видов [Cre'ach et al, 2006; Vanelslander et al., 2009]. В первом случае это было сделано без морфологического анализа. Во втором отмечено, что определение вида проводили на основе световой микроскопии по иллюстрации лектотипа [Krammer, Lange-Bertalot, 1986, Fig. 32: 5]. Штаммы первого вида имели ширину 4.2–5.5 мкм, длину 11–22 мкм, число штрихов в 10 мкм 19.5–24. Штаммы второго вида имели ширину 5.5–7.5 мкм, длину 15–32 мкм, число штрихов в 10 мкм 16–20 [Vanelslander et al., 2009]. По мнению исследователей между этими видами имеется хороший хиатус при использовании комбинации двух признаков: ширины створки и числа штрихов в 10 мкм [Vanelslander et al., 2009]. Здесь следует отметить

несколько важных моментов. Определение проводилось только на основе световой микроскопии (форма створки, расположение штрихов) без учета других важных признаков (ширина осевого и центрального поля, расстояние между центральными порами, форма центральных пор). Морфология этих двух видов не была исследована с помощью электронной микроскопии (ультраструктурные признаки), и они не были оформлены номенклатурно с соответствующим описанием согласно кодексу ботанической номенклатуры. Мы изучали материал из пресноводных водоемов. Если распределить наши исследованные формы по ширине створки близкой к выделенной Vanelslander et al. [2009], числу штрихов в 10 мкм и длине створки, то получается следующая картина: первая группа (ширина 4.1–5.8 мкм, число штрихов в 10 мкм 16–22 и длина створки 4.1–26.2 мкм) и вторая (ширина 6.0–7.9 мкм, число штрихов в 10 мкм 15–18 и длина створки 19–35.5 мкм). Следовательно, четкого хиатуса по числу штрихов в 10 мкм не наблюдается. Следует отметить, что к первой группе относятся створки минимальной длины и в ней отмечены таковые с большими значениями числа штрихов в 10 мкм. Это соответствует известной закономерности для представителей этого рода – с увеличением длины створки наблюдается уменьшение числа штрихов в 10 мкм [Генкал и др., 2007 (Genkal et al., 2007)]. Аналогичная закономерность имеет место и среди представителей центрических диатомовых водорослей – с увеличением диаметра створки уменьшается число штрихов в 10 мкм [Генкал, 1983, 1984 (Genkal, 1983, 1984)]. Необходимо дальнейшее изучение популяций *N. phyllepta* с использованием методов световой и электронной микроскопии, а также проведение молекулярно-генетических исследований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследована морфология редких для флоры России диатомовых водорослей рода *Navicula* – *N. phyllepta* и *N. phylleptosoma*. Выявлена широкая вариабельность количественных

и качественных диагностических признаков, что позволило свести *N. phylleptosoma* в синонимику, а также уточнить описание *N. phyllepta*.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках госзадания по темам № 121051100099-5 и № 1-22-81-4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балонов И.М. Подготовка водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов. М.: Наука, 1975. С. 87–89.
- Генкал С.И. Закономерности изменчивости основных структурных элементов панциря у диатомовых водорослей рода *Cyclotella* Kütz. // Биология внутренних вод: Информ.бюл. 1983. № 61. С. 14–16.
- Генкал С.И. О морфологической изменчивости основных элементов створки у видов рода *Stephanodiscus* (Bacillariophyta) // Ботанический журнал. 1984. Т.68, № 3. С. 403–408.

- Генкал С.И. К вопросу о морфологической изменчивости некоторых широко распространенных и редких видов рода *Navicula* (Bacillariophyta) // Новости систематики низших растений. 2014. Т. 38. С. 38–49. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2014.48.38>.
- Генкал С.И., Вехов Н.В. Диатомовые водоросли водоемов Русской Арктики. М.: Наука, 2007. 64 с.
- Генкал С.И., Ярушина М.И. Диатомовые водоросли слабоизученных водных экосистем Крайнего Севера Западной Сибири. М.: Научный мир, 2018. 212 с.
- Генкал С.И., Куликовский М.С., Стенина А.С. Изменчивость основных структурных элементов створки некоторых видов рода *Navicula* (Bacillariophyta) // Биология внутренних вод. 2007. № 2. С. 20–25.
- Cre'ach V., Anneliese Ernst A., Sabbe K., Vanelslander B., Vyverman W., Stal L.J. Using quantitative PCR to determine the distribution of a semicryptic benthic diatom, *Navicula phyllepta* (Bacillariophyceae) // Journal of Phycology. 2006. Vol. 42, № 5. P. 1142–1154. DOI: 10.1111/j.1529-8817.2006.00268.x.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. Teil 1. Naviculaceae, in *Die Susswasserflora von Mitteleuropa*. Stuttgart: Gustav Fischer, 1986. Vol. 2/1. 876 p.
- Kützing F.T. Die Kieselschaligen Bacillarien oder Diatomeen. 1844. 152 p.
- Lange-Bertalot H. *Navicula* sensu stricto, 10 genera separated from *Navicula* sensu lato // Diatoms of Europe. 2001. Vol. 2. P. 5–526.
- Lange-Bertalot H., Genkal S. I. Diatoms of Siberia. I // *Iconographia Diatomologia*. 1999. Vol. 6. P. 7–272.
- Lange-Bertalot H., Hofmann G., Werum M., Cantonati M. Freshwater benthic diatoms of Central Europe. Schmitt-Oberreifenberg. 2017. 942 p.
- Vanelslander B., Cre'ach V., Vanormelingen P., Ernst A., Chepurnov V.A., Sahan E., Gerard Muyzer G., Stal L.J., Vyverman W., Sabbe K. Ecological differentiation between sympatric pseudocryptic species in the estuarine benthic diatom *Navicula phyllepta* (Bacillariophyceae) // Journal of Phycology. 2009. Vol. 45, № 6. P. 1278–1289. DOI: 10.1111/j.1529-8817.2009.00762.x.

REFERENCES

- Balonov I.M. *Metody izucheniya biogeocenozov vnutrennikh vodoemov*. Podgotovka vodoroslej k elektronnoj mikroskopii [Preparation of algae for electron microscopy]. Moscow, Nauka, 1975, pp. 87–89. (In Russian)
- Cre'ach V., Anneliese Ernst A., Sabbe K., Vanelslander B., Vyverman W., Stal L.J. Using quantitative PCR to determine the distribution of a semicryptic benthic diatom, *Navicula phyllepta* (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology*, 2006, vol. 42, no. 5, pp. 1142–1154. doi: 10.1111/j.1529-8817.2006.00268.x.
- Genkal S.I. On morphological variability of some widespread and rare species of the genus *Navicula* (Bacillariophyta). *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy*, 2014, vol. 38, pp. 38–49. doi: 10.31111/nsnr/2014.48.38. (In Russian)
- Genkal S.I. On morphological variability of the main structural elements of the valve in the species of the genus *Stephanodiscus* (Bacillariophyta). *Bot. Zhurn.*, 1984, vol. 69, no. 3, pp. 403–408. (In Russian)
- Genkal S.I. Regularities in variability of the main structural elements in frustule diatom algae of the genus *Cyclotella* Kütz. *Biology of Inland Waters: Information Bulletin*, 1983, no. 61, pp. 14–16. (In Russian)
- Genkal S.I., Kulikovskiy M.S., Stenina A.S. Variability of main structural elements of a valve of some species of the genus *Navicula* (Bacillariophyta). *Biologiya vnutrennikh vod*, 2007, no. 2, pp. 20–25. (In Russian)
- Genkal S.I., Vekhov N.V. Diatomovye vodorosli vodoemov Russkoi Arktiki [Diatoms of water bodies of the Russian Arctic]. Moscow, Nauka, 2007. 64 p. (In Russian)
- Genkal S.I., Yarushina M.I. Diatomovye vodorosli slaboizuchennykh vodnykh ekosistem Kraynego Severa Zapadnoy Sibiri [Diatom algae of poorly studied aquatic ecosystem in the Far North of Western Siberia]. Moscow, Scientific World, 2018. 212 p. (In Russian)
- Krammer K., Lange-Bertalot H. Teil 1. Naviculaceae, in *Die Susswasserflora von Mitteleuropa*. Stuttgart, Gustav Fischer, 1986, vol. 2/1. 876 p.
- Kützing F.T. Die Kieselschaligen Bacillarien oder Diatomeen. 1844. 152 p.
- Lange-Bertalot H. *Navicula* sensu stricto, 10 genera separated from *Navicula* sensu lato. *Diatoms of Europe*, 2001, vol. 2, pp. 5–526.
- Lange-Bertalot H., Genkal S.I. Diatoms of Siberia. I. *Iconographia Diatomologia*, 1999, vol. 6, pp. 7–272.
- Lange-Bertalot H., Hofmann G., Werum M., Cantonati M. Freshwater benthic diatoms of Central Europe. Schmitt-Oberreifenberg, 2017. 942 p.
- Vanelslander B., Cre'ach V., Vanormelingen P., Ernst A., Chepurnov V.A., Sahan E., Gerard Muyzer G., Stal L.J., Vyverman W., Sabbe K. Ecological differentiation between sympatric pseudocryptic species in the estuarine benthic diatom *Navicula phyllepta* (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology*, 2009, vol. 45, no. 6, pp. 1278–1289. doi: 10.1111/j.1529-8817.2009.00762.x

**MORPHOLOGY, TAXONOMY AND ECOLOGY
OF *NAVICULA PHYLLEPTA* (BACILLARIOPHYTA)**

S. I. Genkal^{1,*}, V. A. Gabyshev²

¹ Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS,
152742 Borok, Russia, e-mail: *genkal@ibiw.ru

² Ust-Lensky State Nature Reserve,
678400 Tiksi, Russia, e-mail: v.a.gabyshev@yandex.ru

Revised 28.02.2023

This scanning electron microscopical study of algae from lakes in the vicinity of the Ust-Lena Reserve made it possible to obtain new information on the morphology of a number of representatives of the genus *Navicula*: *N. phyllepta* and *N. phylleptosoma*. A wider variability of the main quantitative (valve length and width, the number of striae and areolae in 10 µm) and qualitative (structure of the raphe) diagnostic features as well as the conspecificity of the two species were shown. It is proposed to reduce *N. phylleptosoma* to synonymy of *N. phyllepta* and extend the diagnosis of the latter.

Keywords: Ust-Lena Nature Reserve, Yakutia, tundra reservoirs, phytoplankton, benthos, diatoms, *Navicula phyllepta* and *N. phylleptosoma*, electron microscopy, morphology

Водные беспозвоночные

УДК 595.132

METACHROMADORA (BRADYLAIMUS) TENUIS sp. n. и SPIRINIA LAEVIODES GERLACH, 1963 (NEMATODA, DESMODORIDA) С КОРАЛЛОВЫХ РИФОВ ВО ВЬЕТНАМЕ

В. Г. Гагарин^{1,*}, Нгуен Динь Ты²

¹ Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: *gagarin@ibiw.ru

² Институт экологии и биологических ресурсов Вьетнамской Академии наук и технологий, г. Ханой, Вьетнам
Поступила в редакцию 12.05.2023

В статье приводится иллюстрированное описание двух видов свободноживущих нематод семейства Desmodoridae Filipjev, 1922, обнаруженных на коралловых рифах около берегов Вьетнама. *Metachromadora (Bradylaimus) tenuis* sp. n. по размерам тела и отсутствию у самцов преклоакальных супплекментов близок к *M. (B.) asupplementata* [Crites, 1961] и *M. (B.) suecica* (Allgen, 1929). От обоих видов отличается относительно более тонким телом, относительно более коротким хвостом, наличием двухраздельного базального бульбуса фаринкса и меньшей длиной спикул и рулька. Приведена таблица основных морфологических признаков самцов 12 валидных видов рода *Metachromadora (Bradylaimus)*. *Spirinia laevioides* Gerlach, 1963 была описана по одной самке и двум самцам с атолла на Мальдивских островах. Описание было кратким и неполным. Более данный вид нигде не был обнаружен. Так как у нас в наличии был большой материал (10 половозрелых самок и 10 половозрелых самцов), мы решили переописать и переиллюстрировать данный вид.

Ключевые слова: Вьетнам, коралловые рифы, свободноживущие нематоды, новый вид.

DOI: 10.47021/0320-3557-2023-25-36

ВВЕДЕНИЕ

Фауна свободноживущих морских нематод прибрежной, мелководной области Вьетнама изучена довольно подробно [Gagarin, 2020; Nguyen Dinh Tu et al., 2011, Tchesunov et al., 2014; Nguyen Vu Thanh et al., 2012], так же как и фауна нематод мангровых зарослей [Gagarin, 2018; Nguyen Dinh Tu, Gagarin, 2017]. Нематод с коралловых рифов у побережья

Вьетнама начали изучать с 2020 года. К настоящему времени в данном биоценозе выявлено более 30 видов нематод, причем более половины из них будут описаны как новые для науки. В данной статье приводится описание двух видов нематод с коралловых рифов Вьетнама: *Metachromadora (Bradylaimus) tenuis* sp. n. и *Spirinia laevioides* Gerlach, 1963.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Отбор проб нематод с коралловых рифов у побережья Вьетнама проводился в июле 2020 года. Кораллы: *Acropora hyacinths* (Dana, 1846), *Acropora nasura* (Dana, 1846), *Montipora confuse* Nemen, 1979, *Montipora vietnamensis* Veron, 2000, *Favites valensiennesi* (Edwards, Haima, 1849). Пробы грунта были собраны с лодки с помощью дночерпателя Поляра, промыты через газ с размером ячеек 0.08 мм и зафиксированы горячим (60–70°C) 4%-ным раствором формалина. Затем пробы помещали в емкость объемом 200 мл, добавляли раствор Ludox TM 50 (1:1) и центрифугировали 5 раз по 40 мин. Нематод переносили в чистый глицерин по общепринятой методике [Seinhorst, 1959], затем монтировали в капле глицерина на предметных стеклах и опечатывали кольцом из парафин-воска. Для измерения особей, определения червей, фотографирования и изготовления рисунков использовали световой микроскоп Nikon Eclipse 80i, оборудованный принадлежностями

для наблюдения методом ДНК-контраста, цифровой камерой Nikon DS-Fil и ПК, оснащенной программой NIS-Elements D3.2 для анализа и документирования.

Аббревиатуры:

a – отношение длины тела к наибольшей ширине тела;
ap. – анус;
a.o. – передний яичник;
b – отношение длины тела к длине фаринкса;
b.ph. – бульбус фаринкса;
c – отношение длины тела к длине хвоста;
ca. – кардий;
se.s. – шейные щетинки;
cl. – клоака;
c.g. – каудальные железы;
c.s. – головные щетинки;
c' – отношение длины хвоста к ширине тела в области ануса или клоаки;
f.am. – фовея амфида;

gub. – рулек;
i.l.p. – внутренние губные папиллы;
in. – средняя кишка;
ph. – фаринкс;
o.l.p. – внешние губные папиллы;
o.l.s. – внешние губные щетинки;
r. – ректум;
sp. – спикула;

p.o. – задний яичник;
spin. – спиннерета;
th. – зубы;
v. – вульва;
V, % – отношение длины тела от переднего конца тела до вульвы к общей длине тела, в процентах.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Описание видов:**Тип** *Nematoda* Pots, 1931**Класс** *Chromadoreae* Inglis, 1983**Отряд** *Desmodorida* de Coninck, 1965**Семейство** *Desmodoridae* Filipjev, 1922**Род** *Metachromadora* (*Bradylaimus*)

S. Stekhoven, 1931

Metachromadora (*Bradylaimus*) *tenuis*
Gagarin, Nguyen Dinh Tu sp. n.

(рис. 1, 2; табл. 1)

Материал. Голотип ♂, инвентарный номер препарата MSS-SH 5,1; паратипы: 1 самец и 7 самок. Препараты голотипа и паратипов хранятся в коллекции нематод отдела нематологии Института экологии и биологических ресурсов Вьетнамской академии наук и технологий (г. Ханой, Вьетнам).

Местонахождение. Вьетнам, Южно-Китайское море, коралловые рифы в прибреж-

ной мелководной зоне островов архипелага Con Dao, провинции Ba-Ria Yung Tau. Координаты: 8°34'40"N, 106°5'25"E. Глубина 2–5 м. Соленость воды 28–35‰.

Описание. Морфометрическая характеристика голотипа и паратипов приведена в табл. 1.

Самцы. Тонкие черви, среднего размера. Кутикула тонкая, мелкокольчатая, толщина ее в среднем отделе тела около 1.5–2.0 мкм. Никаких орнаментов на кутикуле не наблюдается. Соматические щетинки короткие и редкие. Передний конец тела не обособлен от остального тела. Внутренние губные сенсиллы в форме папилл. Шесть внешних губных сенсилл в форме тонких щетинок длиной 6–8 мкм. Четыре головные сенсиллы в форме щетинок длиной 8–9 мкм.

Таблица 1. Морфометрическая характеристика *Metachromadora* (*Bradylaimus*) *tenuis* sp. n.**Table 1.** Morphometric characteristic of *Metachromadora* (*Bradylaimus*) *tenuis* sp. n.

Признак Characters	Голотип, самец Holotype, male	Паратипы / Paratypes		
		1♂	7♀♀	
			min–max	среднее / average
L, мкм	1323	1327	1243–1431	1309
a	51	46	35–46	40
b	8.0	8.0	7.0–8.8	8.0
c	22.8	24.6	17.2–22.9	20.1
c'	2.3	2.1	2.2–3.5	2.9
V, %	–	–	50.1–53.6	51.6
Ширина, мкм:				
области губ	17	18	18–20	19
тела в его среднем отделе	21	29	31–37	33
тела в области ануса или клоаки	21	26	19–26	22
Длина, мкм:				
головных щетинок	8	9	8–10	9
фаринкса	165	165	143–187	165
бульбуса фаринкса	60	55	51–65	56
хвоста	58	54	58–73	65
спикул (по дуге)	32	36	–	–
рулька	20	18	–	–
Расстояние, мкм:				
от конца фаринкса до вульвы	–	–	476–544	511
от вульвы до ануса	–	–	530–632	568
от конца фаринкса до клоаки	1100	1108	–	–

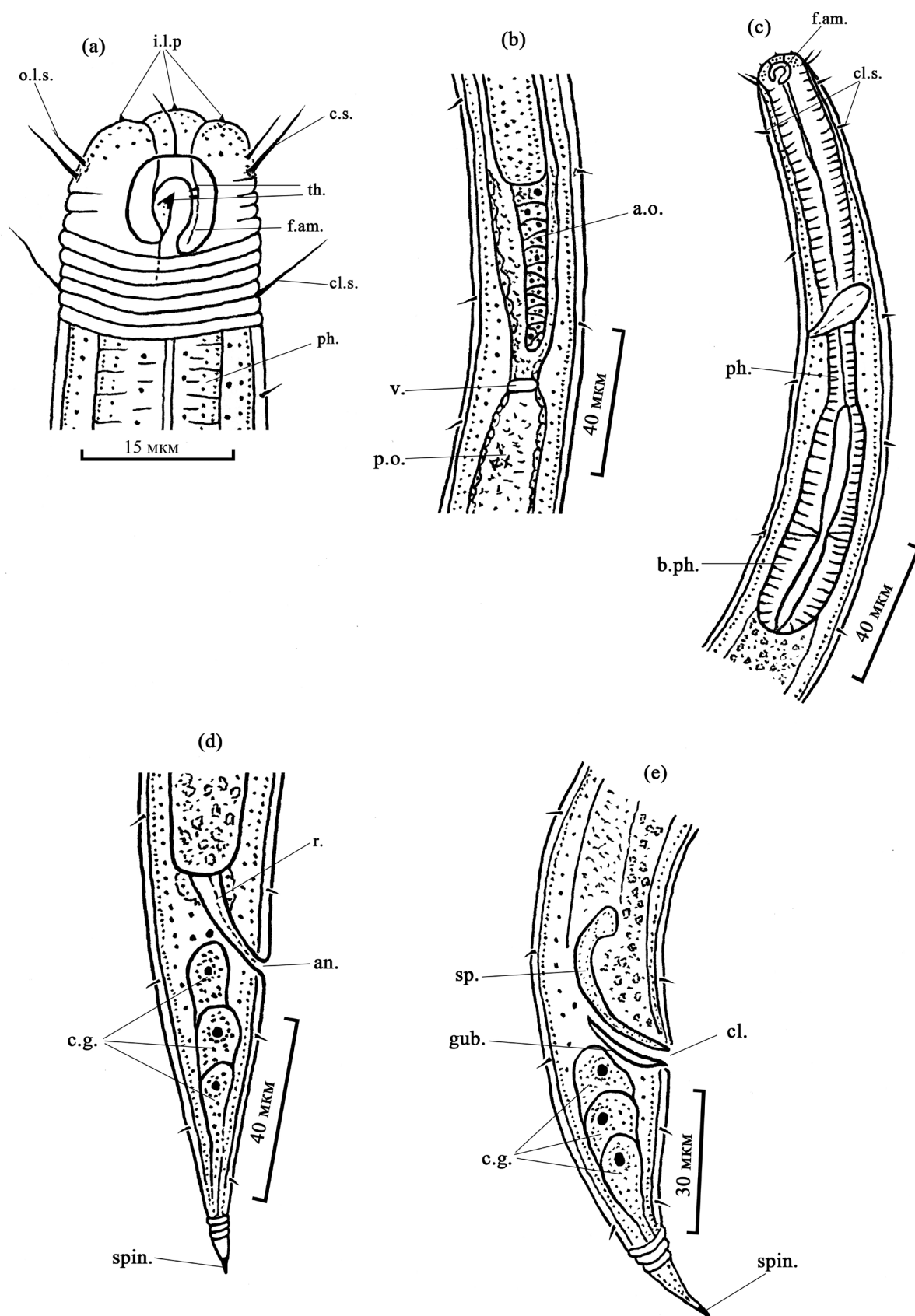


Рис. 1. *Metachromadora (Bradylaimus) tenuis* sp. n.: (a) – голова самца, (b) – тело самки в области вульвы, (c) – передний конец тела самки, (d) – хвост самки, (e) – задний конец тела самца.

Fig. 1. *Metachromadora (Bradylaimus) tenuis* sp. n.: (a) – male head, (b) – vulva region, (c) – male anterior body end, (d) – female tail, (e) – male tail.

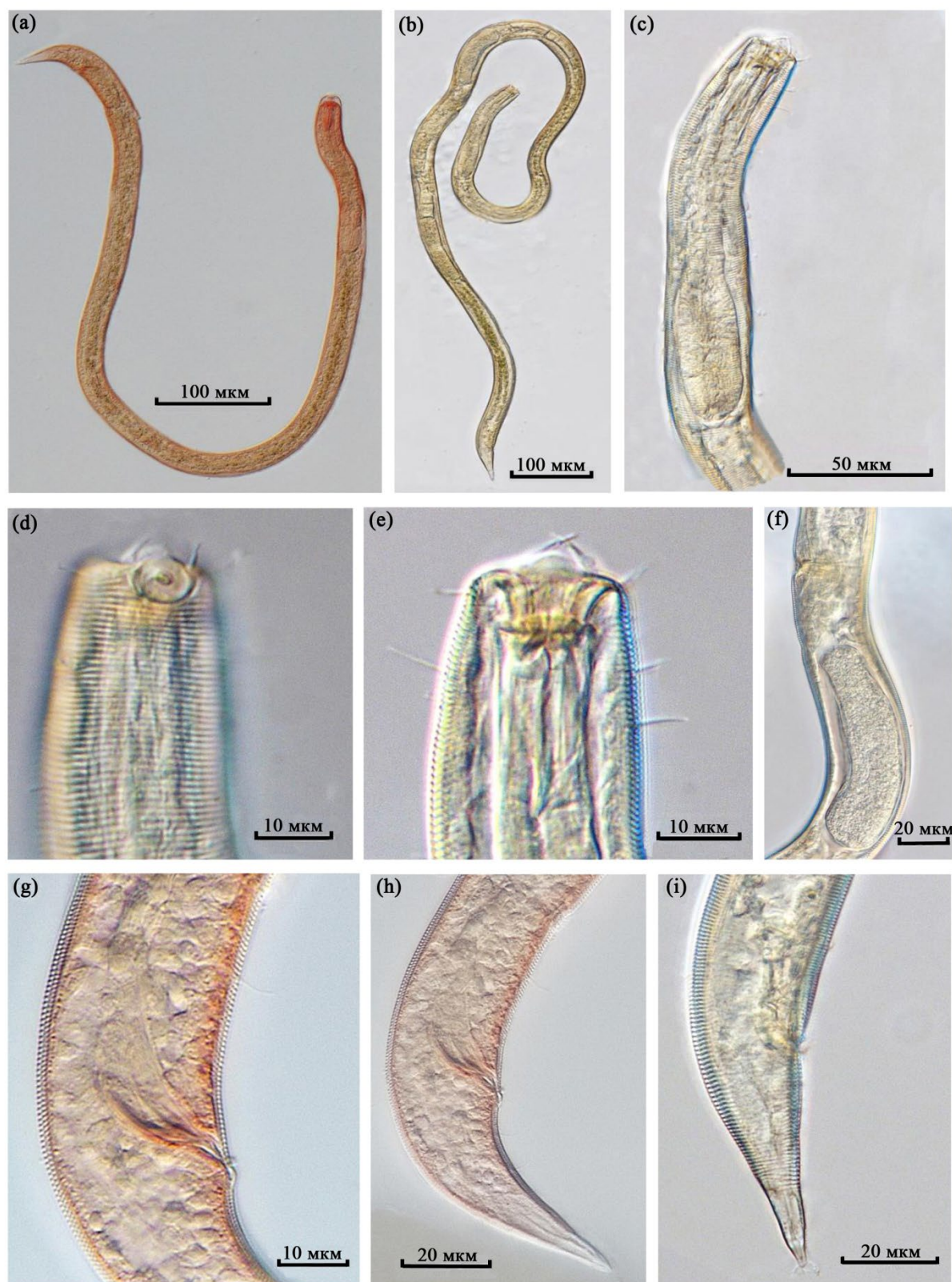


Рис. 2. Микрофотографии *Metachromadora (Bradyaimus) tenuis* sp. n.: (a) – общий вид самца, (b) – общий вид самки, (c) – передний конец самца, (d) – голова самца, (e) – голова самки, (f) – тело в области вульвы, (g) – тело в области клоаки, (h) – хвост самца, (i) – хвост самки

Fig. 2. Micrographs of *Metachromadora (Bradyaimus) tenuis* sp. n.: (a) – general view of male, (b) – general view of female, (c) – anterior body end of male, (d) – male head, (e) – female head, (f) – vulva region, (g) – cloaca region, (h) – male tail, (i) – female tail.

Шейные щетинки длиной 10–11 мкм. Фовеи амфид в форме петли. Кольчатость кутикулы в области фовеи амфид имеется. Хейлостом узкая, с ребрами. Фарингостома сравнительно узкая, с тонкими стенками и вооружена крупным и длинным дорсальным зубом и двумя мелкими субвентральными зубами. Фаринкс сравнительно длинный и имеет довольно длинный базальный бульбус длиной 55–60 мкм. Внутренняя выстилка бульбуса сильно кутикулизована и разделяет бульбус на два отдела. Кардий не обнаружен. Ренетта, ее протоки и экскреторная пора отсутствуют. Семенник один, прямой, расположен с левой стороны кишки. Спиккулы парные и равного размера, изогнуты вентрально, с головками. Длина спиккул 32–36 мкм, что в 1.4–1.5 раза превышает диаметр тела в области клоаки. Рулек один, в форме прямой пластинки длиной 18–20 мкм. Преклоакальные супплементы отсутствуют. Хвост удлинённо-конический, слегка изогнут вентрально. Кaudальные щетинки короткие. Кaudальные железы и спиннерета имеются. Кончик хвоста лишен кольчатости.

Самки. По общей морфологии подобны самцам. Строение кутикулы и переднего конца тела как у самцов. Кутикула кольчатая. Область губ не обособлена. Шесть внутренних губных сенсилл в форме папилл. Шесть внешних губных сенсилл в форме щетинок длиной 6–9 мкм. Четыре головные сенсиллы в форме щетинок длиной 8–10 мкм. Шейные щетинки длиной 8–12 мкм. Хейлостом с ребрами. Фарингостома сравнительно узкая, стенки ее слабо кутикулизованы и вооружена крупным, длинным дорсальным зубом и двумя мелкими субвентральными зубами. Фовея амфид в форме петли. Фаринкс мускулистый, сравнительно короткий и имеет относительно длинный базальный бульбус. Внутренняя выстилка бульбуса сильно кутикулизована и разделяет бульбус на два отдела.

Яичников два, с загибами и оба расположены слева от кишки. Вульва в форме продольной щели и расположена примерно в среднем отделе тела. Губы вульвы не кутикулизованы и не выступают за контуры тела. Вагина короткая, стенки ее тонкие. Матки крупные, заполнены многочисленными сперматозоидами. У трех самок обнаружено по одному яйцу размером 58–63×28–31 мкм. Хвост удлинённо-конический, загнут вентрально. Кaudальные железы и спиннерета имеются.

Дифференциальный диагноз. В настоящее время в состав *Metachromadora* (*Brady-laimus*) Filipjev, 1918 входят 12 валидных видов [Maria, Smol, Esteves, 2014]. Семь самцов име-

ют преклоакальные супплементы в форме мелких трубочек или папилл: *M. (B.) gerlachi* Wieser, Hopper, 1963; *M. (B.) onyxoides* Chitwood, 1936; *M. (B.) scotlandica* Warwick, Platt, 1973; *M. (B.) setosa* Hopper, 1961; *M. (B.) spectans* Gerlach, 1957; *M. (B.) suecica* (Allgen, 1929); *M. (B.) prepapilata* Maria, Smol, Esteves, 2013. У четырех самцов преклоакальные супплементы отсутствуют: *M. (B.) asupplementa* [Crites, 1961]; *M. (B.) nyalli* Verschelde, Vinx, 1996; *M. (B.) pneumatica* Gerlach, 1954; *M. (B.) suecica* (Allgen, 1929); *M. (B.) tenuis* sp. n. (табл. 2).

Новый вид по размерам тела и отсутствию преклоакальных супплементов у самцов близок к двум видам: *M. (B.) asupplementa* [Crites, 1961] и *M. (B.) suecica* (Allgen, 1929). От первого вида он отличается относительно более тонким телом ($a = 40\text{--}51$ против $a = 28\text{--}37$ у *M. (B.) asupplementa*), относительно более коротким хвостом ($c = 17.2\text{--}24.6$ против $c = 16.2\text{--}18.6$ у *M. (B.) asupplementa*), наличием у базального бульбуса только двух секций (отделов) (у *M. (B.) asupplementa* базальный бульбус делится на три секции) и меньшей длиной спиккул и рулька (их длина равна 32–36 мкм и 18–20 мкм против соответственно 54.6–59.2 мкм и 30–32 мкм у самцов *M. (B.) asupplementa* [Crites, 1961]). От *M. (B.) suecica* новый вид отличается относительно более тонким телом ($a = 40\text{--}51$ против $a = 18\text{--}27$ у *M. (B.) suecica*), относительно более коротким хвостом ($c = 17.2\text{--}24.6$ против $c = 11.5\text{--}15.0$ у *M. (B.) suecica*), наличием у базального бульбуса только двух отделов (*M. (B.) suecica* базальный бульбус делится на три отдела) и меньшими размерами спиккул и рулька (их длина равна соответственно 32–36 мкм и 18–20 мкм против 38–43 мкм и 28 мкм у *M. (B.) suecica* [Crites, 1961]).

Этимология. Видовое название означает “тонкий”, “с тонким телом”.

Род *Spirinia* Gerlach, 1963

Spirinia laevioidea Gerlach, 1963

(рис. 3, 4; табл. 3)

Материал. 2 самца и 1 самка с атолла Мальдивских островов (по [Gerlach, 1963]). 10 самцов и 10 самок с коралловых рифов у берегов Вьетнама (оригинальный материал).

Местонахождение. Мальдивские острова, атолл – Fadiffolu, остров Dirudi, литораль (по [Gerlach, 1963]). Вьетнам, Южно-Китайское море, коралловые рифы в прибрежной мелководной зоне островов архипелага Кон Дао (Con Dao), провинции Ба-Риа Янг Тай (Ba-Ria Yung Tau). Координаты: 8°46'45"N, 106°44'20"E. Глубина 2–5 м. Солтность воды 28–35 ‰.

Таблица 2. Морфометрическая характеристика *Metachromadora (Bradylaimus)* S. Stekhoven, 1931

Table 2. Morphometric characteristic of *Metachromadora (Bradylaimus)* S. Stekhoven, 1931

Вид Species	<i>L</i> , мкм	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>c'</i>	Длина внешних губных щетинок, мкм Length of cephalic setae, μm	Форма бульбуса фаринкса Shape of pharynx bulb	Длина спикул, мкм Spicules length, μm	Длина рулька, мкм Gubernac ulum length, μm	Количество суппLEMENTОВ Number of supplements
<i>asupplementa</i>	1200–1300	34–37	6.8–7.3	17.0–19.5	1.8–2.0	10–12	3 секции	54.6–59.2	30–32	0
<i>gerlachi</i>	1179, 1198	32, 30	5.7–5.9	13.2–14.0	2.5	17	2 секции	27	15	10
<i>nyalli</i>	891	36	7.8	10.1	3.4	4	2 секции	32	21	0
<i>onyxoides</i>	1900	47	10.6	16.0	2.9	16	3 секции	60	40	12
<i>pneumatica</i>	800	30	6.4	8.0	4.0	4	2 секции	38	20	0
<i>prepapillata</i>	990–1164	29–35	7.4–8.6	13.3–15.6	3.0	4	2 секции	32–40	13–14	8–9
<i>scoteandica</i>	1270–1570	37–39	6.4–8.8	14.7–17.5	2.0–2.8	6–7	2 секции	32–36	19–23	11–13
<i>setosa</i>	1760–2030	32–45	7.4–8.0	17.6–21.6	1.8–2.2	20–22	3 секции	60	38	11
<i>spectans</i>	993	43	7.3	13.2	3.0	10	2 секции	30	18	13
<i>suecica</i>	1423	27	7.9	15.0	3.0	8	3 секции	38–43	28	0
<i>verae</i>	900–1017	38–43	8.9–10.2	11.3–13.4	3.2–3.7	4–5	2 секции	23–25	13–14	8–9
<i>tenuis</i> sp. n.	1323–1327	51, 46	8.0	22.8–24.6	2.3, 2.0	9, 10	2 секции	32, 36	20, 18	0

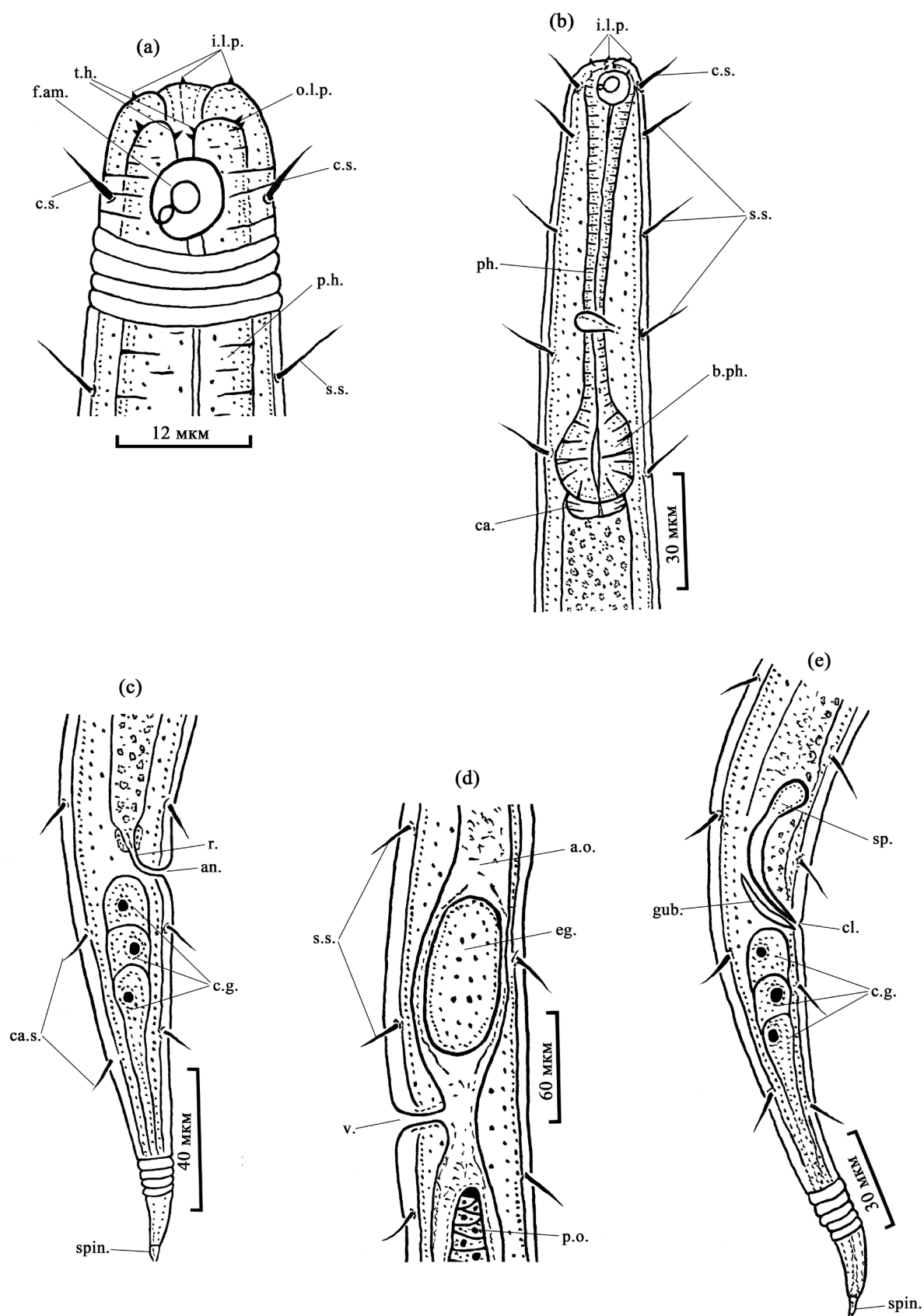


Рис. 3. *Spirinia laevioides* Gerlach, 1963: (a) – голова самца, (b) – передний конец тела самца, (c) – хвост самки, (d) – тело в области вульвы, (e) – хвост самца.

Fig. 3. *Spirinia laevioides* Gerlach, 1963: (a) – general view of male, (b) – male anterior body end, (c) – female tail, (d) – vulva region, (e) – male tail.

