

ISSN 0044-4596

Том 84, Номер 4

Октябрь - Декабрь 2023



# ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ



[www.sciencejournals.ru](http://www.sciencejournals.ru)



# СОДЕРЖАНИЕ

---

---

Том 84, номер 4, 2023

---

---

(Воспроизводится в журнале “Current Contents”)

Размерно-морфологическая структура и экологические стратегии прокариотопланктона крупного горного озера Севан (Армения) <i>Е. В. Кузнецова, Д. Б. Косолапов, Н. Г. Косолапова, М. Ю. Скопина</i>	243
Филлоплана как местообитание грибов <i>А. А. Царелунга, Е. Ю. Благовещенская</i>	263
Структура естественной изменчивости палиноморфологических признаков на примере некоторых видов <i>Nierembergia</i> и <i>Vouchetia</i> (сем. Solanaceae) и естественная система биомногообразия <i>А. Е. Пожидаев, В. В. Григорьева, А. Н. Семенов</i>	279
Интегральный эффект взаимодействия частей нецентрализованной биосистемы на примере формирования магистральных течений гидроплазмы в побеге колониального гидроида <i>Дунатена pitula</i> (L., 1758) <i>Н. Н. Марфенин, В. С. Дементьев</i>	296
Влияние выжигания ветоши на альпийские пестроовсяницевоы луга Северо-Западного Кавказа <i>В. Г. Онинченко, Ф. С. Бостанова, О. А. Токарева, М. И. Макаров, Т. Г. Елумеева, А. А. Ахметжанова, Д. К. Текеев, Т. И. Малышева, М. С. Кадулин</i>	313
Эколого-паразитологический метод в исследованиях популяционной биологии окуня-клювача <i>Sebastes mentella</i> (Scorpaeniformes: Sebastidae) в море Ирмингера <i>Ю. И. Бакай, С. П. Мельников, А. И. Глубоков</i>	327

---

---

# Contents

---

---

Vol. 84, No. 4, 2023

---

---

(Indexed in “Current Contents”)

Size-morphological structure and ecological strategies of prokaryotoplankton in a large mountain lake Sevan (Armenia) <i>E. V. Kuznetsova, D. B. Kosolapov, N. G. Kosolapova, M. Yu. Skopina</i>	243
Phylloplane as fungi habitat <i>A. A. Tsarelunga, E. Yu. Blagoveschenskaya</i>	263
The pattern of natural variability of palynomorphological features with the example of some <i>Nierembergia</i> and <i>Bouchetia</i> species (Solanaceae) and natural system of bio-variety <i>A. E. Pozhidaev, V. V. Grigoryeva, A. N. Semyonov</i>	279
Integral effect of a non-centralized biosystem parts interaction with the example of major hydroplasma flow formation in the shoots of colonial hydroid <i>Dynamena pumila</i> (L., 1758) <i>N. N. Marfenin, V. S. Dementiev</i>	296
Impact of litter burning on alpine <i>Festuca varia</i> grasslands of the Northwestern Caucasus <i>V. G. Onipchenko, F. S. Bostanova, O. A. Tokareva, M. I. Makarov, T. G. Elumeeva, A. A. Akhmetzhanova, D. K. Tekeev, T. I. Malysheva, M. S. Kadulin</i>	313
Ecological-parasitological method in studies of population biology of beaked redfish <i>Sebastes mentella</i> (Scorpaeniformes: Sebastidae) in the Irminger Sea <i>Y. I. Bakay, S. P. Melnikov, A. I. Glubokov</i>	327

---

---

УДК 574.583(285.2):579.23:591.4

## РАЗМЕРНО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ ПРОКАРИОТОПЛАНКТОНА КРУПНОГО ГОРНОГО ОЗЕРА СЕВАН (АРМЕНИЯ)

© 2023 г. Е. В. Кузнецова<sup>1</sup> \*, Д. Б. Косолапов<sup>1</sup>, Н. Г. Косолапова<sup>1</sup>, М. Ю. Скопина<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН  
Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742 Россия

\*E-mail: kuzel@ibiw.ru

Поступила в редакцию 17.11.2022 г.

После доработки 20.02.2023 г.

Принята к публикации 04.08.2023 г.

Изучена динамика размерно-морфологических групп гетеротрофного прокариотопланктона самого крупного пресного водоема Кавказа — оз. Севан (Армения), — позволяющая объяснить его пространственно-временную организацию и сукцессию. Для этого озера характерно чередование стабильных и нестабильных периодов существования гидробионтов из-за резких изменений экологических условий, вызванных главным образом деятельностью человека. В сообществе планктонных прокариот озера выделяли следующие размерно-морфологические группы: мелкие кокки и коккобациллы, мелкие палочки и вибрионы, среднеразмерные кокки и коккобациллы, крупные палочки и вибрионы, нити, а также клетки, ассоциированные с детритными частицами. Основной вклад (в среднем 55.5%) в формирование биомассы прокариотопланктона озера вносили мелкие палочки и вибрионы. Биомасса каждой из групп колебалась во времени и пространстве в относительно узких пределах, и развитие групп происходило в тесной взаимосвязи друг с другом. По-видимому, разные размерно-морфологические группы прокариот адаптированы к существованию в пределах сходных эколого-филогенетических ниш и совместно и последовательно выполняют общие функции в минерализации органических веществ и трофических взаимодействиях в озере. Вместе с тем эти группы реализуют различные экологические стратегии, которые могут быть успешными в разные периоды существования экосистемы.

DOI: 10.31857/S0044459623040048, EDN: ANBXFD

Пресноводный прокариотопланктон (бактерии и археи) отличается разнообразием фенотипов, генотипов и физиологических свойств. Таксоны разного ранга, в частности представители широко распространенного в водоемах филума *Actinobacteria*, могут поддерживать определенные морфологические характеристики в течение всего онто- и филогенеза (Young, 2006; Schuech et al., 2019; Bergeijk et al., 2020). Изменения морфологии клеток — это “способ выживания бактерий в среде”, “инструмент для получения конкурентного преимущества”, т.е. адаптация, которая генетически предопределена и должна подвергаться естественному отбору (Павлова и др., 2021). Выделяют три “первичных” фактора существования прокариот: получение клетками питательных веществ, деление клеток и выедание прокариот консументами (Young, 2006). Характерной особенностью прокариот является высокое отношение площади поверхности их клеток к объему, что позволяет им поддерживать скорость биохимических процессов на оптимальном уровне. Заданные генети-

чески размеры прокариот реализуются в ходе конкуренции за субстраты и соединения биогенных элементов (контроль “снизу”). Победителями в конкурентной борьбе становятся мелкие и вытянутые клетки прокариот, имеющие наиболее высокое отношение площади поверхности к объему. Кроме контроля “снизу” количество, активность и структура сообщества водных прокариот контролируются также “сверху” консументами и вирусами (Jurgens, Matz, 2002; Weinbauer et al., 2007). Важными регулирующими факторами являются также температура и концентрация растворенного кислорода (Garcia et al., 2013).

Разные факторы окружающей среды действуют одновременно и вызывают сложные и случайные комбинации ответов (Corno et al., 2008). Поэтому изменения таксономической и размерно-морфологической структуры сообщества прокариот трудно предсказать. Несколько действующих одновременно факторов могут вызывать различные изменения размеров и форм клеток (Young, 2006). Однако даже в олиготрофных водах, где прокари-

оты регулируются в основном ресурсами, активность консументов и вирусов является основой для формирования и существования сообществ (Corno et al., 2008).

Группы планктонных прокариот, имеющие сходные размеры и морфологию, вероятно, соответствуют определенным таксонам высокого ранга (Павлова и др., 2021) и способны успешно размножаться и конкурировать с другими группами в условиях дефицита ресурсов. Существуют две экологические стратегии прокариот, различающиеся по затратам энергии, необходимым для размножения: одни размножаются и растут быстро (*r*-стратегии), другие – медленно (*K*-стратегии) (Andrews, Haggis, 1986). В нестабильной окружающей среде преобладает *r*-стратегия, так как в этом случае ключевую роль играет способность быстрого размножения, а адаптационные механизмы, позволяющие конкурировать с другими организмами, из-за быстро изменяющихся условий существования не столь важны. Характерными чертами *r*-стратегов являются высокая скорость роста, небольшие размеры, относительно короткое время жизни поколения и способность к быстрому и широкому распространению. *K*-стратегии преобладают в местообитаниях с относительно постоянными условиями окружающей среды (или по крайней мере предсказуемыми и повторяющимися для определенных периодов), где на первое место выходит способность успешно конкурировать за ресурсы с другими микроорганизмами. Популяция *K*-стратегов, как правило, постоянна и близка к максимально возможной в условиях данного водоема. Для них характерны большие размеры, сравнительно долгий промежуток жизни и низкие темпы размножения. Если *r*-стратегии обычно преобладают на ранних стадиях сукцессии, то *K*-стратегии – на ее поздних стадиях.

Вероятно, гены, ответственные за основные катаболические и анаболические процессы, были распределены среди микроорганизмов задолго до того, как клеточная дифференциация и вертикальный перенос генов стали осуществляться так, как это происходит в настоящее время (Falkowski et al., 2008). Поэтому микроорганизмы имеют общие гены главных метаболических процессов, что объясняет их функциональную избыточность в современных сообществах. Поступление субстратов вызывает изменения в структуре микробных сообществ, которые могут быть направленными, специфичными для данной экосистемы или случайными (Comte et al., 2006). Метаболическая пластичность и функциональная избыточность рассматриваются как фундаментальные свойства микробных сообществ, которые определяют их реакцию на изменение условий окружающей среды, а также взаимосвязь между структурой сообщества и его функциями. Между уровнем

функциональной избыточности и метаболической пластичностью существует прямая зависимость, что предполагает влияние одних и тех же факторов и свидетельствует о том, что связь между структурой и функциями сообщества может изменяться от очень тесной до слабой или отсутствовать вовсе.

Согласно теории “консерватизма филогенетических ниш”, большое количество видов прокариот способны выполнять в водоемах одни и те же функции (Martiny et al., 2013; Salcher, 2014). Но вопрос о том, есть ли среди них наиболее приспособленные, которые в действительности осуществляют те или иные функции, пока остается без ответа. Если таксономическая структура прокариот в контексте концепции “функциональной избыточности” находится в центре внимания водных микробиологов, то исследования их размерно-морфологической структуры сейчас проводятся сравнительно редко (Fischer, Velimirov, 2000; La Ferla et al., 2005; Posch et al., 2009). Хотя эти исследования трудоемки, данные, полученные с их помощью, важны для понимания взаимоотношений бактерий с другими гидробионтами и их функций в водных экосистемах. Положительные эффекты в одном направлении, когда один вид выигрывает за счет другого, например, взаимоотношения хищника и жертвы, возможны, однако типичным результатом адаптации к другим видам микроорганизмов в условиях влияния сходных факторов среды будут конкурентные, а не кооперативные фенотипы (Foster, Bell, 2012).

Большинство горных озер – это экстремальные экосистемы, водная толща которых характеризуется низким содержанием органических веществ и биогенных элементов и невысокой температурой. Они подвержены резким сезонным изменениям температуры, освещенности и концентрации растворенного кислорода, большую часть года покрыты льдом, а в период открытой воды испытывают сильное воздействие ультрафиолетового излучения. Это сравнительно просто организованные экосистемы с низким видовым разнообразием и доминированием в трофических сетях микроорганизмов. Севан – самое большое озеро Кавказа и одно из крупнейших горных озер в мире. В отличие от многих других горных озер, имеющих меньшие размеры и расположенных в труднодоступных местах, экосистема Севана испытывает мощное антропогенное воздействие (Озеро Севан..., 2016). В середине прошлого века уровень воды в озере понизился на 20 м, что привело к резким изменениям условий существования и структурно-функциональной организации сообществ гидробионтов. В 1930-е гг. в озеро был интродуцирован сиг (*Coregonus lavaretus*), который стал основным промысловым видом рыб и вызвал значительную трансформацию трофических сетей. В XXI в. начался постепенный

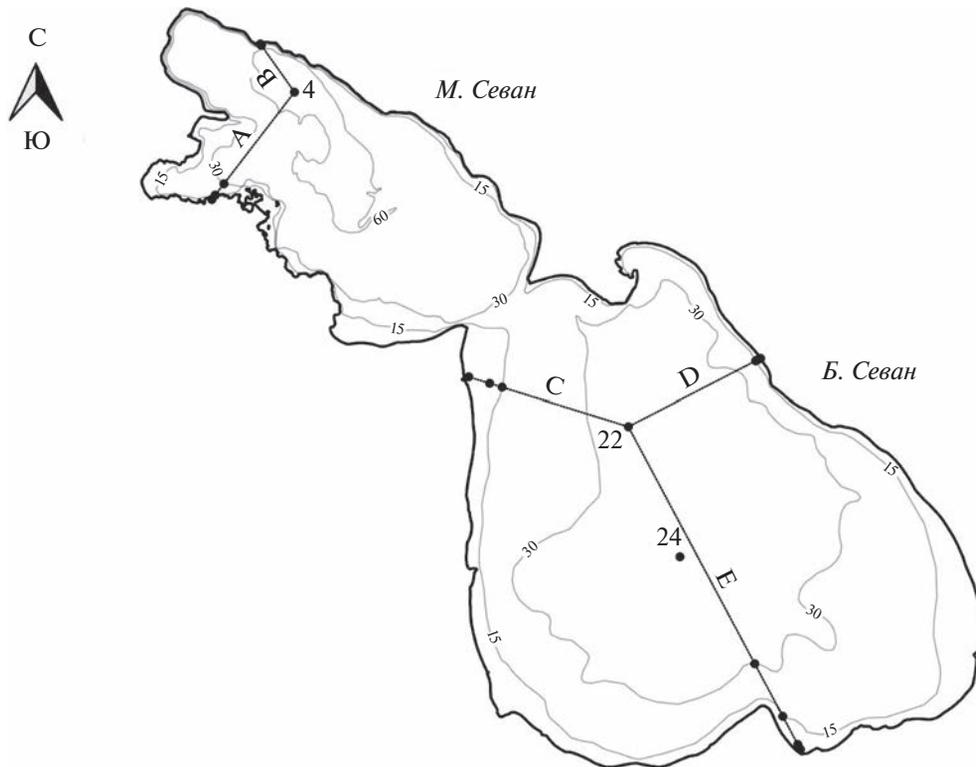


Рис. 1. Карта-схема разрезов и станций отбора проб в оз. Севан.

подъем уровня Севана, что привело к затоплению участков суши. Запасы находившегося на верхнем уровне трофической сети озера сига к 2011–2012 гг. из-за браконьерского перевылова резко сократились. В результате произошло увеличение количества и разнообразия зоопланктона, в составе которого массовое развитие получили ветвистоусые ракообразные. В этот период в озере появился и начал доминировать крупный вид *Daphnia magna*, но с увеличением плотности сига в последующие годы он быстро исчез (Крылов и др., 2021). Регулярные микробиологические исследования оз. Севан, проводившиеся с середины прошлого века, с распадом СССР в 1990-х гг. прекратились и были возобновлены в начале XXI в. (Косолапов, 2016).

Цель работы – изучить распределение и динамику гетеротрофного прокариотопланктона и его размерно-морфологических групп, реализующих разные экологические стратегии в сходных эколого-филогенетических нишах, и выявить особенности его структурно-функциональной организации, регуляции и сукцессии в крупном горном пресном озере (оз. Севан, Армения).

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования на оз. Севан (Армения) проводили в июле и октябре 2018–2019 гг. Озеро распо-

ложено между  $40^{\circ}19'$  с.ш. и  $45^{\circ}21'$  в.д. на высоте 1900 м над ур. м. Площадь его зеркала составляет  $\sim 1262$  км<sup>2</sup>, водосборного бассейна  $\sim 1240$  км<sup>2</sup>, объем – 34.8 км<sup>3</sup>, максимальная глубина – 81.4 м, средняя глубина – 26.8 м. В озеро впадает 28 рек и ручьев длиной от 10 км, а вытекает только одна река – р. Раздан. Озеро состоит из двух частей – Малого и Большого (М. и Б.) Севана.

Станции отбора проб располагались на пяти разрезах, направленных от берега в глубоководную часть озера: двух в М. Севане (А и В) и трех в Б. Севане (С, D и Е) (рис. 1). На каждом разрезе отбирали четыре станции (№ 1, 2, 3 и 4), приуроченные к глубинам 2, 7, 15 и 30 м соответственно. Кроме того, пробы воды получали на трех станциях, расположенных в глубоководной части озера: ст. 4 (глубина  $\sim 64$  м) в М. Севане и ст. 22 ( $\sim 33$  м) и 24 ( $\sim 33$  м) в Б. Севане. Получали интегральные пробы, смешивая воду с каждого метра водной толщи озера. На глубоководных станциях проводили изучение вертикального распределения прокариот.

Концентрацию растворенного кислорода, температуру и электропроводность воды измеряли с использованием портативного зонда YSI Model 55 (YSI Inc., США).

Сразу после отбора воду помещали в стерильные пластиковые флаконы объемом 60 мл, фиксировали 37%-ным формалином, предварительно профильтрованным через мембранный фильтр

(0.2 мкм), до конечной концентрации 2% и хранили до анализа в темноте при температуре 4°C.

В течение месяца в лаборатории определяли общую численность и размеры гетеротрофного бактериопланктона и его размерно-морфологических групп методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома ДАФИ и окрашенных судановым черным ядерных фильтров с диаметром пор 0.17 мкм (Porter, Feig, 1980). Препараты просматривали при увеличении в 1000 раз и освещении ультрафиолетовыми лучами под эпифлуоресцентным микроскопом Olympus BX51 (Olympus Optical Co., Япония), соединенным с цифровой камерой ColorView III. Изображение преобразовывалось в цифровую форму с помощью программного обеспечения CellF и использовалось для последующего подсчета и измерения бактериальных клеток различной морфологии. На каждом фильтре подсчитывали не менее 400 бактериальных клеток в 10–20 случайно выбранных полях зрения и измеряли не менее 100 клеток. Объемы клеток вычисляли по формуле объема цилиндра с закругленными концами или шара ( $W = L$ ):  $V = (\pi/4) \times W^2 \times (L - (W/3))$ , где  $V$  – объем клетки (мкм<sup>3</sup>),  $W$  и  $L$  – ее диаметр и длина (мкм) (Krambeck et al., 1981). Сырую биомассу микроорганизмов получали путем умножения их численности на средний объем клеток. Содержание углерода в клетках прокариот ( $C$ , фг С/кл) рассчитывали с использованием следующего аллометрического уравнения:  $C = 120 \times V^{0.72}$  (Norland, 1993).

Также определяли численность и биомассу следующих размерно-морфологических групп гетеротрофного прокариотопланктона: мелких одиночных кокков и коккобацилл (диаметром <0.35 мкм), мелких палочек (длиной <2 мкм), среднеразмерных кокков и коккобацилл (диаметром 0.35–0.5 мкм), крупных кокков (диаметром >0.5 мкм), крупных палочек и вибрионов (длиной ≥2 мкм); нитевидных и прикрепленных к детриту.

Численность и размеры гетеротрофных нанофлагеллят определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохрому примулин (Caron, 1983). На каждом фильтре подсчитывали и измеряли не менее 50 организмов. Выделяли два размерных класса гетеротрофных флагеллят: мелкие (<5 мкм) и крупные (≥5 мкм). Их объемы рассчитывали с использованием формул объемов шара, цилиндра или эллипсоида. Для перевода биомассы флагеллят в единицы углерода применяли коэффициент, равный 183 фг С/мкм<sup>3</sup> (Caron et al., 1995).

Вариабельность параметров оценивали с помощью коэффициента вариации ( $CV$ , %). Связь между показателями бактериопланктона, его размерно-морфологических групп и абиотическими и биотическими характеристиками окружающей

среды оценивали с помощью непараметрического рангового коэффициента корреляции Спирмена. Оценку вклада физико-химических параметров в формирование размерно-морфологической структуры прокариотопланктона проводили с помощью канонического анализа соответствий с использованием R-статистики.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Гидрологические характеристики обычно существенно различались в поверхностном и придонном горизонтах водной толщи оз. Севан, особенно летом (рис. 2). С увеличением глубины прослеживалось снижение температуры, концентрации растворенного кислорода и электропроводности. В июле 2019 г. и в Малом, и в Большом Севане эти параметры статистически значимо коррелировали друг с другом ( $p < 0.05$ ).

Количество и биомасса планктонных прокариот в оз. Севан в июле и октябре 2018 и 2019 гг. колебались в пределах  $(2.4–16.6) \times 10^6$  кл/мл и 33.3–325.1 мг С/м<sup>3</sup> соответственно. Коэффициенты вариации ( $CV$ ) этих параметров оказались равными 43.5 и 44.6% соответственно. В 2019 г. средние значения общей численности и биомассы в октябре были выше, чем в июле, в 2018 г. наблюдалась обратная картина (рис. 3). Кроме межгодовых различий это, вероятно, связано и с тем, что летом 2019 г. исследования проводили на неделю позже, чем в 2018 г.

Численность и биомасса мелких кокков в 2018 г. варьировали в среднем в 1.5–2 раза сильнее, чем в 2019 г. (табл. 1 и 2). Крупные палочки и вибрионы достигали наибольших значений численности и биомассы в июле 2019 г., когда их вклад в формирование общей биомассы прокариотопланктона оказался в 2 раза выше по сравнению с другими периодами наблюдений.  $CV$  общей биомассы летом 2019 г. также существенно увеличился. В этот период на фоне обильного количественного развития крупных палочек и вибрионов наблюдалась наименьшая представленность других групп: среднеразмерных кокков и коккобацилл, крупных кокков, мелких палочек и вибрионов. Поскольку мелкие палочки и вибрионы доминировали среди размерно-морфологических групп во все периоды наблюдений озера, то в июле 2019 г. общая численность и биомасса прокариот были ниже, чем в остальные периоды. В октябре 2019 г. увеличение численности и биомассы прокариот в значительной степени происходило также за счет мелких палочек и вибрионов. Самая низкая представленность в сообществе и одновременно самая высокая вариабельность была характерна для агрегированных прокариот. Нитевидные формы вносили незначительный вклад в формирование

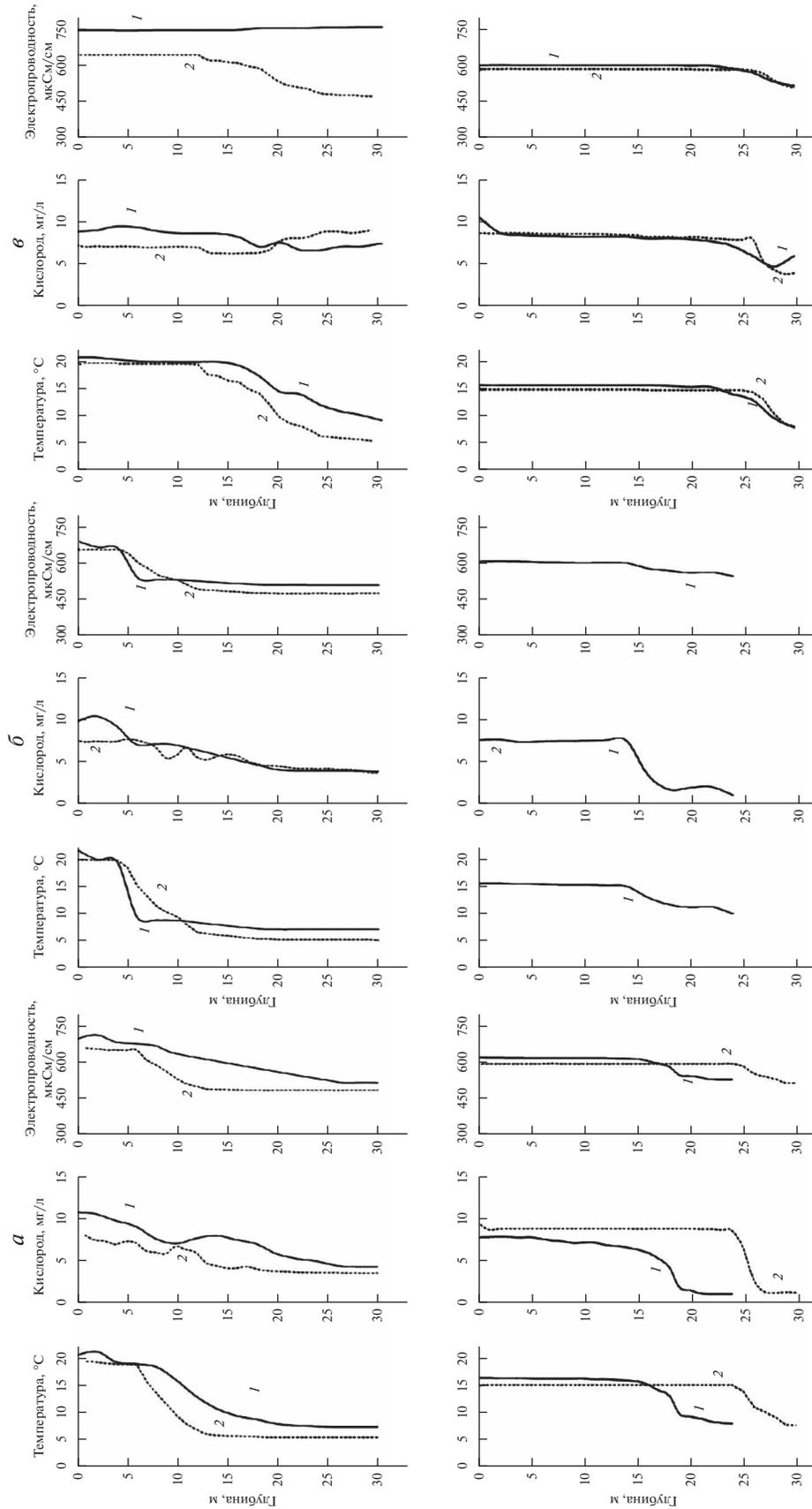
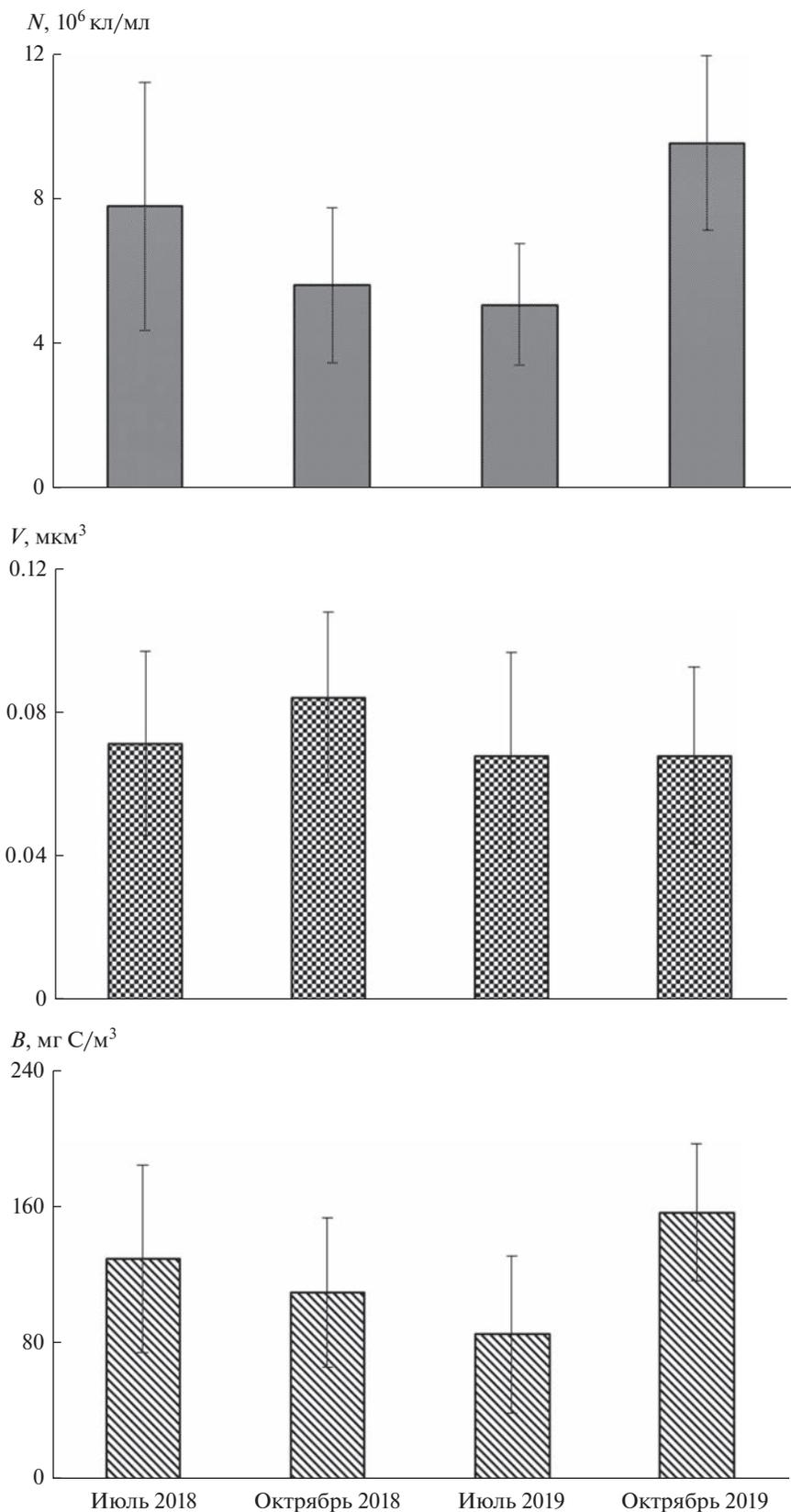


Рис. 2. Вертикальное распределение температуры, концентрации растворенного кислорода и электропроводности в верхнем 30-м слое водной толщи на ст. 22 (а) и ст. 24 (б) в Б. Севане и ст. 4 (в) в М. Севане в июле (вверху) и октябре (внизу) 2018 (1) и 2019 (2) гг.



**Рис. 3.** Общая численность ( $N$ ), средний объем клеток ( $V$ ) и биомасса ( $B$ ) прокариотопланктона в оз. Севан в июле и октябре 2018 и 2019 гг.

**Таблица 1.** Общая численность прокариотопланктона ( $N_{\Sigma}$ ,  $10^3$  кл/мл), численность его размерно-морфологических групп ( $N$ ,  $10^3$  кл/мл), вклад этих групп в формирование общей численности прокариотопланктона ( $N/N_{\Sigma}$ , %) и коэффициенты вариации параметров ( $CV$ , %) в оз. Севан в июле и октябре 2018 и 2019 гг.

Группа	2018						2019						В среднем	
	июль			октябрь			июль			октябрь				
	$N$	$N/N_{\Sigma}$	$CV$	$N$	$N/N_{\Sigma}$	$CV$	$N$	$N/N_{\Sigma}$	$CV$	$N$	$N/N_{\Sigma}$	$CV$	$N$	$N/N_{\Sigma}$
Весь прокариотопланктон	7841	100	43.7	5657	100	37.9	5117	100	32.8	9584	100	25.1	7050	100
Мелкие кокки и коккобациллы	3769	48.1	61.3	2180	38.5	62.4	2224	43.5	38.5	3421	35.7	33.0	2899	41.8
Мелкие палочки и вибрионы	2174	27.7	63.8	1702	30.1	28.1	1508	29.5	42.3	3401	35.5	31.0	2196	30.6
Среднеразмерные кокки и коккобациллы	1456	18.6	55.8	1351	23.9	39.9	982	19.2	36.5	2094	21.8	35.3	1471	20.8
Крупные кокки	262	3.3	81.5	272	4.8	100.5	181	3.5	65.3	437	4.6	51.6	288	4.0
Крупные палочки и вибрионы	111	1.4	49.0	89	1.6	43.2	176	3.4	110.4	112	1.1	45.7	122	1.8
Нити	23	0.3	92.9	19	0.3	70.5	13	0.3	75.4	25	0.3	79.8	20	0.3
Прикрепленные к детриту	46	0.6	98.5	44	0.8	86.1	33	0.6	85.2	94	1.0	64.5	54	0.7

**Таблица 2.** Общая биомасса прокариотопланктона ( $B_{\Sigma}$ , мг С/м<sup>3</sup>), биомасса его размерно-морфологических групп ( $B$ , мг С/м<sup>3</sup>), вклад этих групп в формирование общей биомассы прокариотопланктона ( $B/B_{\Sigma}$ , %) и коэффициенты вариации параметров ( $CV$ , %)

Группа	2018						2019						В среднем	
	июль			октябрь			июль			октябрь				
	$B$	$B/B_{\Sigma}$	$CV$	$B$	$B/B_{\Sigma}$	$CV$	$B$	$B/B_{\Sigma}$	$CV$	$B$	$B/B_{\Sigma}$	$CV$	$B$	$B/B_{\Sigma}$
Весь прокариотопланктон	128.7	100	42.4	109.6	100	39.8	85.5	100	53.8	156.8	100	25.5	120.2	100
Мелкие кокки и коккобациллы	19.7	15.3	60.6	11.9	10.8	59.6	11.3	13.2	37.9	18.0	11.5	31.9	15.2	12.7
Мелкие палочки и вибрионы	71.8	55.8	59.3	61.6	56.2	46.2	43.9	51.4	60.3	92.0	58.7	103.8	67.3	55.5
Среднеразмерные кокки и коккобациллы	18.2	14.1	70.3	16.3	14.9	42.3	11.1	13.0	36.3	21.1	13.4	36.7	16.7	13.8
Крупные кокки	8.7	6.8	86.8	10.6	9.7	104.0	4.6	5.4	64.5	13.7	8.7	57.3	9.5	7.7
Крупные палочки и вибрионы	8.0	6.2	53.3	6.5	5.9	48.5	12.5	14.6	115.3	8.4	5.3	41.8	8.9	8.0
Нити	1.3	1.0	92.6	1.5	1.4	65.5	1.4	1.6	76.3	1.8	1.2	86.1	1.5	1.3
Прикрепленные к детриту	1.0	0.8	102.2	1.2	1.1	108.2	0.7	0.8	121.5	1.8	1.2	75.0	1.1	1.0

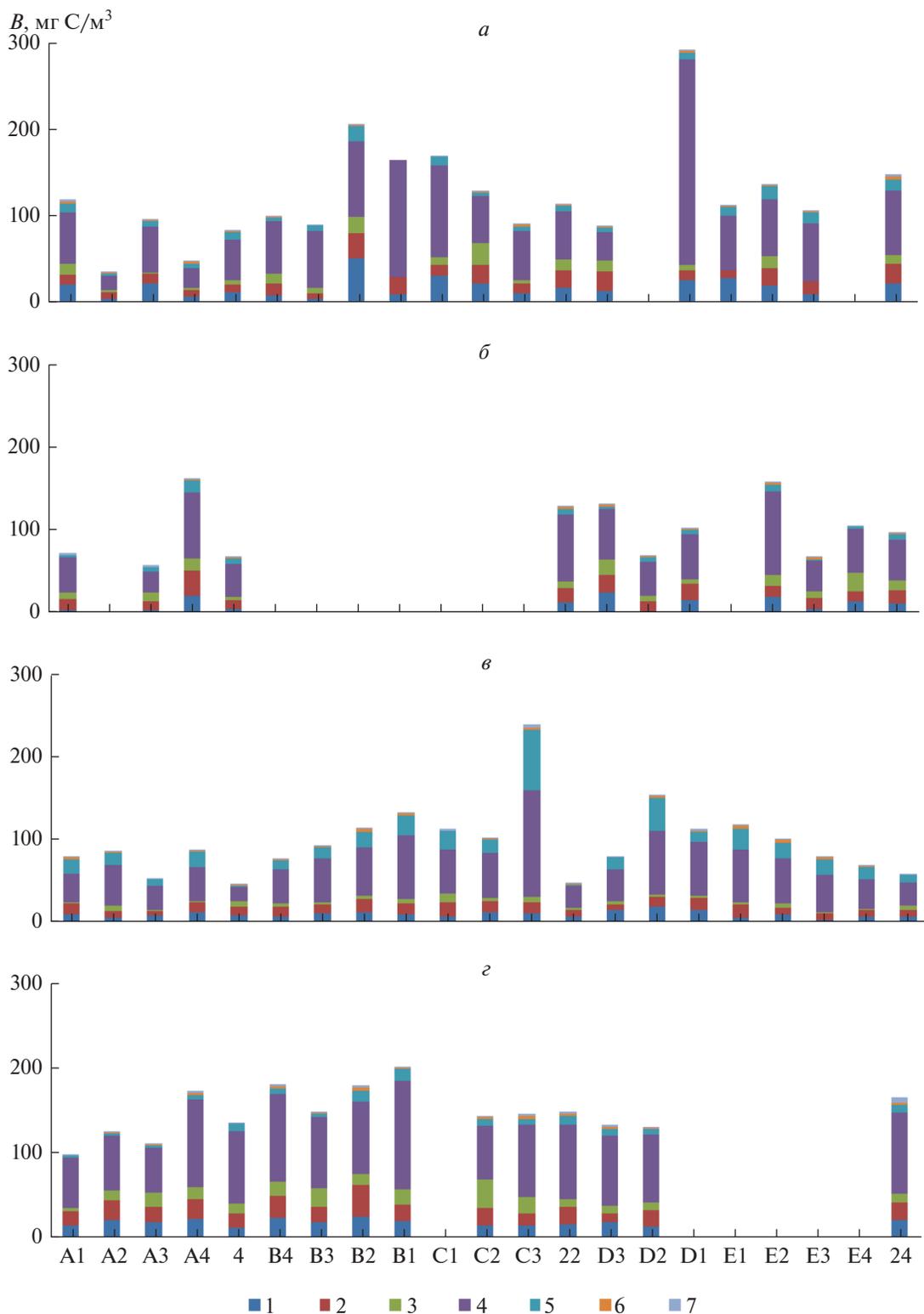
общей биомассы прокариот, что отмечалось и в предыдущие годы (Косолапов, 2016).