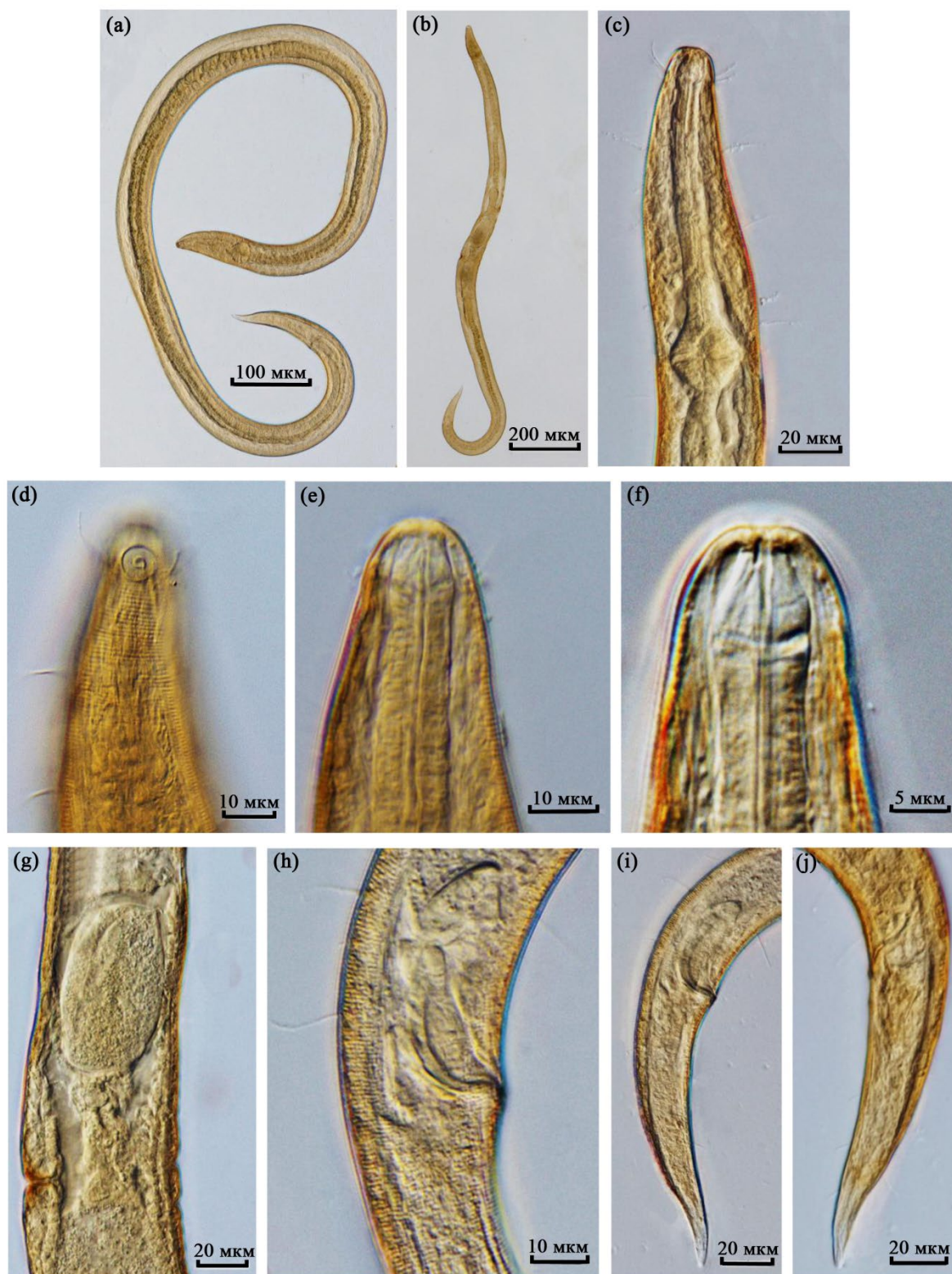


Рис. 4. Микрофотографии *Spirinia laevioides* Gerlach, 1963: (a) – общий вид самца, (b) – общий вид самки, (c) – передний конец тела самца, (d, e) – голова самца, (f) – голова самки; (g) – тело в области вульвы, (h) – тело в области клоаки, (i) – хвост самца, (j) – хвост самки.

Fig. 4. Micrographs of *Spirinia laevioides* Gerlach, 1963: (a) – general view of male, (b) – general view of female, (c) – anterior body end of male, (d, e) – male head, (f) – female head, (g) – vulva region, (h) – cloaca region, (i) – male tail, (j) – female tail.

Описание. Морфологическая характеристика промеренных особей приведена в табл. 3.

Самцы. Передний конец тела сильно сужен. Ширина области губ в два раза меньше диаметра тела в области заднего конца фаринкса. Кутикула кольчатая, без боковых полей и ареоляций. Соматические щетинки тонкие и длинные. Особенно они многочисленны в области фаринкса и на хвосте. Их длина 12–16 мкм. Губы низкие, область губ не обособлена от остального тела. Внутренние и внешние губные сенсиллы форме папилл. Четыре головных сенсиллы в форме тонких щетинок длиной 10–13 мкм. У особей с мальдивских островов обнаружены субцефалические щетинки длиной 12–14 мкм. Фовеи амфид в форме петли диаметром 7–9 мкм (40–50% диаметра тела на данном уровне) и расположены на расстоянии 6–10 мкм от переднего конца тела. Хейлостомат маленькая с нежными продольными ребрами. Фарингостомат узкая; ее стенки очень слабо ку-

тикулизованы. В переднем отделе фарингостоматы расположены 3 мелких зубчика: один – дорсальный и два субвентральных. Фаринкс мускулистый, сравнительно короткий, с хорошо выраженным базальным бульбусом длиной 26–30 мкм. Внутренняя выстилка просвета бульбуса сильно кутикулизована. Кардий узкий, мускулистый.

Семенник один, прямой, расположен с левой стороны от кишки. Спиккулы парные, сильно изогнуты, с хорошо выраженными рукоятками. Длина спиккул 40–52 мкм, что в 1.3–1.8 раза больше диаметра тела в области клоаки. Рулек один, в форме узкой пластинки длиной 15–20 мкм. Преклоакальные супплементы отсутствуют. Хвост удлинненно-конический, слабо изогнут. Каудальные щетинки длинные. Каудальные железы хорошо выражены. Спиннерета в форме короткой трубочки. Кончик хвоста лишен кольчатости.

Таблица 3. Морфометрическая характеристика *Spirinia laevioidea* Gerlach, 1963

Table 3. Morphometric characteristic of *Spirinia laevioidea* Gerlach, 1963

Признак Characters	Мальдивские острова Maldiven islands [Gerlach, 1963]		Коралловые рифы во Вьетнаме (оригинал) Coral reefs in Vietnam (original)			
	2♂♂	1♀	10 ♂♂		10 ♀♀	
			min–max	среднее	min–max	среднее
<i>L</i> , мкм	1348, 1367	1492	1324–1418	1374	1380–1495	1440
<i>a</i>	32, 27	24	29–35	33	23–26	24
<i>b</i>	13.5, 14.0	14.2	12.4–14.2	13.0	12.4–14.1	132
<i>c</i>	11.8, 13.9	11.5	12.4–13.6	13.0	12.5–13.9	12.9
<i>c'</i>	4.0, 3.3	3.8	3.2–3.8	3.5	3.4–4.3	3.9
<i>V</i> , %	–	43	–	–	45.0–47.9	46.7
Ширина области губ, мкм	16, 15	19	15–17	16	14–17	16
Длина головных щетинок, мкм	12	12	10–13	12	10–12	11
Длина фаринкса, мкм	100, 98	105	99–109	105	104–112	109
Длина от конца фаринкса до вульвы, мкм	–	535	–	–	510–600	564
Расстояние от вульвы до ануса, мкм	–	722	–	–	632–690	654
Расстояние от конца фаринкса до клоаки, мкм	1134, 1170	–	1097–1207	1163	–	–
Длина хвоста, мкм	114, 99	130	97–111	106	104–119	112
Ширина тела в его среднем отделе, мкм	42, 50	63	39–40	44	56–65	60
Ширина тела в области ануса или клоаки, мкм	28, 30	34	29–32	31	27–33	29
Длина спикул (по дуге), мкм	42, 52	–	40–44	42	–	–
Длина рулька, мкм	15, 19	–	19–22	20	–	–

Самки. По общей морфологии подобны самцам. Строение кутикулы и переднего конца тела как у самцов. Передний конец тела сужен. Кутикула кольчатая, без боковых полей и ареоляций. Соматические щетинки тонкие, длиной 12–16 мкм и особенно многочисленные в области фаринкса и на хвосте. Губы низкие.

Область губ не обособлена от остального тела. Внутренние и внешние губные сенсиллы в форме папилл. Четыре головные сенсиллы в форме щетинок длиной 10–12 мкм. У самок с Мальдивских островов имеются субцефалические щетинки длиной 12–14 мкм. Фовеи амфидов в форме толстой спирали в один виток,

диаметром 6–8 мкм (38–46% диаметра тела на данном уровне). Хейлостома маленькая, с нежными продольными ребрами. Фарингостома узкая, вооружена одним дорсальным и двумя субвентральными мелкими зубчиками. Фаринкс мускулистый, с хорошо выраженным бульбусом длиной 25–31 мкм. Внутренняя выстилка просвета бульбуса сильно кутикулизована. Кардий маленький, мускулистый. Длина ректума равна или чуть меньше диаметра тела в области ануса.

Яичники парные, с загибами и оба расположены слева от кишки. Вульва в форме продольной щели и расположена перед серединой тела (преэкваториальная). Вагина короткая, с тонкими стенками. Матки сравнительно крупные, содержат многочисленные сперматозоиды и одно-два яйца размером 54–

70×37–43 мкм. Хвост удлинённо-конический, слегка изогнут вентрально. Каудальные железы хорошо развиты. Спиннерета в форме короткой трубочки. Терminus хвоста лишен кольчатости.

Морфологические замечания. Особи с атолла Мальдивских островов и с коралловых рифов во Вьетнаме по всем морфологическим признакам очень близки. Имеются только два различия. У самок и самцов с атолла Мальдивских островов имеются субцефалические щетинки, отсутствующие у особей с коралловых рифов во Вьетнаме (табл. 3). И вульва у самки с атолла Мальдивских островов расположена ближе к переднему концу тела ($V = 43\%$), чем у самок с коралловых рифов во Вьетнаме ($V = 45.0\text{--}47.9\%$) (табл. 3).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Владимиру Анатольевичу Гусакову (ИБВВ им. И.Д. Папанина РАН) за сделанные микрофотографии нематод.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ № 121051100109–1 и поддержана Вьетнамской Академией наук и технологий (финансовый код QTRUO1.11/21–22).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Crites J.L. Some free-living marine nematodes from the Sand Beaches of Piver's Island, North Carolina // *Journal of Elisha Mitchell scientific Society*. 1961. Vol. 77. P. 75–80.
- Gagarin V.G. An annotated checklist of free-living nematodes from mangrove thickets of Vietnam // *Zootaxa*. 2018. Vol. 4403 (2). P. 261–288.
- Gagarin V.G. *Microilaimus capitatus* sp. n. and *Dichromadora simplex* Timm, 1961 (Nematoda, Chromadorae) from the coast of Vietnam // *Zootaxa*. 2020. Vol. 4732 (2). P. 323–331.
- Gerlach S.A. Freilebende Meeresnematoden vor de Maldiven. II // *Kieler Meeresforschungen*. 1963. Bd. 19. H. 1. S. 67–103.
- Maria T.F., Smol N., Esteves A.M. Two new species of *Metachromadora* (Nematoda, Desmodoridae) from Guanabara Bay, Fio de Janeiro. Brazil. and a revised dichotomous key to the genus // *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2014. Vol. 14. № 1. P. 105–114.
- Nguyen Dinh Tu, Gagarin V.G. Free-living nematodes from mangrove forest in the Yen River Estuary (Vietnam) // *Inland Water Biology*. 2017. Vol. 10. P. 266–274.
- Nguyen Dinh Tu, Smol Nic, Vangelsen An, Nguyen Vu Thanh. Six new species of the genus *Onyx* Cobb, 1991 (Nematoda, Desmodorida) from coastal areas in Vietnam // *Russian Journal of Nematology*. 2011. Vol. 19. P. 1–20.
- Nguyen Vu Thanh, Nguyen Thanh Hien, Gagarin V.G. Two new nematode species of the family Diplopeltidae Filipjev, 1918 (Nematoda, Araeolaimida) from coast of Vietnam // *Journal of Biology (Hanoi)*. 2012. Vol. 34(1). P. 1–5.
- Seinhorst J.V. A rapid method for the transfer of nematodes from fixative to anhydrous glycerin // *Nematologica*. 1959. Vol. 4. P. 67–69.
- Tchesunov A.V., Nguyen Vu Thanh, Nguyen Thanh Tu. A review of the genus *Lithium* Cobb, 1920 (Nematoda, Enopliida, Oxystominidae) with descriptions of four new species from two contrasting habitats // *Zootaxa*. 2014. Vol. 3872 (1). P. 57–76.

REFERENCES

- Crites J.L. Some free-living marine nematodes from the Sand Beaches of Piver's Island, North Carolina. *Journal of Elisha Mitchell scientific Society*, 1961, vol. 77, pp. 75–80.
- Gagarin V.G. An annotated checklist of free-living nematodes from mangrove thickets of Vietnam. *Zootaxa*, 2018, vol. 4403 (2), pp. 261–288.
- Gagarin V.G. *Microilaimus capitatus* sp. n. and *Dichromadora simplex* Timm, 1961 (Nematoda, Chromadorae) from the coast of Vietnam. *Zootaxa*, 2020, vol. 4732 (2), pp. 323–331.
- Gerlach S.A. Freilebende Meeresnematoden vor de Maldiven. II. Kieler. Meeresforschungen, 1963, bd. 19, h. 1, pp. 67–103.

- Maria T.F., Smol N., Esteves A.M. Two new species of *Metachromadora* (Nematoda, Desmodoridae) from Guanabara Bay, Fio de Janeiro. Brazil. and a revised dichotomous key to the genus. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2014, vol. 14, no. 1, pp. 105–114.
- Nguyen Dinh Tu, Gagarin V.G. Free-living nematodes from mangrove forest in the Yen River Estuary (Vietnam). *Inland Water Biology*, 2017, vol. 10, pp. 266–274.
- Nguyen Dinh Tu, Smol Nic, Vangelsen An, Nguyen Vu Thanh. Six new species of the genus *Onyx* Cobb, 1991 (Nematoda, Desmodorida) from coastal areas in Vietnam. *Russian Journal of Nematology*, 2011, vol. 19, pp. 1–20.
- Nguyen Vu Thanh, Nguyen Thanh Hien, Gagarin V.G. Two new nematode species of the family Diplopeltidae Filipjev, 1918 (Nematoda, Araeolaimida) from coast of Vietnam. *Journal of Biology (Hanoi)*, 2012, vol. 34(1), pp. 1–5.
- Seinhorst J.V. A rapid method for the transfer of nematodes from fixative to anhydrous glycerin. *Nematologica*, 1959, vol. 4, pp. 67–69.
- Tchesunov A.V., Nguyen Vu Thanh, Nguyen Thanh Tu. A review of the genus *Lithium* Cobb, 1920 (Nematoda, Enopliida, Oxystominidae) with descriptions of four new species from two contrasting habitats. *Zootaxa*, 2014, vol. 3872, no. 1, pp. 57–76.

**METACHROMADORA (BRADYLAIMUS) TENUIS SP. N. AND SPIRINIA LAEVIODES
GERLACH, 1963 (NEMATODA, DESMODORIDA)
FROM CORAL REEFS IN VIETNAM**

V. G. Gagarin^{1,*}, Nguyen Dinh Tu²

¹ Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
152742 Borok, Russia, e-mail: *gagarin@ibiw.ru

² Institute of Ecology and Biological Resources, Vietnam Academy of Sciences and Technology, Hanoi, Vietnam
Revised 12.05.2023

Two new nematode species of the family Desmodoridae Filipjev, 1922, found in coral reefs in Vietnam, are described and illustrated. *Metachromadora (Bradylaimus) tenuis* sp. n. in body size and absence of precloacal supplements in males is close to *M. (B.) asupplementa* [Crites, 1961] and *M. (B.) suecica* (Allgen, 1929). It differs from both species by the comparatively thinner body, comparatively shorter tail, presence of bipartite basal bulb of pharynx and shorter spicules and gubernaculum [Crites, 1961]. The table of chief of morphological characters of males 12 valid species of the genus *Metachromadora (Bradylaimus)* is given. *Spirinia laevioidea* Gerlach, 1963 was described from one female and two males from atoll in the Maldives. The description was short and incomplete. Since we had a lot of material available, it was decided to re-write and reillustrate this species.

Keywords: Vietnam, coral reefs, free-living nematodes, new species

АССОЦИАЦИИ ГРИБОВ И НЕМАТОД В ЧЕРНОМ МОРЕ

Н. И. Копытина^{1,*}, Н. Г. Сергеева²

¹ Институт биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина РАН

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: * kopytina_n@mail.ru

² Федеральный исследовательский центр Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН, 299011 г. Севастополь, просп. Нахимова, 2

Поступила в редакцию 5.05.2023

Впервые в Черном море обнаружены и изучены антагонистические взаимоотношения в ассоциациях микроскопических грибов и свободноживущих нематод: грибы и микотрофные нематоды; грибы-нематофаги и нематоды. Выявлено, что микотрофные нематоды в лабораторных условиях сохраняют жизнеспособность от 1.5 до 9 месяцев в присутствии 22 видов микромицетов из 20 родов, 11 семейств, 8 порядков, 5 классов отдела Ascomycota. В грунте, в составе ассоциаций обнаружено 5 видов грибов, на плавнике – 21. В эксперименте показано, что плодовые тела *Corollospora maritima*, *C. trifurcata*, *Halosphaeriopsis mediosetigera* со спорами могут служить единственным источником пищи для нематод *Viscosia minor*, *Oncholaimus* sp., *Monhystera* sp. Эпи- и эндобионтные грибы были обнаружены в процессе микроскопического анализа нематод после их фиксации, поэтому установить точную таксономическую принадлежность грибов было невозможно. Нематода *Anticoma pontica* из обрастаний подземного канала в горе Таврос (бухта Балаклава, г. Севастополь) была поражена грибом-эктопаразитом, сходным с *Drechmeria* sp. (отдел Ascomycota). Нематода *Axonolaimus setosus* из грунта на шельфе западного Крыма с глубины 83.5 м, по-видимому, была инфицирована грибоподобным (fungal-like) организмом из отдела Oomycota. Особи *A. setosus* с гифами грибов во внутренней полости и на кутикуле (Fungi sp.) обнаружены в районе пролива Босфор на глубине 250 м (сероводородная зона). Состояние морфоанатомических структур червей свидетельствует о том, что они были поражены грибами прижизненно.

Ключевые слова: микотрофные нематоды, морские грибы, нематофаги, древесный плавник, донные отложения.

DOI: 10.47021/0320-3557-2023-36-46

ВВЕДЕНИЕ

Грибы и свободноживущие нематоды – одни из самых распространенных организмов в морских и наземных экосистемах, которые играют ведущую роль в пищевых цепях и круговороте органических веществ. Взаимодействия организмов в ассоциациях могут быть антагонистическими и мутуалистическими. Микотрофные нематоды и грибы-нематофаги – антагонисты, поэтому способны изменять таксономический состав сообществ и значительно влиять на численность организмов в них. На официальном сайте, отображающем вопросы систематики и таксономического разнообразия морских грибов, на 15.07.2022 г. зарегистрировано 1857 видов [About Marine Fungi]. Свободноживущие нематоды (тип Nematoda) являются важным компонентом пресноводных, эстуарных и морских донных экосистем. Мицелиальные грибы известны в Черном море вплоть до максимальных глубин сероводородной зоны в виде скоплений гиф (прямое микроскопирование), а также выделены методом культивирования [Сергеева, Заика, 1999 (Sergeeva, Zaika, 1999); Зайцев и др., 2008 (Zaitsev et al., 2008); Sergeeva, Kopytina, 2014]. Эндопаразитические и эктопаразитические формы, заражающие мейофауну – не редкость, но, к сожалению, эта микобиота мало исследо-

вана, что вызывает затруднение в ее идентификации, также эти наблюдения являются попутными. Обычно пробы мейобентоса после отбора сразу фиксируются, поэтому выделить грибы уже неосуществимо. Можно только предполагать эндопаразитизм, если грибы заполняют не кишечник, а полость тела и обнаруживается прободение покровов организма с выходом гиф гриба наружу. Грибы регистрируются в теле нематод, остракод и простейших, в частности мягкораковинных фораминифер [Сергеева, Аникеева, 2018 (Sergeeva, Anikeeva, 2018)]. У некоторых морских и почвенных нематод есть симбионты: бактерии и грибы, как на внешней кутикуле, так и внутри тела [Hsueh et al., 2017].

Взаимоотношения грибов и нематод сводятся к следующим типам: нематоды, питающиеся грибами (микотрофные, fungal-feeding nematodes); грибы, которые охотятся или на них паразитируют (нематофаги, nematophagous fungi); нематоды, как переносчики грибковых спор (nematodes acting as vectors for fungal spores) [Bhadury et al., 2009].

Микотрофные нематоды выявлены в морских бентических экосистемах и местах активной деградации лигниноцеллюлозного материала [Meyers, Hopper, 1966, 1967].

Известно приблизительно 700 видов грибов-нематофагов, питающихся живыми нематодами и их яйцами [Jiang et al., 2016], из них >50 видов в водной среде [Hyde et al., 2014]. Грибы-хищники относятся к разным таксономическим отделам – Chytridiomycota, Zygomycota, Ascomycota, Basidiomycota и грибоподобным организмам (fungal-like) – Oomycota. Некоторые виды являются облигатными паразитами нематод. Грибы-нематофаги, ловящие нематод (nematode-trapping fungi), известны во всем мире, во всех типах климата, в наземных, пресноводных и морских средах обитания [Bhadury et al., 2009; Swe et al., 2009; Bhadury et al., 2011; Hyde et al., 2014]. Хищничество для грибов, в основном сапротитных форм, служит дополнительным источником азота и липидов. Улавливающие устройства грибов позволяют захватывать и вызывать гибель нематод и других мелких беспозвоночных животных [Yu et al., 2014]. Нематофагов подразделяют на четыре группы (иногда пять) по способу охоты: 1) грибы, отлавливающие животных с помощью липких (адгезивных) или механических гифальных ловушек; 2) облигатные грибы-эндопаразиты (заражают спорами, которые прорастают в теле животного); 3) условно-патогенные сапротрофные грибы, проникающие в цисты нематод или самку кончиками гиф; 4) токсинообразующие грибы (обездвиживают нематод до вторжения) [Hyde et al., 2014; Zhang et al., 2020]; 5) грибы, имеющие специальные устройства для нападения на животное [Soares et al., 2018]. В солоноватой воде первым обнаружен нематофаг *Arthrobotrys dactyloides* Drechsler 1937 [Johnson, Autery, 1961]. Микромицет, *Arthrobotry oligospora* Fresen. 1850, обитающий и в морской среде [Jones et al., 2015], с помощью обонятельной мимикрии заманивает нематод, вырабатывая соединения с запахами пищевых объектов и половых феромонов нематод (аскарозидов). Соединение, метил-3-метил-2-бутеноат, вызывает сильное половое и стадийное влечение у нескольких видов *Caenorhabditis*, но препятствует их спариванию. Выделяемые грибом вещества привлекают виды нематод *Caenorhabditis elegans* Maupas, 1900, *Pristionchus pacificus* Sommer,

Carta, Kim et Sternberg, 1996, *Panagrellus redivivus* (Linnaeus, 1767) Goodey, 1945 и *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner et Buhrer, 1934) Nickle, 1970 [Hsueh et al., 2017]. Гриб проникает в нематоду и переваривает ее содержимое, что приводит к образованию грибковой биомассы внутри, а затем и снаружи нематод [Zhang et al., 2020]. С другой стороны, нематоды сами вырабатывают аскарозиды, на которые реагируют грибы, начиная формировать ловушки, но только в условиях недостатка питательных веществ. Исследования показывают, что грибы-хищники “подслушивают” химическую коммуникацию между их многоклеточными жертвами для регулирования ловчего морфогенеза [Hsueh et al., 2013].

Грибоподобные организмы (fungal-like) *Pythium monospermum* Pringsh. 1858, *P. aphanidermatum* (Edson) Fitzp. 1923 и *Phytophthora palmivora* (E.J. Butler) E.J. Butler 1919 (отдел Oomycota) способны уничтожать некоторые виды нематод. Съеденные зооспоры не перевариваются, а прорастают в теле животного. Зооспорангии образуются вне тела нематоды, в результате слияния антеридия и оогония. Есть мнение, что в природе оомицеты часто являются эндопаразитами свободноживущих нематод [Tzean, Estey, 1981].

Нематофаги перспективны в борьбе с червями, поэтому много работ посвящено таксономии, филогении, биологии, экологии этих грибов [Rubner, 1996; White et al., 2003; Hyde et al., 2014]. Исследования эндопаразитических нематофагов, и грибов, образующих ловушки, проведены в растениеводстве и животноводстве [Cruz et al., 2011; Haraguchi, Yoshiga, 2020; Zhang et al., 2020; Wan et al., 2021; Al-Ani et al., 2022].

Во время изучения культур грибов в лаборатории, а также в процессе обработки фиксированных проб мейобентоса, было замечено совместное присутствие этих организмов в пробах. В Черном море ранее не сообщалось об обнаружении данных ассоциаций.

Цель настоящей работы. Обобщить собственные данные исследований о взаимодействии грибов и нематод, полученных в лабораторных и природных условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование микроскопических грибов (микромицеты) проводили в северо-западной части Черного моря и побережья полуострова Крым. В пробах донных отложений и древесного плавника, выращенных в течение 2001–2020 гг. в лабораторных условиях [Копытина, 2005, 2006, 2018 (Копытина, 2005, 2006, 2018);

Копытина, Тарасюк, 2010 (Копытина, Tarasyuk, 2010); Копытина, Vocharova, 2022], часто отмечали присутствие беспозвоночных животных: инфузорий, клещей, нематод, гарпактицид. Методика выделения грибов из природной среды (вода, донные отложения, створки моллюсков) на целлюлозосодержащие субстраты-

“приманки” (фильтровальная бумага, опилки лиственных пород деревьев) отражена в работах перечисленных выше. Для выяснения ориентировочной частоты встречаемости нематод в ассоциациях с грибами проанализированы 175 образцов донных отложений и 120 проб плавника (5–15 фрагментов древесины, взятых в одном районе супралиторальной зоны моря). Рассчитана частота встречаемости видов грибов в пробах донных отложений и плавника, а также процент встречаемости нематод в них.

Грибы идентифицировали по “морфолого-культуральным признакам”, следуя работам J. Kohlmeyer, E. Kohlmeyer [1979], S.S. Tzean et al. [1981], J.F. White, et al. [2003]. Валидные названия и таксономическая принадлежность грибов соответствуют электронной международной базе данных Index Fungorum [Index Fungorum].

В эксперименте по питанию нематод грибами использовали плодовые тела грибов *Corollospora maritima*, *C. trifurcata* и *Halosphaeriopsis mediosetigera* без мицелия. Виды грибов выбраны как наиболее распространенные на плавнике в Черном море.

В чашку Петри помещали 30 плодовых тел грибов рода *Corollospora*, формирующиеся на зернах песка (внешне трудно идентифицировать плодовые тела рода из-за аналогичного морфологического строения) и 15 перитециев *Halosphaeriopsis mediosetigera* снятых с древесины, их трижды промывали в стерильной морской воде и помещали в стерильные чашки Петри с водой. Плодовые тела отбирали из проб песка и плавника, выращиваемых для изучения видового состава грибов на этих субстратах. Нематод извлекали из проб плавника, обмывали стерильной морской водой, затем помещали в чашки с плодовыми телами гри-

бов. Нематоды взяты с древесины, потому что грибы из донных отложений выделяли на целлюлозосодержащие субстраты. Эксперимент проводили в двукратной повторности, контролем служила стерильная морская вода с червями, в каждую чашку помещали по 10 червей. Длительность опыта 2 мес, чашки экспонировали в термостате при температуре 18°C, в течение экспозиции не вносили новые источники пищи. Идентификация нематод проведена после окончания опыта.

В пробах мейобентоса обнаружены свободноживущие нематоды, с признаками инфицирования грибами. Донные осадки для изучения мейобентоса отбирали на различных глубинах во всех регионах Черного моря. На небольших глубинах водолаз вырезал колонки грунта трубкой диаметром 50 мм, а на глубоководных станциях для отбора донных осадков использовали дночерпатели различных конструкций. Полученные образцы грунта промывали через серию сит, верхнее имело диаметр ячеей 1 мм, нижнее – 63 мкм, затем сконцентрированный на ситах осадок, фиксировали 75° спиртом. Перед микроскопическим анализом фиксированную пробу окрашивали Бенгальской розой для выявления живых и мертвых организмов *in situ* [Grego et al., 2013] определяли их до уровня крупного таксона под бинокулярным микроскопом в камере Богорова и просчитывали. Для детального морфоанатомического изучения под микроскопами CX41 и Nikon подготавливали временные препараты (глицериновые), при необходимости, постоянные глицерин-желатиновые препараты. Идентификацию нематод проводили, используя работы [Платонова, 1968 (Platonova, 1968)] и база данных “Nemys” [Deprez T. et al. 2007].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Грибы – микотрофные нематоды. Ассоциации грибов и нематод выявили в 13.4% культивируемых образцов донных отложений (преимущественно в заиленном песке и сером иле), а на плавнике в 33.3% проб. Микромицеты были представлены 22 видами из 20 родов, 11 семейств, 8 порядков, 5 классов из отдела Ascomycota. По количеству видов в видовом составе грибов доминировали представители семейства Halosphaeriaceae (9) (см. таблицу).

В составе ассоциаций, выявленных в донных отложениях, присутствовали виды грибов *C. maritima*, *C. trifurcata*, *Cumulospora marina*, *Penicillium* spp. и *Halosphaeriopsis mediosetigera*. Вид *H. mediosetigera* был представлен конидиальной стадией (анаморфа) – *Trichocladium achrasporum* (Meyers &

R.T. Moore) M. Dixon 1968. Частота встречаемости нематод с различными видами грибов изменялась от 4.00 до 8.57% (см. таблицу).

В ассоциациях на плавнике зафиксирован двадцать один вид грибов, частота встречаемости которых изменялась от 1.67 (*Nais inornata*, *Remispora maritima*, *Zalerion maritima*) до 20.83% (*Corollospora maritima*). Микромицеты *C. maritima*, *C. trifurcata*, *H. mediosetigera* – доминируют на целлюлозосодержащих субстратах в Черном море (встречаемость – 48.33–50.00%). Эти виды также преобладали в ассоциациях – 16.67–20.83%, практически в каждой второй или третьей пробе, в которых они присутствовали, обнаруживали нематод. В Черном море данные виды грибов на плавнике встречаются совместно от 27.22 (*C. trifurcata* и

H. mediosetigera) до 52.56% (*C. maritima* и *C. trifurcata*) (неопубликованные данные). Относительно редкие в Черном море виды грибов (*Lulworthia* sp., *Cumulospora marina*, *Cirrenalia basiminuta*, *Clavariopsis bulbosa*) также были выявлены с нематодами в каждой второй или третьей пробе, где они развивались. В данной работе 19 видов микромицетов

впервые указаны в подобных ассоциациях (виды без *).

В наших исследованиях в донных отложениях и на древесном плавнике обитали микотрофные нематоды, они сохраняли жизнеспособность от полутора до девяти месяцев (до уничтожения пробы). Нематод, пораженных мицелием грибов, в пробах не обнаружено.

Видовой состав грибов в ассоциациях с микотрофными нематодами (лабораторные исследования)

Species composition of fungi in associations with mycotrophic nematodes (laboratory studies)

Вид гриба Species of fungi	Частота встречаемости нематод с грибами в донных отложениях, % Frequency of occurrence of nematodes with fungi in bottom sediments, %	Частота встречаемости видов грибов в донных отложениях, % Frequency of occurrence of micromycetes in bottom sediments, %	Частота встречаемости нематод с грибами на древесном плавнике, % Frequency of occurrence of nematodes with fungi in driftwood, %	Частота встречаемости грибов на древесном плавнике Frequency of occurrence of micromycetes in driftwood, %
<i>Alternaria tenuissima</i> (Kunze) Wiltshire 1933	0.00	11.43	8.33	26.67
<i>Ceriosporopsis halima</i> Linder 1944	0.00	0.00	10.00	44.17
<i>Cirrenalia basiminuta</i> Raghuk. & Zainal 1988	0.00	8.57	13.33	29.17
<i>C. macrocephala</i> (Kohlm.) Meyers & R.T. Moore 1960	0.00	11.43	5.83	33.33
<i>Clavariopsis bulbosa</i> Anastasiou 1962	0.00	0.00	2.50	5.00
<i>Corlospora maritima</i> Werderm. 1922	8.57	14.29	20.83	50.00
<i>C. trifurcata</i> (Höhnk) Kohlm. 1962	7.43	9.14	16.67	45.83
<i>Cumulospora marina</i> Schmidt 1985	2.86	6.86	6.67	13.33
<i>Dryosphaera navigans</i> Jørg. Koch & E.B.G. Jones 1989	0.00	0.00	2.50	5.83
<i>Halosphaeriopsis mediosetigera</i> * (Cribb & J.W. Cribb) T.W. Johnson 1958	4.00	8.57	16.67	48.33
<i>Halosphaeria appendiculata</i> Linder 1944	0.00	0.00	2.50	14.17
<i>Halenospora varia</i> (Anastasiou) E.B.G. Jones 2009	0.00	10.29	2.50	14.17
<i>Humicola alopallonella</i> Meyers & R.T. Moore 1960	0.00	13.14	3.33	20.83
<i>Leptosphaeria albopunctata</i> (Westend.) Sacc. 1883	0.00	0.00	2.50	10.00
<i>Lulworthia</i> sp.*	0.00	1.14	3.33	8.33
<i>Nais inornata</i> Kohlm. 1962	0.00	0.00	1.67	7.50
<i>Paradendryphiella arenariae</i> * (Nicot) Woudenb. & Crous 2013	0.00	8.57	5.00	23.33
<i>Penicillium</i> spp.	8.00	28.57	12.50	16.67
<i>Piricauda pelagica</i> T. Johnson 1958	0.00	8.57	10.83	49.17
<i>Remispora maritima</i> Linder 1944	0.00	0.00	1.67	8.33
<i>Stachybotrys</i> spp.	0.00	6.86	3.33	16.67
<i>Zalerion maritima</i> (Linder) Anastasiou 1963	0.00	7.43	1.67	14.17

Примечание. “*” – виды грибов, указанные ранее в пищевом рационе морских нематод по [Meyers, Hopper, 1966, 1967].

Note. “*” – the species of fungi indicated previously in the diet of marine nematodes according to [Meyers, Hopper, 1966, 1967].

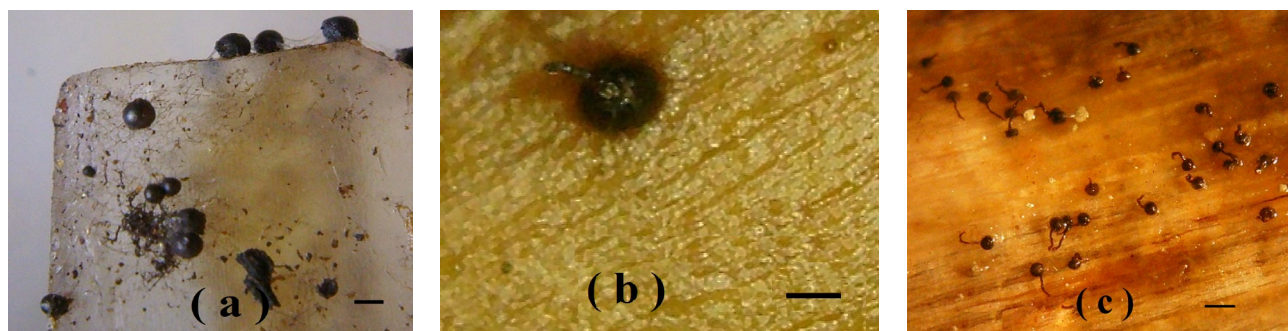


Рис. 1. Плодовые тела микромицетов: а – рода *Corollospora*; б – *Halosphaeriopsis mediosetigera*; с – *Ceriosporopsis halima*. Масштабный отрезок 200 мкм, увеличение $\times 10$.

Fig. 1. Askocarps of micromycetes: а – species *Corollospora*; б – *Halosphaeriopsis mediosetigera*; с – *Ceriosporopsis halima*. Scale segment 200 μm , magnification $\times 10$.

В эксперименте, длившемся два месяца, нематодам в качестве единственного источника пищи предлагали плодовые тела со спорами *C. maritima*, *C. trifurcata*, *H. mediosetigera*. К концу эксперимента все плодовые тела были разрушены, в воде не обнаружены споры и фрагменты мицелия грибов, количество червей уменьшилось до 8 и 9, они были активны, что свидетельствует о питании нематод спорами грибов. В контрольном варианте число нематод уменьшилось до 3 особей. В ассоциациях присутствовали нематоды *Viscosia minor* Filipjev, 1918, *Oncholaimus* sp., *Monhystera* sp.

Грибы-нематофаги – нематоды. Эпи- и эндобионтные грибы были обнаружены в процессе микроскопического анализа нематод после их фиксации и изготовления постоянных микроскопических препаратов, поэтому установить их точную таксономическую принадлежность было невозможно. Состояние морфо-анатомических структур червей свидетельствует о том, что они были поражены грибами прижизненно.

Авторами высказано лишь предположение о таксономической принадлежности мик-

ромицетов. Нематода *Anticoma pontica* Filipjev 1918, найденная в биообрастаниях подземного канала в горе Таврос (бухта Балаклава, г. Севастополь), была поражена грибом-эктопаразитом похожим на *Drechmeria* sp. (отдел Ascomycota) (рис. 1а–с). Нематода *Axonolaimus setosus* Filipjev 1918 из донных отложений на шельфе западного Крыма с глубины 83.5 м, по-видимому, была инфицирована грибоподобным (fungal-like) организмом из отдела Оомycota. Данное предположение основано на том, что из тела червя выросли гифы, на которых образовался зооспорангий, состоящий из антеридия и оогония (мужской и женский половые органы) (рис. 1d). Особи *A. setosus* с гифами грибов (*Fungi* sp.) во внутренней полости и на кутикуле обнаружены в районе пролива Босфор на глубине 250 м (сероводородная зона) (рис. 1e, f). Со временем гриб-эндобионт приводит хозяина к гибели, но, возможно, нематоды *Anticoma pontica* и *Axonolaimus setosus* способны жить с паразитами (симбионтами?) внутри и на поверхности длительное время.

ОБСУЖДЕНИЕ

Факты, изложенные в работе, подтверждены литературными данными. Известно, что морские грибы *Paradendryphiella arenaria* (= *Dendryphiella arenaria*) и *Halosphaeriopsis mediosetigera* поддерживают развитие нематод *Aphelenchoides* spp. в ризосфере морской травы *Thalassia*. Целлюлозные маты, инфицированные этими видами грибов, были помещены в природную среду, а самки нематоды *Metoncholaimus scissus* Wieser and Horner, 1967, с яйцами в половых путях, активно их заселяли, но в донных отложениях рядом с экспериментальным полигоном наблюдали пропорциональное соотношение полов в сообществе червей [Meyers, Horner, 1966, 1967]. Установлено, что лигнофильные грибы *Lindra*

thalassiae Orpurt, Meyers, Boral & Simms 1964, *Lulworthia* sp., *Halosphaeriopsis mediosetigera*, *Hormodendron* sp., *Cephalosporium* sp. и *Paradendryphiella arenariae* являются эффективной приманкой для привлечения и развития популяций нематод из родов *Viscosia*, *Metoncholaimus*, *Oncholaimus*, *Symplocostoma*, *Prochromadorella*, *Chromadora*, *Leptolaimus*, *Acanthonchus*, *Monhystera*, *Diplolaimella* и *Araeolaimus*. Авторы сделали вывод, что мицелий грибов можно использовать для культивирования всеядных и микотрофных нематод. Возможно, грибные метаболиты стимулируют развитие других ассоциированных микроорганизмов, таких как бактерии, диатомовые водоросли, инфузории, простейшие, которые также

являются пищей нематод [Meyers, Hopper, 1967]. Нематоды *Viscosia minor*, *Oncholaimus* sp., *Monhystera* sp. широко распространены в северо-западной части Черного моря, обита-

ют в перифитоне каменистых субстратов, на макрофитах, песке, песчано-ракушечном грунте, дружах моллюсков [Воробьева и др., 2019 (Vorobieva et al., 2019)].