Средние доли каждой группы в общей биомассе планктонных прокариот в разные сезоны различались незначительно (табл. 2). Наиболее стабильными были биомасса и доля в общей биомассе среднеразмерных кокков и коккобацилл. Осенью, когда по сравнению с летом происходило снижение доли мелких кокков и крупных палочек, доля среднеразмерных кокков и коккобацилл незначительно увеличивалась.

В биомассе прокариотопланктона литорали озера высоким было содержание крупных и мелких палочек и вибрионов. С увеличением глубины озера общая биомасса прокариот уменьшалась, и в ней увеличивалась доля мелких кокков. Летом 2018 г. наблюдалась обратная зависимость общей численности ( $r = -0.66$ ,  $p = 0.0022$ ) и биомассы ( $r = -0.56$ ,  $p = 0.0126$ ) прокариот с глубиной озера (рис. 4). Летом 2019 г. с глубиной негативно коррелировали биомассы крупных палочек

( $r = -0.59$ ,  $p = 0.0053$ ), мелких палочек и вибрионов ( $r = -0.67$ ,  $p = 0.0009$ ), среднеразмерных кокков и коккобацилл ( $r = -0.61$ ,  $p = 0.0037$ ) и нитевидных бактерий ( $r = -0.55$ ,  $p = 0.0095$ ). Осенью 2019 г. выявлена положительная взаимосвязь глубины с биомассой прокариот, ассоциированных с детритом ( $r = 0.58$ ,  $p = 0.0235$ ).

В Севане не выявлено корреляционных связей между общей численностью и биомассой планктонных прокариот и таковыми гетеротрофных нанофлагеллят. В июле 2018 г. установлена обратная зависимость между общей численностью нанофлагеллят и биомассой прокариот, прикрепленных к детриту ( $r = -0.63$ ,  $p = 0.0042$ ), а также прямая – между общей биомассой нанофлагеллят и биомассой мелких кокков ( $r = 0.46$ ,  $p = 0.0462$ ). В июле 2019 г. биомасса крупных кокков коррелировала с биомассой крупных ( $\geq 5$  мкм) нанофлагеллят ( $r = 0.50$ ,  $p = 0.0259$ ), а численность нитевидных бактерий обратно коррелировала с общей численностью нанофлагеллят ( $r = -0.49$ ,  $p = 0.0256$ ),



**Рис. 4.** Горизонтальное распределение биомассы ( $B$ ,  $\text{mg C/m}^3$ ) различных размерно-морфологических групп прокариотопланктона в июле (*a*) и октябре (*б*) 2018 г. и в июле (*в*) и октябре (*г*) 2019 г. А1–24 – станции отбора проб. Здесь и на рис. 5 и 6: 1 – мелкие кокки и коккобациллы, 2 – среднеразмерные кокки и коккобациллы, 3 – крупные кокки, 4 – мелкие палочки и вибрионы, 5 – крупные палочки и вибрионы, 6 – нити, 7 – ассоциированные с детритом.

**Таблица 3.** Статистически достоверные коэффициенты корреляции Спирмена (*r*) при соответствующем уровне значимости (*p*) (в скобках) между биомассами разных размерно-морфологических групп прокариотопланктона: 1 – мелкие кокки и коккобациллы, 2 – среднеразмерные кокки и коккобациллы, 3 – крупные кокки, 4 – мелкие палочки и вибрионы, 5 – крупные палочки и вибрионы, 6 – нити, 7 – ассоциированные с детритом, в оз. Севан в июле и октябре 2018 и 2019 гг.

2018	2019							2018	2019							
	июль								октябрь							
	1	2	3	4	5	6	7		1	2	3	4	5	6	7	
1							0.58 (0.0063)	1		0.64 (0.0097)						
2				0.60 (0.0043)	0.54 (0.0122)	0.44 (0.0451)	0.67 (0.0008)	2	0.78 (0.0030)						0.78 (0.0120)	
3								3								
4					0.76 (0.0001)	0.64 (0.0016)	0.77 (0.0001)	4	0.81 (0.0014)	0.73 (0.0065)			0.69 (0.0044)	0.53 (0.0424)		
5				0.47 (0.0357)		0.66 (0.0011)	0.69 (0.0005)	5						0.74 (0.0016)	0.56 (0.0282)	
6							0.48 (0.0281)	6								0.78 (0.0006)
7	0.78 (0.0001)				0.52 (0.0185)			7								

а также численностями как крупных ( $r = -0.51$ ,  $p = 0.0225$ ), так и мелких ( $r = -0.61$ ,  $p = 0.0043$ ) нанофлагеллят.

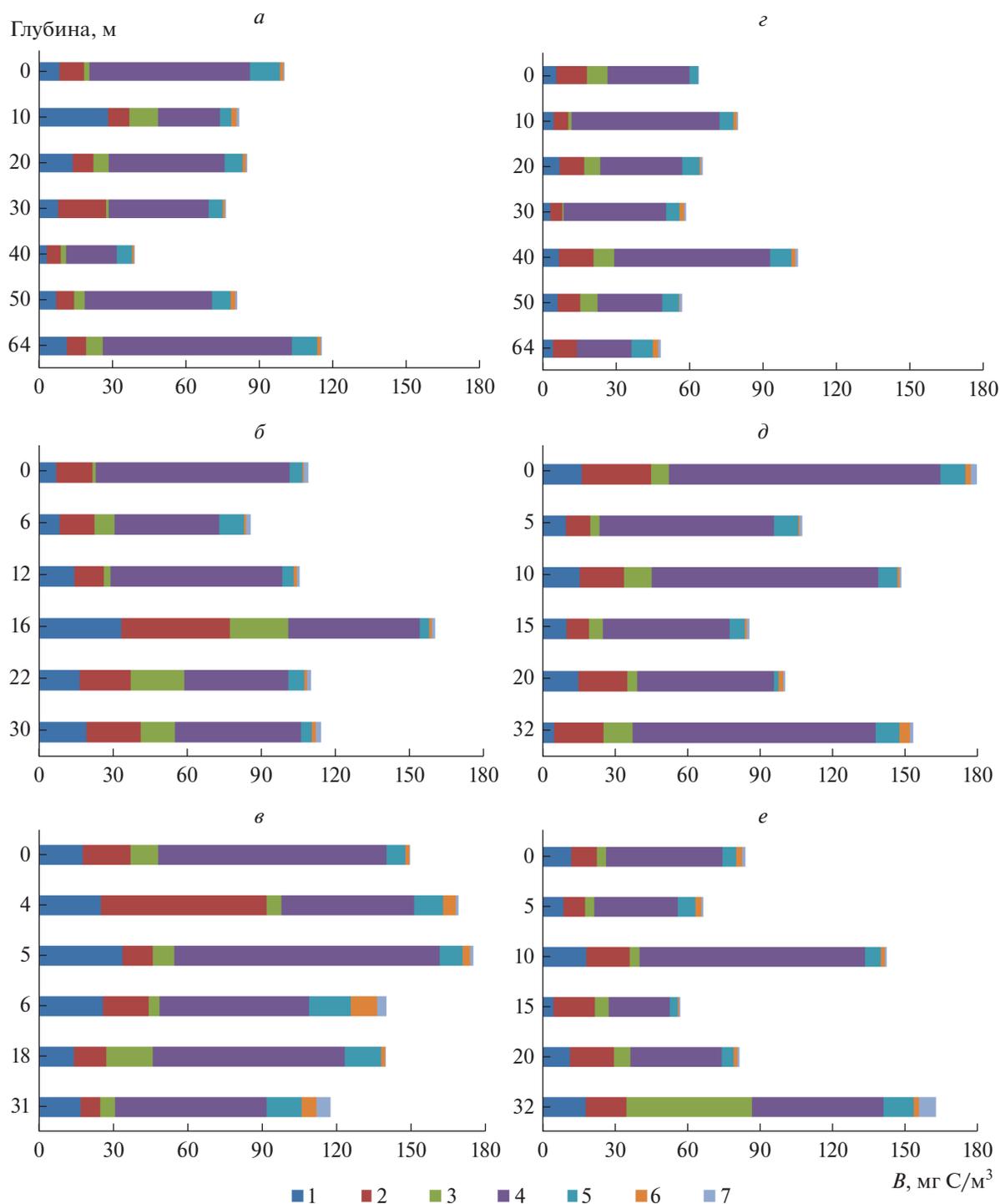
Были установлены тесные взаимосвязи между разными размерно-морфологическими группами прокариот, причем все они оказались положительными, и в 2019 г. их было больше, чем в 2018 г. (табл. 3). В терминах биомассы летом мелкие кокки коррелировали с агрегированными прокариотами, а осенью – со среднеразмерными кокками и коккобациллами. Последние коррелировали с мелкими палочками и вибрионами осенью 2018 г. и летом 2019 г. Кроме того, среднеразмерные кокки и коккобациллы летом 2019 г. коррелировали с крупными палочками и вибрионами, нитевидными формами и прокариотами, прикрепленными к детриту, а осенью 2019 г. – с нитями. Мелкие палочки и вибрионы коррелировали с крупными палочками, нитевидными и агрегированными прокариотами, которые также развивались во взаимосвязи друг с другом.

Однако закономерности в горизонтальном распределении прокариот и гетеротрофных нанофлагеллят проявлялись не на всех участках озера (рис. 4). Так, летом и осенью в литорали М. Севана общая численность и биомасса прокариот были минимальными, а вдоль разреза с увеличением глубины озера количественные показатели резко возрастали и вновь уменьшались. Подобным же образом изменялись численность и биомасса гетеротрофных флагаеллят. Летом и осенью 2019 г. в глубоководных районах озера также регистрировались сравнительно высокие значения численности

и биомассы прокариот при относительно низких численности и биомассе нанофлагеллят.

При изучении вертикального распределения прокариотопланктона в пелагиали озера оказалось, что среди всех групп распределение мелких кокков в наименьшей степени зависело от глубины (рис. 5 и 6). Летом они составляли значительную долю биомассы сообщества на всех горизонтах водной толщи, но больше их было до глубины 20 м и в придонном горизонте. Численность среднеразмерных кокков и коккобацилл увеличивалась на глубинах 7 (5–10) м, 20 м и у дна. В глубоководной части М. Севана (ст. 4, 64 м) их наибольшее количество регистрировалось в слое 30–40 м. Осенью при снижении температуры воды и нарушении стратификации распределение всех размерно-морфологических групп носило хаотичный характер. Однако в тех слоях водной толщи, где летом численность прокариот была низкой (40 м на ст. 4 и 20 м на ст. 22), осенью она достигала высоких значений.

Биомасса прокариот в глубоководной части озера в 2018 г. была выше, чем в 2019 г. На ст. 22 (~33 м) в Б. Севане летом слой температурного скачка в 2018 и 2019 гг. располагался на глубине 7–8 м, однако характер вертикального распределения биомассы прокариот в эти годы различался. В 2018 г. максимальная биомасса (176 мг С/м<sup>3</sup>) регистрировалась в слое под термоклином, а минимальная (89.1 мг С/м<sup>3</sup>) – в термоклине. В 2019 г. пики биомассы были приурочены к слоям над термоклином (96.8 мг С/м<sup>3</sup>) и у дна (48.8 мг С/м<sup>3</sup>). Если в зоне термоклина основной вклад (51%) в

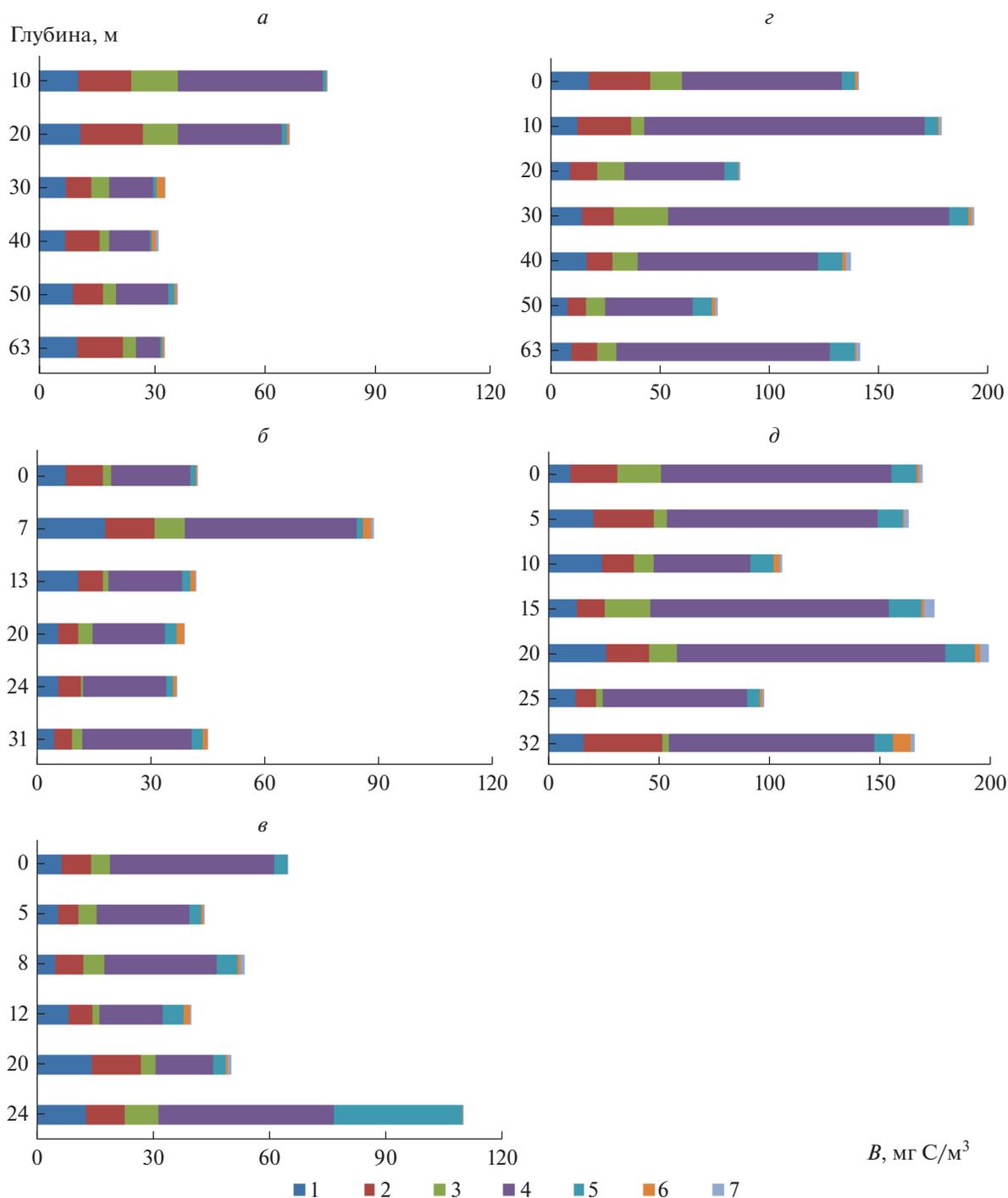


**Рис. 5.** Распределение по глубине вклада различных размерно-морфологических групп в формирование общей биомассы прокариот ( $B, \text{ мг С/м}^3$ ) в пелагиали оз. Севан в 2018 г. на ст. 4 (а – в июле, г – в октябре), ст. 22 (б – в июле, д – в октябре) и ст. 24 (в – в июле, е – в октябре).

формирование общей биомассы прокариото-планктона вносили палочки и вибрионы, то ниже термоклина – кокки разного диаметра (63%).

В зоне низкотемпературного купола в Б. Севане (ст. 24, ~33 м), где наблюдается подъем холод-

ных вод гипolimниона к поверхности, вызванный в основном циклонической циркуляцией, слой температурного скачка в июле 2018–2019 гг. находился на глубине около 5 м. В 2018 г. в этой зоне регистрировался максимум биомассы про-



**Рис. 6.** Распределение по глубине вклада различных размерно-морфологических групп в формирование общей биомассы прокариот ( $B$ , мг C/м<sup>3</sup>) в пелагиали оз. Севан в 2019 г. на ст. 4 (*a* – в июле, *z* – в октябре), ст. 22 (*b* – в июле, *d* – в октябре) и ст. 24 (*e* – в июле, *e* – в октябре).

кариот (209 мг C/м<sup>3</sup>), причем основной вклад в формирование биомассы вносили палочковидные бактерии (66%), тогда как в подповерхностном слое – среднеразмерные кокки и коккобациллы (40%). В 2019 г. пики биомассы, в основном за счет палочек и вибрионов, наблюдались в

поверхностном и придонном горизонтах: 68.2 и 117 мг C/м<sup>3</sup> соответственно.

Осеннее распределение прокариотопланктона на ст. 24 в Б. Севане было изучено в 2018 г. В этот период его биомасса достигала наибольших значений

у дна (161 мг С/м<sup>3</sup>) и на глубине 10 м (132 мг С/м<sup>3</sup>) и была минимальной (58.9 мг С/м<sup>3</sup>) на глубине 15 м. На ст. 22 в пелагиали Б. Севана в октябре 2018 г. высокие значения биомассы прокариотопланктона регистрировались в поверхностном горизонте водной толщи, на глубине 10 м и у дна: 200, 169 и 165 мг С/м<sup>3</sup> соответственно. В 2019 г. осенний максимум биомассы в этой части озера (216 мг С/м<sup>3</sup>) отмечался на глубине 20 м.

На ст. 4 в М. Севане в июле зона температурного скачка начиналась с глубины 15 м. В этот период в 2018 и 2019 гг. максимальные значения биомассы прокариот отмечались в поверхностном (113 и 82.5 мг С/м<sup>3</sup> соответственно) и придонном (131 и 40.1 мг С/м<sup>3</sup> соответственно) слоях. Минимальная биомасса регистрировалась на глубине 30–40 м: 40.4 и 33.3 мг С/м<sup>3</sup> соответственно. В июле 2018 г. термоклин был выражен менее четко, и распределение размерно-морфологических групп прокариот было более равномерным, чем в 2019 г. Межгодовые различия в характере вертикального распределения прокариотопланктона и его размерно-морфологических групп частично были обусловлены тем, что исследования летом 2019 г. проводили на неделю позже, чем в 2018 г.

Осенью 2018 г. на ст. 4 в М. Севане максимум биомассы планктонных прокариот (116 мг С/м<sup>3</sup>) наблюдали на глубине около 40 м, тогда как летом в этом слое регистрировали минимум. Подповерхностный пик биомассы на глубине 10 м был слабо выражен — 87.9 мг С/м<sup>3</sup>. В сообществе доминировали мелкие палочковидные клетки, составлявшие в этих слоях соответственно 60.8 и 75.4% общей биомассы прокариот. В 2019 г. максимум биомассы (216 мг С/м<sup>3</sup>) наблюдался на глубине 30 м, где летом был минимум. Подповерхностный пик биомассы был более заметен (195 мг С/м<sup>3</sup>), чем в предыдущий год. Как и в 2018 г., оба пика биомассы были обусловлены в основном развитием мелких палочек и вибрионов (66.2 и 71.3% общей биомассы соответственно).

Канонический анализ соответствий выявил, что учтенные в анализе факторы среды (температура воды, концентрация растворенного кислорода, электропроводность) описывают около 35% вариативности морфологической структуры бактериопланктона Б. Севана в июле 2019 г., когда были получены наиболее обширные данные (рис. 7). На неучтенные или случайные факторы приходится 65% изменчивости сообщества. Станции отбора проб в озере кластеризовались в одной области, за исключением самых глубоководных и самых мелководных. Размерно-морфологические группы бактериопланктона располагались на диаграмме на расстоянии. Тем не менее статистически значимых факторов при  $p < 0.05$  зарегистрировано не было. Это позволяет предполагать,

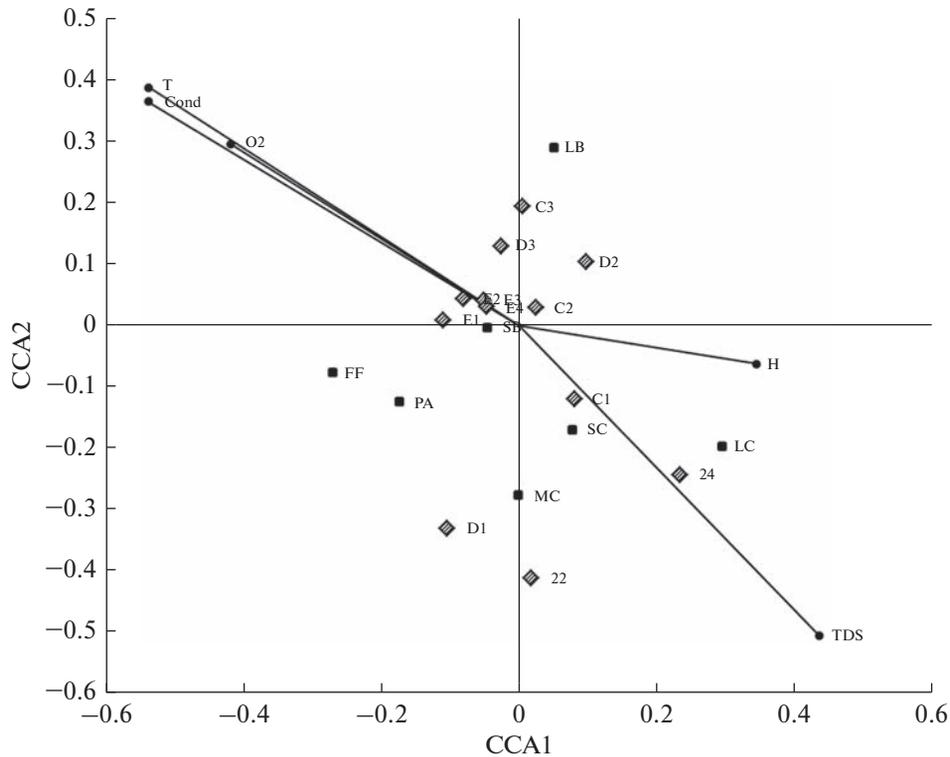
что размерно-морфологические группы прокариот регулируются одними и теми же факторами. Вероятно, обособление этих групп происходит не столько в пространстве, сколько во времени.

Одним из дестабилизирующих и важных событий в летние периоды 2018–2019 гг. являлось интенсивное цветение воды цианобактериями р. *Dolichospermum/Anabaena* по всей акватории озера, в результате которого выделялись токсины групп микроцистина и анатоксина, изменялись показатели прозрачности, растворенного кислорода и температуры (Сахарова и др., 2020; Nambaryan et al., 2020; Asatryan et al., 2022). Это оказывало значительное влияние на стратегии развития бактериопланктона и взаимоотношения между его размерно-морфологическими группами, а также на связи бактерий с абиотическими и биотическими характеристиками водной среды.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Для планктонных прокариот характерны мелкие размеры — объем клеток многих из них не превышает 0.03 мкм<sup>3</sup> (Batani et al., 2016). Такие объемы имеют, например, кокки диаметром  $\leq 0.35$  мкм. Ряд авторов относят к мелким прокариотам кокки и коккобациллы с линейными размерами до 0.5 мкм и объемами до 0.1 мкм<sup>3</sup> (Lebaron et al., 2001). Мы в наших исследованиях в оз. Севан относили планктонных прокариот, имеющих линейные размеры 0.35–0.5 мкм, к среднеразмерной фракции на том основании, что у них по сравнению с более мелкими кокками существенно ниже отношение площади поверхности к объему, а следовательно, и скорость метаболических процессов. Из-за чего они при отсутствии каких-либо клеточных адаптаций проигрывают конкурентную борьбу за ресурсы мелким коккам. Еще менее приспособлены к конкурентной борьбе кокки диаметром 0.5–0.8 мкм и объемом 0.06–0.27 мкм<sup>3</sup>, которых некоторые авторы относят к среднеразмерным (Lebaron et al., 2001). Мы считали такие кокки крупными, а палочки с такими линейными размерами — мелкими. Мелкие палочки и вибрионы, длина которых не превышает 2 мкм, могут в зависимости от условий окружающей среды (концентрации субстратов) изменять свои размеры и увеличивать отношение площади поверхности к объему клеток, тем самым повышая конкурентоспособность.

В прокариотопланктоне оз. Севан в период наших наблюдений доминировали мелкие палочки и вибрионы, составлявшие в среднем 55.5% от общей биомассы сообщества. Этот морфотип доминирует также и в других горных озерах. Например, в бактериопланктоне одного из озер, расположенных в австрийских Альпах, преобладали мелкие палочки и кокки, линейные размеры ко-



**Рис. 7.** Экологическая ординация размерно-морфологической структуры гетеротрофного прокариотопланктона разных участков Б. Севана в пространстве факторов среды в июле 2019 г. Обозначения размерно-морфологических групп: SC – мелкие кокки, MC – среднеразмерные кокки и коккобациллы, LC – крупные кокки, SB – мелкие палочки и вибрионы, LB – крупные палочки и вибрионы, FF – нитевидные формы, PA – бактерии, прикрепленные к детритным частицам. Векторы указывают на факторы среды и их относительное влияние на размерно-морфологические группы прокариотопланктона: T – температура воды, H – глубина, Cond – электропроводность, TDS – минерализация, O<sub>2</sub> – концентрация растворенного кислорода.

торых не превышали 0.6 мкм, а средний объем составлял 0.024 мкм<sup>3</sup> (Posch et al., 2009).

При исследовании многих водных экосистем было показано, что наиболее активным компонентом их прокариотопланктона являются крупные палочки и вибрионы (Gasol et al., 1995). Они быстро растут и делятся, но их развитие строго контролируется “сверху” гетеротрофными нанофлагеллятами и другими консументами. Последние оказывают значительное влияние на формирование размеров каждого филотипа прокариот, избирательно выедавая крупные клетки и тем самым интенсифицируя развитие мелких форм (Rothhaupt, 1997; Salcher et al., 2007). Другими адаптациями прокариот, защищающими их от выедания фаготрофными протистами, служат вытягивание клеток в крупноразмерные нити, прикрепление к различным субстратам и образование агрегатов (Pernthaler et al., 1998; Pernthaler, 2005; Batani et al., 2016). Нитчатые и агрегированные прокариоты устойчивы к выеданию протистами, но могут потребляться многоклеточным зоопланктоном (Sanders et al., 1989; Langenheder, Jurgens, 2001; Pernthaler et al., 2004). Образование

нитевидных морфотипов является фенотипической адаптацией бактерий, препятствующей их выеданию протистами, но, вероятно, существуют и другие причины, вызывающие удлинение клеток. Нитчатые гетеротрофные бактерии, объединяющие представителей *Proteobacteria*, *Bacteroidetes* и других филумов, обнаружены во многих пресных водоемах, включая горные озера (Hahn, Hofle, 1999; Schauer, Hahn, 2005; Salcher et al., 2007). Нитевидные формы составляют обычно не более 11% общего количества бактериопланктона, но их биомасса может превышать 40% его общей биомассы (Kirschner, Velimirov, 1997; Schauer, Hahn, 2005). Агрегированные клетки также могут составлять значительную часть общей биомассы морского и пресноводного прокариотопланктона, особенно в периоды массового отмирания фитопланктона (Simon et al., 2002). В периоды проведения наших исследований в оз. Севан нитевидные и агрегированные бактерии не достигали высокого уровня количественного развития и были минорными компонентами прокариотопланктона.

Планктонные прокариоты разной морфологии и размеров инфицируются вирусами с разной интенсивностью. В большинстве пресных и морских водоемов основную часть инфицированного прокариотопланктона составляют палочковидные клетки. Так, в песчаном карьере (Франция) в бактериопланктоне преобладали (90% его общей численности) палочковидные морфотипы. Они же составляли большую часть (89%) бактерий, инфицированных вирусами, причем 45% инфицированных клеток составляли удлинённые палочки (Pradeep Ram et al., 2010). В крупном и глубоком пресном оз. Бива (Япония) среди инфицированных вирусами морфотипов прокариот короткие палочки доминировали в периоды перемешивания водной толщи (54%) и в периоды стратификации в поверхностном слое (63%), тогда как в периоды стратификации в глубинных слоях доминировали удлинённые палочки (56%). В северной части Адриатического моря было инфицировано вирусами 30% бактериопланктона. Среди инфицированных бактериальных морфотипов также преобладали палочки (84.1%), а кокки и спириллы составляли соответственно 10.7 и 5.2% численности инфицированного бактериопланктона. Большая часть бактериофагов внутри палочковидных и спирилловидных клеток была меньше 60 нм, тогда как внутри кокков большая часть фагов имели размеры от 60 до 110 нм. В поверхностном микрослое воды морского залива (Вьетнам) вирусы инфицировали различные бактериальные морфотипы: удлинённые, толстые и короткие палочки, кокки и нити. Но среди них доминировали палочки, составлявшие 61% инфицированных клеток, тогда как на долю кокков приходилось 36%, а на долю нитей — только 4% (Pradeep Ram et al., 2018). Эти данные свидетельствуют о генетических и физиологических различиях бактериальных морфотипов. Кроме того, воздействие бактериофагов на бактерии в значительной степени зависит от метаболической активности последних. Поскольку взаимоотношения бактерий и фагов видоспецифичны (Vogshheim, 1993), вполне возможно, что изменения доминирующих бактериальных видов во времени обусловлены развитием специфических фагов.

При изучении распределения размерно-морфологических групп гетеротрофных прокариот в водной толще оз. Севан были выявлены две основные особенности. Во-первых, биомасса каждой группы прокариот изменялась в относительно узких пределах. Во-вторых, развитие групп происходило в тесной взаимосвязи друг с другом. По-видимому, прокариоты разных размеров и морфологии занимали одни и те же эколого-филогенетические ниши в водной толще озера, находились в состоянии жесткой конкуренции за ресурсы и контролировались бактериотрофными организмами и вирусами.

При исследовании таксономического состава большого количества высокогорных соленых и пресных озер были выявлены семь доминирующих групп бактериопланктона: *Betaproteobacteria*, *Bacteroidetes*, *Gammaproteobacteria*, *Actinobacteria*, *Alphaproteobacteria*, *Cyanobacteria* и *Firmicutes*. Доминирующие группы бактерий используют различные адаптационные стратегии, чтобы выжить в экстремальных условиях. Представители этих таксонов доминируют в бактериопланктоне эпимелииона не только горных, но и равнинных озер (Newton et al., 2011).

Основные сдвиги в морфологической и филогенетической структуре бактериального сообщества небольшого олиготрофного высокогорного озера в Альпах (Австрия) были связаны с резкими сезонными изменениями гидрологических условий, такими как весеннее таяние льда, летняя стратификация и осеннее перемешивание водной толщи (Pernthaler et al., 1998). В сообществе доминировали представители трех таксономических групп *Actinobacteria*, *Betaproteobacteria* и *Bacteroidetes*, которые испытывали существенные и предсказуемые сезонные изменения. Максимум относительной численности *Betaproteobacteria* был связан с таянием снега и льда и весенним перемешиванием. За ним следовал пик *Actinobacteria* в середине лета, тогда как увеличение относительной численности *Bacteroidetes* приходилось на периоды весеннего и осеннего перемешивания водной толщи озера.

Исследования таксономической и размерно-морфологической структуры прокариотопланктона крупного оз. Бурже (Франция) показали, что в начале весны доминировали мелкие кокки и крупные палочки (Comte et al., 2006). Последние принадлежали в основном к кластеру *Cytophaga-Flavobacterium* (сейчас это филум *Bacteroidetes*). Весной и в начале лета основными потребителями бактерий были гетеротрофные и миксотрофные жгутиконосцы. В начале лета, когда количественно увеличивались представители классов  $\alpha$ - и  $\beta$ -*Proteobacteria*, наблюдалось максимальное выедание палочковидных бактерий миксотрофными протистами *Cryptomonas* sp. и *Dinobryon* sp. Интенсивность выедания прокариот существенно варьировала, и их развитие, по-видимому, регулировалось главным образом “снизу” запасами субстратов.

Условия окружающей среды сами по себе не определяют фенотип прокариот, которые, занимая одну и ту же экологическую нишу, могут существенно различаться по морфологии и размерам (Young, 2006; Jia, Whalen, 2020). Из этого следует, что отношение площади поверхности к объему клетки — это очень важное, но не единственное свойство, необходимое для успешного существования прокариот (Beveridge, 1988). Важны также сродство бактериальных ферментов к субстратам,

способных к поглощению широкого спектра веществ транспортными системами бактерий, возможность клеток накапливать запасные вещества и др. Одни формы прокариотических клеток (палочки и нити) дают им конкурентное преимущество в местообитаниях с высокими концентрациями субстратов и биогенных элементов. Другие формы (кокки) обуславливают их диффузное распространение в окружающей водной среде (Schulz, Jørgensen, 2001). Кроме того, от размеров и формы клеток зависит скорость их перемещения и осаждения в толще воды. Скорость движения самых маленьких прокариот не достаточно высока, чтобы постоянно находиться в оптимальном диапазоне концентрации субстратов, а крупные клетки, обладающие более высокой скоростью движения, быстро выедаются консументами или оседают на дно (Walsby, 2005).

Максимальные и минимальные размеры, а также экологические стратегии бактерий в природе, вероятно, предопределены генетически (Schulz, Jørgensen, 2001; Павлова и др., 2021). Бактерии с высокими скоростями метаболизма (*r*-стратегии) быстрее растут и достигают биологической цели жизни — оставления потомства (Young, 2006). И в этом отношении размеры и форма клеток являются очень важными параметрами. Размеры и форма клеток характеризуют таксоны высокого ранга, что говорит о большой адаптивной ценности этих параметров в эволюционных процессах и необходимости их определения в этом контексте (Павлова и др., 2021).

Ранее была выдвинута гипотеза о том, что первые прокариоты имели палочковидную форму, а кокки — это вырожденные формы (Siefert, Fox, 1998). Нам эта гипотеза не кажется убедительной. Палочковидным прокариотам свойственен быстрый метаболизм, но медленные темпы размножения, что характеризует их как *K*-стратегов. Самые мелкие кокки, так же как и палочки, имеют высокие скорости метаболизма, но в отличие от палочек размножаются быстро и относятся к *r*-стратегам (Andrews, Harris, 1986). Согласно упомянутой выше гипотезе, мелкие кокки произошли от палочек, стали быстрее размножаться, не достигая крупных объемов, и перестали быть приоритетными пищевыми объектами для протистов. Но при этом необходимо учитывать, что в водных экосистемах количество, активность и структура прокариот регулируются вирусами в не меньшей степени, чем протистами и метазоопланктоном (Fuhrman, Noble, 1995), а вирусы появились на Земле, вероятно, не позднее бактериотрофных организмов. Увеличение плотности популяций прокариот за счет ускоренных темпов размножения привело бы к их массовому заражению вирусами и отмиранию (Thingstad, 2000). Из этого следует, что конкурентных преимуществ, кроме возможности массового диффузного расселения за

счет быстрого размножения, мелкие кокки не получили.

Среднеразмерные кокки и коккобациллы, несмотря на их близкую к сферической форму, также не являются деградирующими формами. Они характеризуются медленным метаболизмом и размножением и относятся к *K*-стратегам. Объем этих среднеразмерных клеток меньше, чем у палочек, но больше, чем у мелких кокков, а отношение площади поверхности к объему значительно меньше, чем у палочек и мелких кокков. Кто бы ни был их предком, такой путь эволюционного развития также не кажется очень успешным. Однако среднеразмерные кокки и коккобациллы менее привлекательны для консументов, по сравнению с палочками, и не образуют такие плотные популяции клеток, как мелкие кокки, избегая тем самым массового заражения и лизиса фагами. Но они, как и прокариоты других размерно-морфологических групп, регулируются “сверху”, поскольку в периоды уменьшения в сообществе палочек и мелких кокков, их численность и биомасса также снижаются (Pernthaler et al., 2001; Hahn, 2003). Однако главный механизм регуляции среднеразмерных кокков и коккобацилл, доля которых в прокариотопланктоне оз. Севан наиболее постоянна среди всех групп, — это контроль “снизу”, т.е. жесткая конкуренция за дефицитные ресурсы. Это подтверждается тем, что разные размерно-морфологические группы прокариотопланктона развиваются в тесной взаимосвязи друг с другом. Из-за того, что среднеразмерные прокариоты проигрывают конкуренцию за субстраты палочкам и вибрионам и мелким коккам, они растут медленнее и не делятся до тех пор, пока по разным причинам не происходит элиминация их конкурентов. При ослаблении конкуренции метаболизм среднеразмерных клеток ускоряется, однако темпы их роста остаются умеренными, а их объем практически постоянен. Затем они начинают делиться, немного увеличивая свою численность, что показано в экспериментах (Batani et al., 2016). Поскольку среднеразмерных кокков и коккобацилл в водоемах немало, то их бесконтрольное размножение привело бы к резкому увеличению численности прокариотопланктона, чего не происходит, так как они сразу же попадают под контроль “сверху” (Pernthaler et al., 1996). Затем этот цикл повторяется вновь. По-видимому, структурно-функциональная организация прокариотопланктона основана на совместном и последовательном выполнении общих функций всеми его размерно-морфологическими группами, способными успешно существовать в одних и тех же эколого-филогенетических нишах.

При изучении “разреженной бактериальной биосферы” (rare bacterial biosphere) водоемов были установлены закономерности, связанные с трофическими стратегиями прокариот. Так,

постоянно редкие таксономические группы могут состоять из олиготрофов, адаптированных к существованию в условиях дефицита ресурсов, тогда как условно редкие или распространенные таксоны могут быть представлены копитрофами, способными к быстрому росту при высокой концентрации субстратов, как это было показано, например, для оз. Мичиган (Newton, Shade, 2016). Трофические стратегии микроорганизмов в значительной степени влияют на их количественное развитие и функции в круговоротах биогенных элементов и структурно-функциональной организации водных экосистем.

В Севане в XXI в. происходили резкие колебания плотности доминирующего вида рыб – сига, что отражалось на численности метазойного планктона и структуре всей планктонной сети озера (Крылов и др., 2021). Популяция сига из-за браконьерского перелова уменьшилась, и, когда в 2012 г. этот планктофаг почти исчез из озера, в составе зоопланктона появился и начал доминировать крупный вид ветвистоусых *Daphnia magna*, который оказывал значительный пищевой пресс на фитопланктон и микробное сообщество. Этот вид относится к тонким фильтраторам, характеризуется широким спектром кормовых объектов и способен использовать в пищу гетеротрофные и автотрофные организмы, находящиеся на всех уровнях планктонной трофической сети (Lampert, 2011). Как было показано ранее, дафнии могут выедать бактерий, в основном крупных и агрегированных, а также оказывать на них опосредованное влияние, в том числе стимулирующее, через действие трофического каскада.

В опытах, проведенных в небольшом безрыбном пресноводном пруду, было показано, что после удаления доминанта *D. magna* усиливалось выедание бактериопланктона гетеротрофными флагеллятами, и происходила его сукцессия от быстрорастущих мелких бактерий к крупным, устойчивым к выеданию морфотипам (Jurgens et al., 1999). Увеличилась также доля мелкоразмерных палочек и кокков – представителей  $\beta$ -*Proteobacteria* и *Cytophaga-Flavobacterium*, но их продукция быстро потреблялась флагеллятами. В сообществе стали доминировать крупные палочки длиной 3–6 мкм из класса  $\alpha$ -*Proteobacteria*, которые не выедались жгутиконосцами. Кроме того, развивались также устойчивые к выеданию нитевидные бактерии, относящиеся к таксономическим группам  $\beta$ -*Proteobacteria* и *Cytophaga-Flavobacterium*.

С 2013 г. в оз. Севан плотность сига начала постепенно увеличиваться, что привело к быстрому исчезновению *D. magna*. В период проведения наших исследований в 2018–2019 гг. этот вид ветвистоусых ракообразных в озере отсутствовал. В результате контроль протистов “сверху” со стороны многоклеточного зоопланктона в разные годы и

сезоны то усиливался, то ослабевал, и вследствие этого количество гетеротрофных нанофлагеллят и их бактериотрофная активность испытывали значительные межгодовые и сезонные вариации. Как было показано ранее, нанофлагелляты являются главными потребителями гетеротрофного бактериопланктона во многих водоемах (Sanders et al., 1989).

Во все сезоны наблюдений в оз. Севан клетки, прикрепленные к частицам детрита и образующие микроколонии, были минорной группой прокарариотопланктона. Одной из причин этого может являться их выедание метазойным планктоном. В этих условиях роль в сообществе каждой размерно-морфологической группы, а особенно одиночных клеток, многократно возрастает. При низкой плотности сига и возрастании количества зоопланктона в 2013–2014 гг. большая часть прокарариотопланктона была представлена мелкими одиночными клетками (Косолапов, 2016). В эти годы осенью происходило возрастание количества крупных палочковидных клеток, как одиночных, так и образующих скопления, а также нитевидных форм, составлявших значительную часть общей биомассы прокарариот, чего не наблюдалось при возросшей плотности сига в 2018–2019 гг. В этот период в прокарариотопланктоне Севана преобладали *K*-стратеги: мелкие палочки и среднеразмерные кокки и коккобациллы. Однако *r*-стратеги, такие как мелкие кокки, более приспособленные к резким изменениям условий окружающей среды, успешно конкурировали с *K*-стратегами, и их доля в сообществе была также весьма значительной.

Экосистемы горных озер чувствительны к потеплению климата и его последствиям. Как было установлено в экспериментальных микрокосмах, в бактериопланктоне при высоких температурах (25 и 35°C) начинали доминировать так называемые ультрамикробактерии, к которым относятся бактерии, имеющих объемы пролиферирующих клеток менее 0.1 мкм<sup>3</sup> и малые размеры геномов, включающие *Actinobacteria*, *Polynucleobacter* sp., кластеры LD12 (*Alphaproteobacteria*) и LD28, а также представителей подкластера I *Methylophilus*. Ультрамикробактерии обладают большой удельной поверхностью и поэтому преимуществами при потреблении субстратов, а также при взаимодействии с большинством консументов (Hahn, Hofle, 2001) и вирусами (Weinbauer, 2004). Также при увеличении температуры воды в составе бактериопланктона происходили резкие изменения, особенно при высоком содержании соединений биогенных элементов. Таким образом, получены экспериментальные доказательства того, что при повышении температуры уменьшаются размеры клеток бактериопланктона, в его составе начинают доминировать ультрамикробактерии, и сообщество становится нестабильным. Вероятно, при

дальнейшем потеплении климата подобные изменения прокариотопланктона можно ожидать и в оз. Севан.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Колебания численности и биомассы различных размерно-морфологических групп пресноводного прокариотопланктона в пространстве и во времени носят закономерный и предсказуемый характер. Для лучшего понимания механизмов функционирования, регуляции и сукцессии прокариотического сообщества необходимо изучать его размерно-морфологическую структуру во взаимосвязи с таксономической структурой. Вероятно, даже таксоны высокого ранга преимущественно имеют *in situ* определенные размеры и форму, поэтому большинство клеток какого-либо морфотипа – это представители определенных филумов и классов. В таком случае можно утверждать, что крупные таксоны гетеротрофных прокариот имеют определенные экологические стратегии, в ходе реализации которых они в условиях функциональной избыточности последовательно получают преимущество в совместно занимаемых эколого-филогенетических нишах и выполняют общие для всех прокариот функции, обеспечивая сукцессию сообщества в крупном пресном горном озере.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 121051100102-2.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность А.И. Цветкову (ИБВВ РАН) за гидрологические данные, полученные в ходе экспедиций на оз. Севан в 2018–2019 гг.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Косолапов Д.Б.*, 2016. Бактериопланктон озера Севан // Озеро Севан. Экологическое состояние в период изменения уровня воды. Ярославль: Филигрань. С. 79–92.
- Крылов А.В., Айрапетян А.О., Овсепян А.А., Сабитова Р.З., Габриелян Б.К.*, 2021. Межгодовые изменения весеннего зоопланктона пелагиали озера Севан (Армения) в ходе повышения ихтиомассы // Биология внутр. вод. № 1. С. 95–98.  
<https://doi.org/10.31857/S032096522101006X>
- Озеро Севан.* Экологическое состояние в период изменения уровня воды, 2016 / Отв. ред. Крылов А.В. Ярославль: Филигрань. 328 с.
- Павлова М.Д., Асатурова А.М., Козицын А.Е.*, 2021. Форма клеток бактерий. Некоторые особенности ультраструктуры, эволюции и экологии // Журн. общ. биологии. Т. 82. № 4. С. 270–282.  
<https://doi.org/10.31857/S0044459621040047>
- Сахарова Е.Г., Крылов А.В., Сабитова Р.З., Цветков А.И., Гамбарян Л.Р. и др.*, 2020. Горизонтальное и вертикальное распределение фитопланктона высокогорного озера Севан (Армения) в период летнего цветения цианопрокариот // Сиб. экол. журн. № 1. С. 76–88.  
<https://doi.org/10.15372/SEJ20200106>
- Andrews J.H., Harris R.F.*, 1986. r- and K-selection and microbial ecology // *Advances in Microbial Ecology*. N.-Y.: Springer Science+Business Media. P. 99–147.
- Asatryan V., Stepanyan L., Hovsepyan A., Khachikyan T., Mamyan A., Hambaryan L.*, 2022. The dynamics of phytoplankton seasonal development and its horizontal distribution in Lake Sevan (Armenia) // *Environ. Monit. Assess.* V. 194. Art. 757.  
<https://doi.org/10.1007/s10661-022-10446-5>
- Batani G., Pérez G., Martínez de la Escalera G., Piccini C., Fazi S.*, 2016. Competition and protist predation are important regulators of riverine bacterial community composition and size distribution // *J. Freshwat. Ecol.* V. 31. № 4. P. 609–623.  
<https://doi.org/10.1080/02705060.2016.1209443>
- Bergeijk D.A., van, Terlouw B.R., Medema M.H., Wezel G.P., van*, 2020. Ecology and genomics of Actinobacteria: new concepts for natural product discovery // *Nat. Rev. Microbiol.* V. 18. P. 546–558.  
<https://doi.org/10.1038/s41579-020-0379-y>
- Beveridge T.J.*, 1988. The bacterial surface: General considerations towards design and function // *Can. J. Microbiol.* V. 34. № 4. P. 363–372.  
<https://doi.org/10.1139/m88-067>
- Borsheim K.Y.*, 1993. Native marine bacteriophages // *FEMS Microbiol. Ecol.* V. 102. P. 141–159.  
[https://doi.org/10.1016/0378-1097\(93\)90197-A](https://doi.org/10.1016/0378-1097(93)90197-A)
- Caron D.A.*, 1983. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures // *Appl. Environ. Microbiol.* V. 46. № 2. P. 491–498.  
<https://doi.org/10.1128/aem.46.2>
- Caron D.A., Dam H.G., Kremer P., Lessard E.J., Madin L.P. et al.*, 1995. The contribution of microorganisms to particulate carbon and nitrogen in surface waters of the Sargasso Sea near Bermuda // *Deep Sea Res.* V. 42.

- P. 943–972.  
[https://doi.org/10.1016/0967-0637\(95\)00027-4](https://doi.org/10.1016/0967-0637(95)00027-4)
- Comte J., Jacquet S., Viboud S., Fontvieille D., Millery A. et al., 2006. Microbial community structure and dynamics in the largest natural French lake (Lake Bourget) // *Microb. Ecol.* V. 52. P. 72–89.  
<https://doi.org/10.1007/s00248-004-0230-4>
- Corno G., Caravati E., Callieri C., Bertoni R., 2008. Effects of predation pressure on bacterial abundance, diversity, and size-structure distribution in an oligotrophic system // *J. Limnol.* V. 67. № 2. P. 107–119.  
<https://doi.org/10.4081/jlimnol.2008.107>
- Falkowski P.G., Fenchel T., Delong E.F., 2008. The microbial engines that drive Earth's biogeochemical cycles // *Science.* V. 320. № 5879. P. 1034–1039.  
<https://doi.org/10.1126/science.1153213>
- Fischer U.R., Velimirov B., 2000. Comparative study of the abundance of various bacterial morphotypes in an eutrophic freshwater environment determined by AODC and TEM // *J. Microbiol. Methods.* V. 39. № 3. P. 213–224.  
[https://doi.org/10.1016/S0167-7012\(99\)00121-9](https://doi.org/10.1016/S0167-7012(99)00121-9)
- Foster K.R., Bell T., 2012. Competition, not cooperation, dominates interactions among culturable microbial species // *Curr. Biol.* V. 22. № 19. P. 1845–1850.  
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.08.005>
- Fuhrman J.A., Noble R.T., 1995. Viruses and protists cause similar bacterial mortality in coastal seawater // *Limnol. Oceanogr.* V. 40. P. 1236–1242.  
<https://doi.org/10.4319/lo.1995.40.7.1236>
- Garcia A., Goñi P., Cieloszyk J., Fernandez M.T., Calvo-Begueria L. et al., 2013. Identification of free-living amoebae and amoeba-associated bacteria from reservoirs and water treatment plants by molecular techniques // *Environ. Sci. Technol.* V. 47. № 7. P. 3132–3140.  
<https://doi.org/10.1021/es400160k>
- Gasol J.M., Giorgio P.A., del Massana R., Duarte C.M., 1995. Active versus inactive bacteria: Size-dependence in a coastal marine plankton community // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 128. P. 91–97.  
<https://doi.org/10.3354/meps128091>
- Hahn M.W., 2003. Isolation of strains belonging to the cosmopolitan *Polynucleobacter necessarius* cluster from freshwater habitats located in three climatic zones // *Appl. Environ. Microbiol.* V. 69. P. 5248–5254.  
<https://doi.org/10.1128/AEM.69.9.5248-5254.2003>
- Hahn M.W., Hofle M.G., 1999. Flagellate predation on a bacterial model community: Interplay of size-selective grazing, specific bacterial cell size, and bacterial community composition // *Appl. Environ. Microbiol.* V. 65. P. 4863–4872.  
<https://doi.org/10.1128/AEM.65.11.4863-4872.1999>
- Hahn M.W., Hofle M.G., 2001. Grazing of protozoa and its effect on populations of aquatic bacteria // *FEMS Microbiol. Ecol.* V. 35. P. 113–121.  
<https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2001.tb00794.x>
- Hambaryan L.R., Stepanyan L.G., Mikaelyan M.V., Gyurjyan Q.G., 2020. The bloom and toxicity of cyanobacteria in Lake Sevan // *Proc. YSU B: Chem. Biol. Sci.* V. 54. № 2. P. 168–176.  
<https://doi.org/10.46991/PYSU:B/2020.54.2.168>
- Jia Yu., Whalen J.K., 2020. A new perspective on functional redundancy and phylogenetic niche conservatism in soil microbial communities // *Pedosphere.* V. 30. № 1. P. 18–24.  
[https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(19\)60826-X](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(19)60826-X)
- Jurgens K., Matz C., 2002. Predation as a shaping force for the phenotypic and genotypic composition of planktonic bacteria // *Antonie van Leeuwenhoek.* V. 81. P. 413–434.  
<https://doi.org/10.1023/a:1020505204959>
- Jurgens K., Pernthaler J., Schalla S., Amann R., 1999. Morphological and compositional changes in a planktonic bacterial community in response to enhanced protozoan grazing // *Appl. Environ. Microbiol.* V. 65. № 3. P. 1241–1250.  
<https://doi.org/10.1128/AEM.65.3.1241-1250.1999>
- Kirschner A.K.T., Velimirov B., 1997. Seasonal study of bacterial community succession in a temperate backwater system indicated by variation in morphotype numbers, biomass and secondary production // *Microb. Ecol.* V. 34. P. 27–38. <https://www.jstor.org/stable/4251501>
- Krambeck C., Krambeck H.-J., Overbeck J., 1981. Microcomputer-assisted biomass determination of plankton bacteria on scanning electron micrographs // *Appl. Environ. Microbiol.* V. 42. № 1. P. 142–149.  
<https://doi.org/10.1128/aem.42.1>
- La Ferla R., Azzaro F., Azzaro M., Caruso G., Decembrini F. et al., 2005. Microbial contribution to carbon biogeochemistry in the Central Mediterranean Sea: Variability of activities and biomass // *J. Mar. Syst.* V. 57. № 1–2. P. 146–166.  
<https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2005.05.001>
- Lampert W., 2011. *Daphnia: Development of a Model Organism in Ecology and Evolution.* Oldendorf; Luhe: IEI Publishers. 250 p.
- Langenheder S., Jurgens K., 2001. Regulation of bacterial biomass and community structure by metazoan and protozoan predation // *Limnol. Oceanogr.* V. 46. P. 121–134.  
<https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.1.0121>
- Lebaron P., Servais P., Agogue H., Courties C., Joux F., 2001. Does the high nucleic acid content of individual bacterial cells allow us to discriminate between active cells and inactive cells in aquatic systems? // *Appl. Environ. Microbiol.* V. 67. P. 1775–1782.  
<https://doi.org/10.1128/AEM.67.4.1775-1782.2001>
- Martiny A.C., Treseder K., Pusch G., 2013. Phylogenetic conservatism of functional traits in microorganisms // *ISME J.* V. 7. P. 830–838.  
<https://doi.org/10.1038/ismej.2012.160>
- Newton R.J., Jones S.E., Eiler A., McMahon K.D., Bertilsson S., 2011. A guide to the natural history of freshwater lake bacteria // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* V. 75. № 1. P. 14–49.  
<https://doi.org/10.1128/MMBR.00028-10>
- Newton R.J., Shade A., 2016. Lifestyles of rarity: Understanding heterotrophic strategies to inform the ecology of the microbial rare biosphere // *Aquat. Microb. Ecol.*

- V. 78. P. 51–63.  
<https://doi.org/10.3354/ame01801>
- Norland S., 1993. The relationship between biomass and volume of bacteria // Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology. Boca Raton: Lewis Publishers. P. 303–308.
- Pernthaler A., Pernthaler J., Amann R., 2004. Sensitive multi-color fluorescence in situ hybridization for the identification of environmental microorganisms // Molecular Microbial Ecology Manual. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Academic Press. P. 711–726.
- Pernthaler J., 2005. Predation on prokaryotes in the water column and its ecological implications // Nat. Rev. Microbiol. V. 3. P. 537–546.  
<https://doi.org/10.1038/nrmicro1180>
- Pernthaler J., Glockner F.-O., Unterholzner S., Alfreider A., Psenner R., Amann R., 1998. Seasonal community and populations dynamics of pelagic bacteria and Archaea in a high mountain lake // Appl. Environ. Microbiol. V. 64. P. 4299–4306.  
<https://doi.org/10.1128/AEM.64.11.4299-4306.1998>
- Pernthaler J., Posch T., Simek K., Vrba J., Pernthaler A. et al., 2001. Predator-specific enrichment of *Actinobacteria* from a cosmopolitan freshwater clade in mixed continuous culture // Appl. Environ. Microbiol. V. 67. № 5. P. 2145–2155.  
<https://doi.org/10.1128/AEM.67.5.2145-2155>
- Pernthaler J., Sattler B., Simek K., Schwarzenbacher A., Psenner R., 1996. Top-down effects on the size biomass distribution of a freshwater bacterioplankton community // Aquat. Microb. Ecol. V. 10. P. 255–263.  
<https://doi.org/10.3354/ame010255>
- Porter K.G., Feig Y.S., 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora // Limnol. Oceanogr. V. 25. № 5. P. 943–948.  
<https://doi.org/10.4319/lo.1980.25.5.0943>
- Posch T., Franzoï J., Prader M., Salcher M.M., 2009. New image analysis tool to study biomass and morphotypes of three major bacterioplankton groups in an alpine lake // Aquat. Microb. Ecol. V. 54. P. 113–126.  
<https://doi.org/10.3354/ame01269>
- Pradeep Ram A.S., Mari X., Brune J., Torrèton J.P., Chu V.T. et al., 2018. Bacterial-viral interactions in the sea surface microlayer of a black carbon-dominated tropical coastal ecosystem (Halong Bay, Vietnam) // Elem. Sci. Anth. V. 6. Art. 13.  
<https://doi.org/10.1525/elementa.276>
- Pradeep Ram A.S., Nishimura Y., Tomaru Y., Nagasaki K., Nagata T., 2010. Seasonal variation in viral-induced mortality of bacterioplankton in the water column of a large mesotrophic lake (Lake Biwa, Japan) // Aquat. Microb. Ecol. V. 58. P. 249–259.  
<https://doi.org/10.3354/ame01381>
- Rothhaupt K.O., 1997. Nutrient turnover by freshwater bacterivorous flagellates: Differences between a heterotrophic and mixotrophic chrysophyte // Aquat. Microb. Ecol. V. 12. P. 65–70.  
<https://doi.org/10.3354/ame012065>
- Salcher M.M., 2014. Same but different: Ecological niche partitioning of planktonic freshwater prokaryotes // J. Limnol. V. 73. P. 74–87.  
<https://doi.org/10.4081/jlimnol.2014.813>
- Salcher M.M., Hofer J., Hornák K., Jezbera J., Sonntag B. et al., 2007. Modulation of microbial predator-prey dynamics by phosphorus availability. Growth patterns and survival strategies of bacterial phylogenetic clades // FEMS Microbiol. Ecol. V. 60. P. 40–50.  
<https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2006.00274.x>
- Sanders R.W., Porter K.G., Bennett S.J., DeBiase A.E., 1989. Seasonal patterns of bacteriivory by flagellates, ciliates, rotifers and cladocerans in freshwater planktonic community // Limnol. Oceanogr. V. 34. P. 673–687.  
<https://doi.org/10.4319/lo.1989.34.4.0673>
- Schauer M., Hahn M.W., 2005. Diversity and phylogenetic affiliations of morphologically conspicuous large filamentous bacteria occurring in the pelagic zones of a broad spectrum of freshwater habitats // Appl. Environ. Microbiol. V. 71. № 4. P. 1931–1940.  
<https://doi.org/10.1128/AEM.71.4.1931-1940.2005>
- Schuech R., Hoehfurner T., Smith D.J., Humphries S., 2019. Motile curved bacteria are Pareto-optimal // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 116. № 29. P. 14440–14447.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1818997116>
- Schulz H.N., Jørgensen B.B., 2001. Big bacteria // Annu. Rev. Microbiol. V. 55. P. 105–137.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.micro.55.1.105>
- Siefert J.L., Fox G.E., 1998. Phylogenetic mapping of bacterial morphology // Microbiology. V. 144. P. 2803–2808.  
<https://doi.org/10.1099/00221287-144-10-2803>
- Simon M., Grossart H.-P., Schweitzer B., Ploug H., 2002. Microbial ecology of organic aggregates in aquatic ecosystems // Aquat. Microb. Ecol. V. 28. P. 175–211.  
<https://doi.org/10.3354/ame028175>
- Thingstad T.F., 2000. Element of a theory for the mechanisms controlling abundance, diversity, and biogeochemical role of lytic bacterial viruses in aquatic system // Limnol. Oceanogr. V. 45. P. 1320–1328.  
<https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.6.1320>
- Walsby A.E., 2005. Stratification by cyanobacteria in lakes: A dynamic buoyancy model indicates size limitations met by *Planktothrix rubescens* filaments // New Phytol. V. 168. P. 365–376.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01508.x>
- Weinbauer M.G., 2004. Ecology of prokaryotic viruses // FEMS Microbiol. Rev. V. 28. P. 127–181.  
<https://doi.org/10.1016/j.femsre.2003.08.001>
- Weinbauer M.G., Hornák K., Jezbera J., Nedoma J., Dolan J.R., Simek K., 2007. Synergistic and antagonistic effects of viral lysis and protistan grazing on bacterial biomass, production and diversity // Environ. Microbiol. V. 9. P. 777–788.  
<https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2006.01200.x>
- Young K.D., 2006. The selective value of bacterial shape // Microbiol. Mol. Biol. Rev. V. 70. № 3. P. 660–703.  
<https://doi.org/10.1128/MMBR.00001-06>

## Size-morphological structure and ecological strategies of prokaryotoplankton in a large mountain lake Sevan (Armenia)

E. V. Kuznetsova<sup>a, \*</sup>, D. B. Kosolapov<sup>a</sup>, N. G. Kosolapova<sup>a</sup>, M. Yu. Skopina<sup>a</sup>

<sup>a</sup>*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS  
Borok, Nekouzsky Distr., Yaroslavl Region, 152742 Russia*

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

The dynamics of the size-morphological groups of heterotrophic prokaryotoplankton of the largest freshwater reservoir in the Caucasus, Lake Sevan (Armenia) has been studied, which makes it possible to explain its spatio-temporal organization and succession. The lake is characterized by an alternation of stable and unstable periods of existence of hydrobionts due to abrupt changes in environmental conditions, mainly caused by anthropogenic impacts. In the community of planktonic prokaryotes of the lake, the following size-morphological groups were distinguished: small cocci and coccobacilli, small rods and vibrios, medium-sized cocci and coccobacilli, large rods and vibrios, filaments, as well as cells associated with detrital particles. The main contribution (on average 55.5%) to the formation of the prokaryotoplankton biomass of the lake was made by small rods and vibrios. The biomass of each of the groups fluctuated in time and space within relatively narrow limits, and the development of the groups occurred in close relationship with each other. Apparently, different size-morphological groups of prokaryotes are adapted to exist within similar ecological and phylogenetic niches, and jointly and consistently perform common functions in the mineralization of organic matter and trophic interactions in the lake. At the same time, these groups implement various ecological strategies that can be successful at different periods of the ecosystem's existence.

## ФИЛЛОПЛАНА КАК МЕСТООБИТАНИЕ ГРИБОВ

© 2023 г. А. А. Царелунга<sup>1</sup>, \*, Е. Ю. Благовещенская<sup>1</sup>, \*\*

<sup>1</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет  
Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119234 Россия

\*E-mail: alexcar333@mail.ru

\*\*E-mail: kathryn@yandex.ru

Поступила в редакцию 24.11.2022 г.

После доработки 18.04.2023 г.

Принята к публикации 24.07.2023 г.

Как показано в настоящее время, филлоплана растений активно заселяется различными дрожжевыми и мицелиальными грибами разных таксономических групп. Особенности листа как микро-местообитания являются низкая влажность, подверженность механическим воздействиям дождя и ветра, бедность питательных веществ на поверхности и высокая инсоляция, что обуславливает выделение грибов-эпифитов как отдельной экологической группы. Несмотря на то, что данные по разным растениям отличаются, в целом можно сказать, что на поверхности растений наиболее часто встречаются дрожжи базидиального аффинитета и такие мицелиальные грибы, как *Alternaria*, *Epicoccum*, *Cladosporium*, *Phoma* и *Trichoderma*. Биологический цикл эпифитных грибов в настоящее время не исследован, но предполагается, что он начинается со специфического закрепления споры на поверхности, далее следует формирование биопленок или так называемых агрегатов, объединяющих бактерии, дрожжи и мицелиальные грибы, и завершается формированием спор либо на поверхности живого растения, либо на отмерших и разлагающихся листьях.

DOI: 10.31857/S0044459623040073, EDN: YZMKTY

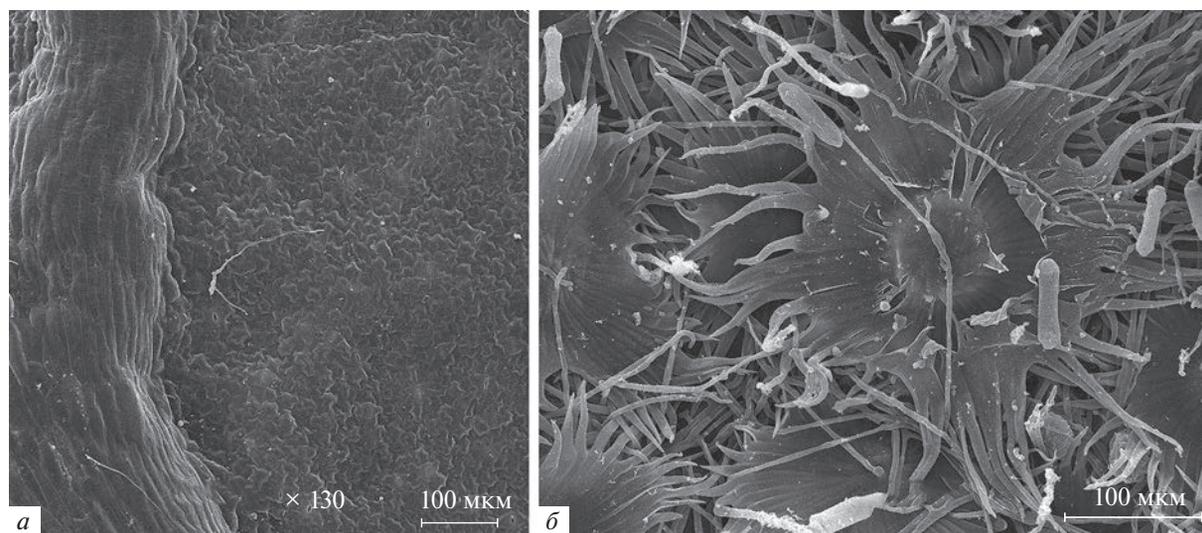
И надземные, и подземные органы растения активно заселяются различными микроорганизмами. Для обозначения поверхности надземной части растений многими авторами используется термин “филлосфера”, который охватывает все надземные органы: почки, листья, стебли, цветки, плоды и семена, — хотя в трактовке термина могут возникать различия (Благовещенская, 2015). Основной частью филлосферы является филлоплана или строго поверхность листа. Листья растений суммарно составляют огромную площадь, выполняя множество важных функций, среди которых осуществление фотосинтеза и участие в круговороте биогенных элементов. Лист также является тем органом, который часто поражается фитопатогенными грибами, в связи с чем долгое время интерес исследователей был прикован исключительно к паразитическим видам филлопланы, в то время как работ, посвященных микромицетным сапротрофным сообществам, обитающим на поверхности листьев, довольно мало. Несмотря на то, что данные о биоразнообразии, физиологии и экологии эпифитных микроорганизмов остаются крайне разрозненными, уже сейчас известно, что обитатели филлопланы выполняют множество важных экологических функций, среди которых влияние на заселение

поверхности листа патогенами и первые этапы разложения листовой пластинки (Kirschner, 2015; Sivakumar et al., 2020). Кроме того, филлосфера в целом и филлоплана в частности в настоящее время привлекают внимание как местообитание с большим потенциалом для поиска организмов, способных продуцировать различные биологически активные вещества (Wail, Ghoson, 2018; Sivakumar et al., 2020).

Целью данной работы является описание особенностей строения листа с точки зрения возможности заселения его грибами и обобщение имеющихся данных о развитии грибов на поверхности листа.

### ЛИСТ КАК МЕСТООБИТАНИЕ

Лист — один из важнейших вегетативных органов растения, строение которого подробно разбирается в любом учебнике по ботанике (напр., Лотова, 2001). Как и практически любая поверхность, он может служить субстратом для поселения различных организмов. При этом филлосфера в целом является достаточно экстремальным местообитанием, так как здесь возможны сильные перепады температур, особенно по сравнению с ризосферой; здесь сравнительно небольшая



**Рис. 1.** Примеры рельефа поверхности листьев, сканирующая электронная микроскопия: *a* – выступающая жилка на листе *Trifolium pratense* L., *б* – щитковидные волоски *Hippophae rhamnoides* L.

влажность, что очень критично для развития грибов; существует проблема питательных веществ; наконец, при развитии на поверхности листа организмы подвергаются воздействию инсоляции, что тоже следует рассматривать как серьезный стрессорный фактор (Kirschner, 2015).

Микроклиматические условия будут заметно различаться не только для грибов, заселяющих растения разных регионов, но и для грибов, поселяющихся на соседних растениях, так как виды растений отличаются друг от друга по общему габитусу, включая, например, наклон листовых пластинок, и по особенностям строения листа, что приведет к различным уже микроклиматическим условиям, существенным для развития грибов (Багирова и др., 2012). В течение сезона условия жизни грибов также будут меняться, что связано, с одной стороны, с погодными изменениями, а с другой – со старением самого листа (Copeland et al., 2015).

С точки зрения микроусловий следует выделить две важных позиции: форму самого листа (рельеф) и химический состав поверхности. Эти два фактора обуславливают смачиваемость листа, удержание влаги, накопление пыли и пр.

Листья большинства растений не абсолютно плоские. Если рассматривать виды, живущие в сравнительно засушливых условиях, то, например, многие овсяницы (*Festuca* spp.) имеют сложную вдоль листовую пластинку, так что добраться до адаксиальной ее стороны довольно затруднительно (напр., Dabrowska, 2012). Лист может иметь выраженные углубления или, наоборот, “ребра” в тех местах, где находятся проводящие пучки (рис. 1). Поверхность листа часто по-

крыта различными трихомами, которые могут иметь довольно сложное строение (рис. 1).

Функционально выделяют трихомы двух типов: кроющие и железистые (Лотова, 2001). Кроющие волоски участвуют в процессах транспирации, защищают от перегрева и поедания листа насекомыми, влияют на смачиваемость листа и устойчивость к засухе. Железистые волоски способны выделять различные вещества, например, полисахариды, липиды, летучие соединения и белки, участвующие во взаимодействии с микроорганизмами или насекомыми (Sivakumar et al., 2020). В целом, наиболее часто эпифиты проявляют рост в виде биопленок, преимущественно около трихом, жилок и в углублениях между эпидермальными клетками (Sivakumar et al., 2020). Опушенность листьев оказывает значимое влияние на состав комплексов выявляемых грибов (Pajares-Murgó et al., 2022).

Если смотреть на поверхность при большем увеличении, то мы столкнемся с микрорельефом листа, который формируется, исходя из четырех признаков (Dickison, 2000): 1) взаимное расположение клеток или паттерн; 2) форма эпидермальных клеток или первичная скульптура; 3) рельеф клеточных стенок с их утолщениями, а также рельеф кутикулы или вторичная скульптура; 4) выделения эпикутикулярного воска или третичная скульптура.

Топография поверхности листа, таким образом, напрямую влияет на доступность инфицирования патогенными организмами (Mechaber et al., 1996). Например, мандарин оказывается более устойчивым, по сравнению с грейпфрутом, к поражению бактерией *Xanthomonas citri* из-за того, что наружные стенки устьиц имеют выступы, ко-

торые не дают проникнуть в устьице каплям жидкости. Именно через капли данный паразит проникает в ткани растения (Багирова и др., 2012). Кроме того, что поверхность листа может оказаться непригодной для ее заселения некоторыми видами, общая топография поверхности может иметь очень большое значение в распознавании растения-хозяина специфичным патогеном (Aegios, 2005). Но и для сапротрофных видов микрорельеф чрезвычайно важен, так как он имеет очень большое значение для гидрофобности/гидрофильности поверхности листа (Burton, Bhushan, 2006; Kolyva et al., 2012).