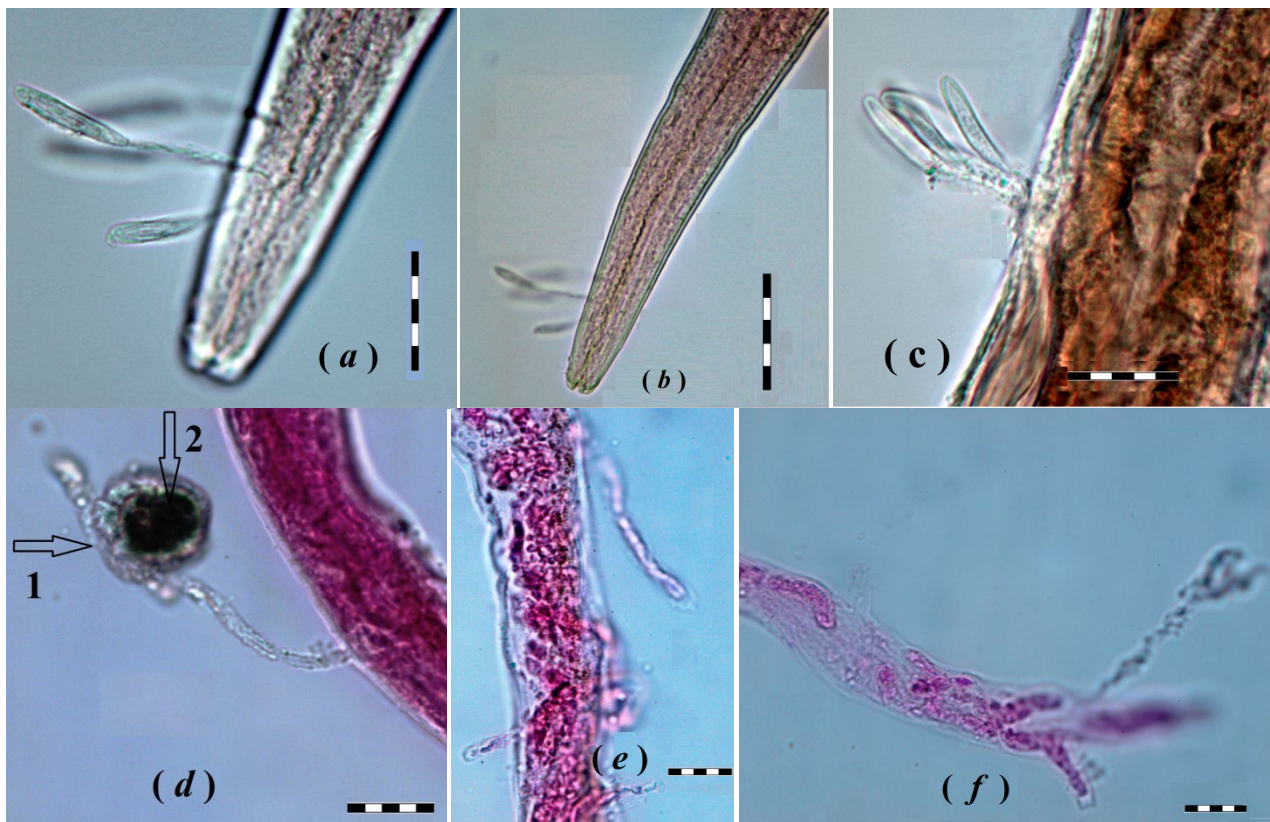


Рис. 2. а–с – нематода *Anticoma pontica* (искусственный подземный канал в горе Таврос (б. Балаклава), инфицированная грибом *Drechmeria* sp. (?); а–б – головной конец, с – срединная часть тела; d – нематода *Axonolaimus setosus* (донные отложения шельфа западного Крыма), из тела выросли: 1 – антеридий (мужской половой орган), 2 – оогоний (женский гаметангий) грибоподобного организма-эндопаразита из отдела Oomycota, образующие зооспорангии; e–f – гифы грибов *Fungi* sp., выступающие из тела зараженной нематоды *A. setosus* из донных отложений сероводородной зоны Босфорского района на глубине 250 м, *Fungi* sp.; Масштабные отрезки 20 мкм.

Fig. 2. a–c – the nematode *Anticoma pontica* (artificial underground canal in Mount Tavros (Balaklava Bay) infected with the fungus *Drechmeria* sp. (?); a–b – the head end, c – the middle part of the body; d – the nematode *Axonolaimus setosus* (bottom sediments on the shelf of the west Crimea), from the body grew out: 1 – antheridium (male sexual organ), 2 – oogonium (female gametangium) of fungal-like endoparasite organism from the division Oomycota, zoospore-forming; e–f – hyphae of the fungi *Fungi* sp. protruding from the body of the infected nematode *A. setosus* from the bottom sediments of the hydrogen sulfide zone of the Bosphorus region at a depth of 250 m, *Fungi* sp.; Scale segment 20 μ m.

Других данных по морским микотрофным нематодам и видам грибов, которые служат им пищей, авторы не нашли. В наших пробах грунта и плавника развивались не только грибы, поэтому нематоды сохраняли жизнеспособность длительное время (размножались или нет, не утверждаем, вспышки численности не наблюдали).

Нематода *Caenorhabditis elegans* служит моделью для изучения генетики старения, животные дикого типа в лаборатории живут в среднем 18 сут, но идентифицированы мутации, которые увеличивают продолжительность жизни в шесть раз [Hertweck et al., 2003].

Хищная нематода *Mononchus* живет ~18 нед [Языкова, 2011 (Yazykova, 2011)]. Также известно, что у разных видов нематод максимальная продолжительность жизни варьируется более чем в 1000 раз: от трех сут у свободноживущих взрослых червей *Rhabdias bufonis* (Schrunk, 1788) Stiles & Hassall 1905 до 15 лет у филяриатозного паразита *Loa loa* (паразитирует в глазах) [Gems, 2000].

Экзоскелет нематоды обеспечивает защиту от негативных влияний окружающей среды и патогенов. Гриб должен распознать хозяина и приклеиться к его кутикуле. Генетические, ультраструктурные и гистохимические

исследования выявили внеклеточные гидролитические ферменты грибов: хитиназы, коллагеназы и протеазы, которые помогают проникнуть в кутикулу нематоды [Zhang et al., 2020]. Обычно, грибы на кутикуле нематод прорастают около ротовой полости, в области головы и вблизи вульвы [Jansson, 1994], подобная локализация грибных структур отмечена на нематод *Anticoma pontica* (рис. 2a–b).

Нематофаги наиболее представлены в следующих родах (в скобках указаны коли-

чество видов, известных в морских местах обитания [по Jones et al., 2015]: *Purpureocillium* (1), *Pochonia*, *Hirsutella*, *Nematophthora*, *Arthrobotrys* (13 видов), *Fusarium* (4), *Dactylellina* (3) [Jiang et al., 2016], *Exophiala* (2) [Bhadury et al., 2009]. В настоящее время в Черном море известны представители родов *Exophiala* (неопубликованные данные авторов) и *Fusarium* [Копытина, Боcharova, 2022].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые для Черного моря сообщается об обнаружении ассоциаций грибов и нематод в донных отложениях, на древесном плавнике и перифитоне. Выявлено, что микотрофные нематоды сохраняют жизнеспособность от 1.5 до 9 мес в присутствии 22 видов грибов из 20 родов, 11 семейств, 8 порядков, 5 классов, отдела Ascomycota. В донных отложениях в состав ассоциаций входили 5 видов грибов, на древесном плавнике – 21. Ассоциации грибов и нематод выявили в 13.4% культивируемых образцов донных отложений, а на плавнике – в 33.3% проб. В работе указаны 19 видов микромицетов, которые впервые выявлены в подобных ассоциациях. Показано, что плодовые тела со спорами аскомицетов *Corollospora maritima*, *C. trifurcata*, *Halosphaeriopsis mediosetigera* могут служить единственным источником пищи для нематод *Viscosia minor*, *Oncholaimus* sp., *Monhystera* sp.

Нематоды, пораженные грибами, обнаружены в пробах перифитона и мейобентоса

на разных глубинах. Высказано предположение, что на нематодах обнаружены грибы, схожие по морфологии с *Drechmeria* sp., грибоподобным организмом из отдела Oomycota и неидентифицированным видом Fungi sp. В морских донных отложениях нематоды (и другие бентосные беспозвоночные животные), инфицированные грибами, встречаются часто, но поскольку эти факты расценивались как попутные сведения и не всегда документировались, на данный момент невозможно оценить доли особей каждого таксона, пораженных грибами, к общему количеству проанализированных организмов. Постоянные препараты нематод, инфицированных грибами, находятся в коллекции ФИЦ “Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН”, г. Севастополь.

Необходимость понимания взаимодействия грибов и нематод в каждой ассоциации требует детальных исследований как в водных, так и в их наземных местообитаниях.

Работа выполнена в рамках государственных заданий: ИБВВ РАН “Роль прокариотных и эукариотных микроорганизмов и вирусов в структуре и функционировании водных экосистем” № 121051100102-2 и ФИЦ ИнБЮМ РАН “Фундаментальные исследования популяционной биологии морских животных, их морфологического и генетического разнообразия” № 121040500247-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воробьева Л.В., Кулакова И.И., Бондаренко А.С., Портянко В.В. Контактные зоны Черного моря: мейофауна литоконтуров северо-западного шельфа. Одесса: “Фенікс”, 2019. 196 с.
- Зайцев Ю.П., Поликарпов Г. Г., Егоров В.Н., Гулин С.Б., Копытина Н.И., Курилов А.В., Нестерова Д.А., Нидзвецкая Л.М., Поликарпов И.Г., Стокозов Н.А., Теплинская Н.Г., Теренько Л.М. Биологическое разнообразие оксифионтов (в виде жизнеспособных спор) и анаэробов в донных осадках сероводородной батиали Черного моря // Доповіді Національної Академії наук України. 2008. № 5. С. 168–173.
- Копытина Н.И. Микобиота Хаджибейского лимана // Природничий альманах. Серія: Біологічні науки. 2006. Вып. 8. С. 108–116.
- Копытина Н.И. Распространение грибов рода *Chaetomium* Kze: Fr (Ascomycota) в северо-западной части Черного моря // Микол. и фитопатол. 2005. Т. 39, вып. 5. С. 12–18.
- Копытина Н.И. Морская микобиота заказника “Бухта Казачья” (Крым, Черное море) // Биота и среда заповедных территорий. 2018. № 4. С. 49–68.
- Копытина Н.И., Тарасюк И.В. Микобиота песчаной супралиторали пляжей Одесского залива // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. сер. біол. 2010. № 3 (44). С. 119–122.
- Платонова Т.А. Класс круглые черви – Nematoda Rudolphi, 1808. Определитель фауны Черного и Азовского морей. Ч. I. Киев: Наук. Думка, 1968. С. 111–183.
- Сергеева Н.Г., Аникеева О.В. Мягкораквинные фораминиферы Черного и Азовского морей. Симферополь: ООО “АРИАЛ”, 2018. 156 с. DOI: 10.21072/978-5-907118-84-3.

- Сергеева Н.Г., Заика В.Е. Донные стадии *Krassilnikoviae* в сероводородной зоне Черного моря // Экология моря. 1999. Вып. 48. С. 83–86.
- Языкова И.М. Зоология беспозвоночных: курс лекций. Ростов-на-Дону: Изд-во Южного федерального ун-та, 2011. Ч. 1. 431 с.
- About Marine Fungi. 2023 Режим доступа: <https://marinefungi.org/>.
- Al-Ani L.K.T., Soares F.E de F., Sharma A., de los Santos-Villalobos S., Valdivia-Padilla A.V., Aguilar-Marcelino L. Strategy of Nematophagous Fungi in Determining the Activity of Plant Parasitic Nematodes and Their Prospective Role in Sustainable Agriculture // Front. Fungal Biol. 2022. Vol. 3. Art. 863198. DOI: 10.3389/ffunb.2022.863198.
- Bhadury P., Bik H., Lamshead J.D., Austen M.C., Smerdon G.R., Rogers A.D. Molecular Diversity of Fungal Phylogenotypes Co-Amplified Alongside Nematodes from Coastal and Deep-Sea // PLoS ONE. 2011. Vol. 6. Iss. 10. e26445. DOI: 10.1371/journal.pone.0026445.
- Bhadury P., Bridge P.D., Austen M.C., Bilton D.T., Smerdon G.R. Detection of fungal 18S rRNA sequences in conjunction with marine nematode 18S rRNA amplicons // Aquatic Biology. 2009. Vol. 5. P. 149–155. DOI: 10.3354/ab00145.
- Cruz D.G., Araújo F.B., Molento M.B., DaMatta R.A., Santos C.P. Kinetics of capture and infection of infective larvae of trichostrongylids and free-living nematodes *Panagrellus* sp. by *Duddingtonia flagrans* // Parasitol Res. 2011. № 109. P. 1085–1091. DOI: 10.1007/s00436-011-2350-3.
- Deprez T. et al. 2007. NeMys. <http://www.nemys.ugent.be/>
- Gems D Longevity and ageing in parasitic and free-living nematodes // Biogerontology. 2000. Vol. 1. № 4. P. 289–307. DOI: 10.1023/a:1026546719091
- Grego M., Stachowitsch M., Troch M.D., Riedel B. CellTracker green labelling vs. rose Bengal staining: CTG wins by points in distinguishing living from dead anoxia-impacted copepods and nematodes // Biogeosciences Discussion. 2013. № 10. P. 2857–2887.
- Haraguchi S., Yoshiga T. Potential of the fungal feeding nematode *Aphelenchus avenae* to control fungi and the plant parasitic nematode *Ditylenchus destructor* associated with garlic // Biological Control. 2020. Vol. 143. Art. 104203. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2020.104203.
- Hertweck M., Hoppe T., Baumeister R. C. elegans, a model for aging with high-throughput capacity // Exp Gerontol. 2003. Vol. 38, № 3. P. 345–346. DOI: 10.1016/s0531-5565(02)00208-5.
- Hsueh Y.P., Gronquist M.R., Schwarz E.M., Nath R.D., Lee C.H., Gharib S., Schroeder F.C., Sternberg P.W. Nematophagous fungus *Arthrobotrys oligospora* mimics olfactory cues of sex and food to lure its nematode prey // eLife. 2017. Vol. 6. P. 1–21. DOI: 10.7554/eLife.20023.001.
- Hsueh Y.P., Mahanti P., Schroeder F.C., Sternberg P.W. Nematode-trapping fungi eavesdrop on nematode pheromones // Current Biology. 2013. Vol. 7. № 23. P. 83–86. DOI: 10.1016/j.cub.2012.11.035.
- Hyde K.D., Swe A., Zhang K.Q. Nematode-Trapping Fungi. Chapter 1. Nematode-Trapping Fungi. In: Nematode-Trapping Fungi / K.D. Hyde (Ed.). Fungal Diversity Research Series, 2014. Vol. 23. P. 1–12.
- Index Fungorum. 2023. <http://www.indexfungorum.org/names/Names.asp>
- Jansson H.B. Adhesion of Conidia of *Drechmeria coniospora* to *Caenorhabditis elegans* Wild Type and Mutants // Journal of Nematology. 1994. Vol. 26. № 4. P. 430–435.
- Jiang X., Xiang M., Liu X. Nematode-trapping fungi // Microbiol Spectrum. 2016. Vol. 5. № 1. FUNK-0022-2016. DOI: 10.1128/microbiolspec.FUNK-0022-2016.
- Johnson T.W., Autery C.L. An *Arthrobotrys* from brackish water // Mycologia. 1961. №. 53. P. 432–433.
- Jones E.B.G., Suetrong S., Sakayaroj J., Bahkali A.H., Abdel-Wahab M.A., Boekhout T., Pang K.L. Classification of marine Ascomycota, Basidiomycota, Blastocladiomycota and Chytridiomycota // Fungal Diversity. 2015. Vol. 73. P. 1–72. DOI: 10.1007/s13225-015-0339-4.
- Kohlmeyer J., Kohlmeyer E. Marine mycology. The higher fungi. New York, USA: Academic Press, 1979. 690 p.
- Kopytina N.I., Bocharova E.A. Fouling communities of microscopic fungi on various substrates of the Black Sea // Biosystems Diversity. 2022. Vol. 29, № 4. P. 345–353. DOI:10.15421/012144
- Meyers S.P., Hopper B.E. Attraction of the marine nematode, *Metoncholaimus* sp., to fungal substrates // Bulletin of Marine Science. 1966. Vol. 16. № 1. P. 142–150.
- Meyers S.P., Hopper B.E. Studies on marine fungal-nematode associations and pant degradation // Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. 1967. Vol. 15. P. 270–281.
- Rubner A. Revision of Predacious Hyphomycetes in the Dactylella-Monacrosporium Complex // Studies in mycology. 1996. № 39. 134 p.
- Sergeeva N.G., Kopytina N.I. The First Marine Filamentous Fungi Discovered in the Bottom Sediments of the Oxidic/Anoxic Interface and in the Bathyal Zone of the Black Sea // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2014. Vol. 14. № 1–2. P. 1–9.
- Soares F.E. de F., Sufiate B.L., Queiroz J.H. Nematophagous fungi: Far beyond the endoparasite, predator and ovicidal groups // Agriculture and Natural Resources. 2018. Vol. 52. P. 1–8. DOI: 10.1016/j.anres.2018.05.010.
- Swe A., Jeewon R., Pointing S.B., Hyde K.D. Diversity and abundance of nematode-trapping fungi from decaying litter in terrestrial, freshwater and mangrove habitats // Biodiversity and Conservation. 2009. Vol. 18. P. 1695–1714.
- Tzean S.S., Estey R.H. Species of *Phytophthora* and *Pythium* as Nematode-destroying Fungi // Journal of Nematology. 1981. Vol. 13. № 2. P. 160–163.

- Wan J., Dai Z., Zhang K., Li G., Zhao P. Pathogenicity and Metabolites of Endoparasitic Nematophagous Fungus *Drechmeria coniospora* YMF1.01759 against Nematodes // *Microorganisms*. 2021. Vol. 9. № 8. Art. 1735. DOI: 10.3390/microorganisms9081735.
- White J.F., Bacon C.W., Hywel-Jones N.L., Spatafora J.W. Clavicipitalean Fungi. Evolutionary Biology, Chemistry, Biocontrol, and Cultural Impacts. New York, USA: CRC Press, Basel, 2003. Vol. 19. 640 p.
- Yu Z.F., Mo M.H., Zhang Y., Zhang K.Q. Taxonomy of Nematode-Trapping Fungi from *Orbiliaceae*, Ascomycota. Chapter 3 // *Nematode-Trapping Fungi. Fungal Diversity Research Series*, 2014. Vol. 23. P. 41–210.
- Zhang Y., Li S., Li H., Wang R., Zhang K.Q., Xu J. Fungi–Nematode Interactions: Diversity, Ecology, and Biocontrol Prospects in Agriculture // *J. Fungi*. 2020. Vol. 6. № 4. Art. 206. DOI: 10.3390/jof6040206.

REFERENCES

- About Marine Fungi. 2023. <https://marinefungi.org/>.
- Al-Ani L.K.T., Soares F.EdF., Sharma A., de los Santos-Villalobos S., Valdivia-Padilla A.V., Aguilar-Marcelino L. Strategy of Nematophagous Fungi in Determining the Activity of Plant Parasitic Nematodes and Their Prospective Role in Sustainable Agriculture. *Front. Fungal Biol.*, 2022, vol. 3, art. 863198. doi: 10.3389/ffunb.2022.863198
- Bhadury P., Bik H., Lamshead J.D., Austen M.C., Smerdon G.R., Rogers A.D. Molecular Diversity of Fungal Phylogenotypes Co-Amplified Alongside Nematodes from Coastal and Deep-Sea. *PLoS ONE*, 2011, vol. 6, no. 10, e26445. doi: 10.1371/journal.pone.0026445.
- Bhadury P., Bridge P.D., Austen M.C., Bilton D.T., Smerdon G.R. Detection of fungal 18S rRNA sequences in conjunction with marine nematode 18S rRNA amplicons. *Aquatic Biology*, 2009, vol. 5, pp. 149–155. doi: 10.3354/ab00145.
- Cruz D.G., Araújo F.B., Molento M.B., DaMatta R.A., Santos C.P. Kinetics of capture and infection of infective larvae of trichostrongylides and free-living nematodes *Panagrellus* sp. by *Duddingtonia flagrans*. *Parasitol Res.*, 2011, no. 109, pp. 1085–1091. doi: 10.1007/s00436-011-2350-3.
- Gems D. Longevity and ageing in parasitic and free-living nematodes. *Biogerontology*, 2000, vol. 1, no. 4, pp. 289–307. doi: 10.1023/a:1026546719091
- Grego M., Stachowitsch M., Troch M.D., Riedel B. CellTracker green labelling vs. rose Bengal staining: CTG wins by points in distinguishing living from dead anoxia-impacted copepods and nematodes. *Biogeosciences Discussion*, 2013, no. 10, pp. 2857–2887.
- Haraguchi S., Yoshiga T. Potential of the fungal feeding nematode *Aphelenchus avenae* to control fungi and the plant parasitic nematode *Ditylenchus destructor* associated with garlic. *Biological Control*, 2020, vol. 143, art. 104203. doi: 10.1016/j.biocontrol.2020.104203
- Hertweck M., Hoppe T., Baumeister R. *C. elegans*, a model for aging with high-throughput capacity. *Exp Gerontol.*, 2003, vol. 38, no. 3, pp. 345–346. doi: 10.1016/s0531-5565(02)00208-5.
- Hsueh Y.P., Gronquist M.R., Schwarz E.M., Nath R.D., Lee C.H., Gharib S., Schroeder F.C., Sternberg P.W. Nematophagous fungus *Arthrobotrys oligospora* mimics olfactory cues of sex and food to lure its nematode prey. *eLife*, 2017, vol. 6, pp. 1–21. doi: 10.7554/eLife.20023.001.
- Hsueh Y.P., Mahanti P., Schroeder F.C., Sternberg P.W. Nematode-trapping fungi eavesdrop on nematode pheromones. *Current Biology*, 2013, vol. 7, no. 23, pp. 83–86. doi: 10.1016/j.cub.2012.11.035.
- Hyde K.D., Swe A., Zhang K.Q. Nematode-Trapping Fungi. Chapter 1. Nematode-Trapping Fungi. In: *Nematode-Trapping Fungi. Fungal Diversity Research Series*, 2014, vol. 23, pp. 1–12.
- Index Fungorum. 2023. <http://www.indexfungorum.org/names/Names.asp>.
- Jansson H.B. Adhesion of Conidia of *Drechmeria coniospora* to *Caenorhabditis elegans* Wild Type and Mutants. *Journal of Nematology*, 1994, vol. 26, no. 4, pp. 430–435.
- Jiang X., Xiang M., Liu X. Nematode-trapping fungi. *Microbiol. Spectrum*, 2016, vol. 5, no. 1. FUNK-0022-2016. doi: 10.1128/microbiolspec.FUNK-0022-2016.
- Johnson T.W., Autery C.L. An *Arthrobotrys* from brackish water. *Mycologia*, 1961, no. 53, pp. 432–433.
- Jones E.B.G., Suetrong S., Sakayaroj J., Bahkali A.H., Abdel-Wahab M.A., Boekhout T., Pang K.L. Classification of marine Ascomycota, Basidiomycota, Blastocladiomycota and Chytridiomycota. *Fungal Diversity*, 2015, vol. 73, pp. 1–72. doi: 10.1007/s13225-015-0339-4.
- Kohlmeyer J., Kohlmeyer E. Marine Mycology. The Higher Fungi. New York, USA, Acad. Press, 1979, 690 p.
- Kopytina N.I. Mikrobiota Khadzhibeiskogo limana [Mycobiota from the Khadzhibey Estuary]. *Prirodnichii almanakh. Seriya: Biologichni nauki*, 2006, iss. 8, pp. 108–116. (In Russian)
- Kopytina N.I. Morskaya mikrobiota zakaznika “Bukhta Kazachya” (Krim, Chyornoe more) [Aquatic Mycobiota of the Nature Reserve (Zakaznik) “Kazachya Bay” (Black Sea, Crimea)]. *Biota i sreda zapovednikh territorii*, 2018, no. 4, pp. 49–68. (In Russian)
- Kopytina N.I. Rasprostranenie gribov roda *Chaetomium* Kze: Fr (Ascomycota) v severo-zapadnoi chasti Chernogo morya [Distribution of the fungi from the genus *Chaetomium* (Ascomycota) in north-western part of the Black Sea]. *Mycol. and phytopatol.*, 2005, vol. 39, iss. 5, pp. 12–18. (In Russian)
- Kopytina N.I., Bocharova E.A. Fouling communities of microscopic fungi on various substrates of the Black Sea. *Bio-systems Diversity*, 2022. vol. 29, no. 4, pp. 345–353. doi: 10.15421/012144.
- Kopytina N.I., Tarasyuk I.V. Mikrobiota peschanoi supralitoral plyazhei Odesskogo zaliva [Mikrobiota sand supralitoral beaches of Odesa gulf]. *Nauk. zap. Ternop. nats. ped. un-tu. ser. biol.*, 2010, no. 3 (44), pp. 119–122. (In Russian)

- Meyers S.P., Hopper B.E. Attraction of the marine nematode, *Metoncholaimus* sp., to fungal substrates. *Bulletin of Marine Science*, 1966, vol. 16, no. 1, pp. 142–150.
- Meyers S.P., Hopper B.E. Studies on marine fungal-nematode associations and pant degradation. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 1967, vol. 15, pp. 270–281.
- Platonova T.A. Klass kruglie chervi – Nematoda Rudolphi, 1808. Opredelitel fauni Chernogo i Azov-skogo morei. Ch. I. Kiev, Nauk. Dumka, 1968, pp. 111–183. (In Russian)
- Platonova T.A. Klass kruglye chervi – Nematoda Rudolphi, 1808. [Class roundworms - Nematoda Rudolphi, 1808] Opredelitel' fauny Chernogo i Azovsko-go morej, I. Kiev, Nauk. dumka, 1968. pp. 111–183. (In Russian)
- Rubner A. Revision of Predacious Hyphomycetes in the Dactylella-Monacrosporium Complex. *Studies in mycology*, 1996, no. 39, 134 p.
- Sergeeva N.G., Anikeeva O.V. Myagkorakovinnie foraminiferi Chyornogo i Azovskogo morei [Soft-shelled foraminifera of the Black Sea and the Sea of Azov]. Simferopol, PP “ARIAL”, 2018. 156 p. doi: 10.21072/978-5-907118-84-3 (In Russian)
- Sergeeva N.G., Kopytina N.I. The first marine filamentous fungi discovered in the bottom sediments of the oxic/anoxic interface and in the bathyal zone of the Black Sea. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2014, vol. 14, no. 1–2, pp. 1–9.
- Sergeeva N.G., Zaika V.E. Donnie stadii Krassilnikoviae v serovodorodnoi zone Chernogo morya [The benthic stages of Krassilnikoviae are in the hydrogen sulfide zone of the Black Sea]. *Ekologiya morya*, 1999. iss. 48, pp 83–86. (In Russian)
- Soares F.E. de F., Sufiate B.L., Queiroz J.H. Nematophagous fungi: Far beyond the endoparasite, predator and ovicidal groups. *Agriculture and Natural Resources*, 2018, vol. 52, pp. 1–8. doi: 10.1016/j.anres.2018.05.010.
- Swe A., Jeewon R., Pointing S.B., Hyde K.D. Diversity and abundance of nematode-trapping fungi from decaying litter in terrestrial, freshwater and mangrove habitats. *Biodiversity and Conservation*, 2009, vol. 18, pp. 1695–1714.
- Tzean S.S., Estey R.H. Species of *Phytophthora* and *Pythium* as Nematode-destroying Fungi. *Journal of Nematology*, 1981, vol. 13. no. 2, pp. 160–163.
- Vorobyova L.V., Kulakova I.I., Bondarenko O.S., Portyanko V.V. Kontaktnie zoni Chernogo morya: meiofauna lito-kontura severo-zapadnogo shelfa. [The Black Sea Interaction Zones: meiobenthos of litho-contour in the Northwestern shelf]. Odessa, “Feniks”, 2019. 196 p. (In Russian)
- Wan J., Dai Z., Zhang K., Li G., Zhao P. Pathogenicity and Metabolites of Endoparasitic Nematophagous Fungus *Drechmeria coniospora* YMF1.01759 against Nematodes. *Microorganisms*, 2021, vol. 9, no. 8, art. 1735. doi: 10.3390/microorganisms9081735.
- White J.F., Bacon C.W., Hywel-Jones N.L., Spatafora J.W. Clavicipitalean Fungi. Evolutionary Biology, Chemistry, Biocontrol, and Cultural Impacts. New York USA, CRC Press, Basel, 2003, vol. 19, 640 p.
- Yazikova I.M. Zoologiya bespozvonochnikh: kurs lektsii. Rostov-na-Donu: Izd-vo Yuzhnogo federalnogo un-ta, 2011, Ch. 1, 431 p. (In Russian)
- Yu Z.F., Mo M.H., Zhang Y., Zhang K.Q. Taxonomy of Nematode-Trapping Fungi from *Orbiliaceae*, Ascomycota. Chapter 3. *Nematode-Trapping Fungi. Fungal Diversity Research Series*, 2014, vol. 23, pp. 41–210.
- Zaitsev Yu.P., Polikarpov G.G., Yegorov V.N., Gulín S.B., Kopitina N.I., Kurilov A.V., Nesterova D.A., Nidzvet'skaya L.M., Polikarpov I.G., Stokozov N.A., Teplinskaya N.G., Terenko L.M. Biologicheskoe raznoobrazie oksibiontov (v vide zhiznesposobnikh spor) i anaerobov v donnikh osadkakh serovodorodnoi batiali Chernogo morya. *Dopovidi Natsionalnoi Akademii nauk Ukraini*, 2008, no. 5, pp. 168–173. (In Russian)
- Zhang Y., Li S., Li H., Wang R., Zhang K.Q., Xu J. Fungi–Nematode Interactions: Diversity, Ecology, and Biocontrol Prospects in Agriculture. *J. Fungi*, 2020, vol. 6, no. 4, art. 206. doi: 10.3390/jof6040206.

ASSOCIATIONS OF FUNGI AND NEMATODES IN THE BLACK SEA

N. I. Kopytina^{1,*}, N. G. Sergeeva²

¹ Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
152742 Borok, Russia, e-mail: *kopytina_n@mail.ru

² Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences,
299011 Sevastopol, Russia

Revised 5.05.2023

For the first time, associations of microscopic fungi and nematodes were found in bottom sediments, periphyton and on driftwood in the Black Sea. Antagonistic relationships between microscopic fungi and nematodes are considered: fungi and fungal-feeding nematodes; nematophagous fungi and nematodes. In laboratory conditions, fungal-feeding nematodes remain viable for 1.5 to 9 months in the presence of 22 species of micromycetes from 20 genera, 11 families, 8 orders, 5 classes, and the phylum Ascomycota. The representatives of the family Halosphaeriaceae dominated in terms of the number of species in the species composition of fungi (9). Five species of fungi were found as part of the associations in bottom sediments and 21 species on driftwood. It is proved that the fruiting bodies of ascomycetes *Corollospora maritima*, *C. trifurcata*, *Halosphaeriopsis mediosetigera* with spores can be the only food source for nematodes *Viscosia minor*, *Oncholaimus* sp., *Monhystera* sp. Micromycetes *Corollospora maritima*, *C. trifurcata*, *Halosphaeriopsis mediosetigera* prevailed in the composition of as-

sociations on the driftwood, 16.67–20.83%. The paper presents 19 fungi which were for the first time identified in such associations. Epi- and endobiont fungi were detected during microscopic analysis of nematodes after their fixation and making constant microscopic preparations, but it was impossible to identify exactly their taxonomic affiliation. The nematode *Anticoma pontica* from the fouling in an underground canal inside Mount Tavros (Balaklava Bay, Sevastopol) was affected by a fungal ectoparasite similar to *Drechmeria* sp. (phylum Ascomycota). The nematode *Axonolaimus setosus* from the sediments on the shelf of the western Crimea from a depth of 83.5 m was apparently infected with a fungal-like organism from the phylum Oomycota. Individuals of *A. setosus* with hyphae of fungi in the inner cavity and on the cuticle (Fungi sp.) were found in the area of the Bosphorus Strait at a depth of 250 m (hydrogen sulfide zone). The state of morphological and anatomical structures of worms indicates that they were affected by fungi during their lifetime.

Keywords: marine fungi, mycotrophic nematodes, nematophagous fungi, driftwood, bottom sediments

СОСТАВ ФАУНЫ И ИЗУЧЕННОСТЬ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ СЕМЕЙСТВА HETEROCERIDAE (COLEOPTERA) РОССИИ

А. С. Сажнев

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской академии наук,

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: sazhn@list.ru

Поступила в редакцию 18.05.2023

Проведен зоогеографический анализ распространения 22 видов жуков-пилоусов (Coleoptera: Heteroceridae), известных с территории России. Виды распределены по макрорегионам России. С учетом долготной и широтной (зонально-поясной) составляющих было выделено восемь типов ареалов. Фауна Heteroceridae России имеет аллохтонный характер с отсутствием эндемизма. Основным “донором” российской фауны Heteroceridae является тетийский пустынно-степной пояс. Видовое богатство зональных фаун увеличивается с севера на юг. При продвижении с запада на восток (после Урала) наблюдается спад видового богатства Heteroceridae в Западной Сибири, и повторное его увеличение в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке с включением восточно-тетийских и стенопейских элементов.

Ключевые слова: гетероцериды, каталог, список видов, ареал, зоогеография, распространение.

DOI: 10.47021/0320-3557-2023-47-55

ВВЕДЕНИЕ

Жесткокрылые семейства гетероцериды, или пилоусы (Coleoptera: Heteroceridae) – альгодетритофаги-собиратели, развитие которых связано с зоной уреза различных водных объектов. Распространены гетероцериды всесветно, за исключением большинства высокогорий, ряда океанических островов, пустынь, болотных массивов, высоких арктических широт и Антарктиды. Заселяя мягкие грунты контурных биотопов, личинки и имаго Heteroceridae роют в субстрате разветвленные сети туннелей и камер, где откладывают яйца, окукливаются и иногда зимуют (в условиях умеренного климата Европейской России гибернация отмечена вдали от водоемов). Как детритофаги Heteroceridae участвуют в переработке органических веществ, включенных в детритные пищевые сети, а, следовательно, в переносе вещества и энергии в зоне перехода двух сред.

Основные тренды в выборе местообитаний для Heteroceridae можно свести к трем пунктам: 1) ресурсы, 2) нересурсные лимитирующие факторы и 3) организация носителя ниши [Sazhnev, 2020a]. В качестве ресурсов выступают кормовая база и определенная структура субстрата. Гетероцериды избегают промывных участков, где нет накопления детрита, заселяя преимущественно второй тип зоны уреза [Пржиборо, 2001 (Przhiboro, 2001)] – метровую зону умеренно пологого берега, нередко с растительными наносами, без воздействия волн. В качестве субстрата наиболее предпочтительны мелкодисперсные глинистые и песчаные типы грунта с достаточным увлажнением [Sazhnev, 2020a]. Основные нересурсные лимитирующие факторы среды, играющие роль для Heteroceridae, – температура, влаж-

ность, хищники и паразиты. У пойкилотермных животных температура среды непосредственно влияет на биохимические и физиологические реакции в организме [Poole, Berman, 2001], определяет выбор конкретных местообитаний, а также формирует границы ареала видов и популяций [Sunday et al., 2011]. В целом наибольшее видовое разнообразие гетероцерид характерно для субтропических и тропических территорий, предполагаемые центры видообразования семейства находятся в Юго-Восточной Азии (*Augyles*, *Heterocerus*) и на севере Южной Америки (*Tropicus*). Оптимальная влажность заселяемых субстратов для имаго и личинок Heteroceridae 30–70% [Kaufmann, Stansly, 1979]. Биотическим фактором, лимитирующим популяции конкретных видов Heteroceridae, является влияние хищников и паразитов [Sazhnev, 2020a]. Будучи включенными в трофические сети околводных экосистем, гетероцериды служат источником пищи для жужелиц (в особенности *Dyschirius*, *Dyschiriodes*), стафилинид (Staphylinidae) и других беспозвоночных. Heteroceridae отмечены в питании лягушек, околводных птиц [Sazhnev, 2018]. Гетероцериды летят на свет, в сумеречное время в момент дальних перелетов они могут быть съедены видами, не связанными с водно-околводными системами. Паразитические организмы и симбионты с невыясненным вектором взаимоотношений с Heteroceridae включают 13 видов: 4 – Nematoda, 6 – Acari, 1 – Gregarinida, 1 – Chalcidoidea и 1 – Ascomycota [Sazhnev, 2018].

Живут гетероцериды колониями, нередко один биотоп могут осваивать сразу несколько видов (синтопно обитает до 3–4). Для имаго

гетероцерид свойственна стридуляция, звук извлекается трением заднего бедра о ребристую поверхность бедренных линий первого стернита брюшка. Она, вероятно, видоспецифична и используется как для общения внутри популяции, так и для распознавания особей своего вида при совместном обитании разных представителей семейства. При высокой численности роющая деятельность гетероцерид способствует аэрации и перемешиванию суб-

страта, созданию дополнительных местообитаний и убежищ для стратобионтов и скважников других групп беспозвоночных [Sazhnev, 2018]. Норная деятельность гетероцерид способствует прорастанию семян на песчаных почвах [Bernhardt, 1995]. Таким образом, Heteroceridae могут проявлять себя первичными участниками сукцессионной серии на стадии пионерных сообществ.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В основе исследования лежат данные литературных источников, результаты работы с коллекциями различных институтов, университетов и научных организаций, в частности:

ASU – Адыгейский государственный университет (Майкоп),

IBIW – Институт биологии внутренних вод РАН (Борок),

ISEA – Институт систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск),

MSPU – Московский педагогический государственный университет (Москва),

SSU – Саратовский государственный университет им. (Саратов),

VIZR – Всероссийский НИИ защиты растений (Санкт-Петербург),

YMR – Ярославский музей-заповедник (Ярославль),

ZISP – Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург),

ZMMU – Зоологический музей Московского государственного университета (Москва).

Значительный материал по Heteroceridae из отдельных регионов России и ближнего зарубежья был получен от большого числа коллег, а также собран непосредственно автором.

Общее распространение видов Heteroceridae в Палеарктике дано согласно последнему изданию Каталога жесткокрылых Палеарктики [Mascagni, 2016], включая собственные исследования, уточняющие распространение отдельных видов на территории Северной Палеарктики [Litovkin et al., 2019; Sazhnev, 2020b].

Классификация ареалов и подразделение Палеарктики даны по А.Ф. Емельянову [Емельянов, 1974 (Emeljanov, 1974), Emeljanov, 2018] с некоторыми дополнениями [Абдурахманов и др., 2017 (Abdurakhmanov et al., 2017)].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Мировая фауна гетероцерид насчитывает 367 видов, 363 из которых рецентные, а 4 – вымершие таксоны из меловых отложений Монголии и Китая, а также из бирмита Мьян-

мы. Ежегодно описываются новые таксоны. В целом система семейства и распределение видов в родах на данный момент времени выглядит следующим образом:

Семейство Heteroceridae MacLeay, 1825

Подсемейство Elythomerinae Pacheco, 1964

Род *Elythomerus* Waterhouse, 1874

Подсемейство Heterocerinae MacLeay, 1825

Род *Augyles* Schiødte, 1866

Род *Heterocerus* Fabricius, 1792

Род *Micilus* Mulsant & C. Rey, 1872

Род *Tropicus* F. Pacheco, 1964

Род *Haraia* García & E. Jiménez-Ramos, 2020*

Incertae sedis

Род †*Heterocerites* Ponomarenko, 1986

Род †*Excavotarsus* Ya. Li et al., 2020

* по мнению автора недавно описанный род *Haraia* может оказаться синонимом *Tropicus*, однако исследовать типовой материал пока не удалось.

Для территории России известно 22 вида Heteroceridae из двух родов: *Augyles* – 13 видов и *Heterocerus* – 9 видов. Возможно нахождение еще нескольких видов на приграничных территориях как в европейской части, так и в азиат-

– 367 видов

– 1 вид

– 107 видов

– 182 вида

– 2 вида

– 69 видов

– 2 вида

– 2 вида

– 2 вида

ской. Наиболее перспективными территориями в поиске новых для фауны России видов остаются граничащие с Прибалтикой регионы, вся южная граница, в особенности юг Европей-

ской части, Кавказ, юг Урала и Западной Сибири, Дальний Восток.

Представлен список видов семейства Heteroceridae России (табл. 1) с указанием региональных находок каждого вида для крупных географических выделов страны. Здесь и далее принята расширенная система двухбуквенных

обозначений географических регионов территории России, разработанная Н.Н. Юнаковым с соавторами [Yunakov et al., 2022], с изменениями (выделенный регион Поволжье (VL) включен авторами в центральные районы Европейской части России (СТ)).

Таблица 1. Видовой состав фауны и распространение семейства Heteroceridae в России

Table 1. Species composition of heterocerid fauna and distribution of family Heteroceridae in Russia

№	Вид / Species	NT	CT	ST	CA	UR	WS	ES	NE	SE
1	<i>Augyles flavidus</i> (Rossi, 1794)	–	–	+	+	–	–	–	–	–
2	<i>A. hispidulus</i> (Kiesenwetter, 1843)	+	+	+	–	+	+	–	–	–
3	<i>A. holdhausi</i> (Mamitza, 1929)	–	–	–	–	–	–	–	–	+
4	<i>A. intermedius</i> (Kiesenwetter, 1843)	+	+	+	+	+	+	+	+	+
5	<i>A. interspidulus</i> (Charpentier, 1979)	–	–	–	–	–	+	+	–	–
6	<i>A. japonicus</i> (Kono, 1931)	–	–	–	–	–	–	–	–	+
7	<i>A. maritimus</i> (Guérin-Méneville, 1844)	–	+	+	+	–	–	–	–	–
8	<i>A. marmota</i> (Kiesenwetter, 1850)	–	+	–	–	+	+	–	–	–
9	<i>A. obliterated</i> (Kiesenwetter, 1843)	–	–	+	+	–	–	–	–	–
10	<i>A. pruinosis</i> (Kiesenwetter, 1851)	–	–	–	±	–	±	–	–	–
11	<i>A. sericans</i> (Kiesenwetter, 1843)	–	+	+	+	+	–	–	–	–
12	<i>A. tokejii</i> Nomura, 1958	–	–	–	–	–	–	–	–	+
13	<i>A. turanicus</i> (Reitter, 1887)	–	–	–	+	–	–	–	–	–
14	<i>Heterocerus fenestratus</i> (Thunberg, 1784)	+	+	+	+	+	+	+	+	+
15	<i>H. flexuosus</i> Stephens, 1828	+	+	+	+	+	+	+	–	+
16	<i>H. fossor</i> Kiesenwetter, 1843	–	+	+	+	+	+	+	–	–
17	<i>H. fuscus</i> Kiesenwetter, 1843	+	+	+	+	+	+	+	–	–
18	<i>H. heydeni</i> Kuwert, 1890	–	+	+	+	+	–	–	–	–
19	<i>H. kaszabi</i> Charpentier, 1979	–	–	–	–	–	–	+	–	–
20	<i>H. marginatus</i> (Fabricius, 1787)	+	+	+	+	+	+	+	–	+
21	<i>H. obsoletus</i> Curtis, 1828	+	+	+	+	+	+	+	–	–
22	<i>H. parallelus</i> Gebler, 1830	–	+	+	+	+	+	+	–	–
Всего / Total:		7	13	14	15	12	11	10	2	7

Примечание. NT – север Европейской части России; CT – центральные районы Европейской части России; ST – юг Европейской части России; CA – Северный Кавказ и Предкавказье; UR – Урал; WS – Западная Сибирь; ES – Восточная Сибирь; NE – север Дальнего Востока (Чукотка, Камчатский край, Магаданская область); SE – юг Дальнего Востока.

Note. NT – North of European Russia; CT – Central territories of European Russia; ST – South of European Russia; CA – North Caucasus and Ciscaucasia; UR – Ural; WS – Western Siberia; ES – Eastern Siberia; NE – North of Russian Far East (Chukotka, Kamchatka krai and Magadan Oblast); SE – South of Russian Far East.

Фауна Heteroceridae России в целом носит аллохтонный характер. Фауногенез определен отступлением последнего голоценового ледника и вселением видов с более южных территорий, поэтому закономерным выглядит увеличение числа видов Heteroceridae в широтном направлении с севера на юг. Количество видов Heteroceridae России также уменьшается с запада на восток. Наиболее богаты видами регионы: Северный Кавказ (15 видов), юг европейской части России (14), центральные районы Европейской части России (13) и Уральский регион (в основном за счет южных его территорий, граничащих с Казахстаном – Оренбургская обл.) – 12 видов. Наряду с этим отдельные регионы имеют действительно обедненную фауну (север Западной и Восточ-

ной Сибири, Камчатка, Чукотка), а другие (Брянская обл., Орловская обл., Чечня, Ингушетия и др.) просто не изучены вовсе или очень фрагментарно.

Наиболее близкими по фаунистическому сходству географическими выделами являются Урал и Поволжье (индекс Жаккара – 0.92), общность фаун также высока для юга европейской части России с Северным Кавказом (0.87) и центральной частью Европейской России (0.80), что можно объяснить относительной близостью регионов, широкими переходными зонами и отсутствием естественных преград между ними. Наименьшее сходство фаун (0.10) наблюдается для Центральной России и севера Дальнего Востока. Несмотря на менее богатую в видовом отношении фауну Сибири, особенно

Дальнего Востока, именно на юге этого региона присутствуют восточно-тетийские элементы и комплекс стенопейских неморальных видов гетероцерид, отсутствующих в Европе, что и обуславливает низкую степень сходства.

Изученность фауны Heteroceridae между регионами России остается весьма разрозненной. На карте (см. рисунок) представлены визу-

альные показатели изученности отдельных субъектов Российской Федерации согласно цветовой шкале от 0 до 12, где приняты следующие деления в ряду min–max: 0 – данных нет или Heteroceridae отсутствуют (белый цвет), на территории известно обитание 1–2 видов (светло-серый цвет) и т.д. 3–4, 5–6, 7–8, 9–10 и 11–12 по увеличению интенсивности цвета.



Рисунок. Степень изученности фауны Heteroceridae России по федеральным субъектам (разъяснения даны в тексте). Красная звезда – Москва; синяя линия (1) – нижняя граница сплошной вечной мерзлоты; красная линия (2) – изотерма января (-10°C).

Figure. The degree of knowledge of the Heteroceridae fauna of Russia by federal subjects (explanations are given in the text). The red star is Moscow; blue line (1) – the lower boundary of continuous permafrost; red line (2) – January isotherm (-10°C).

В условиях зональных тундр представители семейства Heteroceridae находятся на границе своего ареала и встречаются локально на защищенных морских побережьях (включая приморские луга), эстуариях и по берегам крупных рек. Последние, предположительно, служат каналами расселения, так как в большинстве своем имеют северное направление течения, их долины в историческом плане весьма древние и лишены мерзлоты. С другой стороны, условия более мягкого приморского климата Европы, находящейся в зоне влияния теплого Гольфстрима, позволяют активнее проникать некоторым видам Heteroceridae на север. Северная граница распространения семейства в Европейской части определяется берегами морей Северного Ледовитого океана и располагается на линии 68-ой параллели. Но во внутренней тундре и районах Европы и Сибири с поверхностным горизонтом вечной мерзлоты (см. рисунок) и, вероятно, выше границы средних годовых температур не более -10°C (изо-

терма взята по широте самой северной находки Heteroceridae в России), как и на арктических островах, гетероцериды, не встречаются.

Несмотря на то, что исторически фауна Европы изучена лучше азиатской, можно предположить, что новых находок с северных и центральных территорий Сибири и Дальнего Востока ожидать не приходится. Одним из лимитирующих факторов, наряду с более выраженной континентальностью, для распространения Heteroceridae в Западной Сибири служит высокая заболоченность территорий. Повышенная влажность субстрата в сочетании с низкими температурами не позволяет гетероцеридам реализовать жизненный цикл. Поэтому на большей части северных районов Западной Сибири фауна Heteroceridae обеднена и представлена 1–2 видами. Кроме того, вся Западная Сибирь, в отличие от Европы и Восточной Сибири, подвергалась покровному оледенению [Sheinkman, Plyusnin, 2014; Sheinkman, 2016]. Среди разных групп жесткокрылых

существует много видов с дизъюнкциями в Западной Сибири, которые иллюстрируют неполное восстановление первичных ареалов [Гашев и др., 2017 (Gashev et al., 2017)]. Сходная ситуация наблюдается на севере Восточной Сибири и Дальнего Востока, но связана она в большей степени с распространением многолетнемерзлых пород (в условиях Восточной Сибири гетероцериды доходят на север до широты 66.5–66.8°N).

Зоогеографический анализ расселения Heteroceridae, выделение элементарных фаун и установление направления их генезиса представляются довольно проблемными задачами. Это объясняется скорее не зональной (плакорной), а фациальной приуроченностью Heteroceridae к трансзональным, интразональным и аazonальным ландшафтам. Определяющее действие на продвижение видов в долготном и широтно-высотном аспектах в таких случаях оказывают климатические особенности природной зоны, а влияние гигротермических факторов в таких условиях сильно трансформировано. Несмотря на привязанность Heteroceridae к контурным биотомам континентальных водоемов, распространение их проходит воздушным путем, поэтому схемы зоогеографического районирования на основе

водных организмов [Старобогатов, 1970 (Starobogatov, 1970)] относительно этой группы не совсем корректны, на наш взгляд здесь целесообразно применять общие схемы районирования суши [Емельянов, 1974 (Emeljanov, 1974), Emeljanov, 2018] с учетом долготной и широтной (зонально-поясной) составляющих. Высотная составляющая нами не учитывалась, т.к. в условиях гор Heteroceridae приурочены к долинам рек и достаточно редки. Потенциал вертикального распространения Heteroceridae реализуется в разных регионах по-разному (в Непале Heteroceridae встречаются на высоте 3300 м н.у.м., на Кавказе не поднимаются выше 2000 м н.у.м., но в обоих случаях остаются в субальпийском поясе). Альпийских (в широком смысле) видов среди гетероцерид, вероятно, нет, а монтанная часть ареала присуща только для части популяций.

В ходе анализа было выделено 8 типов ареалов Heteroceridae фауны России (табл. 2). Один вид не был включен в таблицу, это евро-сибирский *Augyles pruinosus*, отмеченный в старых источниках из равнинных районов Северного Кавказа и юга Западной Сибири, для которого требуется подтверждение его присутствия в фауне России современным материалом.

Таблица 2. Типы ареалов видов Heteroceridae фауны России

Table 2. Range types for Heteroceridae species of Russia

Типа ареала / Range types	Виды / Species
Циркуполизональный (панголарктический) внутропический	<i>Heterocerus fenestratus</i>
Субголарктический северный	<i>Augyles intermedius</i>
Панконтинентальный эвбореально-субтропический	<i>Heterocerus marginatus</i>
Суператлантический эвбореально-субтропический	<i>Heterocerus fuscus</i>
Западнопанконтинентальный температурный (эвбореально-суббореальный)	<i>Heterocerus fossor</i>
Панатлантический эвбореально-субтропический	<i>Augyles hispidulus</i> , <i>A. maritimus</i> и <i>A. sericans</i>
Тетийский пустынно-степной	<i>Heterocerus flexuosus</i> , <i>H. heydeni</i> , <i>H. kaszabi</i> , <i>H. obsoletus</i> , <i>H. parallelus</i> , <i>Augyles interspidulus</i> , <i>A. marmota</i> , <i>A. obliterates</i> и <i>A. turanicus</i>
Стенопейский неморальный	<i>Augyles japonicus</i> , <i>A. holdhausi</i> и <i>A. tokejii</i>

В целом для российской фауны гетероцерид характерно преобладание широкоареальных представителей семейства, среди которых и самый обычный в Палаарктике, заходящий на север Ориентальной области, *Heterocerus fenestratus* – один из наиболее экологически пластичных видов с высоким адаптивным потенциалом. Для других широко распространенных видов Heteroceridae фауны России также есть некоторые условности, например, для в общем бореального *Augyles intermedius* возможно нахождение на черноморском побережье Северного Кавказа [Зай-

цев, 1946 (Zaitsev, 1946)], которое однако требуется подтвердить; другой вид *Heterocerus fuscus* не заходит в палеарктическую часть Африки и на юге Европы ограничивается северной территорией Гесперийской области.

Виды, для которых нами выделен тетийский пустынно-степной тип ареала, включают в себя западно-тетийские (Северная Африка и Южная Европа) и восточно-тетийские (Средняя и Малая Азия, Ближний Восток, Иран, Закавказье, Афганистан, Монголия и Южная Сибирь) комплексы. К таким пустынно-степным видам отнесены *Heterocerus heydeni* (ранее счи-

тался синонимом *Heterocerus flexuosus*), *Augyles obliteratedus*, *A. turanicus* (известный в России только из Дагестана), западно-тетийский *Augyles flavidus*, а также требующий ревизии *Augyles marmota*, известный с юга Европы, Южного Урала, юга Сибири и Монголии.

Ряд видов, например, *Heterocerus flexuosus*, *H. obsoletus* Curtis, 1828 (в меньшей степени) и *Heterocerus parallelus* (в Европе доходит до юга Чехии и Германии), которые распространены в основном в Тетийской пустынно-степной области, но вдоль морских побережий Европы, могут заходить далеко на север, встречаясь в материковой части своего европейского субареала локально (чаще по интразональным солончаковым биотопам). Такие участки ареала азиатских видов в Европе можно расценивать как “область проникновения”, которую отделяют от “области преобладания” – основной территории видового ареала [Бобринский и др., 1946 (Bobrinsky et al., 1946)] по спорадичности находок вида.

В качестве восточных элементов тетийской пустынно-степной зоны в фауне России отмечены суббореальные виды *Heterocerus kaszabi*, известный из Монголии и Забайкалья, и *Augyles interspidulus*, распространенный на юге Сибири, в северном Казахстана, Китае и Монголии.

Ранее методом построения дендрограмм сходства фаун Heteroceridae Палеарктики [Sazhnev, 2020a] (в соответствии с палеарктическими центрами фаунистического разнообразия и/или видообразования) нами была проведена попытка выделения в пределах России нескольких элементарных фаун. В итоге были определены евро-кавказская элементарная фауна, туранская в пределах северо-туранской элементарной фауны; алтай-гобийская в пре-

делах монголо-алтайской элементарной фауны и стенопейская в пределах стенопейской неморальной фауны.

Наиболее специфичные для Heteroceridae фаунистические центры в Палеарктике находятся в вечнозеленых субтропических областях Ортрийской (33 эндемичных и субэндемичных вида) и Гесперийской (Средиземно-морско-Макаронезийской) (10 эндемиков) областей. На третьем месте по проценту эндемизма (18.5%) среди Heteroceridae Палеарктики представлена Сетийская пустынная область [Sazhnev, 2020a]. Таким образом, основным “донором” для фауны Heteroceridae России служит Тетийский пустынно-степной пояс [Абдурахманов и др., 2017 (Abdurakhmanov et al., 2017)], объединяющий гесперийскую и сетийскую фауны. Гипотетически древние очаги формирования фауны гетероцерид современной аридной зоны Палеарктики находились на берегах морей-потомков Тетиса и, вероятно, имели островной тип фауногенеза (как супралиторальная группа), формировались по мере редукции Тетиса, аридизации региона и усиления процессов орогенеза, что отразилось на приуроченности некоторых видов к солончакам и галинным водным объектам (по аналогии с другими группами жесткокрылых [Катаев, 2011 (Kataev, 2011); Абдурахманов и др., 2016 (Abdurakhmanov et al., 2016)]), а также распространении их в пограничных районах своего ареала (“область проникновения”) исключительно по морским побережьям, что может объяснять наблюдаемые в ареале некоторых групп (род *Micilus*, некоторые *Heterocerus*, *Augyles*) дизъюнкции, которые, вероятно, носят экологический, а не географический характер.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Можно заключить, что на территории России как в широтном, так и в долготном аспектах состав и структура фауны Heteroceridae имеют свои особенности: 1) фауна Heteroceridae России носит аллохтонный характер с отсутствием эндемизма; 2) при продвижении с севера на юг с возрастанием доли видов рода *Augyles* увеличивается видовое богатство зональных фаун, достигающее максимальных значений на Северном Кавказе и юго-востоке Европейской части, включая южный

Урал; 2) юг Европейской части и Кавказ выступают в роли транзитных переходных зон (мостов), через которые осуществлялся и осуществляется обмен между элементарными фаунами; 3) при продвижении с запада на восток (после Урала) наблюдается спад видового богатства (без включения азиатских видов) Heteroceridae в Западной Сибири и повторное появление в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке восточно-тетийских и стенопейских элементов, соответственно.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне признателен всем коллегам за переданный материал и возможность работы с фондовыми зоологическими коллекциями различных институтов.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ №121051100109-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдурахманов Г.М., Набоженко М.В., Абдурахманов А.Г., Иванушенко Ю.Ю., Даудова М.Г. Географические связи жуков-чернотелок (Coleoptera: Tenebrionidae) Тетийской пустынно-степной области Палеарктики с историческим обзором // Юг России: экология, развитие. 2016. Т. 11. № 3. С. 35–89. DOI: 10.18470/1992-1098-2016-3-35-89.
- Абдурахманов Г.М., Набоженко М.В., Абдурахманов А.Г., Теймуров А.А., Даудова М.Г., Магомедова М.З., Гасангаджиева А.Г., Гаджиев А.А., Иванушенко Ю.Ю., Клычева С.М. Сравнительный анализ состава наземной фауны и флоры Тетийской пустынно-степной области Палеарктики и биогеографические границы Кавказа. Сообщение 1. Наземная фауна II // Юг России: экология, развитие. 2017. Вып. 12. № 2. С. 9–45. DOI: 10.18470/1992-1098-2017-2-9-45.
- Бобринский Н.А., Зенкевич Л.А., Бирштейн Я.А. География животных. 1946. М.: Советская Наука. 453 с.
- Гашев С.Н., Алешина О.А., Зубань И.А., Лупинос М.Ю., Мардонова Л.Б., Митропольский М.Г., Селюков А.Г., Сорокина Н.В., Столбов В.А., Шаповалов С.И. Фаунистические тренды голоцена на территории Западной Сибири и их причины // Геофизические процессы и биосфера. 2017. Т. 16. № 1. С. 55–74. DOI: 10.21455/GPB2017.1-4.
- Емельянов А.Ф. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов // Энтомологическое обозрение. 1974. Т. 53. Вып. 3. С. 497–522.
- Зайцев Ф.А. Распространение в Закавказье видов сем. Пилоусов (Coleoptera, Heteroceridae) // Труды Института зоологии Академии Наук Грузинской ССР. 1946. Вып. 6. С. 213–220.
- Катаев Б.М. Жужелицы рода *Harpalus* (Coleoptera, Carabidae) мировой фауны: систематика, зоогеография, филогения: Автореферат диссертации на соискание степени доктора биологических наук. СПб. 2011. 23 с.
- Пржиборо А.А. Экология и роль бентосных двукрылых (Insecta: Diptera) в прибрежных сообществах малых озер Северо-Запада России. Автореферат диссертации на соискание степени кандидата биологических наук. СПб. 2001. 25 с.
- Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. 1970. Л.: Наука. 369 с.
- Bernhardt K. Seed burial by soil burrowing beetles // Nordic Journal of Botany. 1995. Vol. 15. P. 257–260.
- Emeljanov A.F. Sectorial Attribution of the Range Types Proposed by K.B. Gorodkov for the Northern Palaearctic // Entomological Review. 2018. T. 98. P. 21–32. DOI: 10.1134/S0013873818010049.
- Kaufmann T., Stansly P. 1979. Bionomics of *Neoheterocerus pallidus* Say (Coleoptera: Heteroceridae) in Oklahoma // Journal of the Kansas Entomological Society. Vol. 52. P. 565–577.
- Litovkin S.V., Sazhnev A.S., Ciampor F. Jr. Validation of *Heterocerus heydeni* Kuwert, 1890 based on morphology and DNA barcoding, with notes on the problems of classification of the Heteroceridae (Coleoptera). Zootaxa, 2019. T. 4614. Vol. 1. P. 160–172. DOI: 10.11646/zootaxa.4614.1.7.
- Mascagni A. Heteroceridae MacLeay, 1825 // Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 3. Revised and Updated Edition. Leiden and Boston: Brill. 2016. P. 610–616.
- Poole G.C., Berman C.H. An ecological perspective on in-stream temperature: natural heat dynamics and mechanisms of human caused degradation // Environmental Management. 2001. Vol. 27. P. 787–802.
- Sazhnev A.S. Beetles of the family Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) in extreme environments // Ecosystem Transformation. 2020. Vol. 3. № 2. P. 22–31. DOI: 10.23859/estr-200323a.
- Sazhnev A.S. On the position of Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) in food webs in riparian communities // Ecosystem transformation. 2018. T. 1. № 1. P. 49–56. DOI: 10.23859/estr-180121-en.
- Sazhnev A.S. Variegated mud-loving beetles (Heteroceridae) of the Russia and abject countries: Additions and corrections to the Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Volume 3 (2016). Zootaxa. 2020. T. 4810. Vol. 2. P. 368–374.
- Sheinkman V.S. Quaternary glaciation in North-Western Siberia – New evidence and interpretation // Quaternary International. 2016. Vol. 420. P. 15–23. DOI: 10.1016/j.quaint.2015.11.147.
- Sheinkman V.S., Plyusnin V.M. Glaciation of Western Siberia in the Siberian system of natural ice // Geography and Natural Resources. 2014. Vol. 35. P. 213–221. DOI: 10.1134/S1875372814030032.
- Sunday J., Bates A.E., Dulvy N. Global analysis of thermal tolerance and latitude in ectotherms // Proceedings of the Royal Society. Series B. 2011. Vol. 278. P. 1823–1830.
- Yunakov N.N., Dedyukhin S.V., Filimonov R.V. Towards the survey of Entiminae weevils (Curculionidae) of Russia species occurring in the Volga and Ural Regions // Russian Entomological Journal. 2012. Vol. 21. № 1. P. 57–72.

REFERENCES

- Abdurakhmanov G.M., Nabozhenko M.V., Abdurakhmanov A.G., Ivanushenko Yu.Yu., Daudova M.G. Geographic relations of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) of the Palaearctic Tethys desert-steppe region with the historical review. *South of Russia: ecology, development*. 2016, vol. 11, no. 3, pp. 35–89. doi: 10.18470/1992-1098-2016-3-35-89. (In Russian).
- Abdurakhmanov G.M., Nabozhenko M.V., Abdurakhmanov A.G., Teymurov A.A., Daudova M.G., Magomedova M.Z., Gasangadzhieva A.G., Gadzhiev A.A., Ivanushenko Yu.Yu., Klycheva S.M. Sravnitelny analiz sostava nazemnoy fauny i flory Tetiyskoy pustynno-stepnoy oblasti Palearktiki i biogeograficheskie granitsy Kavkaza. Soobshchenie 1. Nazemnaya fauna II [Comparative analysis of the composition of the terrestrial fauna and flora of the Tethys desert-steppe re-

- gion of Palearctics, biogeographic boundaries of the Caucasus. Communication 1. Terrestrial fauna II]. *South of Russia: ecology, development*, 2017 vol. 12, no. 2, p. 9–45. (In Russian). DOI: 10.18470/1992-1098-2017-2-9-45.
- Bernhardt K. Seed burial by soil burrowing beetles. *Nordic Journal of Botany*, 1995, vol. 15, pp. 257–260.
- Bobrinsky N.A., Zenkevich L.A., Birshtein Ya.A. Geografiya zhivotnykh [Animal Geography]. Moscow, Sovetskaya nauka, 1946. 453 p. (In Russian).
- Emeljanov A.F. Predlozheniya po klassifikatsii i nomenclature arealov [Proposals on the classification and nomenclature of ranges]. *Entomological Review*, 1974, t. 53, vol. 3, pp. 497–522. (In Russian).
- Emeljanov A.F. Sectorial Attribution of the Range Types Proposed by K.B. Gorodkov for the Northern Palaearctic. *Entomological Review*, 2018, t. 98, pp. 21–32. doi: 10.1134/S0013873818010049.
- Gashev S.N., Alyoshina O.A., Zuban I.A., Lupinos M.Yu., Mardonov L.B., Mitropolsky M.G., Selyukov A.G., Sorokina N.V., Stolbov V.A., Shapovalov S.I. Faunisticheskie trendy golotsena na territorii Zapadnoy Sibiri i ikh prichiny [Faunistic Trends of the Holocene in the Territory of Western Siberia and Their Reasons]. *Geophysical Processes and Biosphere*, 2017, vol. 16, no. 1, pp. 55–74. doi: 10.21455/GPB2017.1-4. (In Russian).
- Kaufmann T., Stansly P. Bionomics of *Neoheterocerus pallidus* Say (Coleoptera: Heteroceridae) in Oklahoma. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 1979, vol. 52, p. 565–577.
- Litovkin S.V., Sazhnev A.S., Čiampor F. Jr. T Validation of *Heterocerus heydeni* Kuwert, 1890 based on morphology and DNA barcoding, with notes on the problems of classification of the Heteroceridae (Coleoptera). *Zootaxa*, 2019, t. 4614, vol. 1, pp. 160–172. doi: 10.11646/zootaxa.4614.1.7.
- Mascagni A. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Revised and Updated Edition. *Heteroceridae MacLeay, 1825*. Leiden and Boston, Brill, 2016, vol. 3, pp. 610–616.
- Poole G.C., Berman C.H. An ecological perspective on in-stream temperature: natural heat dynamics and mechanisms of human caused degradation. *Environmental Management*, 2001, vol. 27, pp. 787–802.
- Przhiboro A.A. Ekologiya i rol' bentosnykh dvukrylykh (Insecta: Diptera) v pribrezhnykh soobshchestvakh malykh ozer Severo-Zapada Rossii [Ecology and role of benthic dipterans (Insecta: Diptera) in shallow water communities of small lakes in the Northwestern Russia]. *Candidate of sciences (biology) dissertation abstract*. 2001. St Petersburg, Russia, 25 p. (In Russian).
- Sazhnev A.S. Beetles of the family Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) in extreme environments. *Ecosystem Transformation*, 2020a, vol. 3, no. 2, pp. 22–31. doi: 10.23859/estr-200323a.
- Sazhnev A.S. On the position of Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) in food webs in riparian communities. *Ecosystem transformation*, 2018, vol. 1, no. 1, pp. 49–56. doi: 10.23859/estr-180121-en.
- Sazhnev A.S. Variegated mud-loving beetles (Heteroceridae) of the Russia and abject countries: Additions and corrections to the Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Volume 3 (2016). *Zootaxa*, 2020, t. 4810, vol. 2, pp. 368–374.
- Sheinkman V.S. Quaternary glaciation in North-Western Siberia – New evidence and interpretation. *Quaternary International*, 2016, vol. 420, pp. 15–23. doi: 10.1016/j.quaint.2015.11.147.
- Sheinkman V.S., Plyusnin V.M. Glaciation of Western Siberia in the Siberian system of natural ice. *Geography and Natural Resources*, 2014, vol. 35, pp. 213–221. doi: 10.1134/S1875372814030032.
- Starobogatov, Y.I. Molluscan fauna and zoogeographic zonation of continental freshwater bodies of the world. 1970. Leningrad, Nauka, 372 p.
- Sunday J., Bates A.E., Dulvy N. Global analysis of thermal tolerance and latitude in ectotherms. *Proceedings of the Royal Society. Series B*, 2011, vol. 278, pp. 1823–1830.
- Yunakov N.N., Dedyukhin S.V., Filimonov R.V. Towards the survey of Entiminae weevils (Curculionidae) of Russia species occurring in the Volga and Ural Regions. *Russian Entomological Journal*, 2012, vol. 21, no. 1, pp. 57–72.
- Zaitsev F.A. Rasprostraneniye v Zakavkaz'e vidov sem. Pilousovi (Coleoptera, Heteroceridae) [Distribution in Transcaucasia species of the variegated mud-loving beetles (Coleoptera, Heteroceridae)]. *Trudy Zoologicheskogo instituta AN GruzSSR*, 1946, vol. 6, pp. 213–220. (In Russian).

FAUNA COMPOSITION AND KNOWLEDGE ABOUT THE VARIEGATED MUD-LOVING BEETLES (COLEOPTERA: HETEROCERIDAE) OF RUSSIA

A. S. Sazhnev

Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences,
152742 Borok, Russia, e-mail: sazh@list.ru

Revised 18.05.2023

Zoogeographical features of 22 species ranges of variegated mud-loving beetles (Coleoptera: Heteroceridae), recorded from the territory of Russia are analyzed. All species are divided by the macroregions of Russia. Was eight types of species range is recognised, taking into account longitudinal and latitudinal characteristics. The fauna of Russia is allochthonous with the absence of endemism. The main “donor” of the Russian fauna is the Tethys desert-steppe region. The species richness of zonal faunas increases from north to south. From west to east (after the Ural), a significant decrease in the species richness of Heteroceridae is observed in Western Siberia, and its re-increase in Eastern Siberia and the Far East with the inclusion of East Tethysian and East Asian elements.

Keywords: the variegated mud-loving beetles, catalog, list of species, range, zoogeography, distribution

Зоопланктон, зообентос, зооперифитон

УДК 581.526. (268.46)

СОСТОЯНИЕ ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ НИКОЛЬСКОГО УСТЬЯ РЕКИ СЕВЕРНАЯ ДВИНА В ОСЕННИЙ ПЕРИОД 2022 ГОДА

Е. В. Медведева*, В. А. Горенко, М. И. Зметная

Северный филиал "ВНИРО",

163002 г. Архангельск, ул. Урицкого, 17, e-mail: *medvedeva@severniro.ru

Поступила в редакцию 25.04.2023

Работа является частью экологического мониторинга Никольского устья р. Северная Двина, выполненного в 2022 г. с целью комплексных исследований водных биологических ресурсов и среды их обитания. Получены сведения о видовом разнообразии и структуре планктонных сообществ исследуемого объекта, относящегося к водосборному бассейну р. Северная Двина. Показан таксономический состав фитопланктона и зоопланктона в осенний период 2022 г. Оценено видовое разнообразие с использованием индекса Шеннона, основанного на относительном обилии видов, индекса Менхиника, определяющего видовое богатство, выявлены средние показатели численности и биомассы фитопланктона Никольского устья. Рассчитан индекс сапробности Пантле-Букка для оценки загрязнения природных вод. По данным наблюдений зарегистрировано 53 таксона водорослей рангом ниже рода и 21 таксон зоопланктонных организмов. Установлено, что основу альгофлоры составляли диатомовые водоросли. Основу зоопланктонного сообщества составляли веслоногие ракообразные. Новые данные о состоянии фитопланктонного и зоопланктонного сообществ могут служить информационной и методической основой для разработки программ экологического мониторинга водных экосистем региона.

Ключевые слова: альгоценоз, фитопланктон, зоопланктон, видовое разнообразие, индекс Шеннона, индекс Менхиника, Никольское устье.

DOI: 10.47021/0320-3557-2023-55-64

ВВЕДЕНИЕ

Река Северная Двина, в частности ее устьевая область, испытывает огромную антропогенную нагрузку от многочисленных источников загрязнения, расположенных вдоль ее притоков и непосредственно в низовье реки. Никольское устье – особый географический объект, охватывающий район смешения морских распресненных вод Двинского залива Белого моря и пресных вод р. Северная Двина. Также он подвержен сильному антропогенному влиянию от деятельности промышленных объектов и хозяйственно-бытовых стоков, находящихся в городе Северодвинск. Фитопланктон является начальным звеном трофической цепи и первым реагирует на изменения состояния водной среды и автотрофом с высокой скоростью воспроизводства, участвует в формировании качества воды, биоты водотока и может служить индикатором, отражающим состояние всей водной экосистемы [Абакумов, 1983 (Abakumov, 1983)]. Изучение организации и функционирования фитопланктонных сообществ в условиях значительной антропогенной нагрузки давно стало неотъемлемой частью гидробиологического мониторинга [Шуберт, 1988 (Schubert, 1988)]. Однако фитопланктон Никольского устья, расположенного в городской черте, исследован крайне слабо. В связи с этим изучение структурной организации водорослевых сообществ усть-

евой акватории позволит внести определенный вклад в понимание закономерностей формирования и функционирования планктонных альгоценозов как ключевого элемента в процессах биотического круговорота и самоочищения вод в условиях повышенного антропогенного воздействия. Зоопланктон является основным промежуточным звеном между первичными продуцентами и рыбами. Сообщество зоопланктонных организмов также служит характеристикой состояния водной среды [Абакумов, 1992 (Abakumov, 1992); Арашкевич, 2021 (Arashkevich, 2021)].

Основу гидрографической сети дельты р. Северная Двина составляют три рукава: Никольский, Мурманский и Корабельный, впадающие в море. Рукава имеют типичное эстуарийное расширение русла, именуемое устьем. Никольский рукав при впадении формирует основное Пудожемское устье и небольшое, самое западное, Никольское устье, ширина которого на створе 2 км, глубина варьируется от 3 м до 15 м. Современный облик устья приобрело в конце суббореального времени, когда уровень Белого моря стабилизировался. Поверхность коренных берегов является древним абразионным уступом послеледникового моря, местами имея обрывистый характер, местами характер пологого склона. В узкой полосе побережья, а также по дну прибрежья

распространены пески, иногда с примесью гальки и валунов. Почти повсюду берега окаймлены песчаной или песчано-каменистой полосой осушки [Лебедева, Алабян, 2016 (Lebedeva, Alabyan, 2016); Зотин и др., 1965 (Zotin et al., 1965); Artemyev, Romankevich, 1988]. Никольское устье р. Северная Двина является приливным, период приливных колебаний со-

ставляет около 12.5 ч, что в свою очередь влияет на гидробиологические характеристики.

Целью данной работы является выявление особенностей таксономической структуры фитопланктонного и зоопланктонного сообществ и оценка качества смешанных вод Никольского устья р. Северная Двина в период мониторинга 2022 г.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для изучения послужили результаты исследований четырех проб фитопланктона и четырех проб зоопланктона, отобранных в ноябре 2022 г. с 4 заданных точек (станции № Ф1, № Ф2, № 1 и № 2).

Гидробиологический материал для исследования фитопланктона отбирали пластиковым пробоотборником объемом 1 л с глубины 0.1–2 м и фиксировали 40%-ным формалином до слабого запаха в соответствии с общепринятыми для альгологических исследований методами [Садчиков, 2003 (Sadchikov, 2003); Абакумов, 1992 (Abakumov, 1992)]. Ступение осуществляли осадочным способом. Обработку собранного материала проводили камерально путем визуализации с использованием лабораторного микроскопа Микмед-6. Видовую принадлежность выявляли с помощью определителей и базы данных Интернет-ресурса (WoRMS) и Algaebase [Криштович, 1949 (Krishtovich, 1949); Комаренко, Васильева, 1975 (Komarenko, Vasilyeva, 1975); Голлербах, Полянский, 1953 (Gollerbach, Polyansky, 1953); Прошкина-Лавренко, 1951 (Proshkina-Lavrenko, 1951); Киселев, 1980 (Kiselev, 1980)].

Зоопланктон для получения количественных и качественных показателей собирали планктонной сетью Джеди с диаметром входного отверстия 25 см и мельничным газом № 38 методом тотального облова всего столба воды от дна до поверхности. Пробы зоопланктона фиксировали 4%-ным нейтральным рас-

твором формалина. Обработку проводили по стандартной методике [Абакумов, 1992 (Abakumov, 1992)] камерально путем визуализации с использованием микроскопа МБС-10 и Биомед-6 ПР2. Количественную обработку проб проводили с использованием счетной камеры Богорова. Видовую принадлежность определяли с помощью определителей и базы данных Интернет-ресурса (WoRMS) [Алексеев, Цалолихин, 2010 (Alekseev, Tsalolikhin, 2010); Гаевская, 1948 (Gaevskaya, 1984); Цетлин и др., 2010 (Cetlin et al., 2010)]. Биомассу планктонных организмов рассчитывали по их средним весам. Биомассу и численность зоопланктона рассчитывали на 1 м³ профильтрованной воды [Кононова, Фефилова, 2018 (Kononova, Fefilova, 2018); Кособокова, 2012 (Kosobokova, 2012); Трошков, 2005 (Troshkov, 2005)].

Проведен сравнительный анализ количественных показателей (численность, биомасса) разных систематических групп фитопланктона и зоопланктона. Для оценки устойчивости сообществ использовали индекс Шеннона, рассчитанный как по численности, так и по биомассе [Шитиков, 2003 (Shitikov, 2003)]. Для определения степени загрязненности воздействовали индекс сапробности по методу Пантле-Букка в модификации Сладечека [Абакумов, 1992 (Abakumov, 1992)]. Все этапы вычислений и построение графических таблиц выполнены с использованием программы MO Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В составе фитопланктона исследованной акватории выявлено 53 таксона микроводорослей, 49 из которых были идентифицированы до видового уровня. По своему систематическому положению все исследованные планктонные водоросли относились к пяти отделам: Bacillariophyta (диатомовые водоросли) – 90%, Chlorophyta (зеленые водоросли) – 4%, Euglenophyta (эвгленовые водоросли), Cyanophyta (сине-зеленые водоросли) и Dinophyta (динофитовые водоросли) – по 2% (табл. 1). Основу фитоценоза в исследованном водотоке составляли представители пресноводной флоры. Наибольший вклад в видовое бо-

гатство (94%) привнесли диатомовые и зеленые микроводоросли, что характерно для северных водоемов [Гецен, 1985 (Heczen, 1985)].