Эпидермальные клетки листа, как правило, покрыты кутикулой. По структуре кутикула очень вариабельна, разные растения имеют различную толщину, ультраструктуру и химический состав. Между кутикулой и эпидермисом часто имеется слой пектиновых веществ, прикрепляющих кутикулу к клеточным стенкам (Dickison, 2000). Существует несколько моделей строения кутикулярного слоя. По самой распространенной теории кутикула отделена от клеточной стенки и не включает в себя пектины, однако есть и модели, в которых кутикула рассматривается как часть клеточной стенки эпидермальных клеток (Fernández et al., 2016). Кутикула является важным барьером на пути проникновения вредоносных микроорганизмов внутрь растения (Dickison, 2000). Сама по себе кутикула проницаема для многих соединений, причем способность абаксиальной и адаксиальной сторон листа пропускать различные химические вещества отличается (Norms, Вукочас, 1968; Popp et al., 2005). Дополнительным барьером являются растительные воски, которые могут откладываться или непосредственно на поверхности кутикулы, или интегрированно. Воск так же, как и кутикула, ограничивает потерю растением воды и выполняет барьерные функции. Воск может образовывать сплошной слой, отдельные корки или одиночные кристаллоиды различной толщины. Такие кристаллоиды бывают самой разной формы, причем форма может характеризовать отдельное семейство или род растений (Barthlott et al., 1998; Tomasi et al., 2018). Воск на поверхности растений может и отсутствовать, как, например, у семейств Pontederiaceae и Acanthaceae (Neinhuis, Barthlott, 1997). Во многом именно воск определяет гидрофобность поверхности листа (Neinhuis, Barthlott, 1997; Burton, Bhushan, 2006; Kolyva et al., 2012), а кроме того, воск может способствовать отражению солнечных лучей, что снижает температуру поверхности (Kolyva et al., 2012).

Таким образом, можно ожидать, что строение поверхности листа, его рельеф и гидрофобность играют большую роль в возможности заселения растения и прикрепления к его поверхности как для патогенов, так и для сапротрофных организмов.

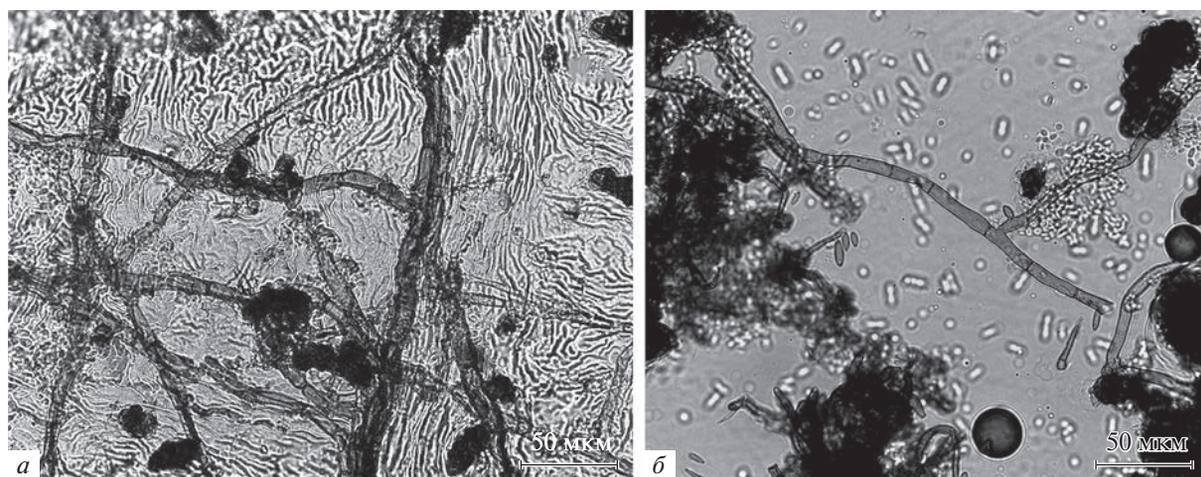
## МЕТОДЫ ВЫЯВЛЕНИЯ ГРИБОВ ФИЛЛОПЛАНЫ

Известно достаточно много работ, посвященных грибам, постоянно или временно присутствующим на поверхности листьев, т.е. “грибам филлопланы”. При этом часто используется термин “эпифитные грибы”, который по-разному трактуется разными авторами. В данном случае термины “эпифитные грибы” или “грибы-эпифиты” мы будем использовать в узком смысле, подразумевая сапротрофные грибы, обитающие на поверхности листьев и других зеленых частей растения.

Используемые методы изучения можно разделить на прямые и косвенные, и те, и другие обладают своими достоинствами и недостатками.

Прямые методы заключаются в том, чтобы увидеть эпифитный организм непосредственно на поверхности листа, таким образом – это световая микроскопия (СМ) и сканирующая электронная микроскопия (СЭМ). Эти методы позволяют оценить обилие мицелия и его распределение по поверхности листа, а также изучить сезонную динамику роста эпифитных грибов (Lee, Hyde, 2002). С помощью СМ можно исследовать либо срыв эпидермиса, либо слепок поверхности листа (рис. 2) (Dickinson et al., 1974; Hallett et al., 2010). При работе со срывами эпидермиса сложно различить структуры, находящиеся на поверхности эпидермиса и под ним (Благовещенская, 2015). Метод слепков в этом случае более надежен, но и он имеет ряд недостатков. Если мицелий не имеет структур размножения, исследователь не может понять, с чем имеет дело, более того, часто мицелий неразличим без дополнительного окрашивания. Также необходимо отметить, что метод слепков будет крайне затруднителен при работе с сильно опущенными объектами. СЭМ, в свою очередь, требует большого количества времени, притом что на образцах может и не оказаться мицелия (Благовещенская, 2015).

Косвенные методы включают выделение грибов в культуру и молекулярные методы. Два основных метода выделения в чистую культуру, которые применяются практически во всех работах, – это метод смывов и метод отпечатков. Метод смывов заключается в том, что листовые пластинки исследуемого растения активно взбалтываются в дистиллированной воде, после чего полученной суспензией засевают питательную среду (Last, Deighton, 1965; Возняковская, 1969; Ruscoe, 1971; Wopaih et al., 1978; Falconi, Mendgen, 1994; Osono, Mori, 2005; Osono, 2008; Mukhtar et al., 2010, 2012; Глазунова и др., 2011; Yusifova et al., 2017). Главный недостаток – большая вероятность того, что на листовой пластинке могли оказаться случайно занесенные споры, которые прорастут на питательной среде. Метод отпечатков



**Рис. 2.** Обнаружение эпифитных грибов с помощью светового микроскопа: *a* — отпечаток поверхности листа *Padus avium* Mill., сделанный с помощью клея БФ-6; *б* — отпечаток поверхности листа *Tilia cordata* Mill., сделанный с использованием скотча и жидкости Шира.

исключает такой вариант развития событий, так как сначала лист тщательно промывают, а после этого прикладывают к среде на некоторое время (Lamb, Brown, 1970; Diem, 1974; Fiss et al., 2000; Santamaría, Bayman, 2005; Воронин, 2010; Ерина, Коптева, 2015а, б; Благовещенская, 2017). Один лист можно прикладывать несколько раз, что может улучшить результаты (Благовещенская, 2017). Оба метода не позволяют выявить виды, крепко прикрепляющиеся к поверхности листа, а также некультивируемые виды.

Описан интересный метод, фокусирующийся на спорносыщих видах, который можно назвать методом улавливания спор (*spore-fall method*). Листовая пластинка закрепляется в чашке Петри над питательной средой, куда падают споры (Lamb, Brown, 1970; Ruscoe, 1971; Dickinson, 1973; Pennycook, Newhook, 1978). Этот метод некоторые исследователи используют для количественной оценки заселенности листа, однако он дает неоднозначные результаты.

При выделении эпифитных грибов обычно используют достаточно “богатые” среды на основе растительного сырья — суловый агар, картофельно-глюкозный агар, картофельно-морковный агар. Для того, чтобы избежать выделения бактерий на питательные среды, их часто подкисляют или используют антибиотики, например, сульфат стрептомицина, хлортетрациклин, хлорамфеникол и др. (Diem, 1974; Bills, Polishook, 1991; Благовещенская, 2015; Duarte et al., 2016).

С появлением методов секвенирования нового поколения, таких как 454 пиросеквенирование или Illumina (напр., Janakiev et al., 2019; Dong et al., 2021), стал популярен метагеномный анализ сообществ эпифитов, хотя он преимущественно применяется для изучения бактериальных сообществ

(Sivakumar et al., 2020). Молекулярные методы обычно используют для выявления определенных патогенов или для нахождения всей грибной ДНК, содержащейся в листовой пластинке (Santamaría, Bayman, 2005; Duarte et al., 2016; Yao et al., 2019; Lazarević, Menkis, 2020; Dong et al., 2021). Если обрабатывать лишь смыв с поверхности (напр., Castro et al., 2022), появляются те же проблемы, что и в случае метода смывов: занос не эпифитных видов и пропуск видов, которые закреплены на листе. Кроме того, эти методы не позволяют отличить живые структуры от умерших, покоящиеся от активно растущих, хотя в этом случае могут применяться подходы, основанные на анализе РНК (Kemler et al., 2017). К сожалению, по отношению к грибам молекулярные методы имеют ряд ограничений, связанных в том числе с тем, что, например, к 2004 г. только 5–10% от общего числа грибов оценивались как известные, и далеко не для всех из них, а лишь для приблизительно 16% отсекались последовательности ДНК (Hawksworth, 2004). В настоящий момент возможно, что процент известных грибов даже упал в связи с новыми оценками суммарного числа видов, основанными на молекулярных методах (Blackwell, 2011). Кроме того, основная последовательность, которая используется в молекулярном анализе грибов, ITS, также отсекается лишь для ограниченного числа таксонов (Nilsson et al., 2006; Schoch et al., 2012). Большой проблемой является наличие ошибок в базах данных, число неправильно аннотированных последовательностей доходило до 20% (Nilsson et al., 2006). К ошибкам идентификации добавляются ошибки считывания и прочтения последовательностей и прочие возможные причины (Kirschner, 2015). Дополнительным ограничением

является некоторая избирательность выбранных праймеров, что может приводить к смещению той картины разнообразия, которая наблюдается при применении молекулярных методов (Kemler et al., 2017).

Различные методы в итоге дают довольно сильно различающиеся результаты. Выделение в культуру выявляет лишь наиболее легко культивируемые виды, в то время как результаты молекулярных исследований сильно зависят от подбираемых праймеров, и зачастую группы грибов, которые ими выявляются, невозможно выявить другими методами (Kirschner, 2015). С другой стороны, среди выделяемых в культуру обычно есть гетерогенные виды и роды, для правильной идентификации которых необходимы молекулярные методы. Поэтому наилучшим подходом было бы использование нескольких методов, как прямых, так и косвенных, причем и культуральных, и молекулярных.

В целом, в большинстве опубликованных работ используют методы отпечатков, а также метод смылов. Методы прямых наблюдений, метод улавливания спор, а также молекулярные методы используются гораздо реже. Также стоит отметить, что, по-видимому, пока не разработано надежных методов количественной оценки, подходящих для грибов. Хотя можно попытаться оценить степень покрытия гифами поверхности листа, возникают большие сложности при изучении и сравнении обилия отдельных групп или видов.

## РАЗНООБРАЗИЕ ГРИБОВ ФИЛЛОПЛАНЫ

Предполагается, что эпифитные и эндофитные грибы сопровождают растение с самого его выхода на сушу (Taylor et al., 2014). Так, задокументировано наличие по крайней мере двух находок ископаемых эпифитных грибов (Srivastava, 1993; Hübers et al., 2011). Судя по ископаемым находкам и данным молекулярных часов, построенных на основе последовательностей ДНК ряда семейств эпифитных грибов, оценивается, что эпифиты из совершенно разных групп появились на листьях по крайней мере в пермском периоде, около 298–252 млн лет назад (Hongsanan et al., 2016).

В настоящее время среди организмов филлопланы отмечено очень большое разнообразие грибов, среди которых лишенизированные грибы, фитопатогенные грибы и сапротрофные грибы филлопланы, которые и являются грибами-эпифитами *sensu stricto*. Лишайники или лишенизированные грибы, населяющие поверхность листьев, достаточно распространены в тропиках, где высокая влажность и длительный срок жизни зеленых листьев вкупе с высокой конкуренцией за субстрат создают благоприятные условия для раз-

вития эпифильной лишенобиоты (Pinokiyo et al., 2006). Среди паразитических грибов следует обратить внимание на возбудителей мучнистой росы (Erysiphales, Leotiomycetes, Ascomycota), для которых в типе характерен именно эктофитный мицелий, покрывающий густой сетью поверхность листа. Но с поверхности могут выделяться и многие паразитические грибы, развивающиеся в тканях и формирующие структуры размножения, выходящие наружу (Agrios, 2005). Последние, разумеется, было бы неверно рассматривать как эпифитные *sensu stricto*, но они наглядно демонстрируют проблему отнесения к той или иной группе. Можно легко выявить еще несколько спорных групп. Например, это гиперпаразитические грибы, такие как *Ampelomyces quisqualis* Ces., паразитирующий на мучнисторосяных грибах (Kiss et al., 2004), и *Sphaerellopsis filum* (Biv.) V. Sutton, развивающийся на ржавчинных (Płachecka, 2005).

Неоднозначное положение занимают так называемые сажистые грибы или грибы, вызывающие чернь листьев. Это различные представители отдела Ascomycota (преимущественно из порядков Carpodiales и Chaetothygiales), которые вызывают появление черного налета на листьях, который портит их внешний вид и закрывает доступ света к внутренним тканям. Эта группа приурочена к жарким странам тропиков и субтропиков, но встречается и севернее (Chomnunti et al., 2014). Считается, что данные грибы состоят в биотических связях с сосущими насекомыми, которые выделяют избытки сахаров в виде нектара, и, по-видимому, отсутствует какая-либо специфика в том, на каких видах растений их обнаруживают, т.е. они появляются там, где имеется достаточное количество питательных выделений тлей и других сосущих насекомых (Dixon, 1971; Jouraeva et al., 2006; Chomnunti et al., 2014). Поскольку при рассмотрении экологических групп грибов приоритет отдается их трофическому статусу, то, таким образом, сажистые грибы хотя и являются эпифитными по факту своего местообитания, но не являются специфическими грибами филлопланы, приспособленными существовать в условиях низкой влажности и нехватки питательных веществ, т.е. не являются грибами-эпифитами в строгом смысле этого слова. Зато данная группа наглядно демонстрирует реакцию на один из важнейших стрессирующих факторов грибов филлопланы – инсоляцию. Все сажистые грибы, что и отражено в их названии, имеют меланизированные клеточные стенки и гиф, и структур размножения.

Если рассматривать грибы-эпифиты *sensu stricto*, то в первую очередь это будут грибы с дрожжевой формой роста (Glushakova, Chernov, 2007, 2010; Schreiber et al., 2008, и др.). Дрожжи, подобно бактериям, способны формировать мик-

роколони, развиваясь в углублениях рельефа листа. Среди эпифитов выявляются преимущественно базидиальные дрожжи, которые характеризуются олиготрофностью и наличием баллистоспор и фотопротекторных пигментов, таких как каротиноиды и микоспорины (Kirschner, 2015). Наиболее часто отмечаются такие роды базидиальных дрожжей, как *Cryptococcus* и *Sporobolomyces* (Last, Deighton, 1965; Lamb, Brown, 1970; Schreiber et al., 2008; Воронин, 2010, и др.), но отмечаются и многие другие роды как сумчатых, так и базидиальных дрожжей, особенно в работах последних лет (Limtong, Kaewwichian, 2015; Sukmawati et al., 2015; Limtong, Nasanit, 2017; Srisuk et al., 2019). Работы методом смывов часто дают преобладание аскомицетных дрожжей (Castro et al., 2022), но детальные исследования подтверждают преобладание дрожжей именно базидиального аффинитета, что, в частности, связывают с большей распространенностью в этой группе фотопротекторных пигментов (Limtong, Nasanit, 2017; Srisuk et al., 2019).

В качестве эпифитов отмечены и некоторые мицелиальные грибы. Так как исследователи работали разными методами, с разными видами растений, в разных странах и в разные сезоны, то проводить обобщения довольно сложно. Но в целом можно сказать, что видовой состав эпифитных грибов достаточно слабо зависит от вида растения, хотя отдельные исключения здесь встречаются (Kemler et al., 2017; Yao et al., 2019; Pajares-Murgó et al., 2022). Большинство работ проводилось на покрытосеменных растениях, характерных для региона, где осуществлялось исследование. Работы, посвященные растениям других групп, немногочисленны (Abdel-Hafez, 1984; Legault et al., 1989; Lazarević, Menkis, 2020). Что касается покрытосеменных, то в поле зрения ученых попадали в первую очередь сельскохозяйственные растения, в основном злаки и бобовые. Работы по дикорастущим растениям крайне фрагментарны. Однако, несмотря на имеющиеся разнообразие и разноплановость работ, можно выявить несколько общих особенностей.

Изучение разнообразия эпифитных грибов молекулярными методами основано на анализе смывов с поверхности и обычно позволяет получить представление об основных классах грибов, среди которых ожидаемо преобладают классы отдела Ascomycota. Идентификация до вида в подобных работах обычно возможна только для некоторых фитопатогенных грибов, так как, как уже было сказано выше, в основном проводится анализ ITS (Dong et al., 2021; Pajares-Murgó et al., 2022). Облигатные фитопатогены выявляются и при работе культуральными методами, например, *Ascochyta*, *Phomopsis*, *Phyllosticta* (Osono, Mori, 2005; Воронин, 2010). В таком случае можно с высокой вероятностью предполагать, что на поверх-

ности листьев споры или мицелий этих грибов присутствовали временно, в связи либо с активным периодом размножения патогена, находящегося в тканях, либо, наоборот, в связи с тем, что патоген только что попал на лист и еще не успел внедриться внутрь.

С другой стороны, иногда в списках отмечаются достаточно обычные сапротрофные грибы, такие как *Aspergillus*, *Mucor*, *Penicillium*, *Rhizopus* (Last, Deighton, 1965; Ruscoe, 1971; Santamaría, Bayman, 2005; Yusifova et al., 2017). Так как подобные виды обнаруживаются преимущественно в работах методами смывов или при работе молекулярно-генетическими методами, то можно предположить, что выявление этих обычных сапротрофных видов может быть связано не с их эпифитным образом жизни, а со случайным заносом спор на поверхность листа.

И все же можно выделить несколько родов, которые достаточно стабильно появляются в разных работах, независимо от вида растения и региона произрастания. Это *Alternaria*, *Aureobasidium*, *Cladosporium*, *Epicoccum*, *Phoma*, *Trichoderma* (Ruscoe, 1971; Santamaría, Bayman, 2005; Osono, 2008; Glenn et al., 2015; Yusifova et al., 2017; Janakiev et al., 2019; Pajares-Murgó et al., 2022, и др.). Все эти роды характеризуются широкой экологической амплитудой, часто отмечаются как почвенные или как грибы растительных остатков, хотя в ряде случаев могут переходить и к паразитизму на растениях. Важно отметить, что все эти грибы в той или иной степени характеризуются наличием фотопротекторных пигментов.

*Aureobasidium pullulans* (de Bary) G. Arnaud (Dothideales, Dothideomycetidae, Dothideomycetes, Pezizomycotina, Ascomycota) характеризуется способностью расти и в дрожжевой, и в мицелиальной форме, и что касается мицелиального роста, у этого гриба известны меланизированные формы. Кроме синтеза меланина, данный вид также известен как производитель полимера, названного “пуллулан”, который также обладает защитными свойствами по отношению к различным стрессующим факторам и в настоящее время активно используется в промышленности (Liu et al., 2021).

*Alternaria* spp. (Pleosporales, Pleosporomycetidae, Dothideomycetes, Pezizomycotina, Ascomycota) и *Cladosporium* spp. (Capnodiales, Dothideomycetidae, Dothideomycetes, Pezizomycotina, Ascomycota) имеют темную окраску и мицелия, и конидий. *Epicoccum nigrum* Link формирует темноокрашенные многоклеточные споры. У видов р. *Phoma* темноокрашенный мицелий, а конидии, хотя и бесцветные, располагаются внутри специальных темноокрашенных споровместилищ – пикнид.

Более сложная ситуация наблюдается с р. *Trichoderma*. С одной стороны, конидии видов этого рода почти всегда имеют яркую окраску,

обычно различных тонов зеленого, что обусловлено присутствием кроме меланина других фенольных соединений (Benítez et al., 1976), которые, возможно, тоже имеют защитные свойства. С другой стороны, хотя эти грибы способны развиваться сапротрофно, очень часто они обнаруживаются как антагонисты других грибов, в том числе как антагонисты р. *Cladosporium* (Barbosa et al., 2001). Таким образом, возможно, что выявление видов р. *Trichoderma* вместе с прочими эпифитными грибами носит вторичный характер.

### АДГЕЗИЯ К ПОВЕРХНОСТИ ЛИСТА

Биологический цикл грибов, как правило, составляет последовательность стадий развития от споры до споры. Что касается эпифитных грибов, спора должна достигнуть субстрата – поверхности растения – и прорасти, далее следует стадия питания и роста и, наконец, формирование новых спор. Несмотря на кажущуюся простоту такого цикла, даже применительно к хорошо изученным группам грибов возникает ряд сложных и неоднозначных вопросов. Что же касается эпифитных грибов, то на настоящий момент исследований их биологического цикла не проводилось, хотя определенные представления о процессе имеются.

Начнем с момента попадания споры гриба на субстрат – лист. Грибы способны производить огромное количество инокулюма, который распространяется с ветром, водой или насекомыми, но лишь малая его часть достигает нужного растения. Даже после того, как инокулюм достигнет поверхности листа или стебля, для спор существует риск быть удаленными с этой поверхности дождем или ветром, поэтому прежде, чем проникнуть в растение, спора должна прикрепиться. Прикрепление происходит за счет адгезии спор, при помощи специальных веществ, различных по составу. Адгезия спор к поверхности распространена во всех таксономических классах грибов, и особенно важную роль она выполняет у фитопатогенных грибов (Kuo, Hoch, 1996; Stanley et al., 2002), которым и посвящена значительная часть работ по адгезии спор. К сожалению, работ по специфике адгезии именно эпифитных грибов на настоящее время нет, поэтому далее мы кратко очертим некоторые особенности адгезии на примере фитопатогенных грибов как наиболее близкой и хорошо изученной экологической группы.

Споры грибов на своей поверхности часто имеют слизистые вещества или выделяют их при намокании. Эти вещества представлены смесью нерастворимых полисахаридов, гликопротеидов, липидов, фибриллярных компонентов, которые при увлажнении становятся липкими, что способствует адгезии на поверхности растения-хозяина. Для обозначения этих веществ разные авторы ис-

пользуют такие слова, как “mucilage” (слизь) и “glue” (клей), не оговаривая особенности данных терминов, тем более что во многих случаях провести границу между этими понятиями довольно сложно. Эти клейкие вещества приклеивают споры к поверхности листа, что предотвращает их смывание. Не все споры способны мгновенно прикрепиться, многие синтезируют клейкие вещества только после попадания на поверхность листа или после иного сигнала (Agrios, 2005).

Один и тот же организм может быть способен к адгезии в разные периоды своего жизненного цикла, а разные стадии могут иметь разные механизмы адгезии. Важно отметить, что клей лишь один из компонентов внеклеточного матрикса многих спор, а прикрепление лишь одна из функций этого матрикса (Epstein, Nicholson, 2016). В целом спора может прикрепляться к поверхности неспецифично при помощи различного состава клеев, либо специфично посредством рецепторов к поверхности или специальных взаимодействий с поверхностью растения-хозяина.

Как было сказано выше, поверхность органов растения покрыта гидрофобными кутикулой и воском, поэтому грибы чаще приспособлены к прикреплению на гидрофобные поверхности. Несмотря на это, часть грибов изменяет поверхность листа, выделяя кутиназы и неспецифические эстеразы, благодаря действию которых поверхность становится более гидрофильной, и в силу вступают ионные взаимодействия (Epstein, Nicholson, 1997).

Что касается механизма действия клея, видимо, многие клеи выделяются в жидкую среду на поверхность, там они полимеризуются и вытесняют воду, становясь нерастворимым материалом. Помимо собственно клеящих компонентов, в состав клея могут входить регулирующие соединения. Среди веществ, которые контролируют процесс полимеризации можно выделить пероксидазы и транслугтаминазы, которые, в свою очередь, могут зависеть от ионов  $Ca^{2+}$  (Epstein, Nicholson, 1997).

Можно выделить два признака, по которым различают грибные клеи, это состав приклеивающих веществ и необходимые для приклеивания условия. Преимущественно клеи представляют собой нерастворимые гликопротеины (Tucker, Talbot, 2001). Об этом говорит большое число косвенных методов (взаимодействие с антителами, лектинами, блокирование специфических метаболических путей и др.) (Epstein, Nicholson, 2016). Также в клеточной стенке спор находится множество белков, отличных от гликопротеинов, но способных участвовать в адгезии и узнавании поверхности. Наиболее интересные – низкомолекулярные белки гидрофобины, которые тоже претендуют на компонент адгезивного клея у не-

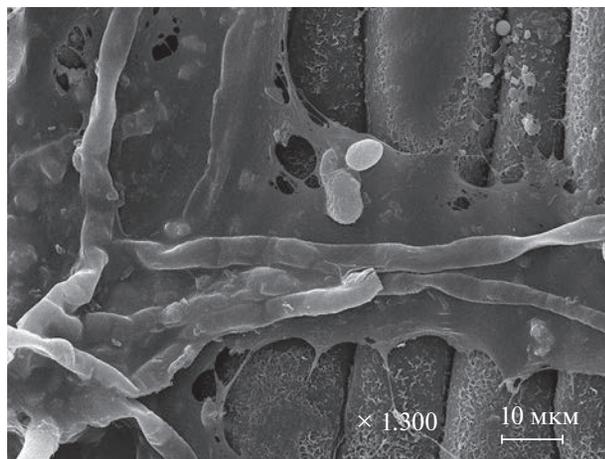


Рис. 3. Мицелий и дрожжевые клетки на поверхности листа *Dactylis glomerata* L., сканирующая электронная микроскопия.

которого количества грибов. Однако, например, для *Magnaporthe oryzae* В.С. Couch, вызывающего увядание риса, показано, что споры, выделяющие гидрофобины, прикрепляются так же успешно, как и мутанты, не синтезирующие эти соединения (Epstein, Nicholson, 1997). Гликозилфосфатидилинозитол-зависимые белки клеточной стенки (glycosylphosphatidylinositol cell-wall protein, GPI-CWP), участвующие в приклеивании, являются еще одним примером протеинов, опосредующих адгезию у грибов. В этом случае, видимо, запускается сигнальный каскад при контакте с поверхностью, что оказывается необходимым для адгезии пропалулы (Epstein, Nicholson, 1997).

По способу прикрепления к поверхности растения можно выделить две основные группы. Первая группа грибов имеет уже готовые соединения, которые после необходимого стимула тут же экскретируются и полимеризуются, приклеивая пропалулу к поверхности листа растения-хозяина, причем иногда довольно специфично. Например, подобная картина наблюдается у *Venturia inaequalis* (Cooke) G. Winter (Braun, Howard, 1994; Schumacher et al., 2008) и у *Magnaporthe grisea* (T.T. Hebert) M.E. Barr (Hamer et al., 1988; Tucker, Talbot, 2001). Вторая группа способна к адгезии к различным поверхностям, включая синтетические (стекло, полистерол), однако в этом случае необходимо время и энергетические затраты для синтеза клея, уже после касания с поверхностью. Здесь можно привести в пример возбудителя южной болезни листа кукурузы *Cochliobolus heterotrophus* (Drechsler) Drechsler и *Nectria haematococca* Berk. et Broome, споры которых способны прикрепляться практически к любым поверхностям, но только по прошествии достаточного времени контакта (Kwon, Epstein, 1993; Braun, Howard, 1994).

## РАЗВИТИЕ НА ПОВЕРХНОСТИ ЛИСТА

В тропических условиях эпифиты способны формировать настоящие биопленки (Andrews, Harris, 2000), но в отсутствие высокой влажности воздуха, по всей видимости, эпифитные грибы живут в виде микроскопических колоний, зачастую приуроченных к различным углублениям на поверхности листьев (Sivakumar et al., 2020). Тем не менее, несмотря на меньший масштаб, не достигающий формата настоящей биопленки, в комплексе с мицелиальными грибами происходит развитие и дрожжей, и бактерий, формируя тем самым своеобразное микросообщество (рис. 3). Для подобных скоплений было предложено использовать термин “агрегат” (“aggregate”); предполагается, что аналогично с биопленками способ роста в агрегатах (особенно при наличии слизистого матрикса) может способствовать защите отдельных клеток от высыхания (Andrews, Harris, 2000).

Предполагается, что в таких условиях проявляется так называемое чувство кворума, которое способствует совместной приспособленности эпифитных организмов (Andrews, Harris, 2000). “Чувство кворума” (“quorum sensing”) как термин было введено в 1994 г. (Fuqua et al., 1994), а как явление было описано еще раньше (Nealson et al., 1970) и заключается в способности бактерий обнаруживать плотность популяции клеток и реагировать на нее посредством изменения экспрессии ряда генов. В более широком значении чувство кворума – это механизм, основанный на плотности микробных клеток, который регулирует жизнедеятельность клеток, включая производство и секрецию факторов вирулентности, развитие защитных мембран или биопленок, темпы роста, морфологию, подвижность, споруляцию и пр. (Bacon, White, 2016). В то время как первые исследования были посвящены исключительно прокариотам, в настоящее время данное явление известно также и для многих грибов (Bacon, White, 2016; Mehmood et al., 2019). При развитии эпифитного агрегата, состоящего из комплекса разных организмов, чувство кворума позволяет регулировать сложные физиологические функции и обуславливать развитие симбиотических или паразитических отношений (Bacon, White, 2016). Важным составляющим чувства кворума в данном случае является “сигналинг” или “сигналирование” (“signaling”), который может происходить и между разными видами, и сейчас имеется ряд публикаций, где указываются вещества, которые могут служить сигнальными молекулами для грибов, особенно в случае дрожжевого роста (Albuquerque, Casadevall, 2012; Bacon, White, 2016). Любопытно, что сигнальные вещества в одних случаях могут обеспечивать чувство кворума в сообществе для одних видов, но одновременно по-

давлиять его для других видов. Например, эффектом подавления чувства кворума обладают пенициллиновые кислоты и патулин, выделяемые грибами р. *Penicillium*, и фузаровые кислоты, выделяемые грибами р. *Fusarium*. Фумонизин, выделяемый *Fusarium verticillioides* (Sacc.) Nirenberg, может как являться сигнальной молекулой, так и подавлять чувство кворума. Некоторые растения так же, как и микроорганизмы, способны выделять вещества, подавляющие чувство кворума или способствующие ему (Vacon, White, 2016).

Принципиальным вопросом развития грибов на листе растения будет источник питательных веществ. Здесь существуют два возможных варианта, не являющихся взаимоисключающими: грибы могут использовать выделения самого растения (см., напр., Sivakumar et al., 2020) или же частицы пыли, попадающие на растения. Второй вариант особенно вероятен при выраженном сложном рельефе поверхности и существовании углублений и волосков, способствующих задержке пыли и одновременно обеспечивающих микроокружения с повышенной влажностью, что также очень важно для развития микроорганизмов. Обе возможности вполне правдоподобны, и, вероятнее всего, оба варианта в дальнейшем будут подтверждены. Также необходимо добавить, что дополнительным источником могут служить выделения насекомых, что при массовом их развитии как раз может и привести к соответствующему массовому развитию грибов, формируя уже упомянутую выше чернь листьев (Chomnunti et al., 2014).

Хотя эпифиты развиваются преимущественно в виде микроколоний и вполне могут рассматриваться как комменсалы, тем не менее их развитие способно менять структуру поверхности листа (Epstein, Nicholson, 1997). Кроме того, эпифиты оказывают воздействие и на метаболизм растений, изменяя ферментативную активность (Goswami et al., 2019; Mitra et al., 2019) и выделение биогенных летучих органических соединений растением (Saunier et al., 2020). Но данное направление исследований сейчас находится только на начальном этапе, и здесь, вероятно, еще предстоит узнать много нового о взаимодействии растения и эпифитов.

Также остается открытым вопрос о формировании структур спороношения грибов филлопланы. Можно предположить, что в некоторых случаях происходит микроциклическое развитие грибов прямо на поверхности листьев, тем более что для многих видов грибов показана способность к так называемому “репетивному” прорастанию конидий, когда конидия формирует не вегетативный мицелий, а сразу конидиеносец со спорами. Также возможна и ситуация, когда развитие продолжается на отмерших листьях, и

именно на растительных остатках происходит завершение цикла. Тем не менее, как уже было сказано, изучением биологического цикла эпифитных грибов “от споры до споры” на настоящий момент практически не занимались.

## СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА

Сообщество, которое присутствует на листе того или иного растения, не является постоянным, и можно наблюдать сукцессию и динамику эпифитных организмов в течение сезона. В целом исследователи обычно отмечают, что пик численности эпифитных организмов отмечается осенью (в теплых регионах – и зимой), а самые низкие значения – летом (Cabral, 1985; Osono, Moriguchi, 2005; Glushakova, Chernov, 2007, 2010). Хотя, например, при изучении филлопланы *Camellia japonica* L. наибольшее число выделяемых грибов наблюдалось в мае (Osono, 2008), а при изучении эпифитных грибов филлопланы эвкалиптов Гонконга пик численности наблюдался в середине лета (Lee, Hyde, 2002). Так что особенности вида растения и климатические условия в месте его произрастания, несомненно, также имеют значение (Osono, 2008). Более подробно этот вопрос изучен для эпифитных дрожжей, и в зависимости от характерной сезонной динамики Глушаковой и Черновым было предложено выделять три группы растений (Glushakova, Chernov, 2007).

Первая группа показывает рост численности в течение вегетационного сезона с пиком ранней зимой и спадом к весне. Такой характер изменений был отмечен для эпифитов гигрофитных и мезофитных растений, листья которых остаются зелеными в течение зимы. Авторы связывают это с тем, что весной появляются новые листья с толстой кутикулой и малым количеством питательных экссудатов на их поверхности, затем к осени листья стареют, и кутикула становится менее целостной. Это приводит к повышению количества доступных для дрожжей сахаров, и их количество резко возрастает, но затем, по мере истощения питательных компонентов, к весне их количество снова снижается. Вторая группа характеризуется отсутствием значимых различий в численности дрожжей в течение года, что отмечено для филлопланы ксерофитных вечнозеленых трав. Это может быть связано с особенностями строения кутикулы таких ксерофитных растений. Наконец, однолетние и эфемерные растения, листья которых завершали свой цикл развития до наступления зимы, формируют третью группу. Для них характерно резкое повышение числа дрожжей в филлоплане в конце вегетации. В этом случае в конце вегетативного периода листья уже подлежат разложению, что сопровождается увеличением числа дрожжей (Glushakova, Chernov, 2007).

Что касается видового состава, то он часто остается постоянным на протяжении всего периода исследований, хотя относительная представленность различных групп может меняться. В целом, на молодых листьях бактерии являются доминирующей группой, однако по мере роста и старения листа главными доминантами становятся сначала дрожжи, а потом и мицелиальные грибы (Kirschner, 2015). Показатели видового разнообразия, а именно индекс Шеннона, указывают на постепенное увеличение разнообразия грибов с пиком в осенний период (Glushakova, Chernov, 2010). Также, помимо разнообразия грибного сообщества, к концу сезона обычно растет и его выровненность, т.е. растет не просто количество редко встречаемых видов, а усложняется структура сообщества с увеличением числа таксонов со сравнимой представленностью (Gobbi et al., 2020). Отдельные таксоны грибов при этом могут иметь собственную динамику встречаемости, например, р. *Alternaria* показывал пик развития в середине сезона (Jumpponen, Jones, 2010), а для *Aureobasidium pullulans* максимум был отмечен в августе (Osono, 2008).