Во всех пробах доминирующие позиции по численности и биомассе занимали диатомовые микроводоросли – *Aulacoseira granulata* (49% общей численности и 33% общей биомассы) и *Fragilaria crotonensis* (12% общей численности и 2% общей биомассы), в роли субдоминантов выступала колониальная диатомовая *Melosira moniliformis* (7% общей численности и 31% общей биомассы) и *Thalassionema nitzschioides* (7% общей численности и 3% общей биомассы). Таким образом,

диатомовые водоросли играют важнейшую роль в формировании видового состава, они являются абсолютными доминантами по чис-

ленности и биомассе в планктоне устьевого участка реки (рис. 1).

Таблица 1. Распределение видов фитопланктона в районе Никольского устья р. Северная Двина в ноябре 2022 г.

Table 1. Distribution of phytoplankton species in the area of the Nikolsky estuary of the Severnaya Dvina River in November 2022

Отделы Phylum	Всего за период исследований (%) Total for the research period	Количество видов Number of types			
		Станция / Station			
		№ 1	№ 2	№ Ф1	№ Ф2
Bacillariophyta (Диатомовые)	90	25	19	22	17
Chlorophyta (Зеленые)	4	2	1	1	1
Суанophyta (Сине-зеленые водоросли)	2	–	1	–	–
Dinophyta (Динофитовые)	2	–	1	–	1
Euglenophyta (Эвгленовые)	2	–	1	–	1
Всего:	100	27	23	23	20
Total:					

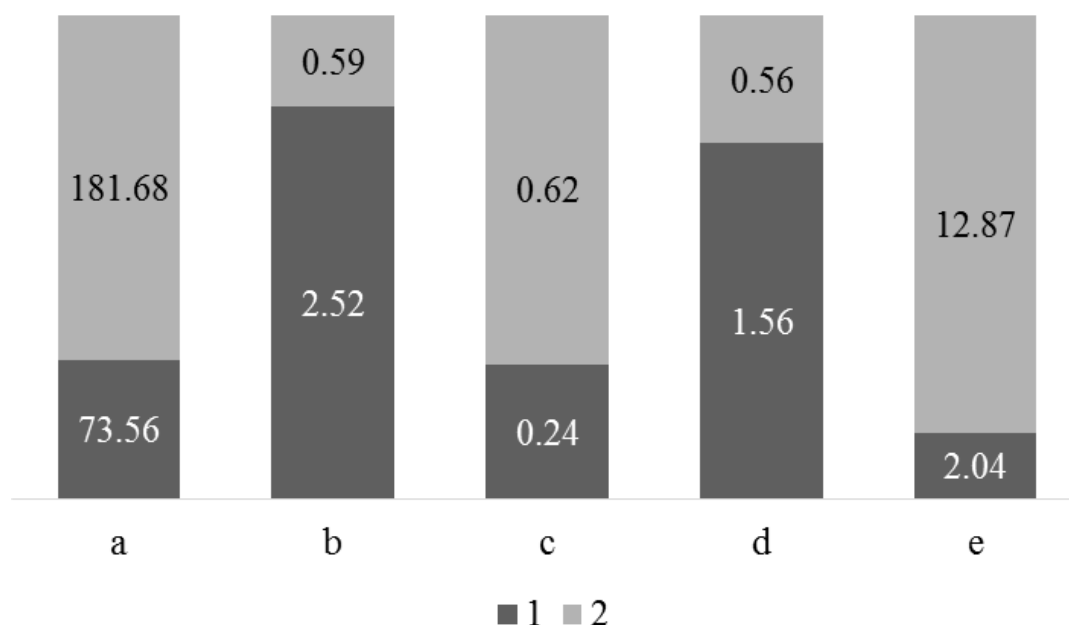


Рис. 1. Общая численность и биомасса по отделам микроводорослей в районе Никольского устья р. Северная Двина в ноябре 2022 г. Буквами обозначены отделы микроводорослей: а – Bacillariophyta; б – Chlorophyta; с – Euglenophyta; d – Cyanophyta; е – Dinophyta; 1 – численность (млн кл. /м³); 2 – биомасса (мг/м³).

Fig. 1. The total number and biomass by microalgae departments in the area of the Nikolsky mouth of the Severnaya Dvina River, in November 2022, the following microalgae departments are indicated by letters: a – Bacillariophyta; b – Chlorophyta; c – Euglenophyta; d – Cyanophyta; e – Dinophyta; 1 – Number (million cells/m³); 2 – Biomass (mg/m³).

Доминирующие виды *Aulacoseira granulata* и *Fragilaria crotonensis* являются широко распространенными в планктоне пресных и слегка солоноватых вод. Микроводоросли *Melosira moniliformis* и *Thalassionema nitzschioides* типичные представители морских и солоновато водных акваторий [Криштович, 1949 (Krishnovich, 1949); Комаренко, 1975 (Komarenko, 1975)]. Среди всех рассмотренных видов микроводорослей большинство могут обитать как в морских, так и пресных водах. Наименьшее

количество представителей морской экосистемы представлено на рисунке 2.

В исследуемых пробах значения численности и биомассы находились в диапазонах: 15.72–24.24 млн кл./м³ и 42.8–53.9 мг/м³, что соответствует осенним значениям количественных показателей фитопланктона (табл. 2).

Общая средняя численность и биомасса фитопланктона в районе Никольского устья составили 19.98 млн кл./м³ и 49.07 мг/м³ соответственно.

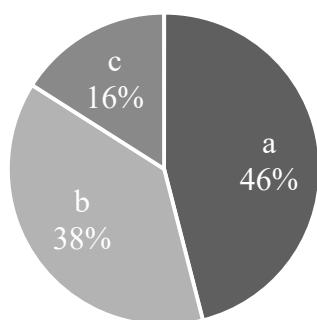


Рис. 2. Процентное распределение экологических групп фитопланктона в районе Никольского устья р. Северная Двина в ноябре 2022 г. (a – виды, широко распространенные в морских, солоноватых и пресных водах; b – пресноводные виды; c – морские виды).

Fig. 2. Percentage distribution of phytoplankton ecological groups in the area of the Nikolsky estuary of the Severnaya Dvina River in November 2022 (a – species widespread in marine, brackish and fresh waters; b – freshwater species; c – marine species).

Оценка α -разнообразия фитопланктонного сообщества Никольского устья показала относительно высокий индекс биоразнообразия

Таблица 2. Количественные характеристики фитопланктона в районе Никольского устья р. Северная Двина в ноябре 2022 г.

Table 2. Quantitative characteristics of phytoplankton in the area of the Nikolsky estuary of the Severnaya Dvina River in November 2022

Показатели Indicators	Станции отбора проб / Sampling stations №			
	Станция Station № 1	Станция Station № 2	Станция Station № Ф1	Станция Station № Ф2
Численность / Size, млн кл. /м ³	16.56	24.24	15.72	23.4
Биомасса / Biomass, мг/м ³	46.8	53.9	42.8	52.8
Количество видов / Number of types, экз.	27	23	23	20

Таблица 3. Значения индексов биологического разнообразия и гидробиологический индекс сапробности фитопланктона в районе Никольского устья р. Северная Двина в ноябре 2022 г.

Table 3. Values of biological diversity indices and hydrobiological index of phytoplankton saprobity in the area of the Nikolsky estuary of the Severnaya Dvina River in November 2022

Станции отбора проб Sampling stations №	Индекс Шеннона / Shannon Index (H')		Индекс Менхиника Index Menhinika (DMn)	Индекс Сапробности Index Saprobities (I)
	По численности By number	По биомассе By biomass		
№ 1	3.50	3.46	2.29	1.82
№ 2	2.83	2.45	1.61	1.82
№ Ф1	2.91	2.64	2.01	1.52
№ Ф2	3.04	2.94	1.43	1.7
Среднее: Average:	3.07	2.87	1.83	1.71

Также из всех обнаруженных микроводорослей 28 видовых таксонов (53%) являлись видами-индикаторами органического загрязнения воды и относились к девяти группам сапробионтов. Доминировали β -мезосапробионты, включающие 12 видов и составляющие 43% общего числа видов-

зия (H'), его средние значения составляют по численности – 3.07, по биомассе – 2.87 [Шитиков, 2005 (Shitikov, 2005)]. Это свидетельствует о средней сложности структуры сообщества и довольно благополучном состоянии микроводорослей. Также был рассчитан индекс Менхиника (DMn), среднее значение которого составило 1.83, что говорит о невысоком видовом разнообразии (табл. 3).

Для определения уровня органического загрязнения и степени антропогенной нагрузки на биогеоценозы Никольского устья р. Северная Двина проведен сапробиологический анализ [Козина, 1977 (Kozina, 1977); Лурье, 1971 (Lurie, 1971)]. Значения индексов сапробности по Пантле и Букку в зависимости от станции исследования изменялись от 1.52 до 1.82. Среднее значение индекса сапробности составило 1.71 ± 0.05 , что соответствует III классу качества вод (умеренно загрязненные) (табл. 3) [Абакумов, 1992 (Abakumov, 1992)].

индикаторов (рис. 3). Это позволяет отнести исследуемые природные (морские) воды к β -мезосапробной зоне самоочищения. Микроводоросли, предпочитающие чистые воды (олигосапробионты) и загрязненные (α -мезосапробионты), составляли по 7%. Виды, избирающие максимально загрязненные воды

(полисапробианты), – 3%. На переходные формы приходится в совокупности 40% [Барина, 2006 (Barinova, 2006)].

Состав зоопланктона исследованной акватории представлен 21 таксоном зоопланктонных организмов: Copepoda – 67.1%, Clado-

cera, Polychaeta, Gastropoda, Bivalvia, Bryozoa, Appendicularia и Mysidacea – по 4.7% (табл. 4).

Количественные показатели исследованного зоопланктонного сообщества были невысоки, общая средняя численность и общая средняя биомасса составляли 1005.5 экз./м³ и 16.64 мг/м³ соответственно (табл. 5).

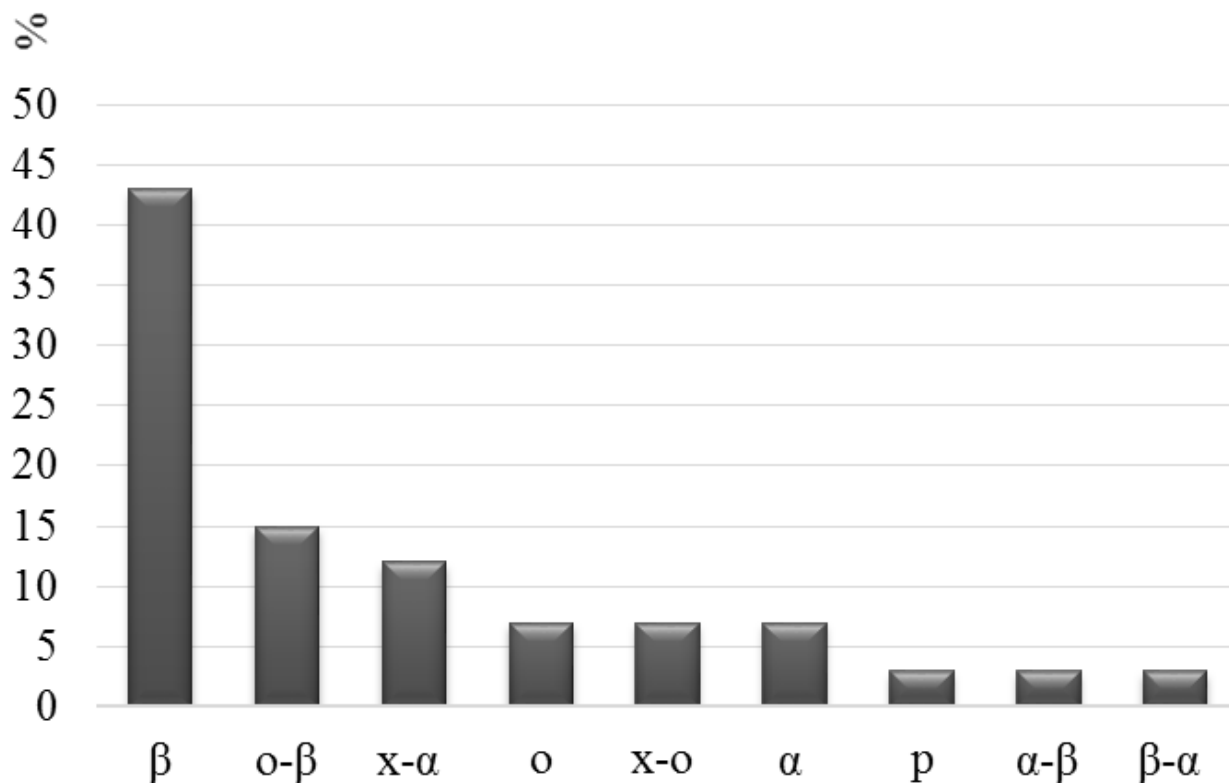


Рис. 3. Сапробиологическая структура фитопланктона в районе Никольского устья р. Северная Двина в ноябре 2022 г. Группы индикаторов: β – β-мезосапробиные; o-β – олиго-β-мезосапробиные; x-α – ксено-α-мезосапробиные; o – олигосапробиные; x-o – ксено-олигосапробиные; α – α-мезосапробиные; p – полисапробиные; α-β – α-β-мезосапробиные; β-α – β-α-мезосапробиные.

Fig. 3. Saprobiological structure of phytoplankton in the area of the Nikolsky mouth of the Severnaya Dvina River in November 2022. Groups of indicators: β – β-mesosaprobic; o-β – oligo-β-mesosaprobic; x-α – xeno-α-mesosaprobic; o – oligosaprobic; x-o – xeno-oligosaprobic; α – α-mesosaprobic; p – polysaprobic; α-β – α-β-mesosaprobic; β-α – β-α-mesosaprobic.

Таблица 4. Распределение зоопланктона в районе Никольского устья р. Северная Двина в ноябре 2022 г.

Table 4. Distribution of zooplankton species in the area of the Nikolsky estuary of the Severnaya Dvina River in November 2022

Таксон Taxon	Станции отбора проб / Sampling stations №			
	№ Ф1	№ Ф2	№ 1	№ 2
Copepoda				
Calanoida				
<i>Acartia (Acanthacartia) bifilosa</i> (Giesbrecht, 1881)	–	–	–	+
<i>A. (Acartiura) longiremis</i> (Lilljeborg, 1853)	+	+	+	+
<i>A. spp. (cop.)</i>	+	+	+	+
<i>Calanus glacialis</i> (Jaschnov, 1955)	–	–	–	+
<i>Copepoda nauplii</i>	+	+	+	+
<i>Eurytemora affinis</i> (Poppe, 1880)	+	+	+	+
<i>Eurytemora spp. (cop.)</i>	+	+	+	+
<i>Pseudocalanus minutus</i> (Krøyer, 1845)	+	+	+	–
<i>Temora longicornis</i> (Muller, 1785)	+	+	+	+
<i>Calanoida spp. (cop.)</i>	+	+	+	+

Таксон Taxon	Станции отбора проб / Sampling stations №			
	№ Ф1	№ Ф2	№ 1	№ 2
Cyclopoida				
<i>Oithona similis</i> (Claus, 1866)	+	+	+	+
<i>Triconia borealis</i> (Sars, 1918)	+	+	+	+
Harpacticoida				
<i>Harpacticoida</i> spp. (cop.)	+	+	+	+
<i>Microsetella norvegica</i> (Boeck, 1865)	+	+	+	+
Branchiopoda				
Cladocera				
<i>Bosmina (Bosmina) longirostris</i> (Muller, 1785)	+	–	–	–
Polychaeta				
<i>Polychaeta</i> spp. (larvae)	–	–	+	+
Gastropoda				
<i>Gastropoda</i> spp. (larvae)	–	–	–	+
Bivalvia				
<i>Bivalvia</i> spp. (larvae)	+	–	+	–
Bryozoa				
<i>Bryozoa</i> spp. (larvae)	+	–	+	–
Appendicularia				
<i>Fritillaria borealis</i> (Lohmann, 1896)	–	–	+	–
Mysida				
<i>Mysidae</i> spp.	–	–	+	–

Самые низкие показатели отмечены на фоновой станции № Ф1. Основу зоопланктонного сообщества здесь составляли: распространенный почти повсеместно вид *Oithona similis* – 48.1% по численности (124 экз./м³), 11.7% по биомассе (0.42 мг/м³); младшие копепоидитные стадии *Eurytemora* spp. – 19.4% (50 экз./м³) и 28.2% (1.03 мг/м³); *E. affinis* 10.9% по численности (28 экз./м³) и 34.4% по биомассе (1.26 мг/м³). В фоновом пункте мониторинга № Ф2 видовой состав представлен только веслоногими рачками: доминантом также являлся вид *Oithona similis* – 77.6% по численности (1009 экз./м³) и 44.1% по биомассе (5.39 мг/м³); бореальный вид *Temora longicornis* – 6.3% (82 экз./м³) и 21.1%

(2.58 мг/м³); копепоидитные стадии *Eurytemora* spp. – 4.2% (55 экз./м³), 12.5% (1.52 мг/м³). Невысокие показатели численности (467 экз./м³) наблюдались на станции № 1. Основу зоопланктонного сообщества здесь составляли *Eurytemora* spp. и *E. affinis*. Существенный вклад в биомассу внесли молодые особи рода *Mysis* – 23.4% (3.51 мг/м³). Самые большие показатели численности и биомассы оказались на станции № 2 – 1998 экз./м³ и 35.6 мг/м³ соответственно. Наибольший вклад в численность внесла мелкая Copepoda *Oithona similis* – 48%. Ведущая роль в формировании общей биомассы принадлежала *Eurytemora affinis* (32.5%) и младшим копепоидитным стадиям *Eurytemora* spp. (27.9%).

Таблица 5. Количественные показатели зоопланктона Никольского устья р. Северная Двина в ноябре 2022 г.

Table 5. Quantitative indicators of zooplankton near the Nikolsky mouth of the Severnaya Dvina River in November 2022

Станция Station №	Глубина Depth, м	Кол-во таксонов Number of taxa	Числ-ть, экз./м ³ Number ind./m ³	Биомасса мг/м ³ Biomass, mg/m ³	Доминирующие таксоны Dominant taxa	% численности of the number	% биомассы of biomass
№ Ф1	10	15	258	3.66	<i>Oithona similis</i> <i>Eurytemora</i> spp. (cop.) <i>E. affinis</i> <i>Triconia borealis</i> <i>Calanoida</i> spp. (cop.) <i>Acartia</i> spp. (cop.)	48.1% 19.4% 10.9% 4.7% 3.9% 3.1%	11.7% 28.2% 34.4% 2.1% 6% 2.2%
№ Ф2	11	12	1299	12.23	<i>Oithona similis</i> <i>Temora longicornis</i> <i>Eurytemora</i> spp. (cop.) <i>Triconia borealis</i> <i>Pseudocalanus minutus</i> <i>Calanoida</i> spp. (cop.) <i>Eurytemora affinis</i>	77.6% 6.3% 4.2% 2.8% 1.4% 1.4% 1.4%	44.1% 21.1% 12.5% 1.9% 5.2% 2.6% 6.7%

Станция Station №	Глубина Depth, м	Кол-во таксонов Number of taxa	Числ-ть, экз./м ³ Number ind./m ³	Биомасса мг/м ³ Biomass, mg/m ³	Доминирующие таксоны Dominant taxa	% числен- ности of the number	% био- массы of biomass
№ 1	12.8	17	467	15.05	<i>Eurytemora</i> spp. (cop.) <i>E. affinis</i> <i>Oithona similis</i> <i>Triconia borealis</i> <i>Temora longicornis</i>	33.3% 23.9% 22.9% 9.1% 2.4%	25.5% 39.2% 3.7% 2% 2.3%
№ 2	7.3	15	1998	35.6	<i>Oithona similis</i> <i>Eurytemora</i> spp. (cop.) <i>E. affinis</i> <i>Triconia borealis</i> <i>Calanoida</i> spp. (cop.) <i>Temora longicornis</i>	48% 20.6% 11.7% 5.5% 3.4% 3.4%	14.1% 27.9% 32.5% 2.0% 5.8% 6.3%
Средние значения Average values	10.27	14	1005.5	16.64	—	—	—

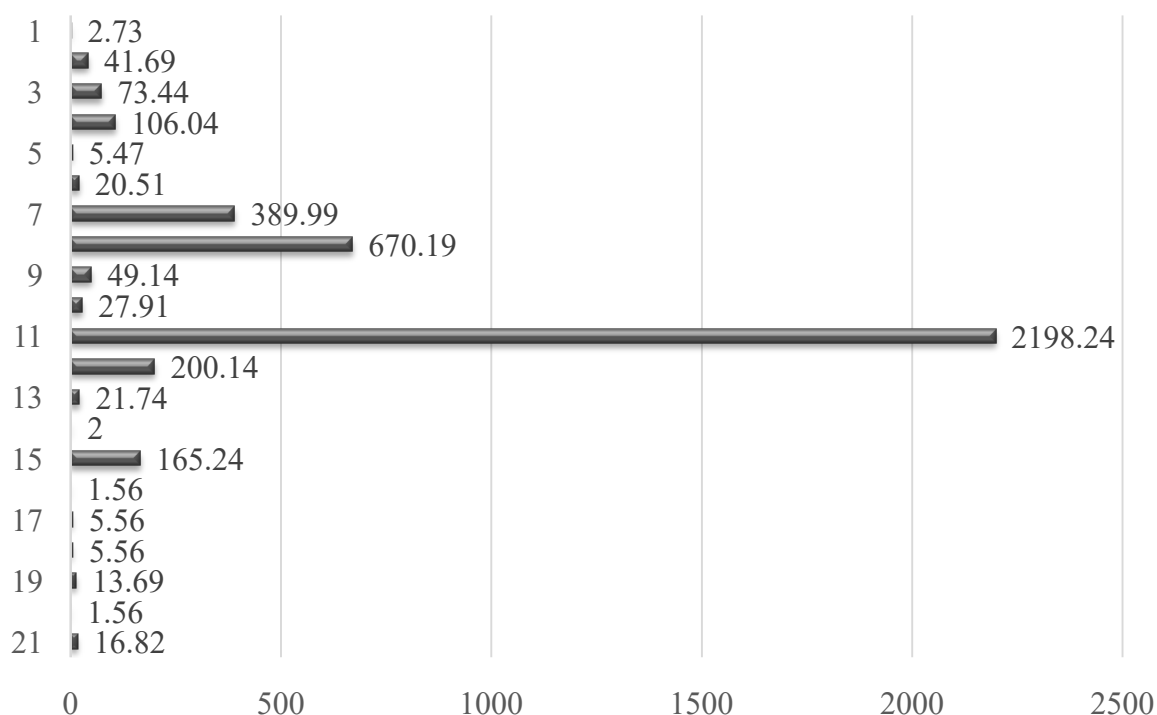


Рис. 4. Общая численность представителей зоопланктона в районе Никольского устья р. Северная Двина в ноябре 2022 г., экз./м³.

Fig. 4. The total number of zooplankton representatives in the area of the Nikolsky estuary of the Severnaya Dvina River, in November 2022, ind./m³. 1 – *Acartia (Acanthacartia) bifilosa*; 2 – *Acartia (Acartiura) longiremis*; 3 – *Acartia* spp. (cop.); 4 – *Calanoida* spp. (cop.); 5 – *Calanus glacialis*; 6 – *Copepoda nauplii*; 7 – *Eurytemora affinis*; 8 – *Eurytemora* spp. (cop.); 9 – *Harpacticoida* spp. (cop.); 10 – *Microsetella norvegica*; 11 – *Oithona similis*; 12 – *Triconia borealis*; 13 – *Pseudocalanus minutus*; 14 – *Bosmina (Bosmina) longirostris*; 15 – *Temora longicornis*; 16 – *Fritillaria borealis*; 17 – *Bivalvia* (larvae); 18 – *Bryozoa* (larvae); 19 – *Gastropoda* (larvae); 20 – *Mysidae* spp.; 21 – *Polychaeta* (larvae).

Оценка α -разнообразия зоопланктонного сообщества Никольского устья показала относительно высокий индекс биоразнообразия (H'), его средние значения составляют по численности – 3.10, по биомассе – 3.25. Что указывает на среднюю сложность структуры сообщества (табл. 6).

Зоопланктонное сообщество Никольского устья р. Северная Двина в ноябре 2022 г. можно охарактеризовать как копеподное. Доминантом по численности является мелкая Соперода *Oithona similis*. Субдоминантом являются *Eurytemora affinis* и младшие копеподитные стадии *Eurytemora* spp. (рис. 4).

Таблица 6. Значения индексов биологического разнообразия зоопланктона в районе Никольского устья р. Северная Двина в ноябре 2022 г.

Table 6. Values of zooplankton biological diversity indices in the area of the Nikolsky estuary of the Severnaya Dvina River in November 2022

Станция / Station №	Индекс Шеннона / Shannon Index (H')	
	По численности / By number	По биомассе / By biomass
№ Ф1	3.28	3.64
№ Ф2	2.31	2.97
№ 1	3.63	3.13
№ 2	3.19	3.27
Среднее Average:	3.10	3.25

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исходя из результатов выполненных единовременных исследований, альгофлора Никольского устья в осенний период 2022 г. характеризуется доминированием представителей отдела Bacillariophyta (диатомовые) по уровню развития соответствующих стадиям сукцессионного цикла фитопланктонных сообществ – осень (ноябрь). Анализ значений индексов показал среднюю сложность структуры и видового богатства альгоценоза с преобладанием широко распространенных планктонных видов микроводорослей. Воды устья соответствуют III классу качества (удовлетворительной чистоты) и β -мезосапробной зоне.

В результате проведенных исследований установлено, что сообщество зоопланктона Никольского устья р. Северная Двина пред-

ставлено 21 таксоном зоопланктонных организмов, характеризуется доминированием представителей Copepoda. Количественные показатели зоопланктонного сообщества были невысоки, общая средняя численность и биомасса составляли 1005.5 экз./м³ и 16.64 мг/м³ соответственно. Наибольший вклад в численность внесла мелкая Copepoda *Oithona similis*. Ведущая роль в формировании общей биомассы принадлежала *Eurytemora affinis* и младшим копепоидитным стадиям *Eurytemora* spp.

Для более глубокого изучения экологического состояния водотока необходимо продолжить исследования видового разнообразия, структуры, сезонной и межгодовой динамики планктонных сообществ Никольского устья на регулярной и долгосрочной основе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абакумов В.А. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 318 с.
- Абакумов В.А. Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л.: Гидрометеиздат, 1983. 240 с.
- Алексеев В.Р., Цалолыхин С.Я. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Зоопланктон. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 495 с.
- Арашкевич Е.Г. Зоопланктон Баренцева моря // Система Баренцева моря. М.: ГЕОС, 2021. С. 331–351.
- Барина С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды // Ботанический журн. 2006. Т. 93, № 6. С. 957–958.
- Гаевская Н.С. Определитель фауны и флоры северных морей СССР. М.: Совет. наука, 1948. 740 с.
- Гецен М.В. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. Л.: Наука, 1985. 97 с.
- Голлербах М.М., Полянский В.И. Определитель пресноводных водорослей СССР. М.: Сов. наука, 1953. Вып. 2. 652 с.
- Зотин М.И., Серебряков Т.А., Алпатова Т.А. Гидрология устьевой области Северной Двины. М.: Гидрометеиздат, 1965. 323 с.
- Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Распределение, сезонная динамика, питание и значение. Л.: Наука, 1980. Т. 2. 396 с.
- Лебедева С.В., Алабян А.М. Наводнения в устьевой области Северной Двины: моделирование и прогноз // Меняющийся климат и социально-экономический потенциал Российской Арктики. М.: Лига-Вент, 2016. Т. 2. С. 146–160.
- Козина Л.С. Унифицированные методы исследования качества вод: Методы химического анализа вод. М.: Управление делами Секретариата СЭВ, 1977. Кн. 3. 90 с.
- Комаренко Л.Е., Васильева И.И. Пресноводные диатомовые и сине-зеленые водоросли водоемов Якутии. М.: Наука, 1975. 286 с.
- Кононова О.Н., Фефилова Е.Б. Методическое руководство по определению размерно-весовых характеристик организмов зоопланктона Европейского Севера России. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2018. 151 с.
- Кособокова К.Н., Перцова Н.М. Зоопланктон арктического бассейна. Структура сообществ, экология, закономерности распределения. М.: ГЕОС, 2012. 250 с.

- Криштович А.Н. Диатомовый анализ. М.: Изд-во геолог. Литер, 1949. Т. 2. С. 258–271.
Криштович А.Н. Диатомовый анализ. М.: Изд-во геолог. Литер, 1949. Т. 3. 394 с.
Лурье Ю.Ю. Унифицированные методы анализа вод. М.: Химия, 1971. 375 с.
Прошкина-Лавренко А.И. Определитель пресноводных водорослей СССР. М.: Совет. наука, 1951. Вып. 4. 619 с.
Садчиков А.П. Методы изучения пресноводного фитопланктона: методическое руководство. М.: Университет и школа, 2003. С. 155–157.
Трошков В.А. Веса некоторых макропланктеров Белого моря // Проблемы изучения рационального использования и охраны ресурсов Белого моря: материалы IX Междунар. конф. Петрозаводск. 2005. С. 305–309.
Цетлин А.Б., Жадан А.Э., Марфенин Н.Н. Флора и фауна Белого моря: иллюстрированный атлас. М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. 470 с.
Шитиков В.К. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.
Шитиков В.К. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения. М.: Наука, 2005. Кн. 2. 231 с.
Шуберт Р. Биоиндикация загрязнений наземных экосистем. М.: Мир, 1988. 348 с.
Artemyev V.E., Romankevich E.A. Seasonal variations in the transport of organic matter in North Dvina estuary // Transport of carbon and minerals in major world rivers. Hamburg: Mitt. Geol.-Palaont. Inst. Univ. Hamburg. SCOPE/UNEP Sonderband, 1988. Н. 66. Р. 177–184.
Listing the World's Algae. <https://www.algaebase.org/> [Электронный ресурс].
WoRMS (World Register of Marine Species. 2018-12-09. DOI: 10.14284/170) [Электронный ресурс].

REFERENCES

- Abakumov V.A. Guide to hydrobiological monitoring of freshwater ecosystems. St. Petersburg, Gidrometeoizdat, 1992. 318 p. (In Russian)
Abakumov V.A. Scientific foundations in the system of quality control of surface waters. *Rukovodstvo po metodam gidrobiologicheskogo analiza poverhnostnykh vod i donnykh otlozhenij* [Guide to methods of hydrobiological analysis of surface waters and bottom sediments]. L.: Hydrometeoizdat, 1983. 239 p. (In Russian)
Aleksiev V.R., Tsalolihin S.Y. Determinant of zooplankton and zoobenthos of fresh water of European Russia. *Zooplankton*. M., *Tovarishchestvo nauchnykh izdanij KMK*, 2010, vol. 1. 495 p. (In Russian)
Arashkevich E.G. Barents Sea system. *Zooplankton Barentseva morya* [Zooplankton of the Barents Sea]. M., GEOS, 2021, pp. 331–351. (In Russian)
Artemyev V.E., Romankevich E.A. *Seasonal variations in the transport of organic matter in North Dvina estuary*. Transport of carbon and minerals in major world rivers. Hamburg: Mitt. Geol.-Palaont. Inst. Univ. Hamburg. SCOPE/UNEP Sonderband, 1988, vol. 66, pp. 177–184.
Barinova S.S., Medvedeva L.A., Anisimova O.V. Biodiversity of algae-indicators surrounding area. *Botanical Zhurn.*, 2006, vol. 93, no. 6, pp. 957–958. (In Russian)
Cetlin A.B., Zhadan A.E., Marfenin N.N. Flora and Fauna of the White Sea: illustrated atlas. M., *Tovarishchestvo nauchnykh izdanij KMK*, 2010. 471 p. (In Russian)
Gaevskaya N.S. Determinant of fauna and flora of the northern seas of the USSR. M., *Sovet. nauka*, 1948. 740 p. (In Russian)
Gezen M.V. Algae in the ecosystems of the Far North. L., *Nauka*, 1985. 97 p. (In Russian)
Gollerbah M.M., Polyanskiy V.I. Determinant of freshwater algae of the USSR. M., *Sov. nauka*, 1953, vol. 2. 652 p. (In Russian)
Kiselev I.A. Plankton of seas and continental waters. Distribution, seasonal dynamics, nutrition and significance. L., *Nauka*, 1980, vol. 2. 396 p. (In Russian)
Komarenko L.E., Vasilyeva I.I. Fresh diatoms and blue-green algae of Yakutia. M., *Science*, 1975. 286 p. (In Russian)
Kononova O.N., Fefilova E.B. Methodical guidance on the definition of dimensional-weight characteristics of zooplankton organisms in the European North of Russia. *Sykt'yvkar, Komi NZ UrO RAS*, 2018. 152 p. (In Russian)
Kosobokova K.N., Pertsov N.M. Zooplankton of the Arctic basin. Community structure, ecology, distribution laws. M., GEOS, 2012. 250 p. (In Russian)
Kozina L.S. Unified methods of water quality research: Methods of chemical analysis of waters. M., Department of Affairs of the CMEA Secretariat, 1977, vol. 3. 90 p. (In Russian)
Krishtovich A.N. Diatomic analysis. M., *Izd-vo geologist. Liter*, 1949, vol. 2, pp. 258–271 p. (In Russian)
Krishtovich A.N. Diatomic analysis. M.: *Izd-vo geologist. Liter*, 1949, vol. 3. 394 p. (In Russian)
Lebedeva S.V., Alabyan A.M. The changing climate and socio-economic potential of the Russian Arctic. *Navodneniya v ust'evoy oblasti Severnoj Dviny: modelirovanie i prognoz* [Floods in the mouth area of the Northern Dvina: modeling and forecast]. M., *Liga-Vent*, 2016, vol. 2, pp. 146–160. (In Russian)
Listing the World's Algae. <https://www.algaebase.org/> [Электронный ресурс].
Lurie Yu.Yu. Unified methods of water analysis. M., *Chemistry*, 1971. 375 p. (In Russian)
Proshkina-Lavrenko A.I. Determinant of freshwater algae of the USSR. M., *Council. Science*, 1951, vol. 4. 619 p. (In Russian)
Sadchikov A.P. Methods of studying freshwater phytoplankton: methodical guidance. M., *University and School*, 2003, pp. 155–157. (In Russian)
Schubert R. Bioindication of pollution of terrestrial ecosystems. M., *Mir*, 1988. 348 p. (In Russian)

- Shitikov V.K. Quantitative hydroecology: methods of system identification. Togliatti, IEUB RAS, 2003. 463 p. (In Russian)
- Shitikov V.K. Quantitative hydroecology: methods, criteria, solutions. M., Science, bd. 2, 2005. 231 p. (In Russian)
- Troshkov V.A. Weights of some macro-players of the White Sea. *Problems of studying the rational use and protection of the resources of the White Sea: materials of the IX International Conference* [Problemy izucheniya racional'nogo ispol'zovaniya i ohrany resursov Belogo morya: materialy IX Mezhdunar. konf.]. Petrozavodsk, 2005, pp. 305–309. (In Russian)
- WoRMS (World Register of Marine Species. 2018-12-09. doi: 10.14284/170) [Электронный ресурс].
- Zotin M.I., Serebryakov T.A., Alpatova T.A. Hydrology of the estuary region of the Northern Dvina. M., Guide-rometeoropravt, 1965. 323 p. (In Russian)

THE CURRENT STATE OF PLANKTON COMMUNITIES OF THE NIKOLSKY ESTUARY OF THE SEVERNAYA DVINA RIVER IN 2022

E. V. Medvedeva^{*}, V. A. Gorenko, M. I. Zmetnaya

Northern Branch of VNIRO,

*163002 Arkhangelsk, Uritskogo str., 17, e-mail: *medvedeva23@pinro.ru*

Revised 25.04.2023

The work is part of the environmental monitoring of the Nikolskaya estuary. Severnaya Dvina, carried out in 2022, with the aim of comprehensive research of aquatic biological resources and their environment. Information was obtained on the species diversity and structure of plankton communities of the studied object belonging to the drainage basin of the Severnaya Dvina River. The taxonomic composition of phytoplankton and zooplankton in the navigation period of 2022 is shown. Species diversity was assessed using the Shannon index, based on the relative abundance of species, the Menhinik index, which determines species richness, the average abundance and biomass of phytoplankton of the Nikolsky Estuary were determined. The Pantle-Bukka saprobity index was calculated to assess the pollution of natural waters. According to observations, 53 algae taxa with a rank below the genus and 21 zooplankton organisms have been registered. It was found that the basis of algoflora was diatoms. Copepoda copepods formed the basis of the zooplankton community. New data on the state of phytoplankton and zooplankton communities can serve as an informational and methodological basis for the development of environmental monitoring programs for aquatic ecosystems in the region.

Keywords: algocenosis, phytoplankton, zooplankton, species diversity, Shannon index, Menhinik index, Nikolskoye estuary

ВНУТРИГОДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ УСТЬЕВОЙ ОБЛАСТИ РЕКИ СЕВЕРНАЯ ДВИНА

И. Ю. Македонская^{1,*}, Е. В. Медведева¹, Н. Г. Отченаш¹,
И. И. Студенов¹, А. М. Торцев², Ю. М. Кониная³

¹ Северный филиал "ВНИРО",

163002 г. Архангельск, ул. Урицкого, 17, e-mail: *makedonskaya@severniro.ru

² Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики
им. академика Н.П. Лаверова УрО РАН 163000, г. Архангельск, пр. Никольский, 20

³ АО "Архангельский ЦБК" 164900, г. Новодвинск, ул. Мельникова, 1

Поступила в редакцию 11.04.2023

В работе обобщены результаты ежемесячных исследований фито- и зоопланктонных сообществ устьевой области р. Северная Двина, проводившихся в ходе экологического мониторинга с ноября 2020 г. по январь 2022 г. на водозаборах АО "Архангельский ЦБК" (г. Новодвинск) и ООО "РВК-Архангельск" (г. Архангельск и пос. Силикатчиков). По результатам планктонных съемок изучен качественный состав и описана внутригодовая изменчивость количественных показателей и структурных особенностей планктонных сообществ. В фитопланктоне обнаружено 273 внутривидовых таксона микроводорослей, среди которых преобладали диатомовые (159 таксонов). Показатели численности и биомассы изменялись синхронно в течение всего периода наблюдений. Первичная продукция и Р/В коэффициенты находились на уровне значений для арктической зоны. Индекс Шеннона определил фитопланктонное сообщество как среднесложное в устойчивом состоянии. В зоопланктоне было обнаружено 45 видов, относящихся к четырем систематическим группам. Сезонная динамика зоопланктона характеризовалась двумя пиками численности и биомассы – в ноябре 2020 г. и июле 2021 г. По видовому составу зоопланктонное сообщество в районах водозаборов в феврале–июне 2021 г. можно характеризовать как кладоцерное, в июле – как коловраточно-кладоцерно-копеподное, в августе – как коловраточно-кладоцерное, а декабрь можно считать окончанием вегетационного периода. Проведена оценка степени загрязнения по индексу сапробности фитопланктона и зоопланктона. Установлено, что состояние вод р. Северная Двина в районе исследования соответствовало олиго-β-мезосапробной зоне или II классу качества вод (умеренно загрязненные).

Ключевые слова: Северная Двина, фитопланктон, зоопланктон, численность, биомасса, индекс Шеннона, индекс сапробности.

DOI: 10.47021/0320-3557-2023-65-80

ВВЕДЕНИЕ

В р. Северная Двина и ее притоках фитопланктон формирует более высокие по сравнению с зоопланктоном биомассы, и потому фитопланктон играет основную роль при оценке воздействия на водные биоресурсы и среду их обитания при заборе воды [Студенов, Торцев, 2020 (Studenov, Tortsev, 2020)]. Существенное влияние на планктонные сообщества одновременно оказывают факторы, которые в дальнейшем сказываются на неоднородности пространственного распределения и скачкообразности количественных показателей [Шушкина и др., 1997 (Shushkina et al., 1997)]. Эти изменения определяются как внутри- и межвидовыми отношениями в фитопланктоне, так и условиями внешней среды. В числе влияющих условий специалисты выделяют температуру и перемещение водных

масс, освещенность и минеральное питание [Кузьмин, 1975 (Kuzmin, 1975)]. Основной реакцией фитопланктона на увеличение термальной нагрузки является смещение и удлинение сроков вегетации и увеличении биомассы [Ташлыкова, Афолина, 2018 (Tashlykova, Afonina, 2018)]. Структура и уровень количественного развития фитопланктона является интегральным результатом этих разнонаправленных воздействий [Ляшенко и др., 2020 (Lyashenko et al., 2020)].

Цель работы – определение состояния планктонных сообществ устьевой области р. Северная Двина в районе насосных станций первого подъема речной воды для последующей оценки воздействия на водные биоресурсы и среду их обитания при заборе воды по фактическим значениям.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для данной работы послужили результаты обработки 69 проб фитопланктона и 44 проб зоопланктона, отобранных в устьевой области р. Северная

Двина ежемесячно в период с ноября 2020 г. по январь 2022 г.

Река Северная Двина образуется от слияния рек Сухона и Юг, впадает в Двинскую губу Белого моря. Ее общая протяжен-

ность – 744 км [Жила, Алюшинская, 1965 (Zhila, Alyushinskaya, 1965)].

Площадь водосбора – 357000 км², речная сеть развита очень сильно – в ее состав входит 61878 рек и ручьев, средняя густота речной сети по бассейну составляет 0.58 км/км² [Жила, Алюшинская, 1972 (Zhila, Alyushinskaya, 1972)]. Средний годовой водный сток р. Северная Двина в Белое море – порядка 110 км³. При впадении в Двинскую губу образует обширную дельту, состоящую из >150 протоков [Ильина, Грахов, 1987 (Ilyina, Grakhov, 1987)].

Ширина нижней оконечности дельты достигает 45 км, глубина врезания в материк – 37 км. Площадь дельты 900 км², на долю суши приходится около 55% общей площади. Устьевая область р. Северная Двина имеет протяженность 140 км и состоит из приустьевых участка протяженностью 100 км, в верхней части которого расположено Холмогорское разветвление из трех рукавов, а также дельты,

состоящей из трех рукавов, двух крупных протоков и множества мелких; в состав устьевой области включается также приустьевое взморье [Гидрология..., 1965 (Hydrology..., 1965)].

В устьевой области наблюдаются приливы, относящиеся к полусуточному мелководному типу с наличием манихи – временной приостановки или даже падения уровня воды в фазу прилива. Средняя высота прилива около г. Архангельск составляет 1.2 м в сизигию и 0.9 м в квадратуру. В зимний период из-за ледового покрова высота прилива уменьшается на 0.2–0.3 м. Гидрологический режим р. Северная Двина имеет ярко выраженную сезонную изменчивость с продолжительным весенним половодьем (май–июнь), периодом летней межени (июль–август), осенними паводками и зимней меженью (январь–март). Исследования выполняли на участках устьевой области р. Северная Двина в районах городов Архангельск, Новодвинск и пос. Силикатчиков (рис. 1).

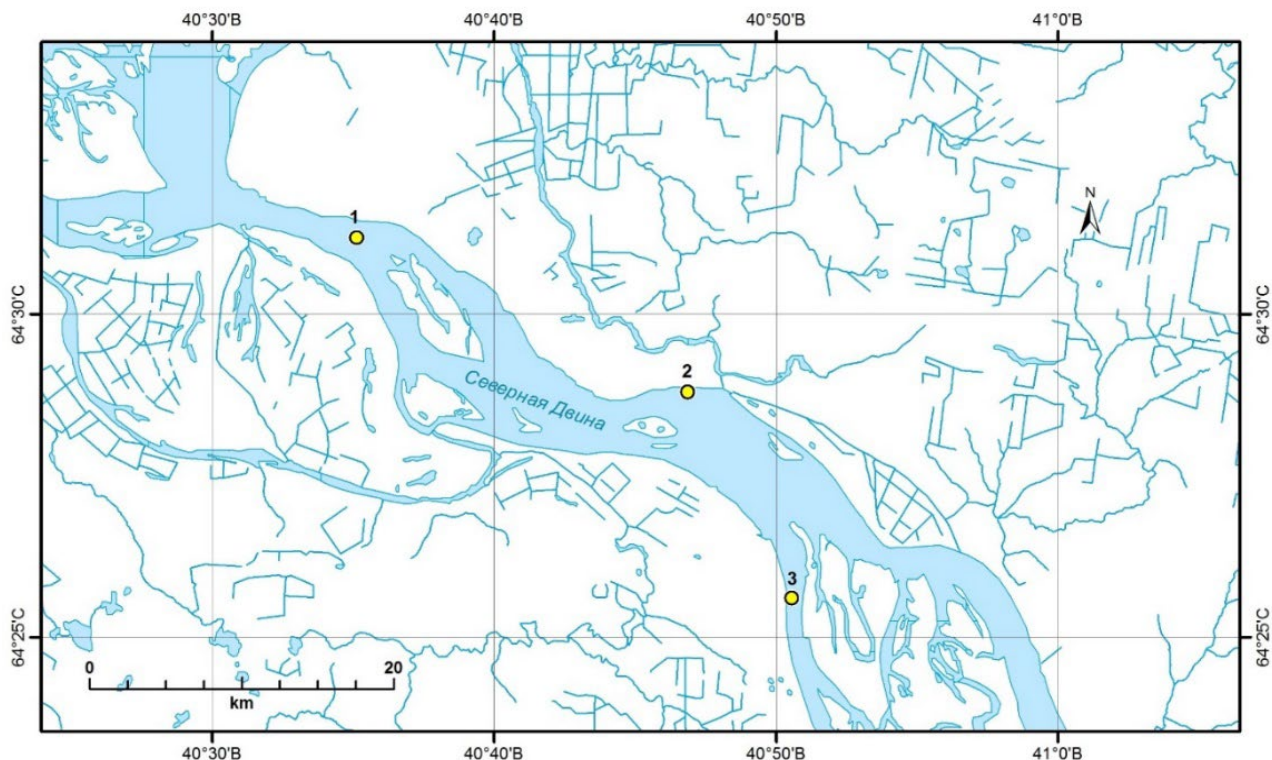


Рис. 1. Карта-схема расположения точек отбора проб планктона р. Северная Двина в 2020–2022 гг. (1 – г. Архангельск, 2 – п. Силикатчиков, 3 – г. Новодвинск).

Fig. 1. Map-diagram of the location of plankton sampling points of the Northern Dvina River in 2020–2022 (1 – Arkhangelsk city, 2 – Silikatnikov settlement, 3 – Novodvinsk city).

Отбор и обработка проб фитопланктона проводились согласно стандартным методикам [Руководство..., 1992 (Guidelines..., 1992); Методические..., 1988 (Methodological..., 1988)]. Пробы фитопланктона отбирались с поверхностного горизонта пластиковыми пробоотборниками в объеме 1 л с последующей фиксацией 40%-ным формалином. После

отстаивания пробы концентрировались до 1–2 мл. Отобранный материал обрабатывали камерально путем визуализации с использованием лабораторного микроскопа БиОптик С-300. Расчет биомассы проводили с помощью таблиц размеров и весов (масс) фитопланктона [Михеева, 1999 (Mikheeva, 1999)]. Видовой состав фитопланктона определяли по [Елен-

кин, 1938 (Elenkin, 1938); Диатомовый..., 1949 (Diatom..., 1949); Диатомовый, 1950 (Diatom..., 1950); Матвиенко, 1954 (Matvienko, 1954); Дедусенко-Щеголева, Голлербах, 1962 (Dedusenko-Shchegoleva, Gollerbach, 1962); Комаренко, Васильева, 1978 (Komarenko, Vasilyeva, 1978)] и с использованием электронных ресурсов [WoRMS].

Первичную продукцию фитопланктона рассчитывали косвенным методом с использованием уравнения В.Е. Шемшура [Шемшура и др., 1990 (Shemshura et al., 1990)]:

$$P_0 = 1.47 + 0.93 \lg C_0,$$

где P_0 – первичная продукция (мкг С/л×сут), C_0 – концентрация хлорофилла a (мкг/л).

Биомассу фитопланктона, выраженная в единицах углерода, рассчитывали исходя из концентрации хлорофилла a с использованием пересчетного коэффициента [Федоров, 1979 (Fedorov, 1979)]. Расчет хлорофилла a (мг/м³) фитопланктона производится в соответствии с ГОСТ [ГОСТ 17.1.4.02-90, 2001 (GOST 17.1.4.02-90, 2001)].

Расчет Р/В-коэффициента производится по формуле:

$$P/V = P_0 : B,$$

где P_0 – первичная продукция (мкг С/л×сут), B – биомасса фитопланктона (мг С/л) [Зенкевич, 1931 (Zenkevich, 1931)].

Индекс сапробности определялся по методу Пантле-Букка в модификации Сладечека. Чем больше данный индекс, тем выше уровень загрязнения вод. [РД 52.24.309-2016 (RD 52.24.309-2016)]. Индивидуальную сапробность

каждого вида определяли по справочнику [Унифицированные..., 1977 (Unified..., 1977)].

На основе численности и биомассы всех обнаруженных в исследованных озерах видов фитопланктона рассчитывали информационный индекс Шеннона для оценки структуры и выравненности сообщества микроводорослей [Шитиков и др., 2003 (Shitikov et al., 2003)].

Отбор и обработку проб зоопланктона проводили согласно стандартным методикам [Руководство..., 1992 (Guidelines..., 1992); Яшнов, 1969 (Yashnov, 1969)]. Зоопланктон отбирали путем процеживания 100 л воды через качественную планктонную сеть Апштейна с последующей фиксацией 40%-ным формалином. Материал обрабатывали камерально путем визуализации с использованием стереоскопического микроскопа БиОптик СС–200 и лабораторного микроскопа БиОптик С–300. Расчет биомассы проводили с помощью таблиц размеров и весов (масс) зоопланктонных организмов [Кононова, Фефилова, 2018 (Kononova, Fefilova, 2018)].

Статистическую обработку данных и создание рисунков проводили в программе Microsoft Excel.

В период проведения исследований измеряли температура воды (табл. 1). Следует отметить, что среднее значение температуры в осенний период было несколько выше весенних значений.

Температура воды в районе исследований изменялась в большом диапазоне: от минимальной (0.5°C) на всех точках в феврале 2021 г. до максимальной (26.1°C) в июле 2021 г. в районе пос. Силикатчиков.

Таблица 1. Температура воды в устьевой области р. Северная Двина в районах г. Новодвинск, г. Архангельск и пос. Силикатчиков в 2020–2022 гг.

Table 1. Water temperature in the estuarine region of the Severnaya Dvina in the districts of Novodvinsk, Arkhangelsk and Silikatchikov settlement in 2020–2022

Сезон Season	р. Северная Двина, г. Архангельск Severnaya Dvina river, Arkhangelsk city	р. Северная Двина, пос. Силикатчиков Severnaya Dvina river, Silikatchikov settlement	р. Северная Двина, г. Новодвинск Severnaya Dvina river, Novodvinsk city	Среднее значение в районе исследований Average value in the research area
Зима Winter	<u>0.7</u> 0.5–0.8	<u>3.1</u> 0.5–3.1	<u>2.4</u> 0.5–7.6	<u>1.87</u> 0.5–4.6
Весна Spring	<u>5.76</u> 0.9–11.4	<u>5.63</u> 1.4–11.6	<u>5.83</u> 0.8–11.5	<u>5.33</u> 0.8–11.6
Лето Summer	<u>20.8</u> 18.6–23.5	<u>21.97</u> 19.4–26.1	<u>20.66</u> 18.2–23.7	<u>24.14</u> 18.2–26.1
Осень Autumn	<u>6.13</u> 0.9–10.9	<u>6.47</u> 2.1–9.8	<u>5.48</u> 0.9–9.4	<u>5.78</u> 0.9–10.9

Примечание. Данные в числителе – среднее значение; данные в знаменателе – интервал значений.

Note. The data in the numerator is the average value; the data in the denominator is the range of values.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В районе насосных станций первого подъема речной воды в период исследований всего было обнаружено 273 вида представителей фитопланктонного сообщества, относящихся к 8 отделам (табл. 2).

В период исследований преобладали пресноводные планктонные космополиты фитопланктона, что характерно для большинства водотоков умеренной зоны. Наибольший

вклад в видовое богатство приносили представители диатомовых, зеленых водорослей и цианобактерий (рис. 2).

Минимальное (3 вида) разнообразие фитопланктона отмечено в феврале 2021 г. в районе пос. Силикатчиков, а максимальное (81 вид) – в июле 2021 г. в районе г. Новодвинск (рис. 3).

Таблица 2. Таксономический состав фитопланктона р. Северная Двина в районах г. Новодвинск, г. Архангельск и пос. Силикатчиков в 2020–2022 гг.

Table 2. Taxonomic composition of phytoplankton of the Northern Dvina River in the districts of Novodvinsk, Arkhangelsk and Silikatchikov settlement in 2020–2022

Отделы Departments	г. Архангельск Arkhangelsk	пос. Силикатчиков Silikatchikov settlement	г. Новодвинск Novodvinsk	Всего Total
Bacillariophyta	103	94	151	159
Chlorophyta	45	36	58	67
Cyanobacteria	17	16	24	27
Chrysophyta	3	3	3	3
Cryptophyta	2	2	2	3
Ochrophyta	2	1	2	3
Dinophyta	3	2	4	5
Euglenophyta	3	3	6	6
Всего / Total	178	157	250	273

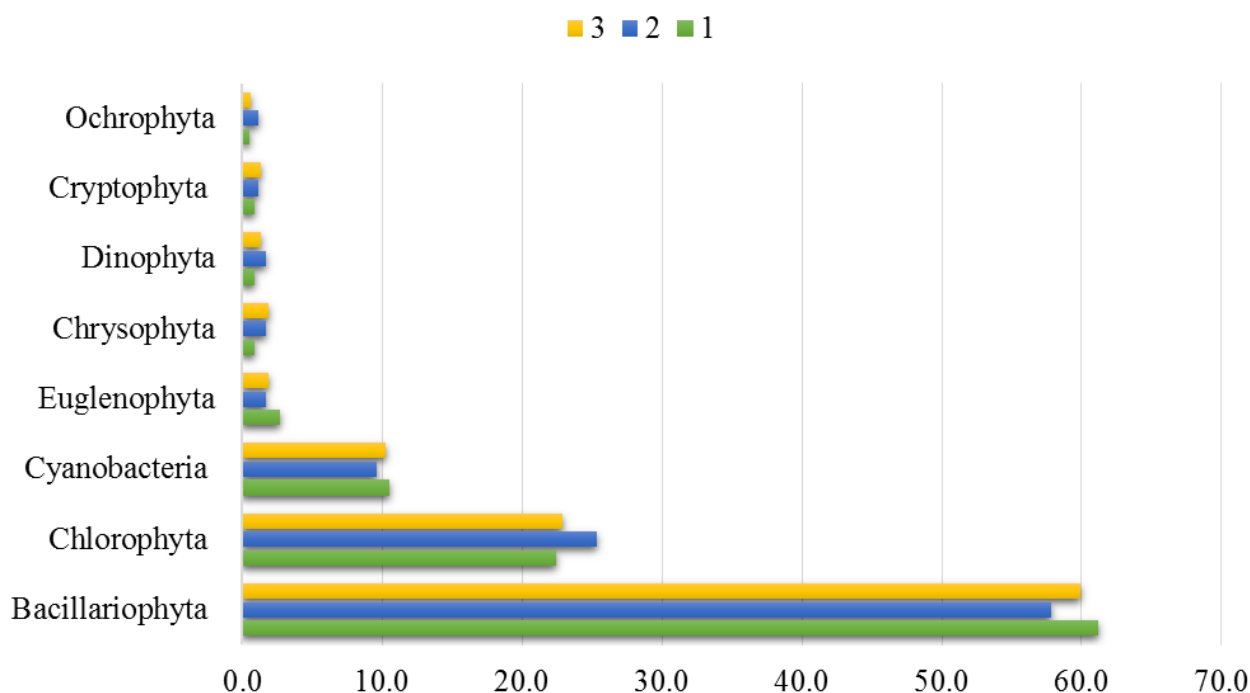


Рис. 2. Общий таксономический состав фитопланктона р. Северная Двина в процентном соотношении в районах г. Новодвинск г. (1), Архангельск (2) и пос. Силикатчиков (3) в 2020–2022 гг.

Fig. 2. The total taxonomic composition of phytoplankton of the Northern Dvina River in percentage ratio in the districts of Novodvinsk (1), Arkhangelsk (2) and Silikatchikov settlement (3) in 2020–2022.

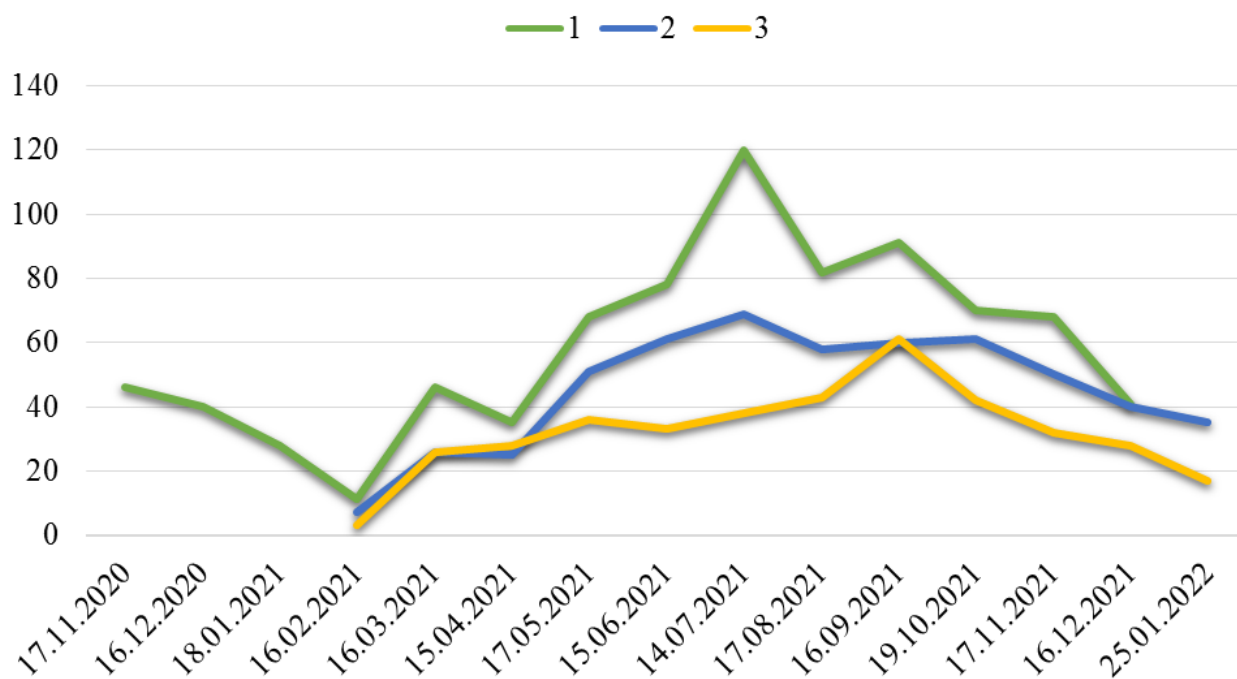


Рис. 3. Количество видов фитопланктона р. Северная Двина в районах г. Новодвинск (1), г. Архангельск (2) и пос. Силикатчиков (3) в 2020–2022 гг.

Fig. 3. The number of phytoplankton species of the Northern Dvina River in the districts of Novodvinsk (1), Arkhangelsk (2) and Silikatchikov settlement (3) in 2020–2022.

В зимний период (декабрь–февраль) доминирующие позиции по численности и биомассе занимали диатомовые (*Aulacoseira granulata*, *A. distans*, *Melosira varians*) и цианобактерии рода *Anabaena*. В районе г. Архангельск в качестве субдоминант по численности были отмечены *Fragilaria prolongata* из диатомовых и *Desmodesmus maximus* из зеленых микроводорослей.

Весной (март–май) на всех точках отбора проб доминировали по численности и биомассе диатомовые микроводоросли (*Aulacoseira granulata*, *A. distans*) и цианобактерия *Dolichospermum flosaquae*. В качестве субдоминантов в районе г. Архангельск были отмечены *Coenocystis* sp. из зеленых водорослей и диатомовая *Melosira varians*.

В летний сезон (июнь–август) комплекс видов, формирующих основную биомассу и численность, составляли диатомовые водоросли (*Aulacoseira granulata*, *Melosira moniliformes* и *Asterionella formosa*) и цианобактерия *Aphanocapsa grevillei*. В качестве субдоминант по биомассе отмечены колониальные *Coenocystis* sp. и *Mucidosphaerium pulchellum* из зеленых, а также крупная *Surirella splendida* из диатомовых микроводорослей.

Осенью (сентябрь–ноябрь) доминантами по биомассе и численности являлись диатомовые микроводоросли (*Aulacoseira granulata*,

A. distans, *Melosira moniliformes*, *Asterionella formosa*) и цианобактерия (*Aphanocapsa grevillei*). В качестве субдоминант отмечены: по биомассе – представители диатомовых водорослей (*Cymatopleura solea*, *Stephanodiscus astraia* и *Nitzschia sigmaidea*) и колониальная зеленая *Mucidosphaerium pulchellum*; по численности – также диатомовые (*Fragilaria crotonensis*, *Cyclotella comta*) и колониальная цианобактерия *Chroococcus turgidus*.

Исходя из полученных данных, видно, что диатомовые *Aulacoseira granulata*, *A. distans* и представители рода *Melosira* (*Melosira varians*, *M. moniliformes*) занимали доминирующие позиции по численности и биомассе фитопланктона во все сезоны и на всех точках отбора проб.

Следует отметить, что биологические весна, лето и осень имеют отличные от календарных временные интервалы: весенний период развития планктонных водорослей, как правило, приходится на май–июнь, летний – на июль–сентябрь, осенний – на октябрь–ноябрь, но возможны изменения сроков наступления и окончания каждого из периодов сезонной сукцессии в зависимости от погодных условий.

Количественные характеристики фитопланктонного сообщества в районе исследования представлены в таблице 3.

Таблица 3. Количественные характеристики фитопланктона р. Северная Двина в районах г. Новодвинск, г. Архангельск и пос. Силикатчиков в 2020–2022 гг.**Table 3.** Quantitative characteristics of phytoplankton of the Northern Dvina River in the districts of Novodvinsk, Arkhangelsk and Silikatchikov settlement in 2020–2022

Сезон Season	г. Архангельск Arkhangelsk		пос. Силикатчиков, Silikatchikov settlement		г. Новодвинск Novodvinsk	
	Численность, млн. кл./м ³ Number, million cells/m ³	Биомасса, мг/м ³ Biomass, mg/m ³	Численность, млн. кл./м ³ Number, million cells/m ³	Биомасса, мг/м ³ Biomass, mg/m ³	Численность, млн. кл./м ³ Number, million cells/m ³	Биомасса, мг/м ³ Biomass, mg/m ³
Зима Winter	<u>9.01</u> 0.9–15.8	<u>23.97</u> 1.6–41.8	<u>17.6</u> 1.7–33.3	<u>37.55</u> 3.2–62.8	<u>17.6</u> 1.7–33.3	<u>37.55</u> 3.2–62.8
Весна Spring	<u>9.43</u> 6.5–15.2	<u>24.2</u> 14.4–30.3	<u>69.1</u> 8.6–103.6	<u>111.43</u> 15.6–186.8	<u>69.1</u> 8.6–103.6	<u>111.43</u> 15.6–186.8
Лето Summer	<u>247</u> 92.5–353.1	<u>609.43</u> 469.5–780.2	<u>276.87</u> 114.3–367.2	<u>800.77</u> 585.9–1091.7	<u>276.87</u> 114.3–367.2	<u>800.77</u> 585.9–1091.7
Осень Autumn	<u>32.23</u> 16.7–57.1	<u>48.37</u> 24.3–67.7	<u>61.63</u> 28.4–108.1	<u>201</u> 49.7–383.2	<u>61.63</u> 28.4–108.1	<u>201</u> 49.7–383.2

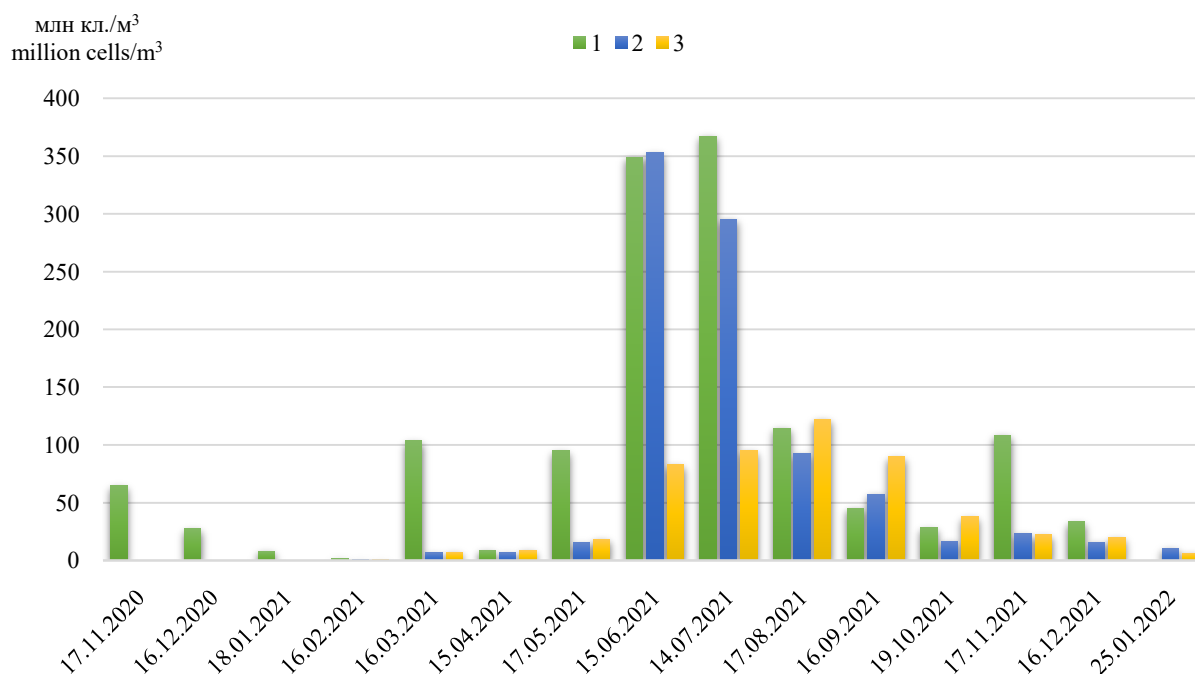
Примечание. Данные в числителе – среднее значение; данные в знаменателе – интервал значений.

Note. The data in the numerator is the average value; the data in the denominator is the range of values.

Численность фитопланктона в районе исследований изменялась в большом диапазоне: от минимальной (1.7 млн кл./м³) в феврале 2021 г. до максимальной в июле 2021 г. (367.2 млн кл./м³) (рис. 4).

Биомасса фитопланктона также была очень изменчива: от минимальной (1.6 мг/м³) в феврале 2021 г. в районе г. Архангельска

до максимальной (1091.73 мг/м³) в июле 2021 г. в районе г. Новодвинск. Также можно отметить несколько вспышек развития микроводорослей: весенняя (март), летняя (июль) и осенняя (ноябрь). С наступлением вегетационного периода (май–сентябрь) количественные показатели фитопланктонного сообщества значительно возрастают (рис. 4, 5).

**Рис. 4.** Численность (млн кл./м³) фитопланктона в р. Северная Двина в районах г. Новодвинск (1), г. Архангельск (2) и пос. Силикатчиков (3) в 2020–2022 гг.**Fig. 4.** The number (million cells/m³) of phytoplankton in the Severnaya Dvina River in the districts of Novodvinsk (1), Arkhangelsk (2) and Silikatchikov settlement (3) in 2020–2022.

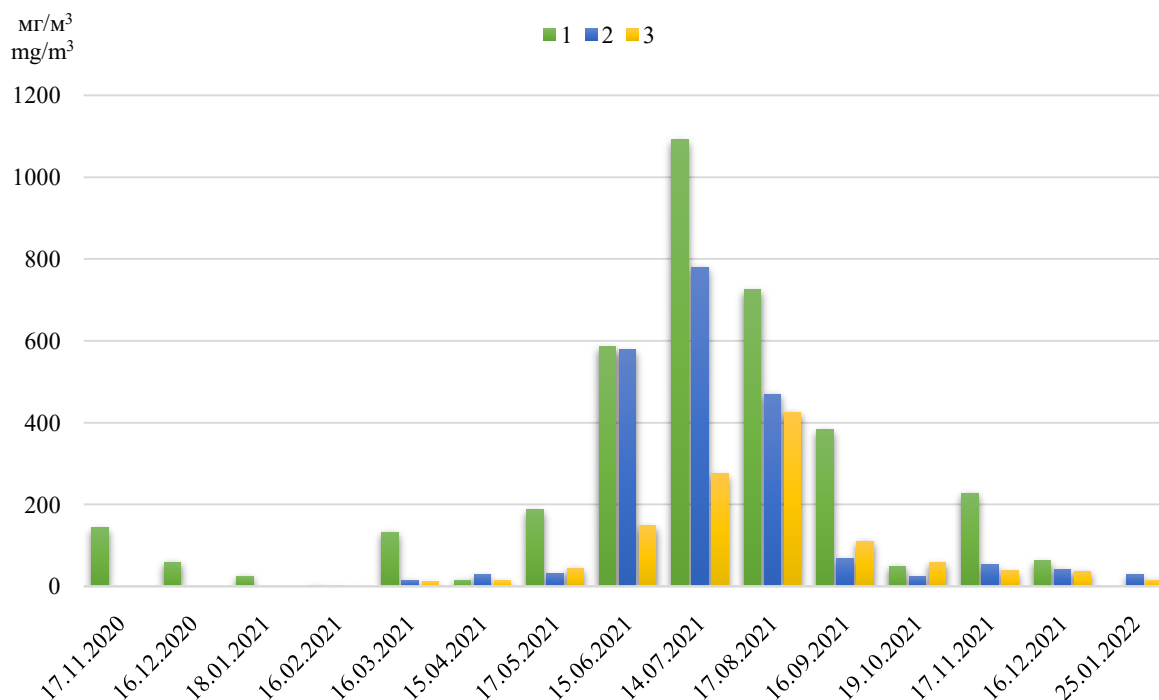


Рис. 5. Биомасса (мг/м^3) фитопланктона р. Северная Двина в районах г. Новодвинск (1), г. Архангельск (2) и пос. Силикатчиков (3) в 2020–2022 гг.

Fig. 5. Biomass (mg/m^3) of phytoplankton of the Northern Dvina River in the districts of Novodvinsk (1), Arkhangelsk (2) and Silikatchikov settlement (3) in 2020–2022.

За весь период наблюдений средние значения численности и биомассы фитопланктона составили: в районе г. Новодвинск – $96.75 \text{ млн кл./м}^3$ и 263.6 мг/м^3 соответственно; в районе г. Архангельск – $74.42 \text{ млн кл./м}^3$ и 176.5 мг/м^3 соответственно; в районе пос. Силикатчиков – 42.6 млн кл./м^3 и 98.1 мг/м^3 соответственно. Из полученных данных видно, что наибольшие количественные показатели развития фитопланктонного сообщества были отмечены в районе г. Новодвинск, а наименьшие – в районе пос. Силикатчиков (табл. 3, рис. 4, 5). Динамика развития биомассы и численности микроводорослей соответствует классической схеме развития фитопланктона в умеренных и умеренно высоких широтах [Моисеенко, 1996 (Moiseenko, 1996); Зметная, Новикова, 2015 (Zmetnaya, Novikova, 2015)]. Исходя из литературных данных, в течение года в дельте р. Северная Двина численность и биомасса фитопланктона находились в диапазоне от 17.8 до $784.8 \text{ млн кл./м}^3$ и от 322.4 до 3354.9 мг/м^3 соответственно [Новикова и др., 2018 (Novikova et al., 2018)], а в русле реки в летний период в диапазоне 32.9 – 788 млн кл./м^3 и 75.35 – 1259.16 мг/м^3 соответственно [Медведева, Македонская, 2021 (Medvedeva, Makedonskaya, 2021)].

Первичная продукция фитопланктона также была очень изменчива: от минимальной в феврале 2021 г. ($2.11 \text{ мкг С/л} \times \text{сут}$) в районе г. Архангельск до максимальной в августе 2021 г. ($226.03 \text{ мкг С/л} \times \text{сут}$) в районе г. Новодвинск. Также можно отметить несколько всплесков развития микроводорослей: весенняя (март), летняя (июль) и осенняя (ноябрь). С наступлением вегетационного периода (май–октябрь) первичная продукция фитопланктонного сообщества значительно возрастает (рис. 6).

Наибольшие средние значения первичной продукции фитопланктона были отмечены в районе г. Новодвинск, а наименьшие – в районе пос. Силикатчиков (табл. 4, рис. 6). Первичная продукция фитопланктона дельты р. Северная Двина за сезон в среднем составляла $83.4 \text{ мг С/м}^3 \times \text{сут}$.

Как видно из таблицы 4 и рисунка 7, полученные диапазоны суточного Р/В коэффициента фитопланктона районе г. Новодвинск, г. Архангельск и пос. Силикатчиков находятся на уровне значений для данной географической зоны (1.62 – 2.08) в имеющихся литературных источниках [Новикова и др., 2018 (Novikova et al., 2018); Оглы, 2009 (Ogly, 2009); Трансформация..., 1989 (Transformation..., 1989)].

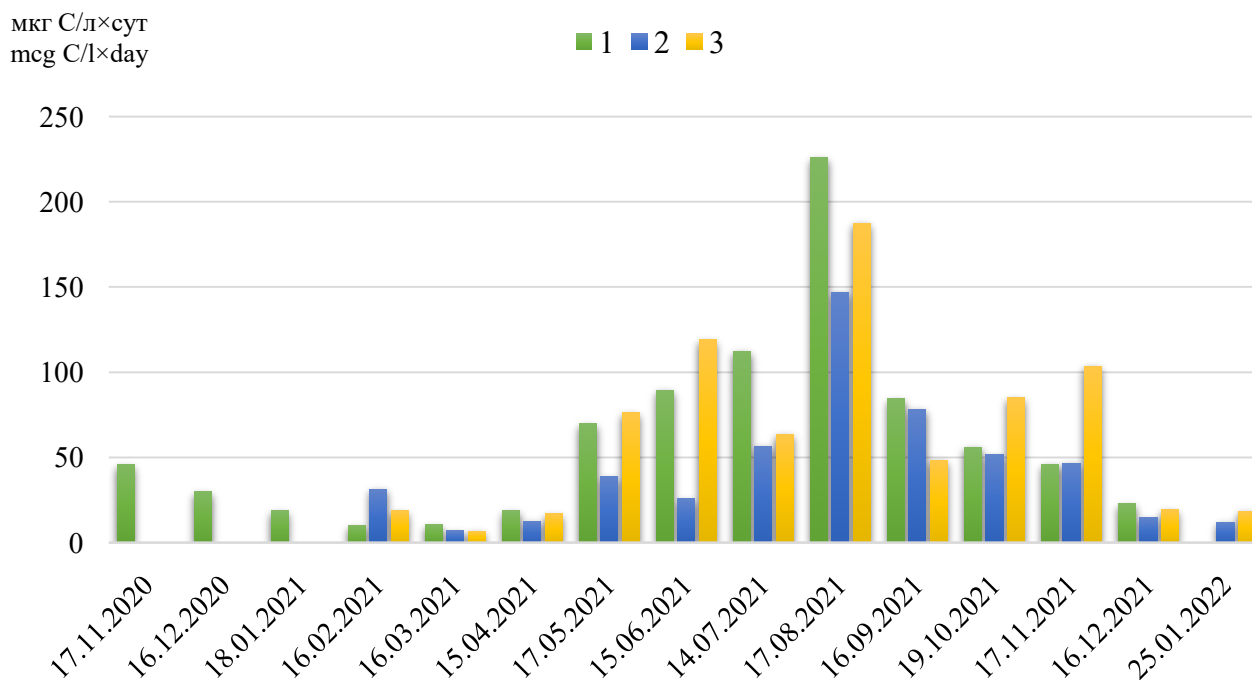


Рис. 6. Первичная продукция (мг С/м³×сут) фитопланктона р. Северная Двина в районах г. Новодвинск (1), г. Архангельск (2) и пос. Силикатчиков (3) в 2020–2022 гг.

Fig. 6. Primary production (mg S/m³×day) of phytoplankton of the Northern Dvina River in the districts of Novodvinsk (1), Arkhangelsk (2) and Silikatchikov settlement (3) in 2020–2022.

Таблица 4. Первичная продукция и Р/В коэффициент фитопланктона р. Северная Двина в районах г. Новодвинск, г. Архангельск и пос. Силикатчиков в 2020–2022 гг.

Table 4. Primary production and R/V phytoplankton coefficient of the Severnaya Dvina River in the districts of Novodvinsk, Arkhangelsk and Silikatchikov settlement in 2020–2022

Сезон	г. Новодвинск, Novodvinsk,		г. Архангельск, Arkhangelsk		пос. Силикатчиков, Silikatchikov settlement	
	Р (продукция), мкг С/л×сут P (production), mcg C/l×day	Р/В коэффициент P/B coefficient	Р (продукция), мкг С/л×сут P (production), mcg C/l×day	Р/В коэффициент P/B coefficient	Р (продукция), мкг С/л×сут P (production), mcg C/l×day	Р/В коэффициент P/B coefficient
Зима	<u>20.37</u>	<u>2.04</u>	<u>19.4</u>	<u>2.04</u>	<u>18.86</u>	<u>2.03</u>
Winter	10.17–29.82	1.97–2.13	12.11–31.34	1.96–2.1	18.54–19.36	2.03–2.04
Весна	<u>32.98</u>	<u>2.01</u>	<u>19.49</u>	<u>2.07</u>	<u>33.39</u>	<u>2.03</u>
Spring	10.56–69.78	1.84–2.13	6.94–38.84	1.93–2.19	6.75–76.43	1.83–2.2
Лето	<u>142.53</u>	<u>1.76</u>	<u>76.4</u>	<u>1.87</u>	<u>123.46</u>	<u>1.78</u>
Summer	89.29–226.03	1.69–1.81	25.65–146.84	1.74–1.99	63.77–187.52	1.71–1.86
Осень	<u>58.02</u>	<u>1.88</u>	<u>58.9</u>	<u>1.87</u>	<u>79.04</u>	<u>1.83</u>
Autumn	45.82–84.43	1.82–1.9	46.75–78.46	1.83–1.9	48.5–103.69	1.79–1.89

Примечание. Данные в числителе – среднее значение; данные в знаменателе – интервал значений.