Помимо сезонных изменений, ряд авторов уделяли внимание возрасту листа и его влиянию на состав эпифитной микобиоты. У некоторых грибов наблюдалась зависимость от возраста листа, например, частота встречаемости *Pestalotiopsis* sp. и *Trichoderma viride* Pers. была выше на молодых листьях (Osono, Mori, 2005). Зависимость от возраста листьев также показал *Cladosporium cladosporioides* — чем старше был лист, тем выше была частота встречаемости (Osono, 2008). Такой гриб, как *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl., показал минимальную зависимость от сезонных изменений, однако его встречаемость на старых листьях была значительно выше, чем на молодых (Sabral, 1985). В целом, наибольшее разнообразие наблюдается на зрелых листьях, по сравнению с молодыми и стареющими листьями (Osono, 2006; Mulka et al., 2019).

### БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ ЭПИФИТНЫХ ГРИБОВ

В связи с тем, что филлоплана является экстремальным местообитанием, она является средой, имеющей высокий потенциал для поиска продуцентов веществ, полезных в биотехнологии, а также биологических агентов контроля других, патогенных организмов (Kirschner, 2015), что в настоящее время уже подтверждено для эпифитных бактерий (Helfrich et al., 2018). Обитатели филлосферы могут иметь потенциал в производстве веществ, стимулирующих рост растений, включая растительные гормоны, ингибирующих рост патогенов или индуцирующих иммунитет растения-хозяина, а также имеющих полезные

свойства, для применения в медицине и косметологии (Sivakumar et al., 2020).

Как было сказано выше, эпифитные грибы способны влиять на состояние листа, на котором они развиваются. Более того, показано, что они могут индуцировать его устойчивость к другим, уже патогенным организмам. Например, показано, что присутствие в филлоплане *Ipomoea cairica* (Convolvulaceae) непатогенных изолятов *Fusarium oxysporum* и *F. fujikuroi* приводит к повышению продукции салициловой и жасминовой кислот, являющихся важными сигнальными молекулами, опосредующими экспрессию многих генов устойчивости, в том числе PR-генов, кодирующих PR-белки (pathogenesis-related proteins), предназначенные для борьбы с инфекцией (Xu et al., 2020). Для многих эпифитных грибов показана способность синтезировать растительные гормоны. Такие аскомицетные дрожжи, как *Debaryomyces hansenii* и *Metschnikowia pulcherrima*, а также базидиальные дрожжи *Cystofilobasidium capitatum*, *Rhodotorula mucilaginosa* и другие, способны производить индол-3-уксусную кислоту (Kemler et al., 2017), некоторые штаммы *Sporobolomyces roseus* продуцируют фитогормон зеатин (Streletskii et al., 2019), а также многие изоляты способны к продукции ауксинов (Pirog et al., 2018).

Многие культуры грибов, выделенных с филлопланы, проявляют антагонистические свойства по отношению к возбудителям болезней растений (Kharwar et al., 2010; Берестецкий и др., 2014). Например, представители базидиальных дрожжей, *Pseudozyma flocculosa* и *P. aphidis*, подавляют развитие мучнисторосяных грибов, а *P. churashimaensis* подавляет развитие патогенной бактерии *Xanthomonas* sp. (Kitamoto, 2019). При изучении комплексов эпифитных дрожжей, выделяемых с поверхности различных растений, всегда обнаруживается хотя бы несколько изолятов, обладающих антагонистической активностью против патогенов соответствующего вида растения (Indratmi, 2018; Muhibuddin et al., 2018; Into et al., 2020). Для одного из наиболее часто встречаемых в филлоплане грибов, *Aureobasidium* spp., включая *A. pullulans*, была показана способность подавлять развитие гриба *Aspergillus flavus* (Sukmawati et al., 2020). Такой типичный представитель филлопланы, как *Cladosporium cladosporioides*, а также и некоторые другие эпифитные грибы, выделенные с поверхности листьев риса, способны подавлять рост целого ряда фитопатогенных грибов, поражающих рис (Mardani, Hadiwiyono, 2018; Chaibub et al., 2020). Штаммы *Trichoderma hamatum* и *Aspergillus* sp., изолированные с листьев *Stevia rebaudiana*, которая является натуральным низкокалорийным подсластителем, отлично проявили себя против гриба *Rhizoctonia solani*, часто поражающего это растение (Chauhan, Gautam, 2019). Среди эпифитов, выделенных с листьев *Rauwolfia serpentina*,

был выявлен штамм *Trichoderma harzianum*, обладающий антагонистическим действием по отношению к патогену данного кустарника (Thakur, Harsh, 2014). Способность к защите растения от болезни обнаруживается и у представителей *Epicoccum* sp. (Wittig et al., 1997; Waill, Ghoson, 2018). Что важно с точки зрения перспектив, среди изолятов эпифитных грибов часто можно выявить штаммы, обладающие антагонистической активностью по отношению и к патогенам других растений, и к патогенам человека (Берестецкий и др., 2014; Shara et al., 2023).

Какие именно вещества могут обеспечивать антагонистическую активность различных эпифитов, практически неизвестно. Хотя имеются отдельные публикации, где описывается антимикробное действие различных соединений, полученных из культур эпифитных грибов, при более внимательном изучении материалов исследования часто оказывается, что работа проводилась не с эпифитами *sensu stricto* (Zhu et al., 2011; González-Montiel et al., 2020). Достаточно подробные исследования ведутся по эпифитам риса, и здесь действительно не только показан антагонизм эпифитов по отношению к патогенам, но и выявляется возможный спектр химических соединений, ответственных за подобное действие. Но на настоящий момент имеются данные преимущественно по литическим ферментам (протеазы, хитиназы и пр.), которые могут подавлять рост фитопатогенных грибов и бактерий (Chaibub et al., 2020; Into et al., 2020). Так что в этой области сейчас идет процесс накопления первичных данных, и, вероятно, в будущем можно ожидать описания новых соединений.

Что касается грибных ферментов, то они в целом имеют широкое применение в самых разных областях человеческой деятельности, так что работы по ферментативному комплексу различных грибов ведутся независимо от нацеленности на антифунгальный эффект. И исследования эпифитных грибов здесь тоже довольно перспективны. Например, для ряда дрожжей было показано наличие высокой продукции белков, разлагающих различные виды сахаров, что также может являться мишенью для биотехнологического производства (Samargo et al., 2018). Эпифитные дрожжи *Pseudozyma antarctica* показали способность к продукции большого количества липаз (Kitamoto, 2019).

Еще одна группа перспективных соединений — это биосурфактанты, поверхностно активные вещества биогенного происхождения, обладающие способностью влиять на поверхностное натяжение на разделе термодинамических фаз. Эти соединения нашли свое применение, например, в производстве моющих средств, косметики, а также в ряде промышленных отраслей и здравоохра-

нении. Вещества данной группы, а именно маннозилэритрит-липиды, описаны для ряда эпифитных дрожжей р. *Pseudozyma*, а продукт *P. tsukubaensis* даже был коммерциализирован с целью производства косметических средств (Kitamoto, 2019).

Таким образом, спектр веществ, производимых эпифитными грибами, изучен весьма слабо, но даже предварительные данные показывают высокий потенциал данной группы.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итоги — филлоплана растений представляет своеобразную экологическую нишу, активно осваиваемую различными мицелиальными и дрожжевыми грибами разных таксономических групп. Среди грибов, которые можно выявить на поверхности растений, имеются сапротрофные виды, которые способны развиваться в подобных сложных условиях среды — высокой инсоляции, низкой влажности и нехватке питательных веществ. Мы предлагаем использовать термин “эпифитные грибы” именно для этой своеобразной экологической группы, важность которой в настоящее время уже общепризнана. Эти эпифитные грибы могут играть важную роль в жизни растения-хозяина, влияя на его метаболизм и проявляя антагонистические действия по отношению к грибам паразитическим. Кроме того, эпифитные грибы, скорее всего, являются важным начальным этапом последующего разложения листового опада, участвуя в цикле круговорота веществ. С практической точки зрения грибы, обитающие в филлоплане и подвергающиеся комплексу стрессорирующих факторов, могут являться потенциальным источником важных биологических веществ, тем самым имея значительный потенциал для биотехнологии.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках темы государственного задания МГУ № 121032300081-7. В качестве иллюстраций использованы фотографии из личного архива авторов; фотографии со сканирующего электронного микроскопа выполнены в лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Багирова С.Ф., Джавахия В.Г., Дьяков Ю.Т., Озерецковская О.Л., Проворов Н.А. и др., 2012. Фундаментальная фитопатология. М.: КРАСАНД. 508 с.
- Берестецкий А.О., Гасич Е.Л., Полуэктова Е.В., Николаева Е.В., Сокорнова С.В., Хлопунова Л.Б., 2014. Биологическая активность грибов филлосферы сорных и дикорастущих травянистых растений // Микробиология. Т. 83. № 5. С. 534–542. <https://doi.org/10.7868/S002636561405005X>
- Благовещенская Е.Ю., 2015. Методы выявления грибов филлопланы // Мат-лы VII Всеросс. микологической шк.-конф. с междунар. участием “Биотические связи грибов: мосты между царствами”. Сб. докл. и тез. М.: МГУ. С. 5–9.
- Благовещенская Е.Ю., 2017. Влияние повторностей разных типов на выявление эпифитных микромицетов // Современная микология в России. Т. 6. М.: Национальная академия микологии. С. 361–363.
- Возняковская Ю.М., 1969. Микрофлора растений и урожай. Л.: Колос. 240 с.
- Воронин Л.В., 2010. Грибы филлопланы *Nuphar lutea* (L.) Smith в малых реках бассейна рыбинского водохранилища // Ярославский пед. вестн. Т. 3. С. 91–95.
- Глазунова Н.Н., Романенко Е.С., Шипуля А.Н., 2011. Видовой состав микромицетов наземной части растений озимой пшеницы в разные фазы ее онтогенеза на Ставрополье // Науч. журн. КубГАУ. № 68. С. 1–13.
- Ерина Н.В., Контева Т.С., 2015а. Видовой состав эпифитной микрофлоры некоторых растений семейства Grossulariaceae и различные типы их взаимодействий // Науч. журн. КубГАУ. № 114. С. 1–9.
- Ерина Н.В., Контева Т.С., 2015б. Микробные сообщества некоторых растений семейства Grossulariaceae // Науч. журн. КубГАУ. № 110. С. 1–12.
- Лотова Л.И., 2001. Ботаника. Морфология и анатомия высших растений. М.: УРСС. 528 с.
- Abdel-Hafez S.I.I., 1984. Rhizosphere and phyllosphere fungi of four fern plants growing in Saudi Arabia // Mycopathologia. V. 85. № 1–2. P. 45–52. <https://doi.org/10.1007/BF00436701>
- Agrios G.N., 2005. Plant Pathology. 5th eds. Amsterdam: Elsevier Academic Press. 952 p.
- Albuquerque P., Casadevall A., 2012. Quorum sensing in fungi – a review // Med. Mycol. V. 50. P. 337–345. <https://doi.org/10.3109/13693786.2011.652201>
- Andrews J.H., Harris R.F., 2000. The ecology and biogeography of microorganisms on plant surfaces // Annu. Rev. Phytopathol. V. 38. P. 145–180. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.38.1.145>
- Bacon C.W., White J.F., 2016. Functions, mechanisms and regulation of endophytic and epiphytic microbial communities of plants // Symbiosis. V. 68. № 1–3. P. 87–98. <https://doi.org/10.1007/s13199-015-0350-2>
- Barbosa M.A.G., Rehn K.G., Menezes M., Mariano R.L.R., 2001. Antagonism of *Trichoderma* species on *Cladosporium herbarum* and their enzymatic characterization // Braz. J. Microbiol. V. 32. P. 98–104. <https://doi.org/10.1590/S1517-83822001000200005>
- Barthlott W., Neinhuis C., Cutler D., Ditsch F., Meusel I. et al., 1998. Classification and terminology of plant epicuticular waxes // Bot. J. Linn. Soc. V. 126. P. 237–260. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1998.tb02529.x>
- Benítez T., Villa T.G., García Acha I., 1976. Some chemical and structural features of the conidial wall of *Trichoderma viride* // Can. J. Microbiol. V. 22. P. 318–321. <https://doi.org/10.1139/m76-046>
- Bills G.F., Polishook J.D., 1991. Microfungi from *Carpinus caroliniana* // Can. J. Bot. V. 69. P. 1477–1482. <https://doi.org/10.1139/b91-191>
- Blackwell M., 2011. The Fungi: 1, 2, 3... 5.1 million species? // Am. J. Bot. V. 98. № 3. P. 426–438. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000298>
- Bopaih B.M., Wani S.P., Rai P.V., 1978. Phyllosphere microflora of some common plants // Mysore J. Agric. Sci. V. 12. P. 398–403.
- Braun E.J., Howard R.J., 1994. Adhesion of fungal spores and germlings to host plant surfaces // Protoplasma. V. 181. P. 202–212. <https://doi.org/10.1007/BF01666396>
- Burton Z., Bhushan B., 2006. Surface characterization and adhesion and friction properties of hydrophobic leaf surfaces // Ultramicroscopy. V. 106. P. 709–719. <https://doi.org/10.1016/j.ultramic.2005.10.007>
- Cabral D., 1985. Phyllosphere of *Eucalyptus viminalis*: Dynamics of fungal populations // Trans. Br. Mycol. Soc. V. 85. P. 501–511. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(85\)80047-4](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(85)80047-4)
- Camargo J.Z., Nascimento V.M., Stefanello I., Andrade Silva C.A., de, Gonçalves F.A. et al., 2018. Biochemical evaluation, molecular characterization and identification of novel yeast strains isolated from Brazilian savannah fruits, chicken litter and a sugar and alcohol mill with biotechnological potential for biofuel and food industries // Biocatal. Agric. Biotechnol. V. 16. P. 390–399. <https://doi.org/10.1016/j.cbac.2018.09.006>
- Castro J., Costa D., Tavares R.M., Baptista P., Lino-Neto T., 2022. Olive fungal epiphytic communities are affected by their maturation stage // Microorganisms. V. 10. Art. 376. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10020376>
- Chaibub A.A., Sousa T.P., de, Araújo L.G., de, Filippi M.C.C., de, 2020. Molecular and morphological characterization of rice phylloplane fungi and determination of the antagonistic activity against rice pathogens // Microbiol. Res. V. 231. Art. 126353. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2019.126353>
- Chauhan R., Gautam S.S., 2019. Potential antagonistic phylloplane fungi from *Stevia rebaudiana* Bert. as biocontrol of aerial blight disease caused by *Rhizoctonia solani* // Indian Phytopathol. V. 72. № 1. P. 177–180. <https://doi.org/10.1007/s42360-019-00116-x>
- Chomnunti P., Hongsanan S., Aguirre-Hudson B. et al., 2014. The sooty moulds // Fungal Divers. V. 66. P. 1–36. <https://doi.org/10.1007/s13225-014-0278-5>
- Copeland J.K., Yuan L., Layeghifard M., Wang P.W., Guttman D.S., 2015. Seasonal community succession of the phyllosphere microbiome // Mol. Plant Microbe Interact. V. 28. № 3. P. 274–285. <https://doi.org/10.1094/MPMI-10-14-0331-FI>
- Dabrowska A., 2012. Morpho-anatomical structure of the leaves of *Festuca trachyphylla* (Hack.) Krajina in the ecolog-

- ical aspect // *Modern Phytomorphol.* V. 1. P. 19–22.  
<https://doi.org/10.5281/zenodo.162713>
- Dickinson C.H., 1973. Effects of ethirimol and zineb on phylloplane microflora of barley // *Trans. Br. Mycol. Soc.* V. 60. P. 423–431.  
[https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(73\)80027-0](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(73)80027-0)
- Dickinson C.H., Watson J., Wallace B., 1974. An impression method for examining epiphytic micro-organisms and its application to phylloplane studies // *Trans. Br. Mycol. Soc.* V. 63. P. 616–619.  
[https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(74\)80118-X](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(74)80118-X)
- Dickison W.C., 2000. *Integrative Plant Anatomy*. San Diego: Academic Press. 533 p.
- Diem H.G., 1974. Micro-organisms of the leaf surface: Estimation of the mycoflora of the barley phyllosphere // *Microbiology.* V. 80. P. 77–83.  
<https://doi.org/10.1099/00221287-80-1-77>
- Dixon A.F.G., 1971. The role of aphids in wood formation. II. The effect of the lime aphid, *Eucallipterus tiliae* L. (Aphididae), on the growth of lime, *Tilia x vulgaris* Hayne // *J. Appl. Ecol.* V. 8. P. 393–399.  
<https://doi.org/10.2307/2402878>
- Dong C., Wang L., Li Q., Shang Q., 2021. Epiphytic and endophytic fungal communities of tomato plants // *Hortic. Plant J.* V. 7. № 1. P. 38–48.  
<https://doi.org/10.1016/j.hpj.2020.09.002>
- Duarte L.L., Santos F.M.C., Barreto R.W., 2016. Mycobiota of the weed *Conyza canadensis* (Asteraceae) in Brazil // *Fungal Biol.* V. 120. P. 1118–1134.  
<https://doi.org/10.1016/j.funbio.2016.05.015>
- Epstein L., Nicholson R.L., 1997. Adhesion of spores and hyphae to plant surfaces // *Plant Relationships. The Mycota.* V. 5 / Eds Carroll G.C., Tudzynski P. Berlin; Heidelberg: Springer. P. 11–25.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-10370-8\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-662-10370-8_2)
- Epstein L., Nicholson R., 2016. Adhesion and adhesives of fungi and oomycetes // *Biological Adhesives* / Eds Smith A.M., Callow J.A. Berlin; Heidelberg: Springer. P. 25–55.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-540-31049-5\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-540-31049-5_3)
- Falconi C.J., Mendgen K., 1994. Epiphytic fungi on apple leaves and their value for control of the postharvest pathogens *Botrytis cinerea*, *Monilinia fructigena* and *Penicillium expansum* // *J. Plant Dis. Prot.* V. 101. P. 38–47.
- Fernández V., Guzmán-Delgado P., Graça J., Santos S., Gil L., 2016. Cuticle structure in relation to chemical composition: Re-assessing the prevailing model // *Front. Plant Sci.* V. 7. Art. 427.  
<https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00427>
- Fiss M., Kucheryava N., Schönherr J., Kollar A., Arnold G., Auling G., 2000. Isolation and characterization of epiphytic fungi from the phyllosphere of apple as potential biocontrol agents against apple scab (*Venturia inaequalis*) // *J. Plant Dis. Prot.* V. 107. № 1. P. 1–11.
- Fuqua W.C., Winans S.C., Greenberg E.P., 1994. Quorum sensing in bacteria: The LuxR-LuxI family of cell density-responsive transcriptional regulators // *J. Bacteriol.* V. 176. P. 269–275.  
<https://doi.org/10.1128/jb.176.2.269-275.1994>
- Glenn D.M., Bassett C., Dowd S.E., 2015. Effect of pest management system on ‘Empire’ apple leaf phyllosphere populations // *Sci. Hortic.* V. 183. P. 58–65.  
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.12.009>
- Glushakova A.M., Chernov I.Y., 2007. Seasonal dynamic of the numbers of epiphytic yeasts // *Microbiology.* V. 76. № 5. P. 590–595.  
<https://doi.org/10.1134/S0026261707050128>
- Glushakova A.M., Chernov I.Y., 2010. Seasonal dynamics of the structure of epiphytic yeast communities // *Microbiology.* V. 79. № 6. P. 830–839.  
<https://doi.org/10.1134/S0026261710060160>
- Gobbi A., Kyrkou I., Filippi E., Ellegaard-Jensen L., Hansen L.H., 2020. Seasonal epiphytic microbial dynamics on grapevine leaves under biocontrol and copper fungicide treatments // *Sci. Rep.* V. 10. Art. 681.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-56741-z>
- González-Montiel G.A., Kaweesa E.N., Feau N., Hamelin R.C., Stone J.K., Loesgen S., 2020. Chemical, bioactivity, and biosynthetic screening of epiphytic fungus *Zasmidium pseudotsugae* // *Molecules.* V. 25. № 10. Art. 2358.  
<https://doi.org/10.3390/molecules25102358>
- Goswami S., Paul P.K., Sharma P.D., 2019. *Aspergillus niger*, a dominant phylloplane colonizer, influences the activity of defense enzymes in *Solanum lycopersicum* // *J. Plant Prot. Res.* V. 59. P. 512–518.  
<https://doi.org/10.24425/jppr.2019.131265>
- Hallett I.C., Boyd-Wilson K.S.H., Everett K.R., 2010. Microscope methods for observation of the phylloplane flora // *N. Z. Plant Prot.* V. 63. P. 15–23.  
<https://doi.org/10.30843/nzpp.2010.63.6608>
- Hamer J.E., Howard R.J., Chumley F.G., Valent B., 1988. A mechanism for surface attachment in spores of a plant pathogenic fungus // *Science.* V. 239. № 4837. P. 288–290.  
<https://doi.org/10.1126/science.239.4837.288>
- Hawksworth D.L., 2004. Fungal diversity and its implications for genetic resource collections // *Stud. Mycol.* V. 50. № 1. P. 9–18.
- Helfrich E.J.N., Vogel C.M., Ueoka R., Schäfer M., Ryffel F. et al., 2018. Bipartite interactions, antibiotic production and biosynthetic potential of the *Arabidopsis* leaf microbiome // *Nat. Microbiol.* V. 3. № 8. P. 909–919.  
<https://doi.org/10.1038/s41564-018-0200-0>
- Hongsanan S., Sánchez-Ramírez S., Crous P.W., Ariyawansa H.A., Zhao R.L., Hyde K.D., 2016. The evolution of fungal epiphytes // *Mycosphere.* V. 7. № 11. P. 1690–1712.  
<https://doi.org/10.5943/mycosphere/7/11/6>
- Hübers M., Bomfleur B., Krings M., Kerp H., 2011. An early carboniferous leaf-colonizing fungus // *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* V. 261. № 1. P. 77–82.  
<https://doi.org/10.1127/0077-7749/2011/0150>
- Indratni D., 2018. Biological control of chili anthracnose disease with *Rhodotorula* spp. // 4th International Conference on Food, Agriculture and Natural Resources (FANRes 2018). Atlantis Press. P. 112–116.  
<https://doi.org/10.2991/fanres-18.2018.22>
- Into P., Khunnamwong P., Jindamoragot S., Am-in S., Intanoo W., Limtong S., 2020. Yeast associated with rice phylloplane and their contribution to control of rice sheath blight disease // *Microorganisms.* V. 8. № 3. Art. 362.  
<https://doi.org/10.3390/microorganisms8030362>
- Janakiev T., Dimkić I., Unković N., Ljaljević Grbić M., Opsenica D. et al., 2019. Phyllosphere fungal communi-

- ties of plum and antifungal activity of indigenous phenazine-producing *Pseudomonas synxantha* against *Monilinia laxa* // Front. Microbiol. V. 10. Art. 2287. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02287>
- Jouraeva V.A., Johnson D.L., Hassett J.P., Nowak D.J., Shipunova N.A., Barbarossa D., 2006. Role of sooty mold fungi in accumulation of fine-particle-associated PAHs and metals on deciduous leaves // Environ. Res. V. 102. № 3. P. 272–282. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2006.06.004>
- Jumpponen A., Jones K.L., 2010. Seasonally dynamic fungal communities in the *Quercus macrocarpa* phyllosphere differ between urban and nonurban environments // New Phytol. V. 186. P. 496–513. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03197.x>
- Kemler M., Witfeld F., Begerow D., Yurkov A., 2017. Phylloplane yeasts in temperate climates // Yeasts in Natural Ecosystems: Diversity / Eds Buzzini P., Lachance M.A., Yurkov A. Cham: Springer. P. 171–197. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-62683-3\\_6](https://doi.org/10.1007/978-3-319-62683-3_6)
- Kharwar R.N., Gond S.K., Kumar A., Mishra A., 2010. A comparative study of endophytic and epiphytic fungal association with leaf of *Eucalyptus citriodora* Hook., and their antimicrobial activity // World J. Microbiol. Biotechnol. V. 26. P. 1941–1948. <https://doi.org/10.1007/s11274-010-0374-y>
- Kirschner R., 2015. Fungi on the leaf – a contribution towards a review of phyllosphere microbiology from the mycological perspective // Biodiversity and Ecology of Fungi, Lichens, and Mosses. Kerner von Marilaun Workshop 2015 in memory of Josef Poelt. Wien: Austrian Academy of Sciences Press. P. 433–448.
- Kiss L., Russell J.C., Szentiványi O., Xu X., Jeffries P., 2004. Biology and biocontrol potential of *Ampelomyces* mycoparasites, natural antagonists of powdery mildew fungi // Biocontrol Sci. Technol. V. 14. № 7. P. 635–651. <https://doi.org/10.1080/09583150410001683600>
- Kitamoto H., 2019. The phylloplane yeast *Pseudozyma*: A rich potential for biotechnology // FEMS Yeast Res. V. 19. № 5. Art. foz053. <https://doi.org/10.1093/femsyr/foz053>
- Kolyva F., Stratakis E., Rhizopoulou S., Chimona C., Fotakis C., 2012. Leaf surface characteristics and wetting in *Ceratonia siliqua* L. // Flora Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants. V. 207. P. 551–556. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2012.06.001>
- Kuo K., Hoch H.C., 1996. Germination of *Phyllosticta ampellicida* pycnidiospores: Prerequisite of adhesion to the substratum and the relationship of substratum wettability // Fungal Genet. Biol. V. 20. P. 18–29. <https://doi.org/10.1006/fgbi.1996.0005>
- Kwon Y.H., Epstein L., 1993. A 90-kDa glycoprotein associated with adhesion of *Nectria haematococca* macroconidia to substrata // Mol. Plant Microbe Interact. V. 6. № 4. P. 481–487.
- Lamb R.J., Brown J.F., 1970. Non-parasitic microflora on leaf surfaces of *Paspalum dilatatum*, *Salix babylonica* and *Eucalyptus stellulata* // Trans. Br. Mycol. Soc. V. 55. P. 383–390. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(70\)80059-6](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(70)80059-6)
- Last F.T., Deighton F.C., 1965. The non-parasitic microflora on the surfaces of living leaves // Trans. Br. Mycol. Soc. V. 48. P. 83–99. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(65\)80011-0](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(65)80011-0)
- Lazarević J., Menkis A., 2020. Fungal diversity in the phyllosphere of *Pinus heldreichii* H. Christ – an endemic and high-altitude pine of the Mediterranean Region // Diversity. V. 12. № 5. Art. 172. <https://doi.org/10.3390/d12050172>
- Lee O.H.K., Hyde K.D., 2002. Phylloplane fungi in Hong Kong mangroves: Evaluation of study methods // Mycologia. V. 94. № 4. P. 596–606.
- Legault D., Dessureault M., Laflamme G., 1989. Mycoflora of *Pinus banksiana* and *Pinus resinosa* needles. II. Epiphytic fungi // Can. J. Bot. V. 67. P. 2061–2065. <https://doi.org/10.1139/b89-260>
- Limtong S., Kaewwichian R., 2015. The diversity of culturable yeasts in the phylloplane of rice in Thailand // Ann. Microbiol. V. 65. P. 667–675. <https://doi.org/10.1007/s13213-014-0905-0>
- Limtong S., Nasanit R., 2017. Phylloplane yeasts in tropical climates // Yeasts in Natural Ecosystems: Diversity / Eds Buzzini P., Lachance M.A., Yurkov A. Cham: Springer. P. 199–223. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-62683-3\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-319-62683-3_7)
- Liu F., Zhang J., Zhang L., Diao M., Ling P., Wang F., 2021. Correlation between the synthesis of pullulan and melanin in *Aureobasidium pullulans* // Int. J. Biol. Macromol. V. 177. P. 252–260. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2021.02.108>
- Mardani A., Hadiwiyono, 2018. Antagonism of rice phylloplane fungi against *Cercospora oryzae* // IOP Conf. Ser. Earth Environ. Sci. V. 142. Art. 012064. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/142/1/012064>
- Mechaber W.L., Marshall D.B., Mechaber R.A., Jobe R.T., Chew F.S., 1996. Mapping leaf surface landscapes // Proc. Natl. Acad. Sci. V. 93. P. 4600–4603. <https://doi.org/10.1073/pnas.93.10.4600>
- Mehmood A., Liu G., Wang X., Meng G., Wang C., Liu Y., 2019. Fungal quorum-sensing molecules and inhibitors with potential antifungal activity: A review // Molecules. V. 24. № 10. Art. 1950. <https://doi.org/10.3390/molecules24101950>
- Mitra J., Sharma P.D., Paul P.K., 2019. Do phylloplane microfungi influence activity of Rubisco and Carbonic anhydrase? // S. Afr. J. Bot. V. 124. P. 118–126. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2019.04.033>
- Muhibuddin A., Fadhilah S., Sektiono A.W., Qomariyah U.K.N., Faizah M. et al., 2018. Yeast from epiphyte of avocados to control *Colletotrichum gloeosporioides* causing anthracnose disease // SAINTEKBU. V. 10. № 2. P. 52–60. <https://doi.org/10.32764/saintekbu.v10i2.208>
- Mukhtar I., Mushtaq S., Ali A., Khokhar I., 2010. Epiphytic and endophytic phyllosphere microflora of *Cassipoupa filiformis* L. and its hosts // Ecoprint: Int. J. Ecol. V. 17. P. 1–8. <https://doi.org/10.3126/eco.v17i0.4096>
- Mukhtar I., Mushtaq S., Ali A., Khokhar I., 2012. Phyllospheric microflora of *Cuscuta pedicillata* Ledeb and its host *Trifolium alexandrinum* L. // Sarhad J. Agric. V. 28. P. 437–441.
- Mulka N., Begum S.R., Surekha M., 2019. Succession of phylloplane mycoflora of transgenic bt cotton (JKCH

- 8836 BG II) // J. Pharmacogn. Phytochem. V. 8. P. 436–438.
- Nealson K.H., Platt T., Hastings J.W., 1970. Cellular control of the synthesis and activity of the bacterial luminescent system // J. Bacteriol. V. 104. P. 313–322. <https://doi.org/10.1128/jb.104.1.313-322.1970>
- Neinhuis C., Barthlott W., 1997. Characterization and distribution of water-repellent, self-cleaning plant surfaces // Ann. Bot. V. 79. P. 667–677. <https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0400>
- Nilsson R.H., Ryberg M., Kristiansson E., Abarenkov K., Larsson K.H., Kõljalg U., 2006. Taxonomic reliability of DNA sequences in public sequence databases: A fungal perspective // PloS One. V. 1. № 1. Art. e59. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000059>
- Norms R.F., Bukovac M.J., 1968. Structure of the pear leaf cuticle with special reference to cuticular penetration // Am. J. Bot. V. 55. P. 975–983. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1968.tb07457.x>
- Osono T., 2006. Role of phyllosphere fungi of forest trees in the development of decomposer fungal communities and decomposition processes of leaf litter // Can. J. Microbiol. V. 52. P. 701–716. <https://doi.org/10.1139/w06-023>
- Osono T., 2008. Endophytic and epiphytic phyllosphere fungi of *Camellia japonica*: Seasonal and leaf age-dependent variations // Mycologia. V. 100. P. 387–391. <https://doi.org/10.3852/07-110R1>
- Osono T., Mori A., 2005. Seasonal and leaf age-dependent changes in occurrence of phyllosphere fungi of giant dogwood // Mycoscience. V. 46. P. 273–279. <https://doi.org/10.1007/S10267-005-0246-8>
- Pajares-Murgó M., Garrido J.L., Perea A.J., López-García Á., Alcántara J.M., 2022. Biotic filters driving the differentiation of decomposer, epiphytic and pathogenic phyllosphere fungi across plant species // Oikos. V. 2023. № 5. Art. e09624. <https://doi.org/10.1111/oik.09624>
- Pennycook S.R., Newhook F.J., 1978. Spore fall as a quantitative method in phylloplane studies // Trans. Br. Mycol. Soc. V. 71. P. 453–456. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(78\)80072-2](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(78)80072-2)
- Pinokiyo A., Singh K.P., Singh J.S., 2006. Leaf-colonizing lichens: Their diversity, ecology and future prospects // Curr. Sci. V. 90. P. 509–518.
- Pirog T.P., Iutynska G.O., Leonova N.O., Beregova K.A., Shevchuk T.A., 2018. Microbial synthesis of phytohormones // Biotechnol. Acta. V. 11. № 1. P. 5–24.
- Plachecka A., 2005. Microscopical observations of *Sphaerellopsis filum*, a parasite of *Puccinia recondita* // Acta Agrobot. V. 58. № 1. P. 67–71. <https://doi.org/10.5586/aa.2005.010>
- Popp C., Burghardt M., Friedmann A., Riederer M., 2005. Characterization of hydrophilic and lipophilic pathways of *Hedera helix* L. cuticular membranes: Permeation of water and uncharged organic compounds // J. Exp. Bot. V. 56. P. 2797–2806. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri272>
- Ruscoe Q.W., 1971. Mycoflora of living and dead leaves of *Nothofagus truncata* // Trans. Br. Mycol. Soc. V. 56. P. 463–474. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(71\)80138-9](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(71)80138-9)
- Santamaría J., Bayman P., 2005. Fungal epiphytes and endophytes of coffee leaves (*Coffea arabica*) // Microb. Ecol. V. 50. P. 1–8. <https://doi.org/10.1007/s00248-004-0002-1>
- Saunier A., Mparamah P., Biasi C., Blande J.D., 2020. Microorganisms in the phylloplane modulate the BVOC emissions of *Brassica nigra* leaves // Plant Signal. Behav. V. 15. Art. 1728468. <https://doi.org/10.1080/15592324.2020.1728468>
- Schoch C.L., Seifert K.A., Huhndorf S., Robert V., Spouge J.L. et al., 2012. Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for Fungi // Proc. Natl. Acad. Sci. V. 109. № 16. P. 6241–6246. <https://doi.org/10.1073/pnas.1117018109>
- Schreiber L., Krimm U., Knoll D., 2008. Interactions between epiphytic microorganisms and leaf cuticles // Plant Surface Microbiology. Berlin; Heidelberg: Springer. P. 145–156. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-74051-3\\_9](https://doi.org/10.1007/978-3-540-74051-3_9)
- Schumacher C.F.A., Steiner U., Dehne H.W., Oerke E.C., 2008. Localized adhesion of nongerminated *Venturia inaequalis* conidia to leaves and artificial surfaces // Phytopathology. V. 98. P. 760–768. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-98-7-0760>
- Shara M., Basyuni M., Hasanuddin, 2023. Potential of phylloplane fungi from mangrove plant (*Rhizophora apiculata* Blume) as biological control agents against *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* in Banana plant (*Musa acuminata* L.) // Forests. V. 14. Art. 167. <https://doi.org/10.3390/f14020167>
- Sivakumar N., Sathishkumar R., Selvakumar G., Shyamkumar R., Arjunekumar K., 2020. Phyllospheric microbiomes: Diversity, ecological significance, and biotechnological applications // Plant Microbiomes for Sustainable Agriculture / Eds Yadav A., Singh J., Rastegari A., Yadav N. Cham: Springer. P. 113–172. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-38453-1\\_5](https://doi.org/10.1007/978-3-030-38453-1_5)
- Srisuk N., Nutaratat P., Surussawadee J., Limtong S., 2019. Yeast communities in sugarcane phylloplane // Microbiology. V. 88. P. 353–369. <https://doi.org/10.1134/S0026261719030135>
- Srivastava A.K., 1993. Evidence of fungal parasitism in the Glossopteris flora of India // Comptes Rendu XII ICC-P Buenos Aires. V. 2. P. 141–146.
- Stanley M.S., Callow M.E., Perry R., Alberte R.S., Smith R., Callow J.A., 2002. Inhibition of fungal spore adhesion by zosteric acid as the basis for a novel, nontoxic crop protection technology // Phytopathology. V. 92. P. 378–383. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.2002.92.4.378>
- Streletskii R.A., Kachalkin A.V., Glushakova A.M., Yurkov A.M., Demin V.V., 2019. Yeasts producing zeatin // PeerJ. V. 7. Art. e6474. <https://doi.org/10.7717/peerj.6474>
- Sukmawati D., Andrianto M.H., Arman Z., Ratnaningtyas N.I., Al Husna S.N. et al., 2020. Antagonistic activity of phylloplane yeasts from *Moringa oleifera* Lam. leaves against *Aspergillus flavus* UNJCC F-30 from chicken feed // Indian Phytopathol. V. 73. № 1. P. 79–88. <https://doi.org/10.1007/s42360-020-00194-2>

- Sukmawati D., Oetari A., Hendrayanti D., Atria M., Sjamsuridzal W.*, 2015. Identification of phylloplane yeasts from paper mulberry (*Broussonetia papyrifera* (L.) L'Hér. ex Vent.) in Java, Indonesia // *Malays. J. Microbiol.* V. 11. № 4. P. 324–340.  
<https://doi.org/10.21161/mjm.68114>
- Taylor T.N., Krings M., Taylor E.L.*, 2014. *Fossil Fungi*. San Diego: Academic Press. 398 p.  
<https://doi.org/10.1016/C2010-0-68335-0>
- Thakur S., Harsh N.S.K.*, 2014. Efficacy of volatile metabolites of phylloplane fungi of *Rauwolfia serpentina* against *Alternaria alternata* // *Curr. Res. Environ. Appl. Mycol.* V. 4. № 2. P. 152–156.  
<https://doi.org/10.5943/cream/4/2/2>
- Tomasi P., Dyer J.M., Jenks M.A., Abdel-Haleem H.*, 2018. Characterization of leaf cuticular wax classes and constituents in a spring *Camelina sativa* diversity panel // *Ind. Crops Prod.* V. 112. P. 247–251.  
<https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2017.11.054>
- Tucker S.L., Talbot N.J.*, 2001. Surface attachment and pre-penetration stage development by plant pathogenic fungi // *Ann. Rev. Phytopathol.* V. 39. P. 385–417.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.39.1.385>
- Waill A.E., Ghoson M.D.*, 2018. Where to find? A report for some terrestrial fungal isolates, and selected applications using fungal secondary metabolites // *Biomed. J. Sci. Tech. Res.* V. 4. № 4.  
<https://doi.org/10.26717/BJSTR.2018.04.001070>
- Wittig H.P.P., Johnson K.B., Pscheidt J.W.*, 1997. Effect of epiphytic fungi on brown rot blossom blight and latent infections in sweet cherry // *Plant Dis.* V. 81. № 4. P. 383–387.  
<https://doi.org/10.1094/PDIS.1997.81.4.383>
- Xu H., Zhu M., Li S., Ruan W., Xie C.*, 2020. Epiphytic fungi induced pathogen resistance of invasive plant *Ipomoea cairica* against *Colletotrichum gloeosporioides* // *PeerJ.* V. 8. Art. e8889.  
<https://doi.org/10.7717/peerj.8889>
- Yao H., Sun X., He C., Maitra P., Li X.C., Guo L.D.*, 2019. Phyllosphere epiphytic and endophytic fungal community and network structures differ in a tropical mangrove ecosystem // *Microbiome.* V. 7. № 1. P. 1–15.  
<https://doi.org/10.1186/s40168-019-0671-0>
- Yusifova A.A., Rzayeva A.A., Muradova S.M., Jabrailzadeh S.M., Ghahramanova F.X., Keyseruxskaya F.Sh.*, 2017. Diversity of micromycetes which found in phyllosphere and rhizosphere of leguminous plants // *J. Basic. Appl. Sci. Res.* V. 7. P. 13–17.
- Zhu F., Chen G., Chen X., Huang M., Wan X.*, 2011. Aspergicin, a new antibacterial alkaloid produced by mixed fermentation of two marine-derived mangrove epiphytic fungi // *Chem. Nat. Compd.* V. 47. P. 767–769.  
<https://doi.org/10.1007/s10600-011-0053-8>

## Phylloplane as fungi habitat

A. A. Tsarelunga<sup>a, \*</sup>, E. Yu. Blagoveschenskaya<sup>a, \*\*</sup>

<sup>a</sup>*Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty  
Leninskiye Gory, 1, bld. 12, Moscow, 119234 Russia*

<sup>\*</sup>*e-mail: alexcar333@mail.ru*

<sup>\*\*</sup>*e-mail: kathryn@yandex.ru*

As currently shown the phylloplane of different plants is actively colonized by yeasts and filamentous fungi of different taxonomic groups. The features of the leaf as a microhabitat are low humidity, susceptibility to mechanical effects of rain and wind, lack of nutrients on the surface, and high insolation, which causes the allocation of epiphytic fungi as a separate ecological group. Although the data vary from plant to plant, in general it can be said that basidial yeasts and such filamentous fungi as *Alternaria*, *Epicoccum*, *Cladosporium*, *Phoma* and *Trichoderma* are most commonly found on plant surfaces. The biological cycle of epiphytic fungi has not yet been studied, but it is assumed that it begins with the specific adhesion of the spore on the surface, followed by the formation of biofilms or the so-called “aggregates” that combine bacteria, yeast and filamentous fungi and ends with the formation of spores either on the surface of a living plant or on dead and decaying leaves.