Note. The data in the numerator is the average value; the data in the denominator is the range of values.

Достаточно высокие показатели развития фитопланктона в ноябре–декабре 2020 г. и октябре–ноябре 2021 г. можно объяснить высокими значениями температуры воды для осеннего сезона в месте отбора проб и позд-

ними сроками ледостава. Снижение количественных показателей фитопланктона в январе–феврале обусловлено наступлением зимнего периода: усиление морозов, установление ледового покрова, сокращением светового дня.

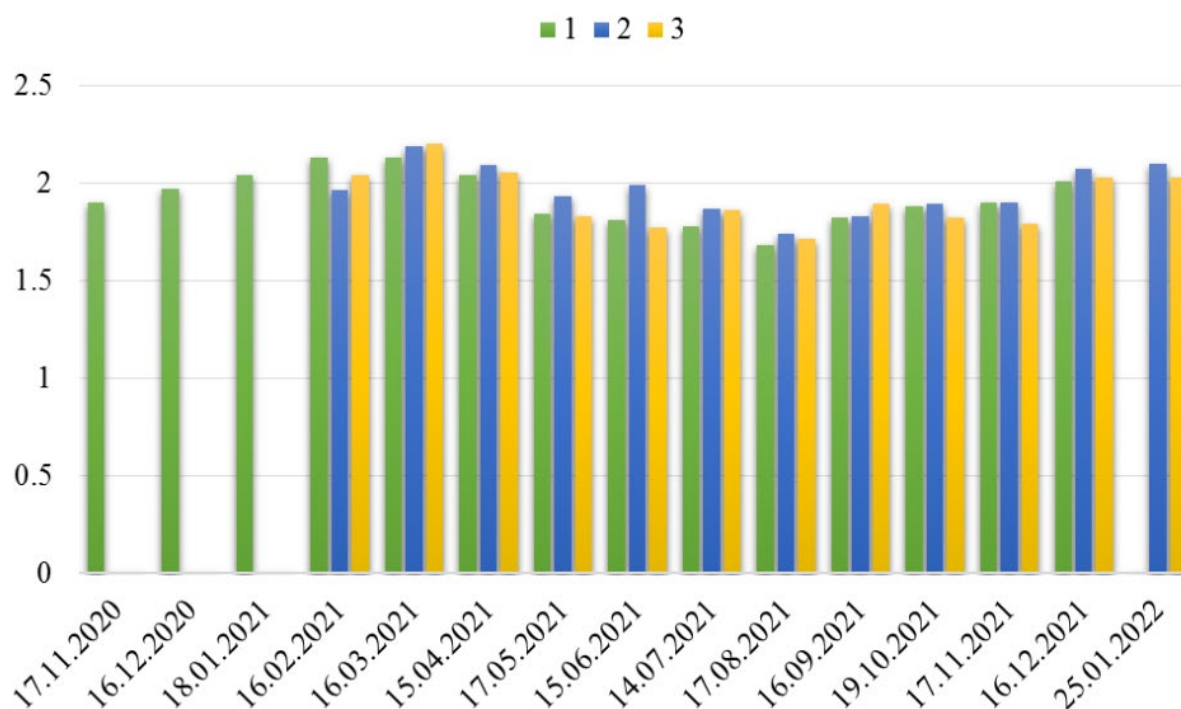


Рис. 7. Р/В коэффициент фитопланктона р. Северная Двина в районах г. Новодвинск (1), г. Архангельск (2) и пос. Силикатчиков (3) в 2020–2022 гг.

Fig. 7. P/B phytoplankton coefficient of the Northern Dvina River in the districts of Novodvinsk (1), Arkhangelsk (2) and Silikatchikov settlement (3) in 2020–2022.

В связи с данными процессами также происходит снижение фотосинтетической активности фитопланктона, отмечается преобладание деструктивных процессов над продукционными. Достаточно высокие показатели развития фитопланктона в марте, апреле и мае 2021 г. связаны со сменой сезона (весна), увеличением светового дня и вскрытием ледового покрова. С наступлением летнего сезона (июнь–август) значительно увеличивается продолжительность светового дня, повышается температура воды, что приводит к росту качественных и количественных показателей развития фитопланктона. С сентября начинается постепенное снижение количественных показателей развития фитопланктонного сообщества в связи с наступлением осеннего сезона (уменьшение светового дня, понижение температуры).

Индекс сапробности фитопланктона в районе исследований варьировал в диапазоне от 1.2 и до 2.3, среднегодовое значение индекса составило 1.7 (табл. 5). Сапробиологическое состояние вод р. Северная Двина в районе исследования соответствовало олиго-β-мезосапробной зоне (индекс сапробности 1.5–2.5) или II классу качества вод с умеренным содержанием органических веществ (умеренно загрязненные), что хорошо коррелируется

с аналогичными данными для русла р. Северная Двина в летний период [РД 52.24.309-2016 (RD 52.24.309-2016); Медведева, Македонская, 2021 (Medvedeva, Makedonskaya, 2021); Обзор..., 2014 (Overview..., 2014)].

Индекс биоразнообразия Шеннона-Уивера отражает сложность структуры сообщества и может изменяться от 0 до 5. Средние значения данного индекса колебались в пределах: по численности от 2.25 (весна) и до 3.39 (осень) и по биомассе от 2.2 (зима) и до 2.99 (осень). Можно отметить, что наиболее сложная структура исследованного фитопланктонного сообщества была в осенний период. Среднегодовые значения индекса биоразнообразия Шеннона-Уивера по численности (2.74) и биомассе (2.48) свидетельствуют о средней сложности структуры сообщества фитопланктона и вполне устойчивом состоянии данного сообщества (табл. 5).

Для более точного описания исследуемых данных, был применен метод статистического анализа. Наибольшее стандартное отклонение присутствовало в данных по районам г. Новодвинск и пос. Силикатчиков – биомасса, г. Архангельск – численность и биомасса, что говорит о большом разбросе значений.

Таблица 5. Значения индекса сапробности по В. Сладечку (S), индекса видового разнообразия Шеннона-Уивера по численности (H'1) и биомассе (H'2) фитопланктона в р. Северная Двина в районах г. Новодвинск, г. Архангельск и пос. Силикатчиков в 2020–2022 гг.

Table 5. Values of the saprobity index according to V. Sladечek (S), the Shannon-Weaver species diversity index in terms of the abundance (H'1) and biomass (H'2) of phytoplankton in the Severnaya Dvina River in the districts of Novodvinsk, Arkhangelsk and Silikatchikov settlement in 2020–2022

Район / Region	S	H' ₁	H' ₂
Зима / Winter			
г. Новодвинск, Novodvinsk,	1.66	2.36	2.15
г. Архангельск, Arkhangelsk	1.72	2.51	2.19
пос. Силикатчиков, Silikatchikov settlement	1.5	2.56	2.33
Среднее значение / Average value	1.65	2.45	2.20
Весна / Spring			
г. Новодвинск, Novodvinsk,	1.71	1.97	2.27
г. Архангельск, Arkhangelsk	1.63	2.24	2.28
пос. Силикатчиков, Silikatchikov settlement	1.59	2.84	2.87
Среднее значение / Average value	1.65	2.25	2.39
Лето / Summer			
г. Новодвинск, Novodvinsk,	1.61	2.97	2.47
г. Архангельск, Arkhangelsk	1.69	2.70	2.07
пос. Силикатчиков, Silikatchikov settlement	1.71	2.9	2.53
Среднее значение / Average value	1.66	2.85	2.32
Осень / Autumn			
г. Новодвинск, Novodvinsk,	1.61	3.08	2.7
г. Архангельск, Arkhangelsk	1.63	3.64	3.2
пос. Силикатчиков, Silikatchikov settlement	1.64	3.73	3.39
Среднее значение / Average value	1.63	3.39	2.99
Среднегодовое значение Average annual value	1.65	2.74	2.48

Более ровное распределение данных было в показателях Р/В коэффициента, температуры и количестве видов в районах г. Новодвинск и г. Архангельск. Остальные данные распределены в островершинном вариативном ряде, что видно из положительных показателей эксцесса. Самые высокие максимальные значения были во всех показателях по району г. Новодвинск, самые низкие по минимальным значениям наблюдались в районе пос. Силикатчиков (табл. 6).

В районе насосных станций первого подъема речной воды в период исследований всего было обнаружено 45 видов зоопланктонных организмов, относящихся к 4 систематическим группам (табл. 7). Большинство видов являются

эвритопными, широко распространенными в регионе [Куликова, 2010 (Kulikova, 2010)].

На протяжении всего периода исследований на всех точках отбора проб как по численности, так и по биомассе чаще всего доминировали представители Cladocera, при этом основную роль в формировании общей численности в июльском вегетационном пике играли коловратки *Brachionus calyciflorus*. Меньший (ноябрьский) пик был обусловлен относительно высокой численностью ветвистоусых *Bosmina (Eubosmina) coregoni*. *Daphnia longispina* и мелких коловраток. В августе по численности и биомассе доминировали мелкие кладоцеры (*Disparalona rostrata*, *Alona quadrangularis*, *Bosmina longirostris* и *Ceriodaphnia pulchella*).

Таблица 6. Статистические характеристики гидробиологических показателей фитопланктона и параметров среды в р. Северная Двина в районах г. Новодвинск, г. Архангельск и пос. Силикатчиков 2020–2022 гг.**Table 6.** Statistical characteristics of hydrobiological indicators of phytoplankton and environmental parameters in the Severnaya Dvina River in the districts of Novodvinsk, Arkhangelsk and, Silikatchikov settlement 2020–2022

Статистическая характеристика Statistical characteristics	Численность, млн кл./м ³ Number, million cells/m ³	Биомасса, мг/м ³ Biomass, mg/m ³	Количество видов в пробе Number of species in the sample	Продукция мг C/м ³ ×сут P (production), mg C/l×day	P/B коэффициент P/B coefficient	Температура, °C Temperature, °C
г. Новодвинск / Novodvinsk,						
Среднее значение Average value	96.77	263.62	59.21	60.01	1.92	7.92
Стандартное отклонение Standard deviation	117.39	86.75	6.76	57.45	0.13	7.81
Медиана Median	55	137.45	68	45.85	1.9	6
Экссесс Excess	2.39	2.15	−0.94	5.02	−0.73	−0.28
Максимальное значение Maximum value	367.2	1091.7	94	226.03	2.13	23.7
Минимальное значение Minimum value	1.7	3.2	11	10.17	1.68	0.5
г. Архангельск / Arkhangelsk						
Среднее значение Average value	74.41	176.49	30.75	43.54	1.96	8.03
Стандартное отклонение Standard deviation	120.14	270.11	13.28	39.01	0.12	8.7
Медиана Median	16.25	36.05	34	35.09	1.94	3.9
Экссесс Excess	2.43	1.01	−0.25	4.12	−0.52	−1.04
Максимальное значение Maximum value	353.1	780.2	47	146.84	2.19	23.5
Минимальное значение Minimum value	0.9	1.6	4	6.94	1.74	0.5
пос. Силикатчиков / Silikatchikov settlement						
Среднее значение Average value	45.88	98.12	32.25	63.68	1.91	9.05
Стандартное отклонение Standard deviation	43.03	129.55	14.29	54.18	0.14	8.61
Медиана Median	22.2	40.85	32.5	56.13	1.87	5.75
Экссесс Excess	−0.97	3.14	1.6	0.98	−0.4	−0.4
Максимальное значение Maximum value	122.2	426	61	187.52	2.2	26.1
Минимальное значение Minimum value	0.7	0.9	3	6.75	1.71	0.5

Таблица 7. Таксономический состав зоопланктона р. Северная Двина в районах г. Новодвинск, г. Архангельск и пос. Силикатчиков в 2020–2022 гг.**Table 7.** Taxonomic composition of zooplankton of the Northern Dvina River in the districts of Novodvinsk, Arkhangelsk and Silikatchikov settlement in 2020–2022

Таксоны Taxa	г. Новодвинск, Novodvinsk	г. Архангельск, Arkhangelsk	пос. Силикатчиков, Silikatchikov settlement	Всего Total
Cladocera	20	12	12	24
Copepoda	14	4	5	15
Ostracoda	—	1	—	1
Rotifera	5	1	3	5
Всего	39	18	21	45

Примечание. “—” — нет данных.

Note. “—” — not date.

В сентябре доминантами как по численности, так и по биомассе были ветвистоусые рачки и мелкие циклопиды на различных стадиях развития. В октябре, в связи со снижением вегетационной активности, зоопланктонное сообщество представлено яйцевыми капсулами дафний (эфиппиум). Ноябрьский зоопланктон в районах водозаборов состоял из эфиппиумов дафний и крупных кладоцер *Simocephalus vetulus*. В декабрьских пробах зоопланктеры обнаружены не были. За период исследований наблюдались два пика развития зоопланктона — в ноябре 2020 г. и июле 2021 г. При этом численность и биомасса колебались в следующих пределах: с 1120 экз./м³ и 49.77 мг/м³ в ноябре до 40 экз./м³ и 1.17 мг/м³ в феврале; с 3580 экз./м³ и 105.69 мг/м³ в июле до нулевых показателей в декабре соответ-

венно. Также наблюдалось изменение числа обнаруженных видов (с 8 в ноябре до 1 в феврале, с 14 в июле до 0 в декабре). Среднегодовые общие показатели численности и биомассы зоопланктона в районе г. Новодвинск составляли 572 экз./м³ и 17 мг/м³, в районе г. Архангельск аналогичные показатели были ниже — 397 экз./м³ и 5.6 мг/м³. Минимальные среднегодовые характеристики наблюдались в районе пос. Силикатчиков — 227 экз./м³ и 4.7 мг/м³. Уровень количественных показателей свидетельствует о олиготрофном статусе водоема [Китаев, 1984 (Kitaev, 1984)]. Динамика развития качественных и количественных показателей зоопланктона в целом соответствует классической схеме развития в умеренных и умеренно высоких широтах [Зметная, Плакуева, 2018 (Zmetnaya, Plakueva, 2018)].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые проведено круглогодичное исследование количественных и качественных показателей развития фитопланктона и зоопланктона р. Северная Двина в районах г. Новодвинск, г. Архангельск и пос. Силикатчиков в течение 15 месяцев с ноября 2020 г. по январь 2022 г.

Результаты проведенных исследований свидетельствуют о том, что планктонные фитопланктоны в р. Северная Двина в районе исследований характеризовались доминированием представителей отдела Bacillariophyta, Chlorophyta и Cyanobacteria, и уровень их развития в период наблюдений соответствовал стадиям сукцессионного цикла развития фитопланктонных сообществ: весенней, летней, осенней и зимней.

Изменения численности, биомассы и видового разнообразия были волнообразными в соответствии со сменой сезонов. Было выявлено несколько всплесков развития микроводорослей: весенняя (март), летняя (июль) и осенняя (ноябрь). С наступлением вегетационного периода (май–сентябрь) количественные пока-

затели фитопланктонного сообщества значительно возрастали. В рассмотренных пробах осенне-зимнего периода, несмотря на уменьшение освещенности, было зафиксировано относительно высокое количество видов фитопланктона. Это можно связать с попаданием водных масс с повышенной температурой искусственного происхождения в районе забора проб, что приводит к очаговому смещению биологических сезонов во времени и вызывает интенсификацию развития фитопланктона, изменение его качественного и количественного состава, замену одних групп другими и сохранение высокой численности микроводорослей [Ташлыкова, Афонина, 2018 (Tashlykova, Afonina, 2018)].

По результатам анализа зоопланктонного сообщества воды р. Северная Двина с ноября 2020 г. по январь 2022 г. в районах исследований можно характеризовать как олиготрофные. Сезонная динамика зоопланктона характеризовалась двумя пиками численности и биомассы — в ноябре 2020 г. и июле 2021 г.

По видовому составу зоопланктонное сообщество в районах водозаборов в феврале–июне 2021 г. можно характеризовать как кладоцерное, в июле оно классифицировалось как коловратно-cladoцено-копеподное, в августе как коловратно-cladoцено-копеподное, декабрь можно считать окончанием вегетационного периода.

Сапробиологическое состояние вод р. Северная Двина в районе исследования соответствовало олиго-β-мезосапробной зоне (индекс сапробности 1.5–2.5) или II классу качества вод с умеренным содержанием органических веществ (умеренно загрязненные).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гидрология устьевой области Северной Двины. М.: Гидрометеиздат, 1965. 376 с.
- ГОСТ 17.1.4.02-90. Вода. Методика спектрофотометрического определения хлорофилла *a*. М.: ИПК Издательство стандартов, 2001. 12 с.
- Дедусенко-Щеголева Н.Т., Голлербах М.М. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 5. Желтозеленые водоросли. М.-Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1962. 272 с.
- Диатомовый анализ. Определитель ископаемых и современных диатомовых водорослей. Порядки Centrales и Mediales. Л.: Государственное издательство геологической литературы, 1949. 446 с.
- Диатомовый анализ. Определитель ископаемых и современных диатомовых водорослей. Порядок Pennales. Л.: Государственное издательство геологической литературы, 1950. 630 с.
- Еленкин А.А. Синезеленые водоросли СССР. Л.: Издательство академии наук СССР, 1938. 984 с.
- Жила И.М., Алёшинская Н.М. Ресурсы поверхностных вод СССР: Гидрологическая изученность (таблицы). Л.: Гидрометеиздат, 1965. Т. 3. Северный край, 612 с.
- Жила И.М., Алёшинская Н.М. Ресурсы поверхностных вод СССР: Гидрологическая изученность (текст). Л.: Гидрометеиздат, 1972. Т. 3. Северный край, 664 с.
- Зенкевич Л.А. Материалы по питанию рыб Баренцева моря // Докл. первой сессии океанограф. ин-та. М.: Изд-во ГОИН, 1931. № 4. С. 1–35.
- Зметная М.И., Плакуева М.В. Видовое разнообразие и структура зоопланктонного сообщества водотоков Субарктики (на примере Архангельской области) // Арктика: экология и экономика. 2018. № 1(29). С. 68–83.
- Зметная М.И., Новикова Ю.В. Современное состояние фитопланктонного сообщества и качество поверхностных вод дельты р. Северной Двины // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. 2015. № 4. С. 44–55.
- Ильина Л.Л., Грахов А.Н. Реки Севера. Л.: Гидрометеиздат, 1987. 128 с.
- Китаев С.П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М.: Наука, 1984. 207 с.
- Комаренко Л.Е., Васильева И.И. Пресноводные зеленые водоросли водоемов Якутии. М.: Наука, 1978. 284 с.
- Кононова О.Н., Фефилова Е.Б. Методическое руководство по определению размерно-весовых характеристик организмов зоопланктона европейского севера России. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ, Ин-т биологии, 2018. 152 с.
- Кузьмин Г.В. Фитопланктон. Видовой состав и обилие // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. С. 73–87.
- Куликова Т.П. Зоопланктон водных объектов бассейна Белого моря. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2010. 325 с.
- Ляшенко О.А., Педченко А.П., Суслопарова О.Н. Мониторинг состояния фитопланктона Лужской губы Финского залива в условиях природного и антропогенного воздействий // Труды ВНИРО. Среда обитания водных биологических ресурсов. 2020. Т. 179. С. 149–163.
- Матвиенко А.М. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 3. Золотистые водоросли. М.: Наука, 1954. 188 с.
- Медведева Е.В., Македонская И.Ю. Летний фитопланктон р. Северная Двина // Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса: материалы IX Научно-практической конференции молодых ученых с международным участием, посвященной 140-летию ВНИРО. М.: Изд-во ВНИРО, 2021. С. 122–125.
- Методические основы комплексного экологического мониторинга океана. М.: Гидрометеиздат, 1988. 287 с.
- Михеева Т.М. Альгофлора Беларуси: таксономический каталог. Минск: Изд-во БГУ, 1999. С. 304–343.
- Моисеенко Т.И. Формирование качества поверхностных вод и донных отложений в условиях антропогенных нагрузок на водосборы Арктического бассейна. Апатиты: Изд-во Кольск. НЦ АН СССР, 1996. 263 с.
- Новикова Ю.В., Зметная М.И., Студенов И.И., Македонская И.Ю. Расчет Р/В коэффициента и характеристика количественных показателей фитопланктона для некоторых водных объектов таежной зоны Архангельской области // Вода: химия и экология. 2018. № 01–03. С. 49–54.
- Обзор загрязнения окружающей среды на территории деятельности ФГБУ “Северное УГМС” за 2013 год. Архангельск: Изд-во ФГБУ “Северное УГМС”, 2014. С. 177–206.

- Оглы З.П. Показатели продуктивности фитопланктона в водоемах Забайкальского края // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2009. Т. 11. № 1(3). С. 327–331.
- РД 52.24.309-2016. Организация и проведение режимных наблюдений за состоянием и загрязнением поверхностных вод суши. Ростов-на-Дону: Изд-во ФГБУ “ГХИ”, 2016. 116 с.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 318 с.
- Студенов И.И., Торцев А.М. Практическая реализация мер по сохранению водных биоресурсов на целлюлозно-бумажном производстве: результаты и их применение // Экология и промышленность России. 2020. Т. 24. № 11. С. 66–71. DOI: 10.18412/1816-0395-2020-11-66-71.
- Ташлыкова Н.А., Афонина Е.Ю. Развитие планктонных сообществ в условиях антропогенной гидротермалы // Теоретическая и прикладная экология. 2018. № 3. С. 48–54.
- Трансформация органического и биогенных веществ при антропогенном эвтрофировании озер. Л.: Наука, 1989. 268 с.
- Унифицированные методы исследования качества вод. Ч.3. Методы биологического анализа вод. Приложение 1. Индикаторы сапробности. М.: Изд-во СЭВ, 1977. 92 с.
- Шемшура В.Е., Финенко З.З., Бурлакова З.П., Крупаткина Д.К. Оценка первичной продукции морского фитопланктона по хлорофиллу а, относительной прозрачности и спектрам восходящего излучения // Океанология. 1990. Т. 30, № 3. С. 479–485.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.
- Шушкина Э.А., Виноградов М.Е., Гагарин В.И., Дьяконов В.Ю., Лебедева Л.П., Незлин Н.П. Оценка продуктивности, скорости обмена, трофодинамики, а также запасов планктонных организмов в разнопродуктивных районах океана на основании спутниковых и экспедиционных наблюдений // Информационный бюллетень РФФИ. 1997. Т. 5, № 4. С. 48–54.
- Федоров В.Д. О методах изучения фитопланктона и его активности. М.: Изд-во Московского университета, 1979. 168 с.
- Яшнов В.А. Практикум по гидробиологии. М.: Высшая школа, 1969. 428 с.
- WoRMS (World Register of Marine Species. URL: [https:// www.marinespecies.org](https://www.marinespecies.org))

REFERENCES

- Dedusenko-Shchegoleva N.T., Gollerbach M.M. Determinant of Freshwater Algae of the USSR. Issue 5. Yellow-green Algae. Moscow-Leningrad, Izd-vo Akademii nauk SSSR, 1962. 272 p. (In Russian)
- Diatom Analysis. The Determinant of Fossil and Modern Diatoms. Orders Centrales and Mediales. Leningrad, Izd. Geolog. Liter., 1949. 446 p. (In Russian)
- Diatom Analysis. The Determinant of Fossil and Modern Diatoms. Order Pennales. Leningrad, Izd. Geolog. Liter., 1950. 630 p. (In Russian)
- Elenkin A.A. Blue-green Algae of the USSR. Leningrad, Izd. Academy of Sciences of the USSR, 1938. 984 p. (In Russian)
- Fedorov V.D. On Methods of Studying Phytoplankton and its Activity. Moscow, Izd-vo Moskovskogo universiteta, 1979. 168 p. (In Russian)
- Guidelines for Hydrobiological Monitoring of Freshwater Ecosystems. St. Petersburg, Hydrometeoizdat, 1992. 318 p. (In Russian)
- Hydrology of the mouth area of the Northern Dvina. Moscow, Gidrometeoizdat, 1965. 376 p.
- Ilyina L.L., Grakhov A.N. Rivers of the North. Leningrad, Hydrometeoizdat, 1987. 128 p. (In Russian)
- Kitaev S.P. Ecological Bases of Bioproductivity of Lakes of Different Natural Zones. Moscow, Nauka, 1984. 207 p. (In Russian)
- Komarenko L.E., Vasilyeva I.I. Freshwater Green Algae of Reservoirs of Yakutia. Moscow, Nauka, 1978. 284 p. (In Russian)
- Kononova O.N., Fefilova E.B. Methodological Guidelines for Determining the Size and Weight Characteristics of Zooplankton Organisms of the European North of Russia. Syktyvkar, Izd-vo Komi NC, In-t biologii, 2018. 152 p. (In Russian)
- Kulikova T.P. Zooplankton of Water Bodies of the White Sea Basin. Petrozavodsk, Karel'skij nauchnyj centr Russian Academy of Sciences, 2010. 325 p. (In Russian)
- Kuzmin G.V. Methodology for studying biogeocenoses of inland reservoirs. *Fitoplankton. Vidovoj sostav i obilie* [Phytoplankton. Species composition and abundance]. Moscow, Nauka, 1975, pp. 73–87. (In Russian)
- Lyashenko O.A., Pedchenko A.P., Susloparova O.N. Monitoring of the state of phytoplankton of the Luga Bay of the gulf of Finland under conditions of natural and anthropogenic impacts. *Trudy VNIRO* [Proceedings of VNIRO Habitat of aquatic biological resources], 2020, vol. 179, pp. 149–163. (In Russian)
- Matvienko A.M. Determinant of Freshwater Algae of the USSR. Issue 3. Golden Algae. Moscow, Nauka, 1954. 188 p. (In Russian)
- Medvedeva E.V., Makedonskaya I.Y. Summer phytoplankton R.Northern Dvina. *Sovremennye problemy i perspektivy razvitiya rybohozyajstvennogo kompleksa: materialy IX Nauchno-prakticheskoy konferencii molodyh uchyonyh s mezhdunarodnym uchastiem, posvyashchennoj 140-letiyu VNIRO* [Modern Problems and Prospects of the Development of the fisheries complex: materials of the IX Scientific and Practical Conference of Young scientists with international participation dedicated to the 140th anniversary of VNIRO]. Moscow, Izd. VNIRO, 2021, pp. 122–125. (In Russian)

- Methodological Foundations of Integrated Environmental Monitoring of the Ocean. Moscow, Hydrometeoizdat, 1988. 287 p. (In Russian)
- Mikheeva T.M. Algae flora of Belarus: Taxonomic Catalog. Minsk, Izd. BSU, 1999, pp. 304–343. (In Russian)
- Moiseenko T.I. Formation of the Quality of Surface Waters and Bottom Sediments under Conditions of Anthropogenic Loads on the Catchments of the Arctic Basin. Apatity, Izd-vo Kol'sk. NC AN SSSR, 1996. 263 p. (In Russian)
- Novikova Yu.V., Zmetnaya M.I., Studenov I.I., Makedonskaya I.Yu. Calculation of the P/B coefficient and characterization of Quantitative Indicators of Phytoplankton for some water bodies of the taiga zone of the Arkhangelsk region. *Water: chem. and ecol.*, 2018, no. 01–03, pp. 49–54. (In Russian)
- Ogly Z.P. Indicators of phytoplankton productivity in reservoirs of the Trans-Baikal Territory. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra Rossijskoj akademii nauk* [Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences], 2009, vol. 11, no. 1 (3), pp. 327–331. (In Russian)
- Overview of Environmental Pollution in the Territory of Operation of the Federal State Budgetary Institution “Northern UGMS” for 2013. Arkhangelsk, Izd. FGBU “Northern UGMS”, 2014, pp. 177–206. (In Russian)
- RD [Construction Regulation] 52.24.309-2016. Organization and conduct of routine observations of the state and pollution of surface waters of the land. Rostov-on-Don, Izd. FGBI “GHI”, 2016. 116 p. (In Russian)
- Shemshura V.E., Finenko Z.Z., Burlakova Z.P., Krupatkina D.K. Assessment of primary production of marine phytoplankton by chlorophyll a, relative transparency and spectra of ascending radiation. *Okeanologiya*, 1990, vol. 30(3), pp. 479–485. (In Russian)
- Shitikov V.K., Rosenberg G.S., Zinchenko T.D. Quantitative Hydroecology: Methods of System Identification. Toliatti, Izd. IEVB RAS, 2003. 463 p. (In Russian)
- Shushkina E.A., Vinogradov M.E., Gagarin V.I., Dyakonov V.Yu., Lebedeva L.P., Nezlin N.P. Assessment of productivity, exchange rate, trophodynamics, as well as stocks of planktonic organisms in diverse areas of the ocean based on satellite and expedition observations. *Informacionnyj byulleten' RFFI* [RFFI Newsletter], 1997, vol. 5, no. 4, pp. 48–54. (In Russian)
- State Standard 17.1.4.02-90. Water. Method of spectrophotometric determination of chlorophyll-A. Moscow, 2001. 12 p. (In Russian)
- Studenov I.I., Tortsev A.M. Practical implementation of measures for the conservation of aquatic biological resources in pulp and paper production: results and their application. *Ecol. and ind. of Russia*, 2020, vol. 24, no. 11, pp. 66–71. doi: 10.18412/1816-0395-2020-11-66-71. (In Russian)
- Tashlykova N.A., Afonina E.Yu. Development of plankton communities in conditions of anthropogenic hydrothermal. *Theoret. and Appl. Ecol.*, 2018, no. 3, pp. 48–54. (In Russian)
- Transformation of Organic and Biogenic Substances in Anthropogenic Eutrophication of Lakes. Leningrad, Nauka, 1989. 268 p. (In Russian)
- Unified Methods for the Study of Water Quality. Part 3. Methods of Biological Analysis of Water. Annex 1. Indicators of Saprobity. Moscow, Izd. CEA, 1977. 92 p. (In Russian)
- WoRMS (World Register of Marine Species. – URL: [https:// www.marinespecies.org](https://www.marinespecies.org))
- Yashnov V.A. Practicum on Hydrobiology. Moscow, Vysshaya shkola, 1969, 428 p. (In Russian)
- Zenkevich L.A. Materials on fish nutrition in the Barents Sea. *Doklad pervoj sessii okeanograf. In-ta* [Docl. of the First session of the Oceanographer. In-ta.]. Moscow, Izd. GOIN, 1931, no. 4, pp. 1–35. (In Russian)
- Zhila I.M., Alyushinskaya N.M. Surface Water Resources of the USSR: Hydrological Study (tables). Northern edge. Leningrad, Hydrometeoizdat, 1965. vol. 3. 612 p. (In Russian)
- Zhila I.M., Alyushinskaya N.M. Surface Water Resources of the USSR: Hydrological Study (text). Northern edge. Leningrad, Hydrometeoizdat, 1972. vol. 3. 664 p. (In Russian)
- Zmetnaya M.I., Novikova Yu.V. The current state of the phytoplankton community and the quality of surface waters of the delta p. Northern Dvina. *Bulletin of the Northern (Arctic) Federal University*, 2015, vol. 4, pp. 44–55. (In Russian)
- Zmetnaya M.I., Plakueva M.V. Species diversity and structure of zooplankton community of Subarctic watercourses (on the example of the Arkhangelsk region). *Arctic: ecology and economics*, 2018, no. 1(29), pp. 68–83. (In Russian)

INTRA-ANNUAL VARIABILITY OF PLANKTON COMMUNITIES IN THE ESTUARY REGION OF THE SEVERNAYA DVINA RIVER

I. Y. Makedonskaya^{1, *}, E. V. Medvedeva¹, N. G. Otchenash¹,
I. I. Studenov¹, A.M. Tortsev², Yu. M. Konina³

¹ Northern Branch of VNIRO,
163002, Arkhangelsk, e-mail: *makedonskaya@severnir.ru

² N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research
of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 163000, Arkhangelsk

³ JSC “Arkhangelsk Pulp and Paper Mill”, 164900, Novodvinsk

Revised 11.04.2023

The paper summarizes the results of monthly studies of phyto- and zooplankton communities of the estuarine region of the Northern Dvina, conducted during environmental monitoring from November 2020 to January 2022 at the water intakes of JSC “Arkhangelsk Pulp and Paper Mill” (Novodvinsk) and LLC

“RVC-Arkhangelsk” (Arkhangelsk and Silikatchikov settlement). Based on the results of plankton surveys, the qualitative composition was studied and the intra-annual variability of quantitative indicators and structural features of plankton communities was described. In phytoplankton, 273 intraspecific taxa of microalgae were found, among which diatoms predominated (159 taxa). The indicators of abundance and biomass changed synchronously during the entire observation period. Primary production and P/B coefficients were at the level of digital values for the Arctic zone. The Shannon Index identified the phytoplankton community as medium-complex in a stable state. 45 species belonging to 4 systematic groups were found in zooplankton. Seasonal dynamics of zooplankton was characterized by 2 peaks of abundance and biomass – in November 2020 and July 2021. By species composition, the zooplankton community in the water intake areas in February–June 2021 it can be characterized as a kladocern, in July – as a rotifer-kladocern-copepod, in August as a rotifer-kladocern, and December can be considered the end of the growing season. The degree of contamination was assessed according to the index of saprobity of phytoplankton and zooplankton. It was found that the state of the waters of the Severnaya Dvina River in the study area corresponded to the oligo- β -mesosaprobic zone or class II water quality (moderately polluted).

Keywords: Northern Dvina, phytoplankton, zooplankton, abundance, biomass, Shannon index, saprobity index

ПАМЯТИ НАШИХ КОЛЛЕГ

К 100-летию СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ ЛЬВА АНДРЕЕВИЧА ЖАКОВА (1923–2005)

Д. А. Филиппов^{1,*}, Н. Л. Болотова²

¹ Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: *philippov_d@mail.ru

² Вологодский государственный университет
160000, г. Вологда, ул. Ленина, 15

Биобиблиографический очерк посвящен Льву Андреевичу Жакову (15.04.1923–17.03.2005) – доктору биологических наук, профессору, работавшему в разные годы в Лаборатории озерадения АН СССР, Вологодском государственном педагогическом институте, Ярославском государственном университете. В работе приводятся основные жизненные вехи, развиваемые научные направления и вклад в развитие ихтиологии, рыбного хозяйства, водной экологии и лимнологии, а также список научных трудов, включающий 49 наименований.

Ключевые слова: Лев Андреевич Жаков, биобиблиография, история биологии, ихтиология.

DOI: 10.47021/0320-3557-2023-82-90



Лев Андреевич Жаков на кафедре зоологии Вологодского государственного педагогического института, 1970-е годы.

Lev A. Zhakov at the Department of Zoology of the Vologda State Pedagogical Institute, 1970s.

В середине весны 2023 г. исполнилось 100 лет со дня рождения видного отечественного ученого (специалиста в области популяционной ихтиологии, водной экологии, лимнологии), великолепного педагога, незаурядного поэта – профессора, доктора биологических

наук, заслуженного работника высшей школы Российской Федерации Льва Андреевича Жакова. После ухода из жизни в марте 2005 г., о нем вышла серия заметок [Болотова, Тихонов, 2005 (Bolotova, Tikhonov, 2005); Тихонов, 2005 (Tikhonov, 2005); Болотова и др., 2006 (Bolotova et al., 2006)] и воспоминаний [Меншуткин, 2012 (Menshutkin, 2012)]. С тех пор прошло много лет, и в юбилейный год хочется отдать дань памяти нашему Учителю (и Учителю Учителя), рассказав о нем и его жизни, посвященной науке, семье, ученикам.

Лев родился 15 апреля 1923 г. в г. Ташкенте (УзССР, ныне Узбекистан). Отец Виктор Васильевич Богатырев был репрессирован, поэтому сначала Лев носил фамилию своей матери Аллы Александровны Ветберг (1897–?), а чуть позднее – отчима Андрея Константиновича Спарина (1893–1937). Привычную нашему слуху фамилию Лев Андреевич принял при женитьбе в 1946 г. на Любви Вадимовне Жаковой (03.05.1923–08.08.2005).

В 1932 г. семья переезжает в г. Ленинград, где проходят школьные годы. Большую роль в его становлении сыграл юннатский кружок при Институте имени П.Ф. Лесгафта: здесь определился и с жизненным призванием биолога, и познакомился с будущей женой. С большой теплотой Лев Андреевич вспоминал о кружке и его наставниках (Юрий Васильевич Серебрянский, Елена Витальевна Домбровская, Владимир Юльевич Фридолин).

В 1941 г. после окончания средней школы планировал поступать на биологический факультет Ленинградского университета, но началась Великая Отечественная война. Лев не остался в стороне – с первых дней вступил добровольцем в ряды Ленинградского Народного ополчения. Под г. Лугой получил ранение средней тяжести и довольно быстро вернулся в строй, а под г. Волховом – ранение в голову и в итоге год лечения в тыловых госпиталях.

В 1942 г. получил предложение поступить в офицерское училище, но, узнав о его искреннем желании стать биологом, отправили на Карельский фронт как “наиболее спокойный” (разумеется, спокойствие было весьма относительным). Здесь он становится наводчиком 76-миллиметрового противотанкового артиллерийского орудия. Два с половиной года в должности старшего сержанта в составе 441 истребительного артиллерийского полка защищал железную дорогу на г. Мурманск. В 1944 г. Финляндия вышла из войны, и его полк в составе 3-го Белорусского фронта участвовал во взятии г. Кенигсберга. В 1945 г. На подступах к городу он получил третье ранение. За проявленную доблесть в боях и за службу на благо Родины был награжден Орденом Красной Звезды, Орденом Отечественной войны 1-й степени, медалями “За боевые заслуги”, “За взятие Кенигсберга”, “За победу над Германией” и последующими юбилейными наградами.

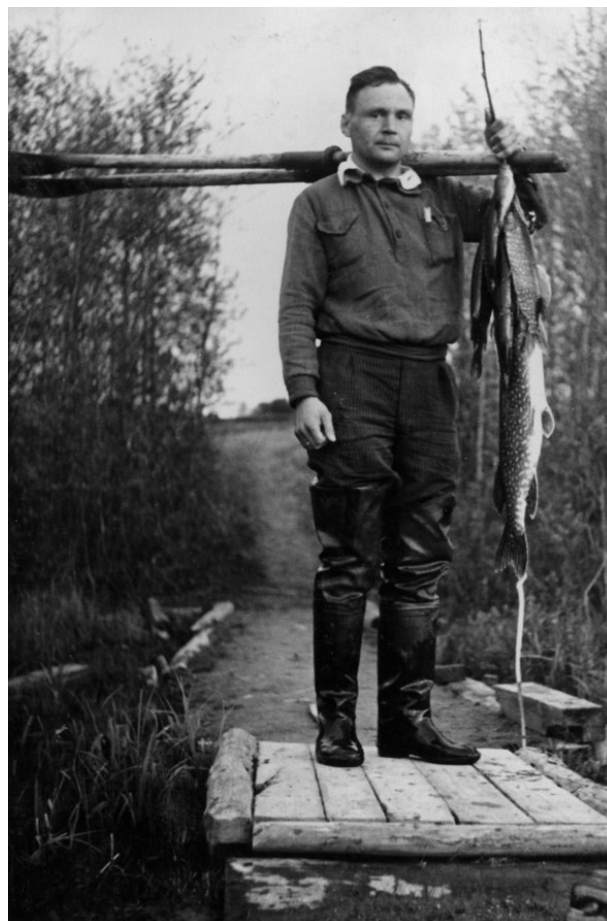
В 1945 г., не дожидаясь окончательной демобилизации, Лев Андреевич поступил, как и планировал до войны, на биологический факультет Ленинградского университета (ЛГУ), правда, на заочное отделение. Учился на кафедре ихтиологии и гидробиологии. Закончил ЛГУ в 1951 г. по специальности “зоология”.

В 1946 г. женился на Любви Вадимовне Жаковой. Его избранница в самом конце войны заболела острой формой туберкулеза, перенесла тяжелую операцию и на всю жизнь стала инвалидом первой группы. Ей было настоятельно рекомендовано не жить в городских условиях, поэтому неудивительно, что Лев Андреевич, любивший и боготворивший жену, нашел себе работу вдали от города. Любовь Вадимовна прожила с ним всю жизнь, у них родилось четверо детей: Арсений (1950), Михаил (1952), Захар (1955), Евдокия (1959).

После демобилизации в марте 1947 г. началась трудовая деятельность Л.А. Жакова. Первые несколько лет он проработал старшим рыбоводом в системе Минрыбхоза СССР – на Приозерском рыбноводном заводе Севзапрыбвода (пос. Моторное на берегу Ладожского озера).

После окончания университета он стал младшим научным сотрудником в Лаборатории озераведения АН СССР (в настоящее время Институт озераведения РАН). Его место работы в течение последующих 16 лет находилось на Лимнологической станции Пуннус-ярви (“на оз. Красном”; некоторое время станция находилась в подчинении ЛГУ). Здесь молодой специалист изучал рыбное население озер Карельского перешейка и вел самостоятельные

рыбохозяйственные исследования по акклиматизации ценных видов рыб. Начав с экспериментальных исследований, Л.А. Жаков приходит к широким теоретическим обобщениям, установлению общих закономерностей акклиматизации рыб. Итог этих работ был подведен в его кандидатской диссертации “Численность и структура популяций хищных рыб-аборигенов как условие, лимитирующее эффект интродукции рыб”, которая была успешно защищена в октябре 1966 г. в Совете биолого-почвенного факультета ЛГУ.



Л.А. Жаков на озере Пуннус-ярви, 1950-е годы.

Lev A. Zhakov in Punnus-jarvi Lake, 1950s.

В самом начале работы на Лимнологической станции Лев Андреевич познакомился с Владимиром Васильевичем Меншуткиным – студентом Ленинградского кораблестроительного института, в будущем ставшим ведущим и признанным специалистом математического моделирования биологических явлений, доктором наук, профессором [Филатов, Терзевик, 2020 (Filatov, Terzhevik, 2020)]. Их дружба и плодотворное сотрудничество продолжались на протяжении всей жизни Льва Андреевича [Меншуткин, 2012 (Menshutkin, 2012)].

Владимир Васильевич участвовал в целом ряде экспериментов Л.А. Жакова, которые

помогли приблизиться к пониманию сути процессов функционирования озерной экосистемы, путей и механизмов формирования популяций. На небольших лесных озерах Карельского перешейка были получены детальные материалы по динамике численности разных популяций окуня в зависимости от типа водоема, состава рыбного населения и экологических условий. Эти исследования привели к осознанию, что при моделировании озерных экосистем использование популярных среди модельеров, но не очень продуктивных подходов (например, “хищник-жертва”), не всегда работает на реальных водных объектах.



Л.А. Жаков с верным другом и соратником В.В. Меншуткиным, 1960-е годы.

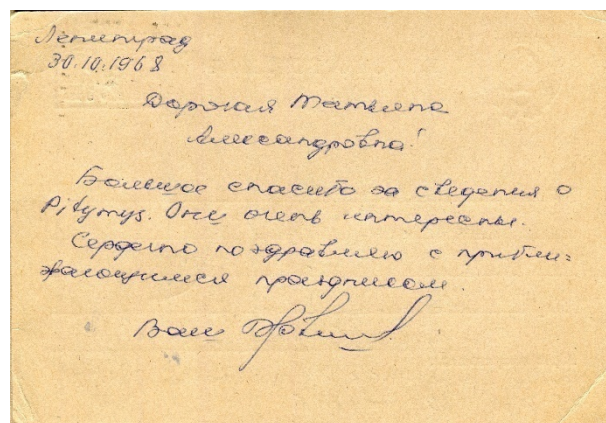
Lev A. Zhakov with a true friend and colleague Vladimir V. Menshutkin, 1960s.

В 1963 г. Л.А. Жаковым и В.В. Меншуткиным была разработана компьютерная модель популяции окуня (*Perca fluviatilis* L.). Это была одна из первых работ такого рода. Американская модель Ларкина и Хоурстона [Larkin, Hourston, 1964] была опубликована в том же году, но, конечно, эти работы были сделаны независимо друг от друга. Результаты модели-

рования динамики численности окуня были с успехом доложены на конференции по биологии водоемов Прибалтики в г. Минске. В заключительном слове Г.Г. Винберг сказал: “Прошу заметить, что это был не просто доклад молодых ученых, а событие в нашей науке. Поскольку произошло первое применение электронной вычислительной машины в гидробиологии и ихтиологии” [Меншуткин, 2012, с. 33 (Menshutkin, 2012)].

Создание и совершенствование моделей возрастающей сложности продолжилось ими и в последующие годы. Это касалось моделей изолированно живущих популяций окуня и обобщенного ихтиоценоза из семи популяций. Предложенный Л.А. Жаковым и В.В. Меншуткиным новый в ихтиологической науке метод имитационного моделирования динамики численности популяций рыб получил широкое признание специалистов.

С 1967 г. Л.А. Жаков начинает совмещать научную деятельность с педагогической. Будучи заведующим кафедрой зоологии в Вологодском государственном педагогическом институте (ныне Вологодский государственный университет), он проявил себя как талантливый ученый и педагог, повлиявший на нравственное и профессиональное становление сотен учителей биологии, химии, географии. В 1970 г. утвержден в ученом звании доцента по кафедре “зоология”.



Образец почерка Л.А. Жакова, 1968 г.

Handwriting sample of Lev A. Zhakov, 1968.

Заслугой Л.А. Жакова является организация в конце 1960-х годах студенческо-преподавательской озероведческой экспедиции, которой он руководил в течение 5 лет. Работы проводились по поручению Облрыбпрома с целью оценки рыбохозяйственных возможностей малых озер Вологодской области. Всего было изучено 276 малых озер по единой исследовательской программе, включающей 43 показателя для описания каждого водоема. В итоге

был собран объемный и полный комплексный материал по разнотипным малым озерам региона и их рыбохозяйственной ценности. Теоретическая значимость исследований связана также с тем, что они включали материалы по озерным ихтиоценозам окраин валдайского оледенения в послеледниковое время. Составленная к 1977 г. компьютерная (!) база данных по озерам Вологодской области была первой в своем роде и не имела на тот момент аналогов в СССР. Озероведческая экспедиция стала хорошей школой учительских и научных кадров. На ее материалах было выполнено 10 кандидатских диссертаций, защищено 70 дипломных работ, издан ряд научных сборников (в частности “Озерные ресурсы Вологодской области”, Вологда, 1981). Материалы экспедиции востребованы и в настоящее время как основа мониторинга состояния и прогнозирования развития водоемов области.

Помимо малых озер, Львом Андреевичем в течение 10 лет изучалось оз. Воже – одно из крупнейших не только Вологодской области, но и северо-запада европейской части страны. Фактически, модель сообщества рыб оз. Воже стала ключевым моментом во всей работе Л.А. Жакова по теории озерных ихтиоценозов на основе экологического подхода. В данной модели каждой возрастной группе определенного вида рыб соответствовала экологическая ниша, которая могла меняться с возрастом. Так, например, молодь почти всех рыб занимает экологическую нишу мелких планктофагов, старшие возрастные группы щуки или налима занимают экологические ниши крупных хищников и т. д. Создание модели конкретного ихтиоценоза оз. Воже было выполнено совместно с В.В. Меншуткиным.

Фундаментальным итогом вологодского периода научной деятельности Л.А. Жакова стала разработка концепции озерных ихтиоценозов. В ее основу легло обобщение 1240 сообществ рыб из различных водоемов, включая оригинальные материалы по ихтиоценозам озер Карельского перешейка (1957–1967 гг.) и Вологодской области (1967–1977 гг.), а также анализ литературных данных о более чем 800 озерах Псковской, Архангельской, Ярославской областей, Эстонии и Швеции. В работу были включены также и изученные Львом Андреевичем ихтиоценозы 90 озер, обработанных ихтиоцидами.

В апреле 1979 г. Л.А. Жаков успешно защитил докторскую диссертацию “Озерные ихтиоценозы Северо-Запада СССР (формирование, структура, моделирование)” в диссертационном совете ЛГУ по специальности “ихтиология”. В 1984 г. по материалам диссертации вы-

шла в свет монография “Формирование и структура рыбного населения озер Северо-Запада СССР”. Эта работа явилась новым направлением ихтиологических и рыбохозяйственных исследований.

Л.А. Жаков был одним из первых, кто приступил к анализу изменений в рыбном населении озер, впервые обосновал положение, что единицей, дающей рыбопродукцию на внутренних водоемах, выступает не популяция или сумма нескольких популяций, а сообщество рыб – ихтиоценоз. На примере озер Северо-Запада России и северных озер Европы он впервые показал возможные пути эволюции и пути взаимного перехода одного сообщества в другое. Им раскрыта экологическая структура ихтиоценозов, выявлена взаимозависимость отдельных видов, а также показано и влияние на ихтиоценоз региональных и ландшафтных особенностей. Определение путей и методов прогнозирования сукцессий, которые претерпевают сообщества рыб в результате естественных процессов, промыслового и иного хозяйственного воздействия, следует считать теоретическим вкладом в экологию водных экосистем. В этих исследованиях удачно использован как исторический подход, так и метод математического моделирования озерных сукцессий.

В своей работе Лев Андреевич удачно применил переплетающиеся между собой аналитический и системно-синтетический подходы. Структуру ихтиоценозов, взаимодействие в них популяций и закономерности сукцессий он пытался понять через формирование фауны, через характерные особенности ландшафтов, иными словами, через особенности систем высшего ранга, в которых ихтиоценозы входят в качестве подсистем. Возникающие в процессе анализа предположения проверялись методом моделирования. В процессе создания модели все накопленные представления объединялись в единую систему и тем самым переоценивались. Исследование самих моделей позволяло получать совершенно новую информацию.

Накануне защиты докторской диссертации Лев Андреевич переехал в г. Ярославль и начал работать в Ярославском государственном университете (ЯрГУ). С 1978 по 1988 гг. заведовал кафедрой зоологии и цитологии ЯрГУ, а после (до 1998 г.) продолжает трудиться на кафедре в должности профессора. Ученое звание “профессор” он получил в 1980 г. В 1997 г. за заслуги в научной деятельности ему присваивают почетное звание “Заслуженный работник высшей школы Российской Федерации”.

В ЯрГУ Лев Андреевич продолжает начатую в Вологде деятельность по организации

научных студенческих исследований по изучению малых водоемов и водотоков. Он многое сделал для формирования методологии и программы проведения полевой практики по зоологии позвоночных и развития биостанции “Улейма”. Здесь с учениками и аспирантами начинает развивать новое научное направление в исследовании экологии рыб: от изучения озерных рыбных сообществ переходит к изучению речных ихтиоценозов.



Л.А. Жаков со студентами на полевой практике на Костромском заливе Горьковского водохранилища, 1988 г.

Lev A. Zhakov with students in field practice on the Kostroma Bay of the Gor'kovsky Reservoir, 1988.

Важнейшим достижением этого этапа научного пути было создание “пространственной имитационной модели ихтиоценоза малой реки”. Ее идея полностью принадлежала Льву Андреевичу (была реализована совместно с В.В. Меншуткиным) и основывалась на осмыслении материала, собранного студентами его кафедры во время летних полевых практик на р. Улейма. В постановке задачи о моделировании рыбного населения небольшого водотока он отошел от уже начинающей складываться традиции моделирования ихтиоценозов, как детерминированных сложных систем. В отличие от привычных моделей с временным шагом в год, он решил, что его необходимо было сократить хотя бы до сезона, а лучше – до суток (ведь студенты наблюдали за состоянием рыбного населения конкретной реки каждую неделю). Также было решено, что элементом модели должна была стать не возрастная группа, а каждая особь. Данная имитационная модель речного рыбного сообщества не имела аналогов.

Во многом Лев Андреевич шел в ногу со временем, но где-то его и опережал. Фактически, совершенно самостоятельно Лев Анд-

реевич открыл то, что называется “individual-based modelling”. Сам того не подозревая, он подошел к описанию того, что Л. Заде [1976 (Zadeh, 1976)] называл “нечеткими множествами” и “функциями принадлежности” [Меншуткин, 2012 (Menshutkin, 2012)]. В своих построениях Л.А. Жаков всегда исходил исключительно из биологических соображений, поэтому неудивительно, что понятие “разнокачественности” особей он догадался ввести как одно из свойств в состав модели.

Под руководством Льва Андреевича ученики и аспиранты осуществляли изучение разнотипных водных экосистем Ярославской области, Забайкалья и самого Байкала. Проводился системный анализ ихтиоценозов больших озер Северо-Запада (Ладожское и Белое). Его идеи и теоретические положения нашли продолжение в докторской диссертации Н.Л. Болотовой “Изменения экосистем мелководных северных озер в антропогенных условиях (на примере водоемов Вологодской области)” (защищена в 1999 г.).

Все годы своей научной и педагогической деятельности Л.А. Жаков проявлял действенный интерес к вопросам охраны природы. Он являлся членом президиума Всесоюзного общества охраны природы Вологодской области (1970–1979 гг.), председателем Ярославского отделения Гидробиологического общества, а также вице-президентом Верхне-Волжского отделения Российской экологической академии, государственным экспертом правительственной комиссии и членом координационного совета по спасению Волги.

Помимо науки и преподавания в жизни Льва Андреевича всегда была поэзия. Он писал и в солдатских окопах, и в мирной жизни, и в моменты отчаяния и грусти, и в мгновения радости и счастья. Поэзия Льва Андреевича была неотделима от его сущности как человека и ученого. Несмотря на незаурядный талант поэта, его стихи были опубликованы лишь на закате его жизни и, к сожалению, очень ограниченным тиражом: “Стихи и письма из окопов 1943 года” (Вологда, 1997) и “Стихи прожитой жизни” (Ярославль, 2000).

Лев Андреевич очень любил “землю”. Огород или сад у него, в том или ином виде, был и в Ленинграде, и в Вологде, и в Ярославле. На пенсии он хотел выращивать цветы, “сидеть на крылечке”, размышлять...

Однако последние годы жизни он очень тяжело болел, был парализован и не мог ходить, очевидно, сказались старые фронтовые ранения. 17 марта 2005 г. на 82-м году он ушел из жизни. Был похоронен в Угличском районе

Ярославской области. Менее чем через полгода умерла его супруга, она похоронена рядом с ним. История и суть их взаимоотношений наглядно отражена в документальном фильме “Во имя жизни и любви”¹ (Лентелефильм, 1984, режиссер Александр Каневский). В мае 2017 г. более 100 писем и фрагментов фронтовой и послевоенной переписки Жаковых были переданы в фонды Вологодского государственного музея-заповедника.



Л.А. Жаков в саду в Ярославской области (© <https://www.uniyar.ac.ru>).

Lev A. Zhakov in the garden in the Yaroslavl region (© <https://www.uniyar.ac.ru>).

Памяти Л.А. Жакова были посвящены IV (XXVII) Международная конференция “Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера” (г. Вологда, 5–10 декабря 2005 г.) и несколько сборников научных трудов, выпущенных, прежде всего, вологодскими и ярославскими коллегами и учениками Льва Андреевича.

Лев Андреевич был ярким воплощением искреннего, честного, интеллигентного, мудрого, вдумчивого, эрудированного, внимательно-го и терпеливого человека, образцом настояще-

го семьянина, признанным эталоном ученого и педагога. Он не только оставил глубокий след в сердцах друзей, коллег, единомышленников, студентов и учеников, но и внес весомый вклад в развитие рыбохозяйственной науки и теоретической экологии. Им опубликовано около 50 работ. Все его научные работы являются развитием единой системы экологических взглядов и оригинальны по методике. В этом и научная новизна, и одновременно и практическое значение работ, поскольку выявление главных свойств рыбного населения и выделение “ядра ихтиоценозов” служит основой для построения теории рыболовства на внутренних водоемах. Ниже приводится относительно полный перечень научных трудов Л.А. Жакова.

В заключение приведем стихотворение Льва Андреевича “Мысли о восприятии мира”.

*Чем больше и полней я узнаю
Природы сокровеннейшие тайны
И приучаю голову свою
Взаимосвязь угадывать случайно
Чем более сознанию моему
Явлений открываются истоки
Тем более склоняюсь я к тому,
Что все мои понятия однобоки.
Наука может верно воссоздать
Погибшей жизни яркие картины,
Но даже не пытается понять,
Чем связано живое воедино.
Посильно нам исчислить сколько сил
Таит в себе урана каждый атом,
Но ни добра, ни зла не находил
У человека ни один анатом.
Умом воспринимается лишь то,
Что черпает с поверхности наш опыт.
О том же, что проходит в решето,
Не судим мы, боясь излишних хлопот.
Как логика не силятся моя
Про все на свете мудрствовать лукаво,
Ей не понять ни счастья соловья,
Ни бремени, склоняющего травы.
Ни горя у разрушенной норы,
Ни страсти рокового поединка,
Ни озорства мохнатой детворы,
Ни страха оторвавшейся пушинки.
Подумав, начинаешь ощущать,
Что человек лишь капля биосферы.
И видишь, что никак не избежать
Того, что люди называют верой.*

¹ <https://www.youtube.com/watch?v=So7wRrUO9-Q>

Список трудов Льва Андреевича Жакова

- Жаков Л.А. Опыт прудового выращивания молоди вуксинского сига для его акклиматизации в небольших озерах // Тр. Лаборатории озераведения АН СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 5. С. 270–275.
- Жаков Л.А. Сравнительная эффективность посадки сигов сеголетками и личинками в небольших олиготрофных озерах // Науч.-техн. бюл. ВНИОРХ. Л.: ВНИОРХ, 1959. № 8. С. 34–36.
- Жаков Л.А. Лимнологические исследования некоторых типичных озер Карельского перешейка в связи с вопросом повышения их биологической продуктивности и рыбохозяйственной ценности // Тр. Лаборатории озераведения АН СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 11. Озера центральной части Карельского перешейка. Лимнология и методика исследований. С. 48–79.
- Жаков Л.А. Опыт определения биомассы рыб в малых озерах в связи с вопросами интродукции в них сиговых (тезисы доклада) // Малые водоемы равнинных областей СССР и их использование. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 324–325.
- Бурмакин Е.В., Жаков Л.А. Опыт определения рыбопродуктивности окунового озера // Науч.-техн. бюл. ГосНИОРХ. Л.: ГосНИОРХ, 1961. № 13–14. С. 25–27.
- Жаков Л.А. О способе определения абсолютной численности рыб методом счета окуневых кладок // Гидробиологические исследования. III. Тарту: Ин-т зоологии и ботаники АН ЭстССР, 1962. С. 353–357.
- Жаков Л.А. Выживание интродуцируемых в озера сиговых рыб в зависимости от численности окуня и щуки // X науч. конф. по внутренним водоемам Прибалтики. Минск, 1963. С. 19.
- Жаков Л.А. О выращивании нельмы в экспериментальном пруду лимнологической станции на оз. Красном // X науч. конф. по внутренним водоемам Прибалтики. Минск, 1963. С. 21.
- Меншуткин В.В., Жаков Л.А. Применение математического моделирования в исследованиях по динамике численности популяции окуня // X науч. конф. по внутренним водоемам Прибалтики. Минск, 1963. С. 104–105.
- Жаков Л.А. Зависимость выживания интродуцируемых в озера сигов от численности окуня и щуки // Биологические основы рыбного хозяйства на внутренних водоемах Прибалтики: Тр. X науч. конф. по внутренним водоемам Прибалтики. Минск, 6–10 мая 1963 г. Минск: Изд-во “Наука и техника”, 1964. С. 31–38.
- Меншуткин В.В., Жаков Л.А. Опыт математического определения динамики численности окуня в заданных экологических условиях // Биологические основы рыбного хозяйства на внутренних водоемах Прибалтики: Тр. X науч. конф. по внутренним водоемам Прибалтики. Минск, 6–10 мая 1963 г. Минск: Изд-во “Наука и техника”, 1964. С. 218–229.
- Жаков Л.А. Способ определения абсолютной численности рыб посредством подсчета окуневых кладок // Озера Карельского перешейка. Лимнология и методика исследований. М.–Л.: Наука, 1964. С. 128–139.
- Меншуткин В.В., Жаков Л.А. Опыт математического определения характера динамики численности окуня в заданных экологических условиях // Озера Карельского перешейка. Лимнология и методика исследований. М.–Л.: Наука, 1964. С. 140–155.
- Жаков Л.А. Численность и структура популяций хищных рыб-аборигенов, как условие, лимитирующее эффект интродукции рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1966. 16 с.
- Жаков Л.А. О приспособительном значении размерной и возрастной структуры популяции окуня в малых озерах Карельского перешейка // Тр. Карельского отд-ния ГосНИОРХ. Петрозаводск: Карельское кн. изд-во, 1968. Т. 5, вып. 1. Сырьевые ресурсы внутренних водоемов Северо-Запада (Карелии, Прибалтики, Кольского полуострова и других). С. 324–330.
- Жаков Л.А. О регуляции численности и возрастной структуры популяций озерных рыб // Гидробиологические и ихтиологические исследования внутренних водоемов Прибалтики: Тр. XII науч. конф. по изучению внутренних водоемов Прибалтики. Вильнюс, 22–24 сентября 1965 г. Вильнюс: Изд-во “Минтис”, 1968. С. 137–143.
- Меншуткин В.В., Жаков Л.А., Умнов А.А. Исследование причин смертности молоди окуня методом моделирования // Вопросы ихтиологии. 1968. Т. 8, вып. 6(53). С. 881–891.
- Жаков Л.А. Факторы, определяющие динамику численности популяций речного окуня // Природа и хозяйственное использование озер Псковской и прилегающих областей: II межвуз. конф. Краткое содержание докл. Псков: Б.и., 1971. С. 73–74.
- Жаков Л.А., Парфеньев Н.П. Резервы рыболовства Вологодской области // Рыбное хоз-во. 1972. № 1. С. 14–15.
- Жаков Л.А. Состав и сукцессии озерных ихтиоценозов в связи со спецификой фаунистических комплексов рыб // Вопросы ихтиологии. 1974. Т. 14, вып. 2(85). С. 237–248.
- Жаков Л.А., Меншуткин В.В. Математическая модель озерного ихтиоценоза // Вопросы ихтиологии. 1974. Т. 14, вып. 3(86). С. 387–395.
- Воробьев Г.А., Жаков Л.А. Ландшафтные критерии рыбохозяйственной оценки малых озер // Природные условия и ресурсы Севера Европейской части СССР. Вологда: ВГПИ, 1975. С. 68–77.
- Жаков Л.А., Меншуткин В.В. Модельное исследование результатов промыслового воздействия на озерный ихтиоценоз // Гидробиол. журн. 1975. Т. 11, вып. 3. С. 10–13.
- Жаков Л.А. Ихтиоценоз оз. Воже и его рыбохозяйственное использование // Озера Лача и Воже. Материалы комплексных исследований. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1975. С. 29–31.
- Бессонов Н.М., Водоватов Ю.С., Выголова О.В., Жаков Л.А., Парфеньев Н.П. О биопроductивности крупных водоемов Вологодской области // III съезд Всесоюз. гидробиол. о-ва. Тез. докл. (Рига, 11–15 мая 1976 г.). Т. 3. Рига: Зинатне, 1976. С. 25–28.

- Жаков Л.А., Кутузов А.М., Лебединская Г.Б., Пихтова Т.С., Серенко В.А. Предварительные данные о биопродуктивности малых озер Вологодской области // III съезд Всесоюз. гидробиол. о-ва. Тез. докл. (Рига, 11–15 мая 1976 г.). Т. 3. Рига: Зинатне, 1976. С. 49–51.
- Жаков Л.А. К структуре ихтиоценозов малых озер // Современные проблемы зоологии и совершенствование методики ее преподавания в вузе и в школе. Пермь, 1976. С. 250–251.
- Бессонов Н.М., Жаков Л.А., Парфеньев Н.П. Водоемы Вологодской области // Рыболовство и рыбоводство. 1976. № 5. С. 24–25.
- Жаков Л.А. К структуре пищевых ниш в ихтиоценозах различных регионов // Десятая сессия ученого совета по проблеме “Биол. ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера”. Декабрь 1977 г. Тез. докл. Сыктывкар, 1977. С. 91–92.
- Жаков Л.А. К вопросу взаимосвязанности озер Воже и Лача // Биол. ресурсы водоемов Вологодской области, их охрана и рациональное использование (Тез. к науч.-практ. конф.). Вологда, 1978. С. 63–64.
- Жаков Л.А. Ихтиоценоз оз. Воже и его использование // Гидробиология озер Воже и Лача (В связи с прогнозом качества вод, перебрасываемых на юг). Л.: Наука, 1978. С. 179–195.
- Жаков Л.А. Некоторые причины, обуславливающие видовое разнообразие ихтиоценозов // Новые проблемы зоол. науки и их отражение в вузовском преподавании. Тез. докл. науч. конф. зоологов пед. ин-тов. 13–17 ноября 1979 г. Ч. 2. Ставрополь, 1979. С. 252–254.
- Жаков Л.А. Озерные ихтиоценозы Северо-Запада СССР (формирование, структура, моделирование): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1979. 31 с.
- Жаков Л.А. Общая гидробиологическая характеристика и рыбохозяйственная оценка озер // Озерные ресурсы Вологодской области: сб. науч. тр. Вологда, 1981. С. 27–37.
- Антипов Н.П., Жаков Л.А., Лебедев В.Г., Шевелев Н.Н. Озера ландшафтов холмисто-моренных равнин // Озерные ресурсы Вологодской области. Вологда, 1981. С. 38–93. EDN: XVBVDJH.
- Воробьев Г.А., Жаков Л.А. Основные направления использования и охраны малых озер // Проблемы использования и охраны природных ресурсов Вологодской области в свете решений XXVI съезда КПСС. Тез. докл. науч.-практ. конф. Вологда, 1982. С. 42–43.
- Жаков Л.А., Меншуткин В.В. Практические занятия по ихтиологии: Учебное пособие. Ярославль: ЯрГУ, 1982. 112 с.
- Жаков Л.А., Вольскис Р.С. Возможности применения моделирования в изучении вида // Материалы XIII (XXI) заседания советской рабочей группы по проекту № 86 “Вид и его продуктивность в ареале”. Вильнюс: Ин-т зоологии и паразитологии АН ЛитССР, 1983. С. 23–28.
- Жаков Л.А. Формирование и структура рыбного населения озер Северо-Запада СССР. М.: Наука, 1984. 144 с.
- Биоценология рек и озер Волжского бассейна: Сб. науч. тр. / Под ред. Л.А. Жакова. Ярославль: ЯрГУ, 1985. 107 с.
- Жаков Л.А. Структурные различия озерных и речных ихтиоценозов // Биоценология рек и озер Волжского бассейна: Сб. науч. тр. Ярославль: ЯрГУ, 1985. С. 70–76.
- Жаков Л.А., Воробьев Г.А. Изучение и рыбохозяйственное использование малых озер Вологодской области // История природопользования в условиях Севера Европейской части СССР: Межвуз. сб. науч. тр. Вологда: ВГПИ, 1988. С. 54–62.
- Болотова Н.Л., Жаков Л.А. О механизмах регуляции пищевых отношений в малых озерах, заселяемых симами // Оперативные информационные материалы к III симп. “Трофические связи и продуктивность водных сообществ” (25–28 сентября 1989 г., Чита). Чита, 1989. С. 14–16.
- Жаков Л.А., Меншуткин В.В. Пространственная имитационная модель ихтиоценоза малой реки // Вопросы ихтиологии. 1990. Т. 27, вып. 4. С. 570–575.
- Жаков Л.А. Юннатская работа в школе. Учебное пособие. Ярославль, 1992. 79 с.
- Жаков Л.А. Озеро Чарондское (Воже) и его округа // Вожега: Краеведческий альманах. Вологда: ВГПУ, изд-во “Русь”, 1995. С. 72–90.
- Жаков Л.А., Меншуткин В.В. Об имитационном моделировании озерных и речных ихтиоценозов // Первый конгресс ихтиологов России. М., 1997. С. 150–151.
- Жаков Л.А., Тихонов С.В., Шатилович О.А. Учебно-полевая практика по зоологии позвоночных. Учебное пособие. Ярославль: Изд-во ЯрГУ, 1997. 78 с.
- Воробьев Г.А., Жаков Л.А. Ландшафтная обусловленность лимногенеза и рыбохозяйственная оценка малых озер // Географические исследования природы, населения, хоз-ва Вологодской области: Тез. докл. конф., посвящ. 50-летию кафедр физической и экономической географии ВГПУ. Вологда: ВГПУ, изд-во “Русь”, 2000. С. 73–74.
- Жаков Л.А., Меншуткин В.В., Тихонов С.В. Применение учебных имитационных моделей в курсе “Основы рыбного хозяйства” // Современные проблемы биологии, химии, экологии и экологического образования: Регион. сб. науч. тр., посвящ. 30-летию факультета биологии и экологии ЯрГУ. Ярославль: ЯрГУ, 2001. С. 375–377.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Болотова Н.Л., Решетников Ю.С., Тихонов С.В. Памяти Льва Андреевича Жакова (15.04.1923–17.03.2005) // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46, № 1. С. 142–144.

- Болотова Н.Л., Тихонов С.В. Памяти Л.А. Жакова (15.04.1923 – 17.03.2005) // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Сб. материалов IV (XXVII) Междунар. конф. (Вологда, Россия, 5–10 декабря 2005 г.). Ч. 1. Вологда, 2005. С. 5–7.
- Заде Л. Понятие лингвистической переменной и его применение к принятию приближенных решений / Пер. с англ. Н.И. Ринго. М.: Мир, 1976. 165 с.
- Меншуткин В.В. Лев Андреевич Жаков – ученый, педагог и поэт (воспоминания друга и соавтора) // Экологические проблемы уникальных природных и антропогенных ландшафтов: материалы Всероссийской науч.-практ. конф. с междунар. участием. Ярославль: ЯрГУ, 2012. С. 17–47.
- Тихонов С.В. Памяти профессора Льва Андреевича Жакова (15.04.1923–17.03.2005) // Современные проблемы биологии, экологии, химии: Региональный сб. науч. тр. Ярославль: ЯрГУ, 2005. С. 4–8.
- Филатов Н.Н., Терзевик А.Ю. Владимир Васильевич Меншуткин (к 90-летию со дня рождения) // Труды Карельского научного центра РАН. 2020. № 9. С. 139–141. DOI: 10.17076/lim1307
- Larkin P.A., Hourston A.S. A model for simulation of the population biology of Pacific salmon // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. 1964. Vol. 21, № 5. P. 1245–1265. DOI: 10.1139/f64-105

REFERENCES

- Bolotova N.L., Reshetnikov Yu.S., Tikhonov S.V. In the memory of Lev Andreevich Zhakov (15.04.1923–17.03.2005). *Voprosy Ichthyologii*, 2006, vol. 46, no. 1, pp. 142–144. (In Russian)
- Bolotova N.L., Tikhonov S.V. Pamyati L.A. Zhakova (15.04.1923 – 17.03.2005) [In memory of L.A. Zhakov (15.04.1923 – 17.03.2005)]. *Biologicheskiye resursy Belogo morya i vnutrennikh vodoyomov Yevropeyskogo Severa: Sb. materialov IV (XXVII) Mezhdunar. konf. (Vologda, Rossiya, 5–10 dekabrya 2005 g.). Chast' 1* [Biological resources of the White Sea and inland waters of the European North: Proceedings of IV (XXVII) Intern. conf. (Vologda, Russia, December 5–10, 2005). Part 1]. Vologda, 2005, pp. 5–7. (In Russian)
- Zadeh L. The concept of a linguistic variable and its application to approximate reasoning. Moscow, Mir, 1976. 165 p. (In Russian)
- Menshutkin V.V. Lev Andreyevich Zhakov – uchenyy, pedagog i poet (vospominaniya druga i soavtora) [Lev Andreevich Zhakov – scientist, teacher and poet (memoirs of a friend and co-author)]. *Ekologicheskiye problemy unikal'nykh prirodnikh i antropogennykh landshaftov: materialy Vserossiyskoy nauch.-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiyem* [Ecological problems of unique natural and anthropogenic landscapes: Proceedings of the All-Russian scientific-practical conf. with Intern. participation. Yaroslavl, 2012, pp. 17–47. (In Russian)
- Tikhonov S.V. Pamyati professora L'va Andreyevicha Zhakova (15.04.1923–17.03.2005) [In memory of Professor Lev Andreevich Zhakov (15.04.1923–17.03.2005)]. *Sovremennyye problemy biologii, ekologii, khimii: Regional'nyy sb. nauch. trudov* [Modern problems of biology, ecology, chemistry: Regional collection of scientific papers]. Yaroslavl, 2005, pp. 4–8. (In Russian)
- Filatov N.N. Terzhevik A.Yu. Vladimir V. Menshutkin (on the 90th anniversary). *Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences*, 2020, no. 9, pp. 139–141. doi: 10.17076/lim1307 (In Russian)
- Larkin P.A., Hourston A.S. A model for simulation of the population biology of Pacific salmon. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 1964, vol. 21, no. 5, pp. 1245–1265. doi: 10.1139/f64-105

TO THE 100TH ANNIVERSARY OF THE BIRTH OF LEV ANDREEVICH ZHAKOV (1923–2005)

D. A. Philippov^{1,*}, N. L. Bolotova²

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences,
152742, Borok, Russia, e-mail: *philippov_d@mail.ru*

²*Vologda State University,
160000, Vologda, e-mail: bolotova.vologda@mail.ru*

The biobibliographic essay is dedicated to Lev Andreevich Zhakov (April 15, 1923 – March 17, 2005), Doctor of Biological Sciences and Professor, who during his career worked in the Laboratory of Lake Science of the USSR Academy of Sciences, Vologda State Pedagogical Institute, and Yaroslavl State University. The article presents Lev A. Zhakov's life milestones, scientific areas he devoted himself to, and contributions he made to ichthyology, fisheries, aquatic ecology, and limnology, as well as a list of scientific papers including 49 titles.

Keywords: Lev Andreevich Zhakov, biobibliography, history of biology, ichthyology

ВОСПОМИНАНИЯ ОБ УЧЕНОМ И УЧИТЕЛЕ АЛЕКСАНДРЕ ПЕТРОВИЧЕ МЫЛЬНИКОВЕ

Д. В. Тихоненков

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: tikho-denis@yandex.ru*

Проходят и уходят поколения,
Но право и обязанность живых
Запомнить или же предать забвению,
Произвести хвалу или осужденье
Тем, кто на белом свете жил до них.

М. Мамакаев



(1952–2019)

Четыре года с нами нет выдающегося ученого, доктора биологических наук, Александра Петровича Мыльников. Его сердце перестало биться 30 мая 2019 г, с ним мировая протистологическая наука понесла большую утрату.

А.П. Мыльников был наиболее известен своими выдающимися знаниями в области морфологии и ультраструктуры эукариотических клеток. В исследованиях он сосредоточил внимание в первую очередь на мелких гетеротрофах, принадлежащих к различным группам протистов, в том числе альвеолятам, церкозоям, апузомонадам, амебозоям, опистоконтам и экскаватам. Им было получено много новых для науки результатов о строении клеточных оболочек, жгутикового и микротрубочкового аппарата, митохондрий, стрекательных органелл. В последние годы жизни его исследования во многом были связаны с изучением хищных жгутиконосцев в контексте молекулярной филогении и

ранней эволюции эукариот. Он открыл и переоткрыл новых протистов, которые оказались важными, ранее неизвестными эволюционными ветвями на эукариотическом древе. Благодаря изучению жгутиконосцев коллоделлид и родственных протистов, результаты исследований А.П. Мыльникова дали возможность понять ранние эволюционные события, которые привели к возникновению инфузорий, споровиков и динофлагеллят, одних из самых разнообразных и широко распространенных протистов, имеющих важное медицинское и экологическое значение. Уникальные навыки Александра Петровича в области выделения и долгосрочного поддержания живых культур протистов сыграли фундаментальную роль в раскрытии ранних этапов эволюции некоторых супергрупп эукариот, ревизии представлений о митохондриальной эволюции, путях возникновения и развития уникальных клеточных признаков, приведших к становлению многоклеточности и паразитизма. Результаты исследований А.П. Мыльникова опубликованы в более чем 200 научных статьях и книгах, в том числе в ведущих научных журналах, таких как *Nature*, *Current Biology*, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, *Molecular Biology and Evolution*, *Proceedings Royal Society B*, *Genome Biology and Evolution* и др. Уже после его смерти вышел целый ряд статей, в которых Александр Петрович является соавтором, благодаря огромному научному заделу, который он сделал при жизни. Его работы продолжают активно цитироваться и будут востребованы еще многие годы.

Александр Петрович Мыльников был прекрасным учителем и наставником! Он очень любил студентов и молодых исследователей, которые часто приезжали к нему в ИБВВ РАН на практику и стажировку. Он непосредственно руководил научной работой и диссертациями молодых ученых и вдохновлял многих с благоговением наблюдать за живым миром через объектив микроскопа. Александр Петрович был очень энергичным, активным, страстным человеком, у которого было много увлечений, таких как фотография и наблюдение за птицами. Любил пешие походы, катание на байдарках, лыжах, сбор грибов. В последние годы увлекался живописью.

Я никогда не забуду общение и работу с этим выдающимся исследователем и человеком, который воодушевил меня на исследовательскую работу в области протистологии. Я часто вспоминаю свой первый приезд в п. Борок к Александру Петровичу, будучи студентом. Насколько увлекательно он рассказывал о протистах, показывал окрестности и интересные места для отбора проб, которые мы вместе объездили на велосипедах. Как он заботился о нас, совсем юных, всячески помогая не только в научных исследованиях, но и в бытовых вопросах. Таким чутким и заботливым человеком и руководителем он оставался до последних дней своей жизни.

Я очень рад, что мне посчастливилось быть учеником Александра Петровича Мыльникова – выдающегося протозоолога, талантливого и незаурядного человека. Наша жизнь была бы гораздо богаче и ярче, если бы нас окружало побольше таких людей, как Александр Петрович.

Научное издание

**Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
вып. 102(105), 2023 г.**

Рекомендуемый вариант цитирования статей:

... // Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 2023. Вып. 102(105). С. ...

Recommended option for citing articles:

... // Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, 2023. Is. 102(105). P. ...

Подписано в печать 20.06.2023. Формат 60×90 1/8.

Усл. печ. л. 11,75. Заказ № 23117. Тираж 150 экз.

Отпечатано с готового оригинал-макета в типографии ООО “Филигрань”
150049, г. Ярославль, ул. Свободы, 91, pechataet@bk.ru