УДК 582.766.5:581.332

## СТРУКТУРА ЕСТЕСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ НА ПРИМЕРЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *NIEREMBERGIA* И *BOUCHETIA* (СЕМ. SOLANACEAE) И ЕСТЕСТВЕННАЯ СИСТЕМА БИОМНОГООБРАЗИЯ

© 2023 г. А. Е. Пожидаев<sup>1</sup>, \*, В. В. Григорьева<sup>1</sup>, \*\*, А. Н. Семенов<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН  
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376 Россия

\*E-mail: pae62@mail.ru

\*\*E-mail: grigorieva@binran.ru

Поступила в редакцию 05.09.2022 г.

После доработки 01.05.2023 г.

Принята к публикации 13.08.2023 г.

На примере восьми видов *Nierembergia* и двух видов *Bouchetia* (сем. Solanaceae) описаны свойства индивидуальной изменчивости морфологических признаков пыльцы. Большинство исследованных признаков (строение апертур, ультраструктура спородермы, скульптура поверхности, размеры) не имеют существенных различий на индивидуальном и внутривидовом уровне; таксономически значимая изменчивость морфологических признаков пыльцы проявляется на уровне рода и надродовых групп. Роды достоверно различаются характером скульптуры поверхности пыльцевого зерна — струйчатой у *Nierembergia* и бугорчатой у *Bouchetia*. Пыльца, содержащаяся в одном бутоне, пыльнике или тетраде (полное гаметофитное поколение, где смерти нет — все без исключения потомки одного предка), рассмотрена как экстремальная модель (максимальная полнота при минимальной сложности) для исследования свойств естественной морфологической изменчивости и причин ее возникновения. Обнаружено, что признаки пыльцы (скульптура поверхности, число и расположение апертур) имеют одинаковую структуру изменчивости (непрерывные и транзитивно упорядоченные ряды), которая у разных признаков разворачивается на разном таксономическом уровне. Естественная изменчивость морфологических признаков пыльцы упорядочивается не в генеалогическую кладу, а в клины — непрерывные, геометрически упорядоченные и транзитивные ряды (таксон-неспецифичные и рангово-независимые). В этой системе параллелизмов гомологические ряды неотделимы от негомологических, а типичные формы — от отклонений. Возникновение типичных и отклоняющихся форм не может быть объяснено по отдельности (типичные — генеалогически, а отклоняющиеся — как параллелизм, конвергенция, случайность или закономерность). Индивидуальная изменчивость форм пыльцы геометрически упорядочена и не является результатом случайных нарушений, сбоя наследственной программы, патологии. Типичная форма оказывается гармоничной частью рядов чистых форм, свободных от функциональных и исторических коннотаций. Сходство форм пыльцы в этих рядах определяется их геометрией и не зависит от родства, гомологии, функциональности. Естественную систему форм пыльцы образует не структура предполагаемых родственных связей предполагаемых таксонов, а наблюдаемые параллелизмы изменчивости индивидуальных живых тел. Эволюционная новизна (современное состояние, наблюдаемое многообразие) возникает исходно упорядоченным, сразу в предустановленной форме.

DOI: 10.31857/S0044459623040061, EDN: DLLKAU

Поиск естественной системы — принципов организации, способов описания и интерпретации ее биологического смысла — является ключевой теоретической задачей биологии на всем протяжении ее существования как науки (Любищев, 1982; Поздняков, 2015; Любарский, 2018; Павлинов, 2019). Естественная система современного биомногообразия, та упорядоченность, которую обнаруживают наблюдаемые современные биологические формы (результат ли предшествовав-

шей эволюции, или творения, или другого — вопрос о причинах событий здесь не рассматривается), всегда мыслилась как система родов (типичных форм, архетипов). Система была призвана отразить сродство таксонов (существенное сходство в силу общего архетипа; результат одновременного творения “по роду их”, “Генезис”, гл. 1, Бытие; “Genera Plantarum”, Карл Линней) или их родство (унаследованное сходство, в силу общего

происхождения; генеалогия — результат порождения, последовательного возникновения по родам).

Исторически последовательно сложилось два основных подхода в понимании естественной системы. В первом подходе, который может быть охарактеризован как организмо-центричный, система видится как классификация планов строения или схем морфологической организации живого тела (архетип; существенные, диагностические признаки типичной формы); подход был закреплен в научной практике Карлом Линнеем. Переход ко второму подходу — популяционному — складывался постепенно с появлением теории дивергенции Дарвина. Произошел отказ от представления об архетипе (идея таксона) как онтологической сущности. Элементарной единицей изменчивости стал не организм (план организации, схема живого тела, форма, архетип), а надорганизменная генетическая структура панмиктической популяции. Система архетипов стала системой групп родства — генеалогической кладой.

Совместно, параллельно, а нередко и в противовес двум основным, никогда не исчезал более общий и менее разработанный взгляд на естественную систему как на проявление упорядоченной целостности мира “на основе собственных закономерностей” (“искусственная система” форм, номогенез) (Берг, 1922; Данилевский, 2015; Чайковский, 2018). Хотя кажется интуитивно понятным и даже вполне очевидным, что типичная форма является признаком рода (генеалогического или типологического), а ясным прообразом естественной системы является система родов, в действительности это оказывается трудно доказать, не прибегая к дополнительным онтологическим и метафизическим предположениям, которые сами нуждаются в последовательном обосновании (Оскольский, 2001; Поздняков, 2015; Любарский, 2018).

Предметно вопрос о естественной системе и способах ее упорядочивания сводится к вопросу о структуре наблюдаемой биологической изменчивости. В силу биологических особенностей гаметофитного поколения, пыльца может быть использована как почти идеальный по простоте модельный объект для исследования свойств биологической изменчивости и ее возникновения в различных таксономических группах цветковых растений (Пожидаев, 2009, 2015; Пожидаев, Петрова, 2022).

1. Детерминация структур пыльцевой оболочки, заложение ее симметрии и определение формы пыльцевого зерна происходит на стадии одноклеточной микроспоры в раннем постмейозе, до и без каких-либо дифференциальных делений. Симметрия пыльцевого зерна близка к сферической, с чем связана простота и наглядность ее геометрических форм (по сравнению с цветком и ли-

стом с менее полной симметрией конуса сферы и сектора диска, соответственно).

2. Содержимое бутона, пыльника или одной постмейотической тетрады — это гаплоидное гаметофитное поколение, результат бесполого размножения (мейоз), вся генотипическая изменчивость которого проявлена фенотипически. В отличие от спорофитного диплоидного полового поколения, изменчивость которого существенно усложнена явлениями гибридизации и расщепления признаков, возникающих при половом процессе, а также возможной у диплоидов рецессивной генетической изменчивостью, не проявленной фенотипически в гетерозиготном состоянии.

3. Пыльца, развивающаяся на одном растении, генетически сходна (результат рекомбинации в кроссинговере двух родительских генотипов одного вида); теоретически возможный полиморфизм генов в постмейотической тетраде исчерпывается соотношением 1 : 1 или 2 : 2 (тетрадный анализ). Исследование видов, зрелая пыльца которых высевается не в монадном состоянии, а в виде нераспадающихся тетрад (сохраняющих в расположении дефинитивных структур геометрию самых ранних событий мейоза), показало, что соотношение отклоняющихся форм в тетраде может быть любым (Пожидаев, 2015, табл. II).

4. Развитие пыльцы происходит под защитой тканей спорофита, вне воздействия условий окружающей среды (если условия отклоняются от оптимальных, развитие приостанавливается). Если развитие прошло нормально, все живые тела, которые могли родиться — родились, живы, и все их формы, даже самые редкие, существуют и доступны для наблюдения. Пыльца — это онтологически полное поколение, максимально полная группа родства. На этой стадии жизненного цикла смерти нет как биологического явления. В отличие от спорофитного поколения, предельно изреженного, прежде всего, неспецифической катастрофической элиминацией вследствие превратностей окружающей среды, а также предполагаемой селективной элиминацией менее адаптированных форм (по Дарвину).

5. Содержимое одного цветка, пыльника, постмейотической тетрады — это цельный фрагмент естественного многообразия, сплошной образец и естественно выделенная порция генеральной совокупности. В отличие от спорофитного поколения, которое доступно для изучения только по случайным выборкам.

Таким образом, гаметофитное поколение может служить модельным объектом для изучения свойств естественной изменчивости, в котором эти свойства проявлены с наибольшей полнотой и ясностью. Образец пыльцы из одного бутона или пыльника — близкая к идеальной реализация кладиического (генеалогического) принципа —

все потомки одного предка – минимальная группа родства в ее максимально возможной полноте. Содержимое пыльника – это поколение потомков, которые, как и члены филогенетической клады (однородительственная генеалогия), объединены кровным родством и изолированы генетически в той же степени, как и генеалогические линии клады (бесполом способом размножения в случае пыльцы и генетической, физиологической, экологической и другой несовместимостью в случае видов одной клады, рода).

Поэтому, несмотря на кажущуюся фантастичность задачи описания полной индивидуальной изменчивости, на примере пыльцы можно на практике наблюдать все живые тела полного поколения и регистрировать всю их индивидуальную изменчивость, предельно близкую к полной, теоретически возможной. Можно описать свойства биологической изменчивости в исходном, чистом виде, без усложняющего и смазывающего влияния явлений скрещивания, расщепления, доминирования, дифференциальных делений, отбора и вымирания признаков. Из свойств этой первичной изменчивости, как из элементарного уровня, складывается изменчивость любых других групп живых тел любого таксономического уровня. (Наблюдаема только индивидуальная изменчивость, изменчивость любого таксономического уровня является ее аспектом; поэтому мы можем сравнивать на равном основании изменчивость таксонов разного ранга).

Цель данного исследования – изучение свойств естественной изменчивости морфологических признаков пыльцы (структура, размах) и таксономического уровня этой изменчивости на примере представителей родов *Nierembergia* Ruiz & Pav. (8 видов) и *Bouchetia* Dunal. (2 вида) сем. Solanaceae. В задачи входило изучение и сравнение свойств изменчивости морфологических признаков исследуемых таксонов, а не реконструкция их генеалогии и филогении. Объектом для изучения свойств морфологической изменчивости признаков пыльцы послужили также представители других родов сем. Solanaceae (*Nicotiana* (Григорьева и др., 2019), *Cestrum* (Пожидаев и др., 2024), *Physalis* (готовится к публикации)) и других таксонов цветковых.

Особый интерес в связи с поставленной задачей представляют изучение и описание индивидуальной изменчивости форм расположения апертур пыльцы изученных видов, сравнение этой изменчивости с данными по другим исследованным таксонам цветковых и следующие из этого теоретические выводы.

**Систематическое положение.** *Nierembergia* и *Bouchetia* – два небольших рода, образующих подтрибу *Nierembergiinae* Hunz. & A.A. Sосucci в составе трибы *Nicotianeae* G. Don подсемейства

*Cestroideae* Schldl. (сем. Solanaceae Juss.). До настоящего времени система р. *Nierembergia* слабо разработана, объем рода точно не определен, связи с другими родами семейства остаются не вполне ясными. По разным оценкам, в *Nierembergia* включают от 21 до 30 видов, которые распространены главным образом в Южной Америке (Hunziker, 2001; Tate et al., 2009; Sосucci, 2013). Виды *Nierembergia* – однолетние и многолетние травянистые растения, реже кустарнички. Центром многообразия *Nierembergia* считается Аргентина, где встречаются 15 видов этого рода (Hunziker, 2001). Один вид *Nierembergia* описан во флоре Мексики. Виды *Nierembergia* являются нектароносными растениями, обладают токсическими свойствами (Hunziker, 2001; Sосucci, 2013), благодаря своим декоративным свойствам культивируются в садах и парках за пределами естественного ареала. *Bouchetia* – маленький род, включающий всего три вида травянистых растений, произрастающих в Южной Бразилии, Парагвае, Уругвае, Северной и Центральной Аргентине; два из них также встречаются в Северной Америке (Hunziker, 2001).

Молекулярно-филогенетические исследования, основанные на данных ядерного ITS и хлоропластного интрона *rpl16*, свидетельствуют о монофилии *Nierembergia*. Согласно этим результатам, р. *Bouchetia* ближе к р. *Hunzikeria* (подтриба *Leptoglossinae* трибы *Nicotianeae*), чем к *Nierembergia*. Поэтому кладу, состоящую из родов *Bouchetia* и *Hunzikeria*, считают сестринской кладе *Nierembergia* (Tate et al., 2009). Морфология пыльцы родов *Nierembergia* и *Bouchetia* до сих пор подробно не исследовалась. В литературе, посвященной палиноморфологии сем. Solanaceae, имеются лишь краткие описания нескольких видов из этих родов (Stafford, Knapp, 2006; Hayrapetyan, 2008; Finot et al., 2018).

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили зрелые пыльцевые зерна восьми видов *Nierembergia* и двух видов *Bouchetia*, отобранные с гербарных образцов, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE). Изучалась пыльца из одного-двух бутонов, собранных с одного гербарного образца. Для светооптического исследования применяли классический ацетолитный метод Эрдтмана (Erdtman, 1952). Световые микрофотографии (СМ) получены на микроскопе Carl Zeiss JenaVal с помощью цифровой фотокамеры Canon EOS 20D. Детали строения поверхности пыльцевых зерен уточняли на сканирующем электронном микроскопе JEOL JSM-6390 (СЭМ) в центре коллективного пользования Ботанического института им. В.Л. Комарова. Для исследования необработанную пыльцу

извлекали из пыльников и закрепляли на специальном столике с помощью двусторонней липкой ленты, затем напыляли сплавом золота и палладия в вакуумной установке. Строение пыльцевой оболочки изучали на ультратонких срезах с помощью трансмиссионного микроскопа Hitachi-600 (ТЭМ) в центре коллективного пользования Ботанического института им. В.Л. Комарова. Пыльники фиксировали в 2.5%-м растворе глутарового альдегида на фосфатном буфере pH 6.8–7.2 при комнатной температуре в течение 24 ч, затем в 1%-м растворе OsO<sub>4</sub> на том же буфере в течение 2 ч. Материал обезвоживали ацетоном с нарастающей концентрацией и заключали в смесь эпона с аралдитом. Срезы изготавливали на ультратоме LCB. Срезы на сеточках контрастировали уранилацетатом (20 мин) и цитратом свинца (10 мин). Описания проводили по общепринятой схеме. Учитывали: тип и число апертур, форму и очертания пыльцевых зерен, размеры полярной оси и экваториального диаметра, особенности строения апертур и межапертурных участков, толщину экзины и характер скульптуры (Куприянова, Алешина, 1967, 1972). Измерения проводили с помощью окуляр-микрометра. Список исследованных видов, краткие морфологические описания признаков пыльцы и ссылки на иллюстрации (рис. 1–3) приведены в Приложении А.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Морфология типичных форм пыльцы *Nierembergia* и *Bouchetia*.** Типичные пыльцевые зерна всех изученных видов *Nierembergia* имеют сходную морфологию (число и расположение апертур, их строение, скульптура поверхности и структура слоев оболочки). Пыльца двух видов *Bouchetia*, имея ту же морфологию, резко отличается по признакам скульптуры.

**Единицы распространения.** Пыльца большинства изученных видов *Nierembergia* в зрелом состоянии монадна – высевается из раскрывающегося пыльника в виде одиночных зерен. У двух видов *Nierembergia* (*N. angustifolia*, рис. 2о–р; *N. stricta*, рис. 2м–х) и у обоих изученных видов *Bouchetia* (рис. 3а, б, з) зрелые пыльцевые зерна собраны в нераспадающиеся тетрады (обычно тетраэдрические, изредка плоские – ромбические или квадратные). Хотя и у этих видов с нераспадающимися тетрадами могут встречаться

единичные монадные пыльцевые зерна (рис. 3и), возникающие, вероятно, вследствие механического воздействия при обработке. Пыльца изученных образцов двух видов – *N. aristata* и *N. stricta*, которые сводят в синонимы *N. aristata* (International Plant Names Index), – различается единицами распространения. Изученный образец *N. aristata* (рис. 1н–м) имеет не крупную монадную пыльцу, а образец *N. stricta* (рис. 2н–с) обладает крупной пыльцой, собранной в нераспадающиеся тетрады.

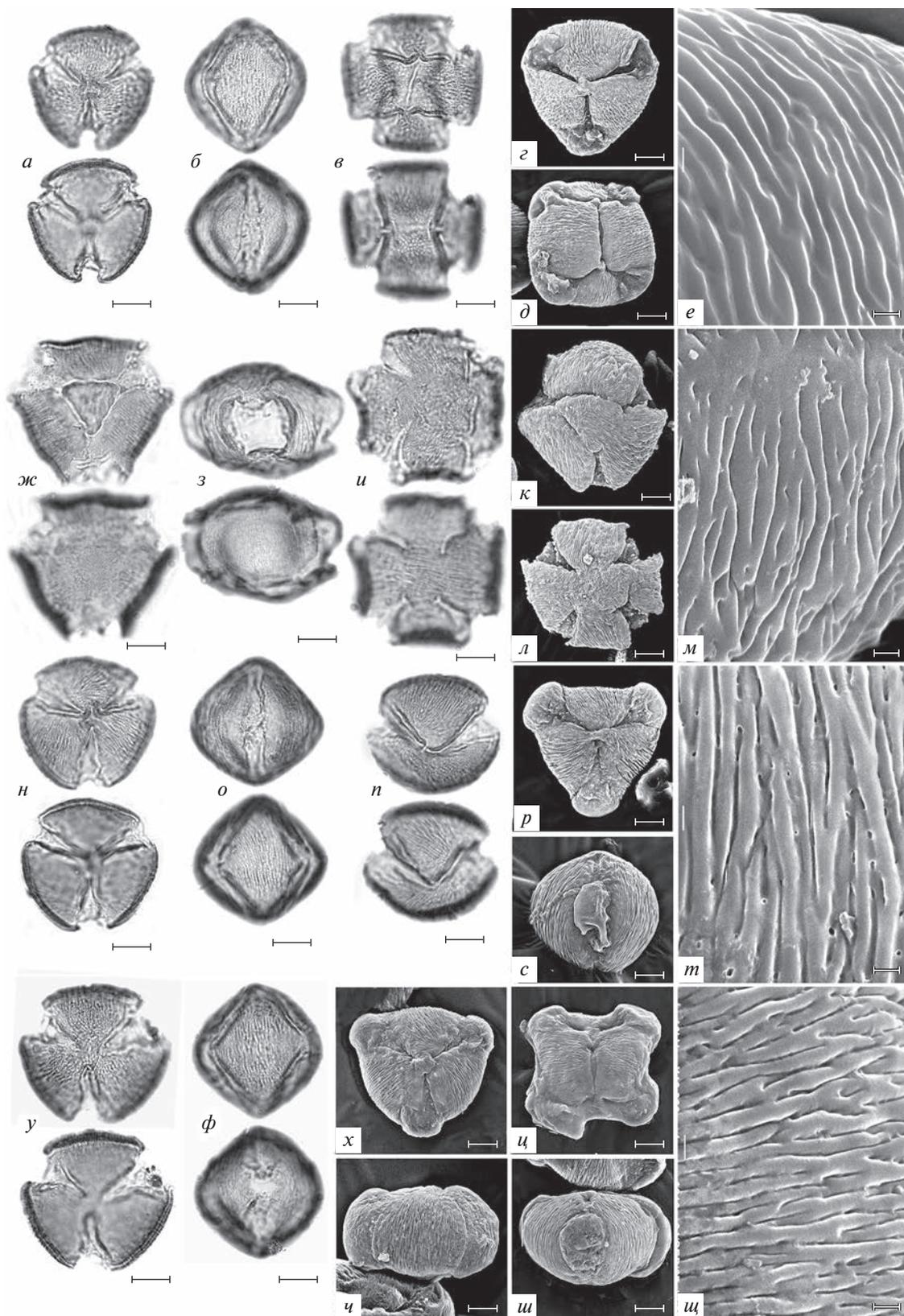
Ранее в литературе нераспадающиеся тетрады были описаны также у *N. repens* Ruiz & Pav., *N. vetchii* Hook. и *B. arnithera* (Stafford, Knapp, 2006). Кроме *Nierembergia* и *Bouchetia*, у пасленовых тетрады описаны у *Reyesia parviflora* (Phil.) Hunz. и *Salpiglossis sinuata* (Finot et al., 2018).

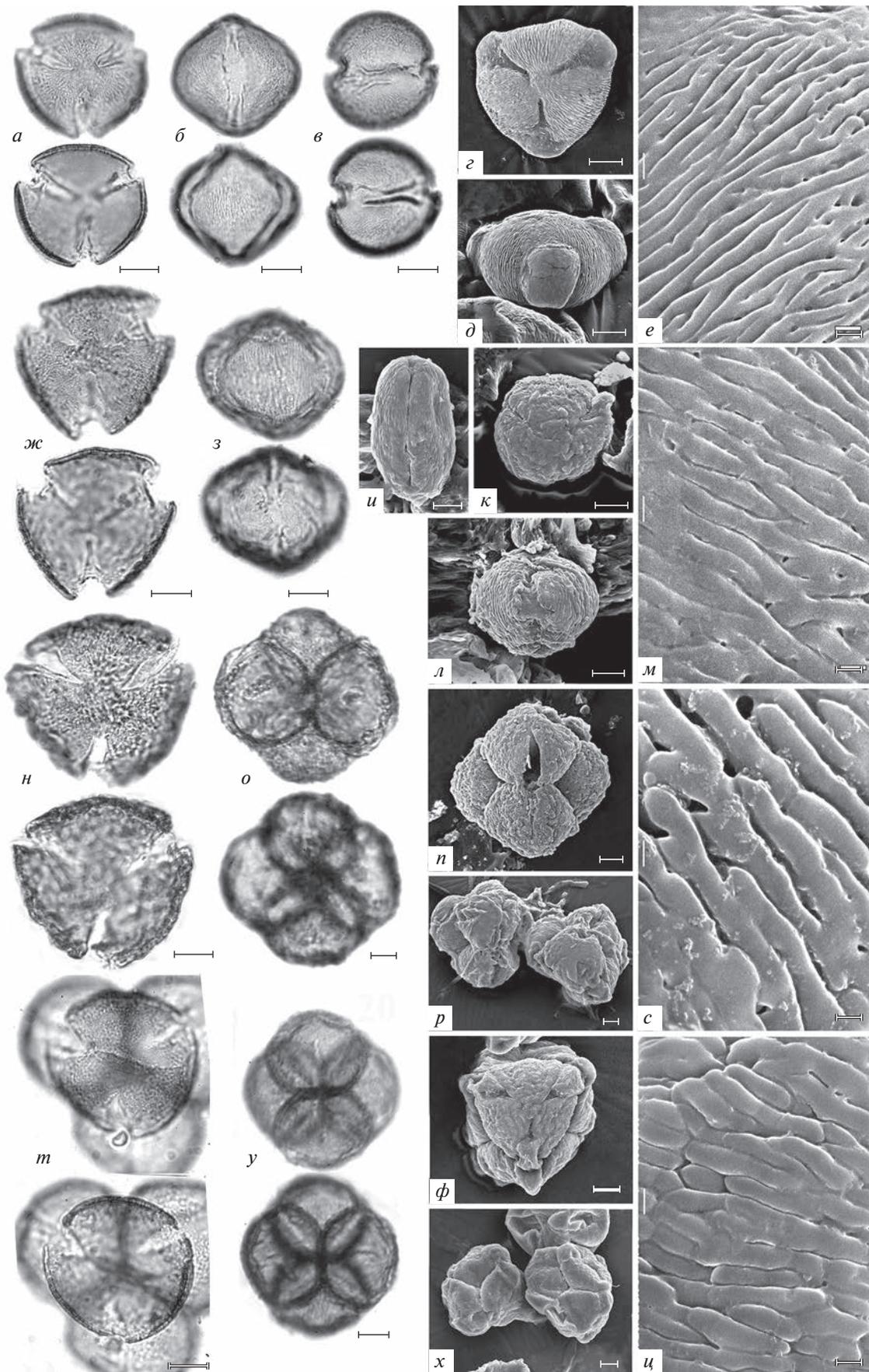
**Апертуры** сложные, колпоратные. Экзоапертуры (кольпы) ориентированы меридионально, длинные, широкие у *Nierembergia* (до 7 мкм; рис. 1б) и более узкие у *Bouchetia* (до 4.5 мкм; рис. 3а, б, з, и); сужаются к полюсам, с оттянутыми концами и более или менее ровными краями. Мембрана апертур гладкая или слегка шероховатая, тонкая, часто разрывается при ацетолитной обработке. Эндоапертуры (оры) крупные, занимают всю центральную часть кольпы, их границы просматриваются неотчетливо; могут быть вытянуты вдоль полярной оси у *N. gracilis* (рис. 1б), *N. aristata* (рис. 1о, с), *N. hippomanica* (рис. 1ф) и *N. frutescens* (рис. 2б, д) или иметь более или менее квадратные очертания (*N. linariaefolia*, рис. 1з). Реже эндоапертуры могут быть небольшими (*N. scoparia*, рис. 2з, л). У пыльцевых зерен *N. stricta* (рис. 2н–р), *N. angustifolia* (рис. 2м–х), *B. anomala* (рис. 3а, б) и *B. erecta* (рис. 3з, и), собранных в тетрады, форму оры рассмотреть не удастся. Однако утолщение и сильное расщепление слоев интины в районе апертуры (рис. 3е, м) свидетельствуют, по-видимому, о наличии эндоапертуры и у тех видов, где она плохо различима. Изученные образцы пыльцы *N. linnearifolia* (рис. 1ж–м) и *N. gracilis* (рис. 1а–е), сводимой в литературе в ее синонимы, существенно отличаются по форме оры и размерам.

**В очертании** с полюса пыльцевые зерна всех изученных видов – округло треугольные, ангулеапертурные; с экватора – широко-овальные или почти ромбические, со слегка оттянутыми полюсами.

**Размеры пыльцевых зерен.** Согласно классификации размеров (Erdtman, 1952), у всех изученных

**Рис. 1.** Морфология типичных и отклоняющихся форм пыльцевых зерен представителей р. *Nierembergia*: а–е – *N. gracilis*; ж–м – *N. linnearifolia*; н–м – *N. aristata*; у–щ – *N. hippomanica*. а, г, ж, к, л, н, р, у, х – вид с полюса пыльцевого зерна типичной формы; б, з, о, с, ф, ч, ш – вид с экватора пыльцевого зерна типичной формы; е, м, т, щ – скульптура поверхности. в, д, ц – отклоняющееся пыльцевое зерно формы G; и, л – пыльцевое зерно отклоняющейся формы F; н – пыльцевое зерно отклоняющейся формы В. а–в, ж–и, н–п, у, ф – СМ (световой микроскоп); г–е, к–м, р–т, х–щ – СЭМ (сканирующий электронный микроскоп). Буквенные обозначения отклоняющихся форм см. на рис. 4а. Для каждого пыльцевого зерна показан верхний и нижний фокус (СМ). Масштабные линейки, мкм: а–д, ж–л, н–с, у–ш – 10; е, м, т, щ – 1.





**Рис. 2.** Морфология типичных и отклоняющихся форм пыльцевых зерен представителей р. *Nierembergia*: *a–e* – *N. frutescens*; *жс, м* – *N. scoparia*; *н–с* – *N. stricta*; *м–ц* – *N. angustifolia*. *a, з, жс, к, н* – вид с полюса пыльцевого зерна типичной формы; *б, д, з, и, л* – вид с экватора пыльцевого зерна типичной формы; *е, м, с, ц* – скульптура поверхности. *в* – пыльцевое зерно отклоняющейся формы А; *о–р, м–х* – нераспадающиеся тетрады. *a–в, жс, з, н, о, т, у* – СМ; *з–е, и–м, н–с, ф–ц* – СЭМ. Обозначения отклоняющихся форм см. на рис. 4а. Для каждого пыльцевого зерна показан верхний и нижний фокус (СМ). Масштабные линейки, мкм: *a–д, жс–л, н–р, т–х* – 10; *е, м, с, ц* – 1.

видов *Nierembergia* и *Bouchetia* пыльцевые зерна средних размеров или чуть крупнее (включая отдельные зерна, соединенные в тетрады). Длина максимальной оси (полярной оси или экваториального диаметра, в зависимости от формы зерна) не превышает 56.3 мкм. Самые мелкие зерна обнаружены в препаратах *N. linariaefolia* (полярная ось 40 мкм, экваториальный диаметр 46 мкм), при этом самые крупные зерна у этого вида могут достигать 55 мкм по максимальной оси. Самые крупные пыльцевые зерна выявлены у *N. stricta* (полярная ось 55.6–58.4 мкм, экваториальный диаметр 63.1–72.7 мкм). В пределах образца у разных видов вариабельность размеров неодинаковая, но незначительная (от 3 до 9 мкм). Только у *N. hippomanica* самые крупные пыльцевые зерна от самых мелких отличаются на 10 мкм (рис. 1у–ц).

**Экзина** тонкая, у большинства изученных видов *Nierembergia* не превышает 2.5 мкм; только у пыльцевых зерен *N. hippomanica* может достигать толщины 3 мкм (рис. 1у). Самая тонкая экзина обнаружена у пыльцы изученных видов *Bouchetia* (1.8–1.9 мкм).

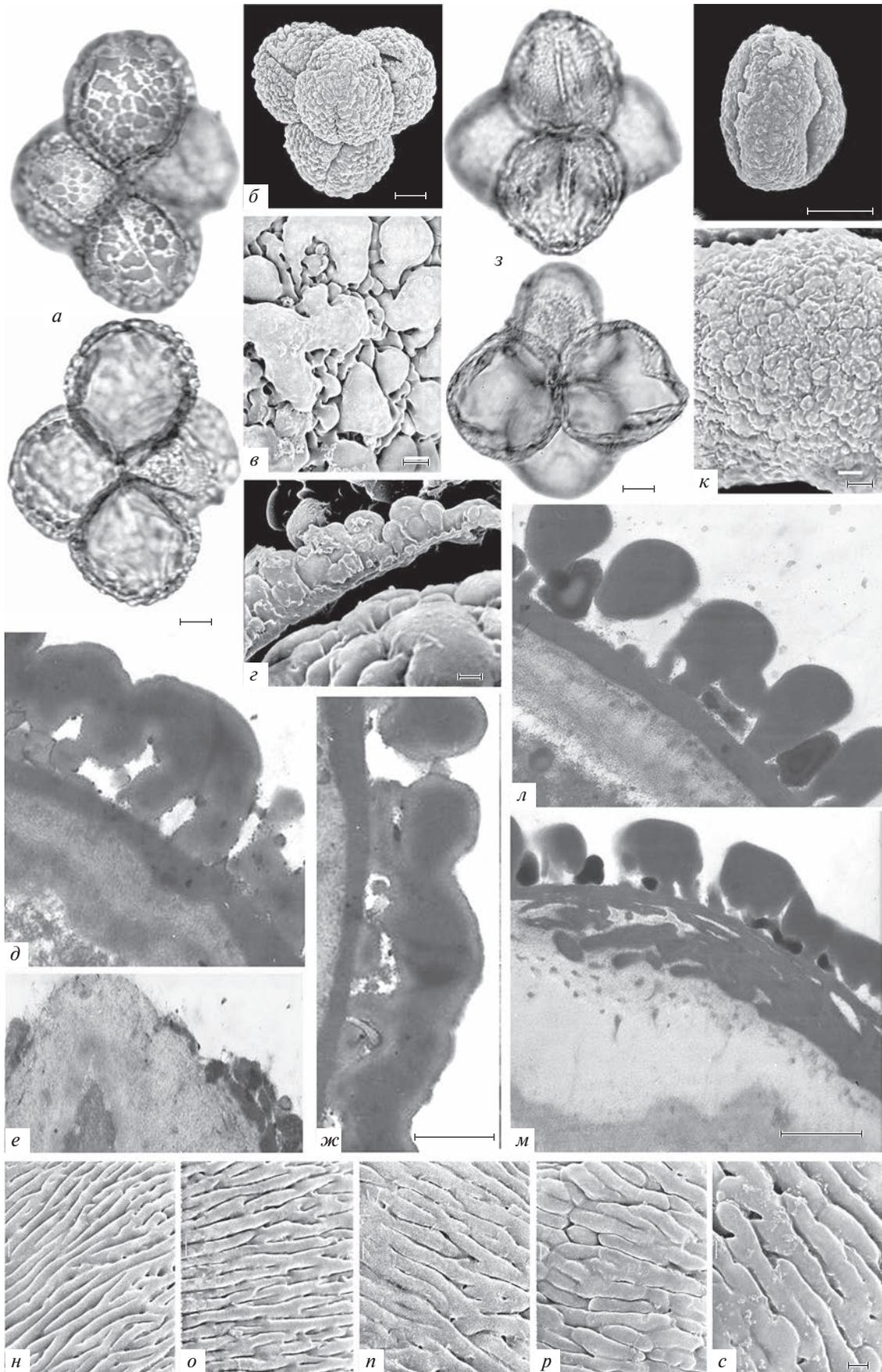
**Ультраструктура спородермы.** На ультратонких срезах отчетливо видно, что спородерма зрелых пыльцевых зерен *Bouchetia* (рис. 3д–ж) и *Nierembergia* (рис. 3л, м) двухслойная, представлена экзиной и интиной. В экзине по электронной плотности различаются эктэксина и эндэксина. Эктэксина спородермы обоих родов тектатно-колумеллярного типа; колумеллы (столбики) короткие, подпирают толстый тектум (покров), по толщине равный высоте столбиков. Подстилающий слой плохо различим или отсутствует, основания столбиков касаются непосредственно эндэксины. Эндэксина более электронно-плотная, ламеллярная; ламеллы расслаиваются в области эндоапертур (рис. 3м) и плотно прилегают друг к другу в межапертурных областях, что придает эндэксине гомогенный вид. Интина многослойная, мелко фибриллярная, по толщине равна эктэксине, значительно утолщается в области апертур. Хотя существенных различий в ультраструктуре оболочек пыльцы не выявлено, но в оболочке пыльцы *Nierembergia*, в отличие от пыльцевых зерен *Bouchetia*, наблюдается более заметное утолщение и расслоение эндэксины в преапертурных участках.

**Скульптура поверхности.** Размах изменчивости признаков скульптуры изученных видов *Nierembergia* невелик, все виды имеют струйчатую

скульптуру, различающуюся по ширине струй. У большинства изученных видов струи узкие и длинные (ширина до 0.5 мкм, длина больше 5 мкм; рис. 1е, м, т, ц). Самые широкие струи обнаружены у пыльцевых зерен *N. scoparia* (около 0.5 мкм шириной; рис. 2м), *N. angustifolia* и *N. stricta* (ширина струй 0.5–1 мкм, длина 3.5–5 мкм; рис. 2н–ч). Струи у пыльцевых зерен *Nierembergia* ориентированы преимущественно меридионально.

Хотя у видов *Nierembergia* в пределах струйчатого типа скульптуры крайние состояния по длине и толщине струй могут быть различены как отдельные варианты, однако степень их обособленности – дело субъективной оценки. С не меньшим основанием можно утверждать, что восьмью изученных видов оказывается достаточно, чтобы типичные варианты их скульптуры упорядочить в непрерывный ряд логически возможных промежуточных состояний от струй длинных и узких, к более коротким и широким (рис. 3н–с). В образцах изученных видов все пыльцевые зерна достаточно единообразны по признакам скульптуры. Признак обычно стабилен как внутри одного образца (не имеет значительной изменчивости на индивидуальном уровне), так и в разных образцах одного вида (отклонения в скульптуре поверхности обычно свидетельствуют о стерильности пыльцы, серьезных дефектах и приостановке развития; Shishova et al., 2019).

Пыльца обоих изученных видов *Bouchetia* имеет бугорчатый тип скульптуры, но различается по размерам и форме бугорков, а также дополнительными деталями рельефа в виде гранул или перфораций. У пыльцы *B. erecta* (рис. 3ж) бугры разного размера, крупные, 1.5–5 мкм в диаметре, расположены на расстоянии 1–2.5 мкм друг от друга, между ними более мелкие, около 1 мкм в диаметре. Крупные и мелкие бугорки различаются не только поперечным размером, но и по высоте. В очертании бугорки округлые, овальные или изогнутые. Между мелкими буграми расположены перфорации 0.1–0.3 мкм в диаметре. У пыльцы *B. anomala* (рис. 3к) скульптура бугорчато-гранулярная, бугры более или менее округлые в очертании, с уплощенными вершинами, около 0.23–1.5 мкм в диаметре, плотно прилегают друг к другу, усеяны мелкими гранулами размером около 0.1 мкм. Бугорчатая скульптура экзины отличается пыльцу видов *Bouchetia* не только от пыльцы р. *Nierembergia*, но и от всех других родов трибы *Nicotianeae*, имеющих струйчатую скульптуру. По



**Рис. 3.** Морфология типичных форм пыльцевых зерен представителей р. *Bouchetia*, строение оболочки *Bouchetia* и *Nierembergia* и ряд изменчивости признаков скульптуры видов *Nierembergia*: а–ж – *B. erecta*; з–к – *B. anomala*; л, м – *N. scoparia*; н – *N. frutescens*; о – *N. hippomanica*; п – *N. scoparia*; р – *N. angustifolia*; с – *N. stricta*. а, б, з – нераспадающиеся тетрады, показан верхний и нижний фокус (СМ); у – монадное пыльцевое зерно; г – скол пыльцевой оболочки; в, к – скульптура поверхности; д–ж, л, м – срезы пыльцевой оболочки. а, з – СМ; б–г, и, к, н–с – СЭМ; д–ж, л, м – ТЭМ (трансмиссионный электронный микроскоп). Масштабные линейки, мкм: а, б, з, у – 10; в–ж, к–с – 1.

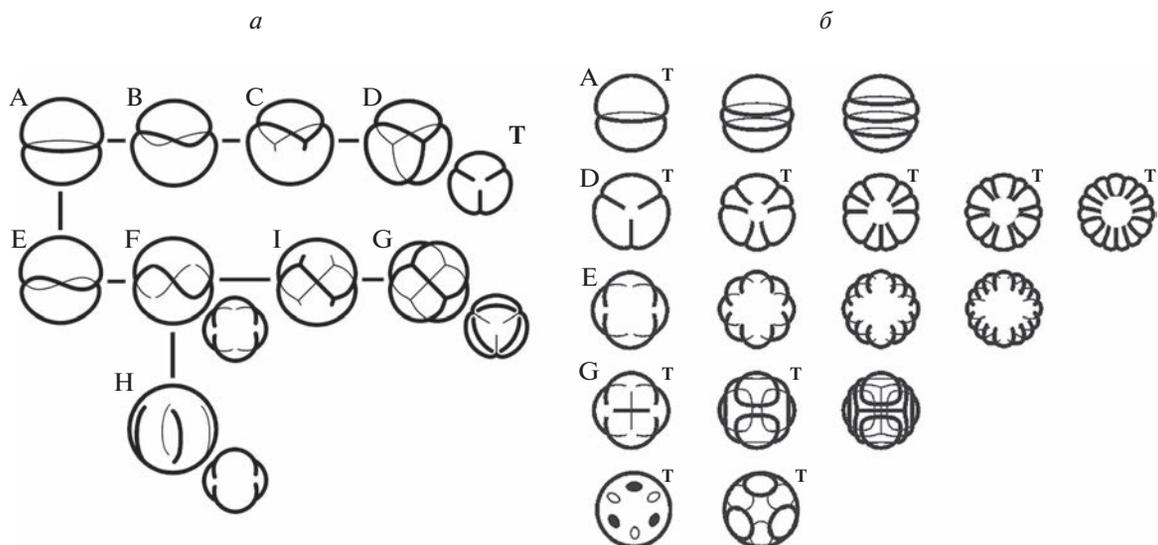
признакам пыльцы (нераспадающиеся тетрады, бугорчатая поверхность экзины) виды *Bouchetia* больше напоминают пыльцу *Salpiglossis sinuata* Rulz et Pav. из трибы *Salpiglossideae* (Finot et al., 2018).

**Индивидуальная изменчивость формы пыльцы *Nierembergia*.** Особый интерес для изучения свойств структуры биологического многообразия представляет обнаруженная индивидуальная изменчивость признаков формы пыльцевых зерен изученных таксонов (описывая индивидуальную изменчивость формы пыльцы, здесь и далее будем иметь в виду число и расположение ее апертур). В четырех образцах (*N. aristata*, *N. frutescens*, *N. gracilis* и *N. linariaefolia*) из восьми изученных видов *Nierembergia* (в половине изученных таксонов) было обнаружено, что признаки числа и расположения апертур проявляют значительную индивидуальную изменчивость. Кроме типичной 3-кольпоратной пыльцы изредка встречаются разнообразно атипичные пыльцевые зерна, отклоняющиеся по числу и расположению апертур. Обнаружены отклоняющиеся формы с одной плоской кольцевой апертурой (*N. frutescens*, рис. 2в, рис. 4а, А) или с кольцевой апертурой, изогнутой под углом 120° (*N. aristata*, рис. 1н, рис. 4а, В), 4-кольпоратные пыльцевые зерна с W-образно попарно скошенными кольцами (*N. linnearifolia*, рис. 1у, рис. 4а, F), 4-кольпоратные пыльцевые зерна с попарно

сближенными кольцами (*N. linariaefolia*, рис. 1л, рис. 4а, Н), 6-руговые пыльцевые зерна с апертурными, расположенными глобально по ребрам тетраэдра (*N. gracilis*, рис. 1в, д; *N. aristata*, рис. 1ц, рис. 4а, G). Встречаются пыльцевые зерна, у которых концы кольп сливаются на полюсах зерна, образуя подобие парасинкольпа (*N. linariaefolia*, рис. 1ж, к).

Во всех изученных образцах атипичные формы единичны, встречаются в небольшом числе вариантов и в разном их сочетании. Все отклоняющиеся пыльцевые зерна имеют типичное для фертильной пыльцы (нормальное) строение апертур (независимо от их числа и расположения на пыльцевом зерне), скульптуру поверхности и стратификацию слоев спородермы, что дает основание предполагать, что их необычная форма не связана с нарушениями в их развитии.

Оказалось, что все формы пыльцы (и отклоняющиеся, и типичная, т.е. вся индивидуальная изменчивость), обнаруженные в изученных образцах *Nierembergia* и других исследованных таксонов, изображенные в некоторой стандартной проекции, могут быть выстроены в единый геометрически упорядоченный ряд (рис. 4а) – непрерывный и геометрически закономерный. В этом ряду наиболее простая и симметричная форма с плоской кольцевой апертурой, делящей форму на две рав-



**Рис. 4.** а – Схематическое изображение морфологического ряда форм расположения апертур пыльцы представителей р. *Nierembergia*. б – Система параллелизмов форм пыльцы (гомологические и гетерологические ряды). Буквой Т обозначены формы, встречающиеся в таксонах цветковых растений как типичные.

ные половины (рис. 4а, А; рис. 2в), “превращается” в типичную 3-кольчатую форму (рис. 4а, D) за счет асимметричного изгибания кольцевой апертуры в одну сторону до угла в 120° (рис. 4а, В; рис. 1н) и постепенного появления дополнительной апертуры из двух зачатков, возникающих на противоположных сторонах кольцевой апертуры (рис. 4а, С). Либо кольцевая апертура исходной формы А может изгибаться симметрично в обе стороны (рис. 4а, Е), закручиваясь как шов на теннисном мяче, и “превращается” в четыре отдельные W-образно попарно скошенные кольца (рис. 4а, F). Затем 4-кольчатая W-форма за счет появления двух дополнительных апертур, накрест-лежащих на ее противоположных полюсах (рис. 4а, I; рис. 1в), преобразуется в 6-ругатную тетраэдр-форму (рис. 4а, G; рис. 1д, ч) с шестью апертурами, расположенными глобально по ребрам тетраэдра.

Отклоняющиеся формы оказываются промежуточными состояниями между формами, являющимися типичными в разных таксонах цветковых, связывая их плавными переходами в непрерывную геометрически упорядоченную последовательность. Упорядоченность охватывает многообразие в целом с точностью до долей процента — упорядочены все его формы, редкие и даже единичные (Pozhidaev, 2002, fig. 3). Других форм в изученных образцах р. *Nierembergia* не обнаружено. Ранее этот же ряд был описан в других родах сем. Solanaceae (*Nicotiana* (Григорьева и др., 2019), *Cestrum* и *Physalis* (Пожидаев и др., 2024)) и в других таксонах цветковых: *Acer* (Pozhidaev, 1993), *Aesculus* (Pozhidaev, 1995), *Krameria* (Pozhidaev, 2002), *Scrophularia* (Шелудякова и др., 2017), *Artemisia* (Григорьева и др., 2018), *Euonymus* (Gavrilova et al., 2018), *Galeopsis* (Пожидаев, Петрова, 2022), *Euphorbia* и *Chelidonium* (готовится к публикации).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительное изучение морфологии типичных пыльцевых зерен изученных видов *Nierembergia* и *Bouchetia* показало, что эти роды различаются главным образом по типу скульптуры. Для пыльцы всех изученных видов *Nierembergia* характерна струйчатая скульптура, а у видов р. *Bouchetia* скульптура бугорчатая. Различия по типу скульптуры между видами внутри рода чаще невелики и бывают более значительны между разными родами (Пожидаев, Петрова, 2022). Различия по толщине экзины и строению слоев спородермы обычно также невелики у близких видов внутри рода, но вполне достоверны у разных родов и надродовых таксонов и могут использоваться как дополнительные признаки для их характеристики. Палинологические данные не противоречат результатам молекулярно-генетических исследований, согласно которым роды *Bouchetia* и *Nierembergia*

входят в две самостоятельные, хотя и родственные кледы (Tate et al., 2009).

**Структура изменчивости признаков скульптуры пыльцы.** На примере признаков скульптуры поверхности пыльцевых зерен изученных видов *Nierembergia* (и других таксонов цветковых; Пожидаев, 1989; Pozhidaev, 1995; Пожидаев, Петрова, 2022) наблюдается иная, не дискретная структура их многообразия — виды одного рода могут образовывать ряды непрерывной изменчивости. Непрерывное многообразие делится только на индивидуальные живые тела и ни на какие группы (классы, таксоны, типы, роды) нацело, без остатка, с точностью до живого тела не делится (остаются промежуточные варианты, существование которых мы не можем игнорировать именно потому, что при учете всей индивидуальной изменчивости открывается ее единая упорядоченность; Пожидаев, 2009). Не удается ни мерономическое деление, различие дискретных форм признаков в непрерывном ряду (сталкиваемся либо с бесконечной делимостью непрерывного ряда, либо с необходимостью игнорировать существование промежуточных вариантов), ни таксономическое объединение по сходству живых тел, составляющих ряд (остаются “лишние” живые тела с промежуточными признаками — индивиды, не делимые по условию задачи). В обоих случаях классификация, как метод описания, теряет смысл; распадается типологический универсум. Мерономические отношения “часть—целое” оказываются богаче таксономической задачи (сравнительный метод; Раутиан, 2001).

Обычная ситуация, когда признаки типичной пыльцы (скульптура и форма) могут быть поставлены в некоторое соответствие таксономическим группам и рангам, установленным по морфологическим признакам спорофитов только после их искусственного “укрупнения”, сведения промежуточных вариантов к терминальным, отчетливо различимым формам (дискретизация; Пожидаев, 2009, 2015). Такая редукция изменчивости до абсолютных различий удается тем легче, чем меньше полнота исследованной выборки. Особенно несложно это получается при небольшом числе сравниваемых таксонов и образцов (например, у *Bouchetia* два изученных вида ясно различаются по признакам скульптуры). Чем изучаемая выборка ближе к полной, тем чаще признаки оказываются заходящими (перекрывающимися, таксоно-неспецифичными, не дающими удобных различий), а их изменчивость может быть представлена как непрерывные, геометрически упорядоченные ряды с иной, не типологической (не дискретно-иерархической) структурой. Типологический подход (классифицирование типичных форм) необратимо искажает естественную упорядоченность форм живых тел (естественную систему), вполне очевидную (наблюдаемую) при другом

способе описания существующей изменчивости (регистрация всех форм всех живых тел, возможная практически на примере упорядоченной изменчивости полного поколения пыльцы).

**Структура изменчивости признаков формы пыльцы (число и расположение апертур).** Хотя считается известным (Erdtman, 1952; Кремп, 1967; Walker, Doyle, 1975; Campo, 1976; Blackmore, Crane, 1998), что признак числа и расположения апертур в типологическом плане (при сравнении типичных форм) характеризует группы семенных растений высших (родового и надродовых) таксономических рангов, при детальном исследовании (возможность которого дает обследование полного поколения пыльцы) выясняется, что в индивидуальной изменчивости возникают типичные формы родового и надродового уровня других таксонов (т.е. заведомо не близкородственных групп; правило Кренке; Кренке, 1933–1935). Так, циклоапертурная форма (рис. 2в; рис. 4а, А) не встречается в качестве типичной во всем сем. Solanaceae, но является типичной у двудольных в семействах Scrophulariaceae (*Pedicularis*), Cunoniaceae (*Belongera*; Pozhidaev, 2000b, fig. 57), Crypteroniaceae (*Crypteronia*; Pozhidaev, 1998, Plate I, 13), Nymphaeaceae (*Viktoria*, *Nymphaea*; Pozhidaev, 2000b, fig. 73, 74), Eupomatiaceae (*Eupomatia*; Pozhidaev, 2000b, fig. 7, 79, 80) и у однодольных в семействах Araceae (*Monstera*), Rapateaceae (*Rapatea*; Pozhidaev, 2000b, fig. 12), Arecaceae (*Nyssa*). 6-руговая форма (рис. 1в, д, и; рис. 4а, G) не бывает типичной в сем. Solanaceae, но как норма встречается в семействах Basellaceae (*Basella*; Pozhidaev, 2000b, fig. 42), Eupteleaceae (*Euptelea*), Fumariaceae (*Corydalis*), Cactaceae (*Rhipsalis*), Lamiaceae (*Sideritis*, подрод *Empedoclea*; Huynh, 1972; Манукян, 1975). Обе эти формы (рис. 4а, А, G) вместе с формами, которые не бывают типичными (W-форма, рис. 4а, F; рис. 1и), являются наиболее частыми отклонениями в таксонах двудольных с типичной 3-кольчатой и 3-кольпоратной пыльцой.

Несмотря на необычный внешний вид и асимметричность атипичных форм пыльцы *Nierembergia*, которые могут восприниматься как неправильные (неполноценные, уродливые, бесформенные, случайные; рис. 1п; рис. 4а, С), упорядоченность морфологического ряда в целом означает, что расположение апертур всех обнаруженных отклонений не менее закономерно, чем у наиболее симметричных типичных форм. Атипичные формы — это не нарушения или отклонения от нормального развития типичной формы, ее патологические состояния, терраты (имеющие собственные причины), а варианты нормы (возникающие вследствие тех же причин, что и типичные формы), функционально равноценные им (Pire, Dematteis, 2007). Возникновение атипичных форм — не результат сбоя или случайность, которые можно игнорировать как редкие

курьезы, а проявление неучтенной внутренней сложности (редуцируемой в процедурах типологического описания) — свойства формы, структуры многообразия, универсальной для разных таксонов.

Большинство промежуточных и менее симметричных отклоняющихся форм никогда не бывают типичными в каких-либо таксонах. Однако при соответствующем внимании они обнаруживаются всюду в изменчивости индивидуальной. В среднем почти в половине образцов изученных таксонов среди форм индивидуальной изменчивости изучаемого признака встречаются отклонения — хоть и редкие, но реально существующие, наблюдаемые формы (а не гипотетические или вымершие), игнорировать существование которых нет никаких оснований. Все формы пыльцы, возникающие при размножении (мейоз) в полном поколении — самые редкие и даже единичные отклонения (рис. 1в, д, и, л, п, и; рис. 2в) с частотами встречаемости, стремящимися к нулю — с феноменальной для биологического объекта точностью выстраиваются в универсальный, геометрически упорядоченный ряд (рис. 4а). Других, неупорядоченных или случайных форм, не бывает и не было в ходе эволюции. К универсальной схеме может быть сведена вся наблюдаемая изменчивость форм пыльцы (и современная синхронная, и хронологическая эволюционная). Вымерших типичных форм пыльцы известно крайне мало (например, *Aquilapollenites*; Hofman, Zetter, 2007); а чрезвычайно узнаваемая и специфичная форма типичной пыльцы голосеменного *Classopollis*, вымершего 200 млн лет назад (Peugot et al., 2007), повторяется в качестве редкого отклонения у многих современных цветковых: *Scrophularia*, *Salix*, *Corydalis* (Шелудякова и др., 2017, рис. VII, 19–24, 26).

Если выстроенные в ряды варианты скульптуры (рис. 3н–с) еще можно попытаться “списать” на результат формального упорядочивания случайных отклонений от типичного, как от среднего, то в рядах форм пыльцы (рис. 4) становится очевидной чисто геометрическая закономерность биологической формы, не допускающая никакой произвольности. Структура изменчивости разных признаков пыльцы, разворачивающаяся на разных таксономических уровнях, оказывается существенно одинаковой — непрерывные, геометрически упорядоченные, транзитивные ряды (таксон- и мерон-неспецифичные и рангово-независимые; Пожидаев, 2015) — ненаправленный веер форм. Подобные морфологические ряды были описаны ранее как метаморфоз, “текучесть формы” по И.В. Гете (2014) или рефрен по С.В. Мейену (пути взаимопревращения форм; Meyen, 1973).

## ТЕОРЕТИЧЕСКОЕ ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подробное изучение свойств биологической изменчивости не на случайных выборках (для спорофитов), а на цельных фрагментах генеральной совокупности (для гаметофитов) делает наблюдаемой нетипологическую структуру современного многообразия (случайно выделенного момента биологической эволюции). Обнаруженные свойства изменчивости пыльцы (непрерывность, упорядоченность, транзитивность) ведут, в силу их наблюдаемости, к ряду теоретических заключений, которые следует рассматривать не как возможные предположения, а как неизбежные следствия сделанных наблюдений. Представление об упорядоченности органических форм — это не метафизически принятое основание и не натурфилософия, а достоверное свидетельство события, доступное прямому созерцанию, чувственному восприятию (до и без введения каких-либо понятий, определений, обозначений, описаний, абстракций и редукций — т.е. без умозрения, достоверность которого нуждается в подтверждении и допускает опровержение).

**Естественная система и структура индивидуальной изменчивости.** На примере многообразия морфологических признаков изученных образцов пыльцы родов *Nierembergia* и *Bouchetia* и других изученных таксонов (Пожидаев, 1989; Pozhidaev, 1993, 1995, 2002; Шелудякова и др., 2017; Gavrilova et al., 2018; Григорьева и др., 2018, 2019; Пожидаев, Петрова, 2022) показано, что при учете всех существующих форм удается наблюдать, как в индивидуальной изменчивости онтологически полного, генетически сходного гаметофитного поколения (без влияния гибридизации и расщепления признаков в силу бесполого размножения) могут повторяться типичные формы, отдельные отклонения других (далеких, заведомо неродственных, генетически несовместимых) таксонов и цельные фрагменты многообразия, которые подчиняются одной и той же универсальной закономерности. Одни и те же формы повторяются в индивидуальной изменчивости пыльцы далеких, генетически несовместимых таксонов.

Естественная упорядоченность (система) обнаруживается не в структуре предполагаемых родственных связей предполагаемых таксонов и не в упорядоченности самих таксонов или их типичных форм (Архангельский, 1982). Естественную систему упорядоченности демонстрируют не таксоны (универсалии, общие понятия, результат обобщения), а формы индивидуальной изменчивости живых тел (натуралии, единичные предметы, доступные прямому созерцанию), подчиняющиеся универсальной геометрической закономерности, которая и с широкой транзитивностью повторяется рефреном (Meуen, 1973; In Memoriam, 2007), перекрывая типологические границы

классификаций по родству таксонов и гомологии структур (Pozhidaev, 2002; Пожидаев, 2015; Пожидаев, Петрова, 2022). В этой системе параллелизмов (рис. 4б) все формы полной индивидуальной изменчивости пыльцы могут быть упорядочены таким образом, что их гомологические ряды оказываются неотделимы от гетерологических (негомологических), а типичные формы — от отклонений и всей системы рядов в целом. В этой системе параллелизмов возникновение различных форм не может быть объяснено по отдельности (например, сходство типичных форм отражает генеалогию, а сходство отклоняющихся — результат параллелизмов, конвергенции, случайность или закономерность). Типичные формы пыльцы оказываются не существенным отличием, таксоно-специфическим, адаптивным, унаследованным предковым признаком генеалогической клады, а гармоничной частью совсем других — непрерывных и геометрически упорядоченных и периодических рядов (рис. 4). Единая (непрерывная и геометрически упорядоченная) структура всей индивидуальной изменчивости не позволяет выделять типичную форму онтологически, приписывая ей свойство “быть” — быть более существенной, исходной, предковой, нормальной (рис. 4б, типичные формы обозначены буквой Т). Любопытно, что упорядоченность современного многообразия открывается именно при учете отклоняющихся форм, которые вне ряда могут показаться неупорядоченными, случайными (“рефрен как правило, не знающее исключений”) (Мейен, 1978).

Существование промежуточных отклонений означает, что изменчивость форм пыльцы не может быть сведена к дискретным типам формы (дискретизация исходного многообразия с неизвестной структурой — результат типологической редукции в ходе его классифицирования). Нет дискретных типов — нет нужды объяснять их возникновение, привлекая предположения о дивергенции (селективное вымирание худших, менее совершенных форм в ходе их естественного отбора) или генеалогии (наследование, родство, порождение), не нужно искать естественные причины возникновения дихотомической, дискретно-иерархической структуры классификаций.

Таким образом, в индивидуальной изменчивости каждого поколения пыльцы наблюдаются и требуют объяснения совершенно другие явления и события (параллелизмы), которые не имеют никакого отношения к наследованию типичной, предковой формы, последовательности дивергенции, степени родства и таксономической близости сравниваемых образцов и встречающихся у них форм. Происходят явления и события, которые вовсе не рассматриваются в филогенетической (дивергентной) модели эволюции как собственные свойства самой изменчивости (только

как результат конвергентного сходства в силу внешних причин – как следствие отбора сходных приспособлений к сходным условиям среды обитания; функциональных и унаследованных от предка).

**Не клада, а клина.** Сопоставление признаков пыльцевых зерен в образцах различных таксонов показывает, что их индивидуальная изменчивость раскладывается не генеалогически (генетически) по родам (клада, группа генетического родства – филум, объем, экстенционал понятия “таксон”) и не на морфологические типы (тип организации, диагноз, существенный признак – архетип, содержание, интенционал понятия “таксон”). Вместо этого формы живых тел выстраиваются в непрерывные геометрические ряды (клины) с иной нетипологической структурой упорядоченности (непрерывные ряды транзитивных параллелизмов), которая не может быть корректно описана типологически, с помощью классифицирования (Пожидаев, 2009, 2015) и обладает более наглядной степенью целостности (непрерывна и закономерна). Становятся наблюдаемы определенные наборы, ансамбли форм (наборы изомеров и зеркально симметричных форм; Pozhidaev, 2000a), в которых начинает проявляться естественная структура упорядоченности многообразия – система параллелизмов, обладающая собственной формой – непрерывной, симметричной и упорядоченной периодически (рис. 4б; Пожидаев, 2015, рис. 1). Открывается взгляд на многообразие в целом, как на некое надорганизменное единство, свойства которого выходят за рамки схемы тела и индивидуальной формы.

**Не наследование, а воспроизведение.** Исследование многообразия форм пыльцы позволяет заключить, что в полном поколении популяции близкородственных гаметофитов при бесполом размножении с определенной частотой наблюдаются результаты не наследования (матричное копирование генетических детерминант дискретной, таксоно-специфичной, предковой организации) или индивидуального онтогенеза, а массовое и точное (неоднократное и политопное; Берг, 1922) воспроизведение в каждом поколении пыльцы типичных форм других таксонов, отклонений и их рядов, составляющих значительный фрагмент одного и того же универсального многообразия форм с непрерывной и геометрически упорядоченной структурой (рис. 4; Пожидаев, 2009, рис. 1, 2).

Не наследуется никакая форма – ни типичная, ни отклоняющаяся. Новая форма, новый тип организации может возникнуть за одно поколение, сразу в готовой форме, в виде сбалансированного онтогенеза. Новая форма возникает не в результате развития одной формы из другой, трансформации предковой формы как порождение, а каждый раз заново, из ничего, согласно внутренним

закономерностям. Промежуточные (атипичные) формы пыльцы появляются не вследствие случайных мутаций, никогда не вымирали в ходе дивергенции (селективной элиминации и естественного отбора), всегда редки, существуют в разных таксонах современных растений и возникают теперь, как и прежде, в полном ассортименте. Впрочем, следует заметить, что хотя такой подход полнее описывает свойства наблюдаемой изменчивости, сами ее свойства – непрерывные ряды с геометрически упорядоченной транзитивной структурой – остаются необъяснимыми и интуитивно неочевидными, хотя и вполне наблюдаемыми.

**Не морфогенез, а метаморфоз (не морфодинамика, а морфоластика).** Изучение морфологии пыльцы показывает, что в каждом поколении генеалогической линии с определенной частотой может происходить не генезис формы, а скачкообразное (или в плавном ряду) изменение родовых признаков, морфологического типа – морфоз, ненаследуемое перерождение индивидуальной формы (изменение плана организации, схемы живого тела, возникновение типичных форм далеких, неродственных таксонов, гетерогенез), которые складываются в метаморфоз, непрерывную серию форм.

Все пыльцевые зерна, составляющие описываемые непрерывные ряды, являются дефинитивными формами зрелой пыльцы, а не последовательностью стадий индивидуального развития. Ряд – это не постепенное “возникновение” и последовательное “превращение”, направленное к одной из форм, как к цели (Любищев, 1982). Все формы существуют одновременно. В морфологических рядах нет выделенных направлений, “читаемых” как последовательное усовершенствование, приспособление, упражнение, функциональность или история. Никакие морфологические ряды (ни синхронные, ни хронологические) не являются ни генетическими, ни трансформационными (“ни одна форма не является причиной другой”; Мейен, 1978). Такой способ описания может быть использован только как прием, метафора. Для морфологических рядов не выполняется не только монофилетический, но и генеалогический принцип – потомки разных предков могут обладать сходными признаками, которых у предков не было.

Непрерывный ряд форм отражает трансформизм иного рода – не морфодинамика (направленное, последовательное и преемственное развитие, порождение), а морфоластика (морфоз – перерождение в рамках закономерности). Формы расположены в рядах по их геометрическому сходству; взаимосвязь форм пыльцы описывается как закон (Оскольский, 2001), место в самосогласованной системе геометрических свойств, а не филогенетическое родство. Индивидуальная форма – не результат действия причины, а след-

стве свойств целостности. Если учесть все формы индивидуальной изменчивости, становится очевидной естественная система биологического многообразия — место каждой формы во взаимосвязанной системе параллелизмов — полной, единой и целостной, в которой разные формы связаны в ряду не категориями причинности (происхождение, например), а отношениями “часть—целое” (Бунге, 2010).

В результате возможность перерождения при размножении (проявление неопределенности дискретных форм в непрерывном многообразии, текучесть формы, как формально-логическое обоснование) приводит не только к восстановлению убывающего поголовья (численности), но и к самовоспроизведению и поддержанию неубывающей их изменчивости. Возможность перерождения формы потомков приводит к тому, что морфологическое сходство служит ненадежным признаком родства.

**Эволюция каждый день.** Современное реализованное состояние биомногообразия (случайно выбранный момент и результат всей предшествовавшей эволюции) оказывается в высшей степени рационально организованным — совпадает с мыслимой универсальной геометрией абстрактных чистых форм (рис. 1*в*, *д*, *ч*; формы пыльцы повторяют некоторые платоновы и архимедовы тела: тетраэдр, куб, додекаэдр — многогранники с ребрами, сходящимися под углом в 120°; правило Вудхауса; Wodehouse, 1935). Биологическая изменчивость, естественная форма повторяет чистые формы (результат отвлечения от всех свойств и качеств, кроме протяженности пустого пространства, без различия внешнего и внутреннего), свободные от функциональных или исторических коннотаций. В единой системе детерминирована вся индивидуальная изменчивость; случайных форм не бывает, но бывают промежуточные, менее симметричные формы. Эволюционная новизна (наблюдаемое многообразие) возникает исходно упорядоченной, сразу в предустановленной форме (автоматизм формы; Чайковский, 2018).

Наблюдаемое состояние современного морфологического многообразия форм пыльцы изученных видов *Nierembergia*, *Bouchetia* и других таксонов, рассмотренное в их онтологической полноте, оказывается потенциально гораздо более подвижным, чреватым эволюционной изменчивостью, чем ожидаемое теоретически, на основе типологического подхода. В индивидуальной изменчивости пыльцы в каждом поколении регулярно, без макромутаций (гипотетические и пока никем не найденные, уникальные и редкие эволюционные события, с эпохальными последствиями — возникновение нового таксона, нового типа организации) повторяются одинаковые отклонения и типичные формы других, далеких, неродственных родов, наблюдается возникновение

макропотенциальных, макротаксономических признаков (морфоз).

Скачкообразность или постепенность, обратимость или необратимость, направленность или случайность, приписываемые эволюционному процессу различными теориями (ортогенез, тигеногенез, селектогенез, сальтационизм), могут быть не разными и взаимоисключающими модулями эволюции, а описанием свойств изменчивости, которые все могут быть поняты как следствие одного и того же наблюдаемого явления — метаморфоз, перерождение, приводящее к разворачиванию в поколении упорядоченной системы параллелизмов (гомологических и нет).

Нельзя просто отвергнуть неверное научное объяснение, необходимо найти ошибку; иначе ошибка войдет в новое объяснение как условие задачи. Исходный редукционизм типологического подхода, как способа первичного описания наблюдаемой естественной изменчивости (типологическая редукция, сведение к типичным и дискретным формам в результате неизбежной дискретизации исходной изменчивости с еще неизвестной структурой), приводит в итоге к ненаблюдаемости понятий и явлений, непроверяемости основанных на них филогенетических гипотез, претендующих на объяснение возникновения современного естественного многообразия естественными причинами (эволюция, материальная картина мира). Эволюционная теория должна описать и объяснить возникновение именно наблюдаемых свойств морфологической изменчивости, а не игнорировать их, строя принципиально непроверяемые гипотезы о принципиально ненаблюдаемых понятиях (таксон, родство, дивергенция), объясняя ненаблюдаемые явления ненаблюдаемыми причинами, используя в качестве основных понятия без определений, критериев предметности (вид, гомология) и ясного онтологического статуса (таксон, ранг).

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена на оборудовании ЦКП “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург) в рамках выполнения госзадания по теме “Структурно-функциональные основы развития и адаптации высших растений” (AAAA-A18-118031690084-9).

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

Таблица А.1. Изученные образцы и краткие описания пылевых зерен видов *Nierembergia* и *Bouchetia*

Исследованный образец	Полярная ось, мкм	Экваториальный диаметр, мкм	Ширина мезокольпума, мкм	Толщина экзины, мкм	Скульптура	Единица распространения	Иллюстрации
<i>Nierembergia angustifolia</i> Kunth. Mexico. St of Michoacan. C.G. Pringle 414. 21.07.1892.	37.6–45.9 41.8 ± 4.1	51.7–54.6 53.2 ± 1.4	38.0–40.2 39.1 ± 2.3	1.9–2.1 2.0 ± 3.1	Скульптура струйчатая, струи короткие (3.5–5.0 мкм), довольно широкие (0.5–0.6 мкм), с закругленными концами, плотно прилегают друг к другу; изредка между струями имеются короткие узкие перемычки	Тетрада	рис. 2m–ц
<i>N. aristata</i> D. Don. Uruguay. P. Lorentz 10.1878.	45.7–50.8 48.3 ± 3.4	48.5–51.8 50.2 ± 2.3	37.9–39.6 39.7 ± 1.8	2.5–2.7 2.6 ± 0.3	Скульптура струйчатая, струи длинные, неширокие (0.5–0.6 мкм), плотно примыкают друг к другу; с поперечными перемычками и редкими единичными округлыми перфорациями	Монада	рис. 1n–т
<i>N. frutescens</i> Dur. Schwapp. s. n. 30.8.01.	42.0–50.0 46.0 ± 3.6	45.2–49.7 47.5 ± 4.8	33.3–36.6 35.0 ± 2.3	2.1–2.3 2.2 ± 1.2	Скульптура струйчатая, струи меридиональные, длинные, неширокие (0.3–0.5 мкм), плотно прилегают друг к другу	Монада	рис. 2a–e
<i>N. gracilis</i> Hook. Argentina, Tucuman. C.A. O'Donell. 1392. Oct. 1941.	46.5–53.9 50.2 ± 2.1	46.2–50.0 48.1 ± 4.1	36.5–38.6 37.6 ± 2.6	2.0–2.2 2.1 ± 3.4	Скульптура струйчатая, струи неширокие с перемычками, довольно плотно примыкают друг к другу	Монада	рис. 1a–e
<i>N. hippomanica</i> Miers. Argentina, Tucuman. O'Donell 138. 10.1941.	44.5–50.0 47.3 ± 3.7	44.5–54.5 49.5 ± 1.8	39.0–40.0 39.5 ± 1.6	2.7–3.0 2.9 ± 1.8	Скульптура струйчатая, струи довольно длинные, неширокие (0.3–0.5 мкм), плотно прилегают друг к другу, на концах раздваиваются	Монада	рис. 1y–ц
<i>N. linearifolia</i> R. Graham. Herder 12961. 3.09.1892.	40.0–46.0 43.0 ± 3.8	46.0–55.0 50.0 ± 2.3	40.0–42.8 41.4 ± 1.6	2.0	Скульптура струйчатая, струи довольно длинные, неширокие (0.3–0.5 мкм), плотно прилегают друг к другу	Монада	рис. 1ж–м
<i>N. scoparia</i> Sendtn. Brasilia. Sellow. s.n. 6912. 23 July 1898.	43.6–49.2 46.4 ± 3.8	50.0–56.3 53.2 ± 1.3	35.8–43.0 49.4 ± 2.8	2.0	Скульптура струйчатая, струи довольно длинные, широкие (0.5–1.0 мкм), плотно прилегают друг к другу	Монада	рис. 2ж–м, 3l, м
<i>N. stricta</i> Miers. Argentina, Varela 559. 16. 02.1944.	55.8–58.4 57.1 ± 2.4	63.1–72.7 67.9 ± 4.8	49.5–50.3 49.9 ± 0.8	2.0–2.3 2.2 ± 2.3	Скульптура струйчатая, струи недлинные, довольно широкие (около 1 мкм), с закругленными концами, некоторые струи на концах имеют короткие ответвления	Тетрада	рис. 2h–с
<i>Bouchetia anomala</i> Britton & Rusby. Flora Texana exsiccate. F. Lindheimer 471. 1846.	45.2–47.9 46.6 ± 1.8	39.5–42.7 41.1 ± 2.7	21.1–23.1 22.1 ± 1.9	1.8–1.9	Скульптура бугорчато-гранулярная, бугры (0.23–1.5 мкм) усеяны мелкими гранулами (около 0.1 мкм)	Тетрада	рис. 3з–к
<i>B. erecta</i> DC. ex Dun. Mexica, Hidalgo 6912. 23 July 1898.	45.2–47.9 46.6 ± 3.3	45.2–47.9 46.6 ± 3.6	21.1–23.1 22.1 ± 2.7	1.8–1.9	Скульптура крупнобугорчато-перфорированная, бугры (1.5–5.0 мкм) расположены на расстоянии 1.0–2.5 мкм; между ними – более мелкие бугорки (менее 1.0 мкм), между мелкими бугорками – перфорации (0.1–0.3 мкм)	Тетрада	рис. 3a–z

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Архангельский Д.Б., 1982. Морфологические типы пыльцевых зерен современных цветковых // Бот. журн. Т. 67. № 7. С. 890–897.
- Берг Л.С., 1922. Номогенез или эволюция на основе закономерностей. Петроград: Гос. изд-во. 306 с.
- Бунге М., 2010. Причинность. Место принципа причинности в современной науке. М.: URSS. 512 с.
- Гете И.В., 2014. Научные сочинения. Т. 1. Образование и преобразование органических существ (морфология). М.: КМК. 696 с.
- Григорьева В.В., Брицкий Д.А., Коробков А.А., 2018. Морфология пыльцевых зерен видов рода *Artemisia* (Asteraceae) Дальнего Востока России // Бот. журн. Т. 103. № 10. С. 1255–1264. <https://doi.org/10.7868/S0006813618100046>
- Григорьева В.В., Пожидаев А.Е., Семенов А.Н., Брицкий Д.А., 2019. Морфологическая изменчивость пыльцы представителей рода *Nicotiana* (Solanaceae) // Бот. журн. Т. 104. № 6. С. 900–917. <https://doi.org/10.1134/S0006813619060061>
- Данилевский Н.Я., 2015. Дарвинизм. Критическое исследование. М.: ФИВ. 976 с.
- Кремь Г.О.И., 1967. Палинологическая энциклопедия. М.: Мир. 335 с.
- Кренке Н.П., 1933–1935. Феногенетическая изменчивость // Сборник работ отделения фитоморфогенеза. Т. 1. М.: Изд. Биол. ин-та им. Тимирязева. С. 11–415.
- Куприянова Л.А., Алешина Л.А., 1967. Палинологическая терминология покрытосеменных растений. Л.: Наука. 84 с.
- Куприянова Л.А., Алешина Л.А., 1972. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 1. Л.: Наука. С. 48–51.
- Любарский Г.Ю., 2018. Происхождение иерархии: история таксономического ранга. М.: КМК. 659 с.
- Любищев А.А., 1982. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука. 376 с.
- Манукян Л.К., 1975. Палинология рода *Sideritis* L. // Палинология. Ереван: Изд-во АН АрмССР. С. 40–44.
- Мейен С.В., 1978. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биологии. Т. 39. № 4. С. 495–508.
- Оскольский А.А., 2001. О феноменологии биологического сходства // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия / Ред. Оскольский А.А., Соколов Д.Д., Тимонин А.К. СПб.: Санкт-Петербургский союз ученых. С. 115–133.
- Павлинов И.Я., 2019. Биологическая систематика: в поисках естественной системы. М.: КМК. 246 с.
- Пожидаев А.Е., 1989. Структура экзины пыльцевых зерен представителей сем. Lamiaceae // Бот. журн. Т. 74. № 10. С. 1410–1422.
- Пожидаев А.Е., 2009. Структура многообразия морфологического признака на примере расположения апертур пыльцы цветковых и естественная упорядоченность биологического многообразия. Или — что такое многообразие (описание и интерпретация) // Вид и видообразование. Анализ новых взглядов и тенденций. Тр. ЗИН РАН. Приложение № 1. М.: КМК. С. 151–182.
- Пожидаев А.Е., 2015. Рефренная структура биологического многообразия и теория филогенеза // Палеоботанический временник. Вып. 2. М.: ГЕОС. С. 115–127.
- Пожидаев А.Е., Григорьева В.В., Семенов А.Н., 2024. Структура индивидуальной изменчивости палиноморфологических признаков рода *Cestrum* (Solanaceae Juss.). Типичная форма и отклонения (морфозы) // Журн. общ. биологии. В печати.
- Пожидаев А.Е., Петрова Н.В., 2022. Структура изменчивости палиноморфологических признаков внутри рода *Galeopsis* L. Hjl. (Lamiaceae) и за его пределами в связи с идеей дивергентной морфологической эволюции // Журн. общ. биологии. Т. 83. № 3. С. 151–169.
- Поздняков А.А., 2015. Философское обоснование классической биологии: Механицизм в эволюционистике и систематике. М.: ЛЕНАНД. 304 с.
- Раутиан А.С., 2001. Апология сравнительного метода: о природе типологического знания // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия / Ред. Оскольский А.А., Соколов Д.Д., Тимонин А.К. СПб.: Санкт-Петербургский союз ученых. С. 73–80.
- Чайковский Ю.В., 2018. Автопозэ. М.: КМК. 560 с.
- Шелудякова М.Б., Григорьева В.В., Пожидаев А.Е., 2017. Морфология пыльцевых зерен представителей рода *Scrophularia* (Scrophulariaceae) // Бот. журн. Т. 102. № 3. С. 361–379.
- Blackmore S., Crane P.R., 1998. The evolution of apertures in the spores and pollen grains of embryophytes // Reproductive Biology / Eds Owens S.J., Rudall P.J. Kew: Royal Botanic Gardens. P. 159–218.
- Campo M., van, 1976. Patterns of pollen morphological variation within taxa // The Evolutionary Significance of the Exine / Eds Ferguson I.K., Muller J. L.: Academic Press. P. 125–137.
- Cocucci A.A., 2013. *Nierembergia* // Flora Argentina. V. 13. Dicotyledoneae. Solanaceae. Buenos Aires: Instituto de Botánica Darwinion. P. 149–150.
- Erdtman G., 1952. Pollen Morphology and Taxonomy: Angiosperms. Stockholm: Almqvist and Wiksell. 539 p.
- Finot V.L., Marticorena C., Marticorena A., 2018. Pollen grain morphology of *Nolana* L. (Solanaceae: Nolanoideae: Nolaneae) and related genera of southern South American Solanaceae // Grana. V. 57. № 6. P. 415–455. <https://doi.org/10.1080/00173134.2018.1458897>
- Gavrilova O., Britski D., Grigorieva V., Tarasevich V., Pozhidaev A., Leunova V., 2018. Pollen morphology of the genus *Euonymus* (Celastraceae) // Turczaninowia. V. 21. № 4. P. 188–206. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.4.20>
- Hayrapetyan A.M., 2008. Features of the exine ornamentation of pollen grains in the family Solanaceae Juss. I. The simple types of ornamentation // Nat. Sci. V. 2. № 11. P. 46–50.
- Hofman C.C., Zetter R., 2007. Upper Cretaceous pollen flora from the Vilui basin, Siberia: Circumpolar and endemic *Aquilapollenites*, *Manicorpus*, and *Azonia* species // Grana. V. 47. № 4. P. 227–249. <https://doi.org/10.1080/00173130701763142>
- Hunziker A.T., 2001. Genera *Solanacearum*: The Genera of Solanaceae Illustrated, Arranged According to a New System. Liechtenstein: Ruggell. 500 p.
- Huynh K., 1972. Le pollen et la systematique du genere *Sideritis* L. (Labiatae) // Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. 3 ser. № 45. Bot. 1. P. 1–28.
- In Memoriam. С.В. Мейен: палеоботаник, эволюционист, мыслитель, 2007. М.: ГЕОС. 348 с.
- Meyen S.V., 1973. Plant morphology in its nomothetical aspects // Bot. Rev. V. 39. № 3. P. 205–260.

- Peyrot D., Barrön E., Comas-Rengifo M.J., Touand E., Taf-foreau P., 2007. A confocal laser scanning and conventional wide field light microscopy study of *Classopollis* from the Torcian-Aalenian of the Fuentelsaz section (Spain) // Grana. V. 46. № 4. P. 217–226.
- Pire S.M., Dematteis M., 2007. Pollen aperture heteromorphism in *Centaurium pulchellum* (Gentianaceae) // Grana. V. 46. № 1. P. 1–12.
- Pozhidaev A.E., 1993. Polymorphism of pollen in the genus *Acer* (Aceraceae). Isomorphism of deviant forms of Angiosperm pollen // Grana. V. 32. № 1. P. 79–85. <https://doi.org/10.1080/00173139509429028>
- Pozhidaev A.E., 1995. Pollen morphology of the genus *Aesculus* (Hippocastanaceae). Patterns in the variety of morphological characteristics // Grana. V. 34. № 1. P. 10–20. <https://doi.org/10.1080/00173139509429028>
- Pozhidaev A.E., 1998. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 1. Formation of 3-colpate patterns and endoaperture geometry // Rev. Palaeobot. Palynol. V. 104. № 1. P. 67–83.
- Pozhidaev A.E., 2000a. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 2. Formation of polycolpate patterns and pseudoaperture geometry // Rev. Palaeobot. Palynol. V. 109. № 3–4. P. 235–254. [https://doi.org/10.1016/s0034-6667\(99\)00057-3](https://doi.org/10.1016/s0034-6667(99)00057-3)
- Pozhidaev A.E., 2000b. Pollen variety and aperture patterning // Pollen and Spores: Morphology and Biology / Eds. Harley M.M., Morton C.M., Blackmore S. Kew: Royal Botanic Gardens. P. 205–225.
- Pozhidaev A.E., 2002. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 3. A family-based study of Krameriaceae // Rev. Palaeobot. Palynol. V. 127. № 1–2. P. 1–23. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(02\)00251-8](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(02)00251-8)
- Shishova M., Puzanskiy R., Gavrilova O., Kurbanniazov S., Demchenko K. et al., 2019. Metabolic alterations in male-sterile potato as compared to male-fertile // Metabolites. V. 9. № 2. Art. 24. <https://doi.org/10.3390/metabo9020024>
- Stafford P., Knapp S., 2006. Pollen morphology and systematics of the zygomorphic flowered nightshades (Solanaceae; Salpiglossideae sensu D'Arcy, 1978 and Cestroideae sensu D'Arcy, 1991, pro parte): A review // Syst. Biodivers. V. 4. № 2. P. 173–201. <https://doi.org/10.1017/S1477200005001787>
- Tate J.A., Acosta M.C., McDill J., Moscone E.A., Simpson B.B., Cocucci A.A., 2009. Phylogeny and character evolution in *Nierembergia* (Solanaceae): Molecular, morphological, and cytogenetic evidence // Syst. Bot. V. 34. № 1. P. 198–206. <https://doi.org/10.1600/036364409787602249>
- Walker J.W., Doyle J.A., 1975. The bases of angiosperms phylogeny: Palynology // Ann. Miss. Bot. Gard. V. 62. № 3. P. 664–723. <https://doi.org/10.2307/2395271>
- Wodehouse R.P., 1935. Pollen Grains: Their Structure, Identification and Significance in Science and Medicine. N.-Y.; L.: McGraw-Hill. 574 p.

## The pattern of natural variability of palynomorphological features with the example of some *Nierembergia* and *Bouchetia* species (Solanaceae) and natural system of bio-variety

A. E. Pozhidaev<sup>a</sup>, \*, V. V. Grigoryeva<sup>a</sup>, \*\*, A. N. Semyonov<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Komarov Botanical Institute, RAS  
Prof. Popov St., 2, Saint Petersburg, 197376 Russia

\*e-mail: pae62@mail.ru

\*\*e-mail: grigorieva@binran.ru

On the example of pollen morphological features of 8 species of *Nierembergia* and 2 species of *Bouchetia* (family Solanaceae), the properties of individual variability are described. Most of the studied characters (structure of apertures, ultrastructure of the sporoderm, surface sculpture, dimensions) do not have significant differences at the individual and intraspecific levels; taxonomically significant variability of morphological features of pollen is manifested at the level of the genus and suprageneric groups. The genera differ significantly in the sculpture of the pollen grain surface – striate in *Nierembergia* and tuberculate in *Bouchetia*. Pollen contained in one bud, anther or tetrad (fully completed gametophytic generation, where there is no death – all descendants of one ancestor without exception), is considered as an extreme model (maximum completeness with minimum complexity) to study the properties of natural morphological variability and the causes of its occurrence. It was found that pollen characters (sculpture, number and location of apertures) have the same pattern of variability (continuous and transitively ordered series), which embodied at different taxonomic levels in different characters. The natural variability of pollen morphological features is ordered not into a genealogical clade, but into a cline – continuous, geometrically ordered and transitive series (taxon-nonspecific and rank-independent). In this system of parallelisms, homological series are inseparable from non-homological ones, and typical forms, from deviations. The origin of typical and deviant forms cannot be explained separately (typical – genealogically, and deviant – as parallelism, convergence, chance or regularity). The individual variability of pollen forms is geometrically ordered and is not the result of random disturbances, failures of the hereditary program, or pathology. The typical form turns out to be a harmonious part of a geometrically ordered series of pure forms, free from functional and historical connotations. The similarity of pollen forms in these series is determined by their geometry and does not depend on affinity, homology, functionality (improvement, exercise, adaptation). The natural system of pollen forms is formed not by the structure of supposed affinity of supposed taxa (universalia, general concepts, the result of speculation that requires confirmation and admits refutation), but the structure of the observed parallelisms of the variability of individual living bodies. Evolutionary novelty (the current state, the observed variability) arises initially ordered in a pre-established form.

УДК 593.714.2:591.112.3:573.7:573.22

## ИНТЕГРАЛЬНЫЙ ЭФФЕКТ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ЧАСТЕЙ НЕЦЕНТРАЛИЗОВАННОЙ БИОСИСТЕМЫ НА ПРИМЕРЕ ФОРМИРОВАНИЯ МАГИСТРАЛЬНЫХ ТЕЧЕНИЙ ГИДРОПЛАЗМЫ В ПОБЕГЕ КОЛОНИАЛЬНОГО ГИДРОИДА *DYNAMENA PUMILA* (L., 1758)

© 2023 г. Н. Н. Марфенин<sup>1</sup> \*, В. С. Дементьев<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,  
биологический факультет, кафедра зоологии беспозвоночных  
Ленинские горы, 1, Москва, 119234 Россия

\*E-mail: marf47@mail.ru

Поступила в редакцию 23.12.2022 г.

После доработки 14.03.2023 г.

Принята к публикации 25.05.2023 г.

Описано формирование в побеге у колониальных гидроидов (Hydrozoa) магистральных течений гидроплазмы (ГПТ), выходящих из него в стolon и способных переносить пищевые частицы по столону на противоположный конец нецентрализованного организма. Мы разработали простой метод ежеминутной визуальной регистрации направления движений частиц в гидроплазме в каждом модуле побега на протяжении 1.5 ч. Установлено, что магистральные исходящие из побега ГПТ образуются регулярно с периодом  $14.8 \pm 3.4$  мин. Входящие в побег ГПТ также ритмичны ( $15.1 \pm 5.0$  мин), но если исходящие ГПТ обычно наполнены частицами пищи, то возвращающиеся ГПТ, как правило, содержат мало частиц. В пульсациях гидрантов на побеге больше хаоса, чем в стволе побега, т.е. период поступления ГПТ из гидрантов в ствол побега значительно варьирует. Раньше это заставляло предполагать, что исходящие ГПТ формируются только под влиянием входящих, как ответная реакция на растяжение ценосарка при поступлении гидроплазмы в побег (под давлением других пульсаторов в колониальном организме). Однако выяснилось, что между появлением входящего и началом исходящего ГПТ проходит в среднем 5 мин. За это время гидроплазма наполняет не только ствол побега, но и гидранты, которые в ответ сжимаются, хотя и не одновременно. Гидранты выдавливают при сжатии гидроплазму в ствол побега, после чего и ценосарк побега начинает сжиматься. Выяснилось, что при учете пульсаций гидрантов за 3 мин проявляется четкая периодичность, совпадающая с периодичностью исходящих из побега ГПТ, возникающих в результате сжатий ценосарка ствола. При этом гидроплазма еще не может поступить в гидранты до окончания продолжительной фазы их сжатия. В противном случае перемещения гидроплазмы были бы ограничены только пространством побега. Таким образом, в нецентрализованной системе, каковой является колониальный организм у гидроидов, согласование пульсаций гидрантов и ценосарка происходит со значительным люфтом. У ценосарка, как единого целого, пульсации ритмичны с незначительными флуктуациями, в то время как гидранты — источники множества мало ритмичных пульсаций (с большими вариациями периода). Поэтому вклад гидрантов в формирование магистрального ГПТ проявляется не одномоментно, а в течение нескольких минут в интервале между входящим и исходящим течениями.

DOI: 10.31857/S0044459623030041, EDN: SUGOIZ

Колониальные гидроиды — весьма совершенный объект экспериментального изучения функционирования нецентрализованных биологических систем<sup>1</sup>.

Нецентрализованная или децентрализованная система — это целое, состоящее из взаимодействующих частей, ни одна из которых не является

управляющей для остальных (Марфенин, 2016). К нецентрализованным биологическим системам относятся многие растения, грибы, колониальные беспозвоночные и колониальные микроорганизмы, популяции и экосистемы, а также в социальных системах различные неиерархические объединения у людей.

Во всех вариантах нецентрализованных систем основной вопрос, на который до сих пор не получен ответ: каким образом из совокупности

<sup>1</sup> Строеие и терминология колониальных гидроидов кратко описаны в ряде предыдущих статей (например, Марфенин, 2016).

неорганизованных между собой сигналов и действий рождаются отчетливые и более мощные объединенные сигналы или действия?

Основная методическая сложность при изучении нецентрализованных систем — необходимость одновременной регистрации множества источников информации или действий. Некоторые колониальные гидроиды в этом отношении оказываются удобными объектами исследования. Главное их преимущество перед остальными объектами состоит в том, что тело у гидроидов в любых местах доступно для непосредственного наблюдения благодаря ветвистости и тонким стенкам тела. Все столоны и побеги развернуты в пространстве. Стенка тела состоит только из двух слоев клеток. Массивных органов нет. Внешний тонкий хитиновый скелет у молодых ветвей колонии прозрачен. Гастроваскулярная полость единая и проходит через весь колониальный организм без разделения поперечными перегородками на отсеки. Размеры объекта удобны для исследования с использованием обычных оптических приборов. Скорость роста соответствует возможностям исследователя регистрировать происходящие изменения, т.е. не слишком медленно и не слишком быстро.

К нецентрализованным процессам у колониальных гидроидов относятся: 1) динамика перемещения клеток в различных местах тела колониального организма, 2) рост побегов и столонов, 3) образование и дедифференцировка гидрантов, 4) пульсации гидрантов и ценосарка, 5) перемещение гидроплазмы в гастроваскулярной полости тела (функционирование распределительной системы).

Проще всего регистрировать рост побегов и столонов, для чего не требуется никаких сложных устройств. Достаточно регулярно измерять их длину или прирост (Марфенин, Дементьев, 2018а). Так же просто отслеживать появление новых гидрантов и рассасывание (дедифференцировку) старых. Намного сложнее изучать динамику клеточных процессов. В этой области до сих пор не разработаны удовлетворительные методики параллельного изучения множества изменений в разных местах организма. Исследования роста колонии и динамики состояния гидрантов в ней, хотя и наиболее привлекательны, дают весьма ограниченный результат для понимания взаимодействия локальных процессов. Только при изучении работы распределительной системы можно регистрировать не только разрозненные процессы (пульсации и локальные течения), но и результат их взаимодействия — мощное течение гидроплазмы, пронизывающее весь колониальный организм.

Наиболее ярко нецентрализованная саморегуляция проявляется у гидроидов с пульсаторно-реверсивным<sup>2</sup> типом распределительной системы (Марфенин, 2016). Локальные течения гидроплазмы, порождаемые пульсациями множества гидрантов и участков ценосарка, то и дело меняют направление, причем скорость движения гидроплазмы непрерывно изменяется: от нулевой до максимальной и снова до нулевой. Такое движение гидроплазмы, заполняющей гастроваскулярную полость ценосарка, производит впечатление хаотичного. Перемещение частиц пищи у таких гидроидов на сколь-либо значительное расстояние внутри колониального организма представляется маловероятным. Тем не менее наблюдения и опыты однозначно свидетельствуют о том, что частицы, взвешенные в гидроплазме, могут время от времени перемещаться в столоне гидроида от одного его конца до противоположного за незначительное время, несмотря на кажущееся хаотичным мельтешение гидроплазмы на одном месте в интервалы между однонаправленными протяженными гидроплазматическими течениями (ГПТ), ясно различимыми под биноклем или микроскопом, хотя, как выяснилось, это не цельные ГПТ, а составные (Марфенин, Дементьев, 2019).

К настоящему времени уже описан гипотетический механизм возникновения мощных ГПТ в столоне из множества локальных ГПТ (Марфенин, Дементьев, 2017, 2019, 2020, 2022). Однако не вполне понятно, что заставляет часть гидроплазмы выходить из первого побега (инициатора ГПТ) в столон.

Цель нашего исследования — определить условия согласования пульсаторов в пределах побега, необходимые для генерации исходящего из него ГПТ.

Основные задачи исследования — определить следующие показатели:

- ритмичность ГПТ;
- долю времени, которая приходится на активные перемещения гидроплазмы;
- периодичность исходящих и входящих в побег ГПТ;
- продолжительность исходящих и входящих в побег ГПТ и интервал между ними;
- особенности ГПТ в верхней и нижней частях побегов;
- степень синхронности поступления гидроплазмы из гидрантов в ценосарк побега;
- периодичность сокращений гидрантов;
- роль гидрантов в формировании исходящих ГПТ.

<sup>2</sup> В ранних работах система называлась пульсаторно-перистальтической (Марфенин, 1985а). Альтернативный вариант распределительной системы представлен, например, у колониального гидроида *Ectopleura larynx* (Ellis & Solander, 1786) непрерывным однонаправленным течением гидроплазмы с неизменной скоростью (Марфенин, 1985б).

В результате проведенного исследования удалось определить механизм формирования исходящего из побега в столон течения гидроплазмы.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Объект исследования.** Исследование выполнено на колониальном гидроиде *Dynamena pumila* (L., 1758), который относится к семейству Sertulariidae (отряда Leptothecata, подкласса Hydroidolina). Это семейство объединяет группу гидроидов с высокоорганизованными побегами, в которых гидротеки расположены в несколько рядов. Верхушка роста в процессе морфогенеза регулярно образует зачатки гидрантов, не прекращая при этом расти, а у некоторых родов и зачатки боковых ветвей закладываются на верхушке побега. Такой тип роста называется моноподиальным с терминально расположенными зонами роста (Kühn, 1914; Наумов, 1960).

Ствол побега выглядит как череда расширений и сужений, т.е. имеет ярко выраженное модульное строение. Исторически *модули* побегов называются *междоузлиями*. Междоузлие побега начинается и завершается выше пары гидротек, включая в себя у *D. pumila* одну пару гидрантов в гидротеках.

Колония или, точнее, колониальный организм *D. pumila* начинается от первого (или материнского) побега, выросшего из осевшей планулы. От основания этого побега по субстрату растет столон, который, так же как побег, покрыт хитиновидным перисарком, внутри которого – трубковидное тело столона. Интеркалярный (вставочный) рост столона происходит сразу за его верхушкой, которая медленно пульсирует, так что увидеть эти пульсации можно лишь при ускорении демонстрации видеосъемки. На столоне по мере его роста берут начало новые побеги примерно на равных расстояниях друг от друга. Поскольку закладка новых побегов происходит только на верхушке столона, то самые короткие побеги оказываются вблизи верхушки столона, а самые высокие – на противоположном конце столона, ближе к материнскому побегу. На столонах и побегах образуются боковые ветви. Следовательно, наибольшее число гидрантов в колонии *D. pumila* регистрируется на противоположном конце от зоны роста столона на больших побегах. Все побеги, их ветви и столоны имеют общую полость тела, которая называется гастроваскулярной. Полость заполнена гидроплазмой, в которой видны частицы полупереваренной пищи различного размера.

**Место обитания *D. pumila* в естественных условиях.** Материал для исследования был собран на границе нижней литорали и верхней сублиторали Еремеевского порога Великой Салмы Канда-

лакшского залива Белого моря (66.552005° с.ш., 33.116899° в.д.) вблизи Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.

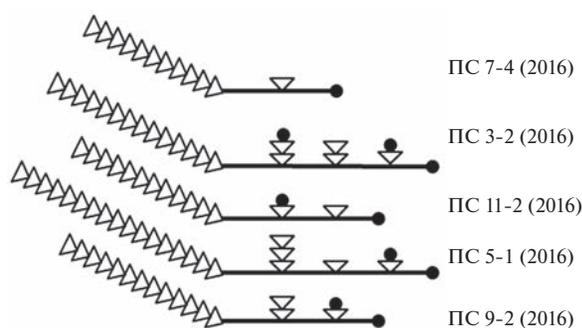
**Культивирование *D. pumila* в лаборатории.** Под биноклем выбирали подходящие побеги *D. pumila*. Обращали внимание на то, чтобы перисарк побега был светло-желтого цвета, что свидетельствует о том, что он еще тонкий, а на его поверхности мало обрастаний. В таких побегах лучше видны перемещения гидроплазмы (Дементьев, Марфенин, 2018, 2019, 2021; Dementyev, Marfenin, 2021).

Эти побеги отделяли от колонии и размещали на поверхности предметных стекол, по одному – два на стекло, плотно обвязывая толстой ниткой. Подготовив таким способом десяток стекол, помещали их в кристаллизатор со свежей морской водой объемом 10 л. В кристаллизатор помещали распылитель аквариумного микрокомпрессора для постоянного перемешивания морской воды. Сам кристаллизатор находился в кювете большего размера, заполненной водой, которая постоянно прокачивалась помпой через проточный холодильник. Так в аквариальной системе поддерживается определенная температура. В наших исследованиях температура воды составляла 15–16°C.

Кормление осуществляли свежесобранной науплией *Artemia salina* (L., 1758) в отдельном кормовом кристаллизаторе, в который модельные колонии *D. pumila* помещали на 1–3 ч. Концентрация науплиев в начале кормления составляла 1–2 экз./мл. Как правило, активная фаза кормления, в течение которой концентрация науплиев в кормовом аквариуме значительно снижается, продолжалась до 20 мин. Кормление перед началом регистрации осуществляли за сутки, с целью избежать влияния самого кормления на перемещение гидроплазмы в побеге и формирование выходящего из него магистрального течения.

**Регистрация перемещения гидроплазмы и обозначения.** Методика визуального сканирования ГПТ апробирована нами ранее на столонах *D. pumila* (Марфенин, Дементьев, 2017, 2019, 2022). В данной статье мы ограничиваемся изучением системы гидроплазматических течений (ГПТ) только в пределах материнского побега, от которого были выращены модельные колонии на стеклах.

Регистрацию локальных токов гидроплазмы в побеге производили под биноклем МБС-1 (ЛОМО). Материнский побег обычно расположен почти горизонтально по отношению к стеклу, что упрощает процедуру регистрации ГПТ (рис. 1). Подробно изучена динамика системы ГПТ у пяти колоний. Приоритет индивидуального рассмот-



**Рис. 1.** Упрощенные схемы пяти колоний *D. pumila*, использованных в исследовании. Обозначения: треугольник обозначает один модуль побега, включающий две гидротеки и участок ствола между ними; черная линия – стolon; черные кружки – растущие верхушки побегов и stolона.

рения объекта и анализа полученных результатов над усреднением данных называется идиографическим подходом. Этот метод подробнее описан в одной из предыдущих статей (Марфенин, Дементьев, 2022). Статистическая обработка лишь дополняет данные, полученные с учетом индивидуальных различий объектов исследования.

Перед началом регистрации картировали колонию, т.е. составляли схему, на которой отмечали ряд показателей: длину stolона, все побеги, расстояния между ними, все модули в каждом побеге, состоянии роста верхушек побегов и stolона. Затем подготавливали бланк регистрации с условным изображением всех гидрантов на побеге (рис. 2). На каждом бланке все строки пронумерованы в формате времени (0:00) для возможности отсылки в тексте рукописи на определенное место бланка регистрации. Продолжительность каждого сканирования – 1.5 ч.

Состояние гидроплазмы в побеге определяли визуально, просматривая каждую минуту колонию на просвет в течение 10–20 с и нанося на схему колонии по модулям побега направление ГПТ и насыщенность ГПТ частицами в двух градациях: ненасыщенные ГПТ (мало частиц) и насыщенные ГПТ (много частиц). Им соответствовали тонкие стрелки (к верхушке побега  $\uparrow$ , к его основанию  $\downarrow$ , из гидранта в ценосарк побега  $\rightarrow$  и  $\leftarrow$ ) и толстые стрелки (вниз по побегу  $\nabla$  и вверх  $\Delta$ ).

Под ненасыщенными или слабыми ГПТ мы подразумеваем перемещение гидроплазмы отдельных разрозненных частиц. Насыщенные или сильные течения характеризуются множеством частиц, целиком заполняющих просвет гастроваскулярной полости в пределах поля зрения. Размер частиц специально не учитывали: мелкие и крупные частицы могли присутствовать как в насыщенных, так и в ненасыщенных течениях.

При регистрации продолжительности стадий перемещения гидроплазмы или его отсутствия не разделяли стадии полного покоя и хаотического перемещения на одном месте, обозначая и ту, и другую символом “ $\sigma$ ”.

Для удобства обработки первичных данных мы изобразили побег в таблице Excel. Один модуль побега представлен в виде четырех клеток: две клетки – участок stolона побега, две клетки по бокам – два гидранта. В stolоне регистрировали направление ГПТ к его верхушке и к основанию. В гидрантах отмечали только исходящие из них ГПТ, как индикаторы их сжатий. Входящие ГПТ не были отмечены из-за их прозрачности (ненасыщенности частичками) и ограничения времени на каждый проход визуального сканирования.

На основании полученных данных определяли несколько вторичных показателей: период ГПТ, максимальное значение ГПТ, интенсивность ГПТ.

Период исходящих из побега ГПТ определяли по интервалам между максимумами стрелок ( $\downarrow + \nabla$ ) в ГПТ, включающих базальный модуль побега. Возможны следующие варианты: 1) все ГПТ представлены на бланке регистрации только ( $\nabla$ )ГПТ; 2) ( $\downarrow$ )ГПТ переходит без разрыва в ( $\nabla$ )ГПТ; 3) ( $\nabla$ )ГПТ переходит без разрыва в ( $\downarrow$ )ГПТ, которое выходит из побега в stolон. Это позволило точнее определить период входящих и исходящих мощных ГПТ.

Период исходящих из гидрантов ГПТ определяли по интервалам между обнаружением (регистрацией) первых ГПТ после фаз покоя.

Максимальное значение ГПТ означает число последовательных модулей в побеге, в которых одновременно зарегистрированы однонаправленные ГПТ.

Под интенсивностью ГПТ подразумевается количество ячеек на схеме с данным типом ГПТ за все время регистрации, т.е. за 90 мин: чем больше таких ячеек, тем интенсивнее соответствующий тип ГПТ.

Для определения долей фаз 1) покоя, а также 2) ГПТ, направленных к верхушке побега и 3) от нее, высчитали процентное соотношение ячеек на всем бланке с соответствующими значками:  $\sigma$ ,  $\nabla$ ,  $\Delta$ ,  $\rightarrow$  и  $\leftarrow$ . В тексте мы называем результаты такого учета как “процент модулей” в соответствующем состоянии.

Для сравнения интенсивности ГПТ на разном удалении от основания побега мы ограничились выделением трех участков по четыре модуля каждый. Один включал верхушку побега и нижерасположенные модули, второй был в середине побега, а третий – у его основания. Таким образом мы хотели уравнивать выборки вне зависимости от реальной высоты побега.

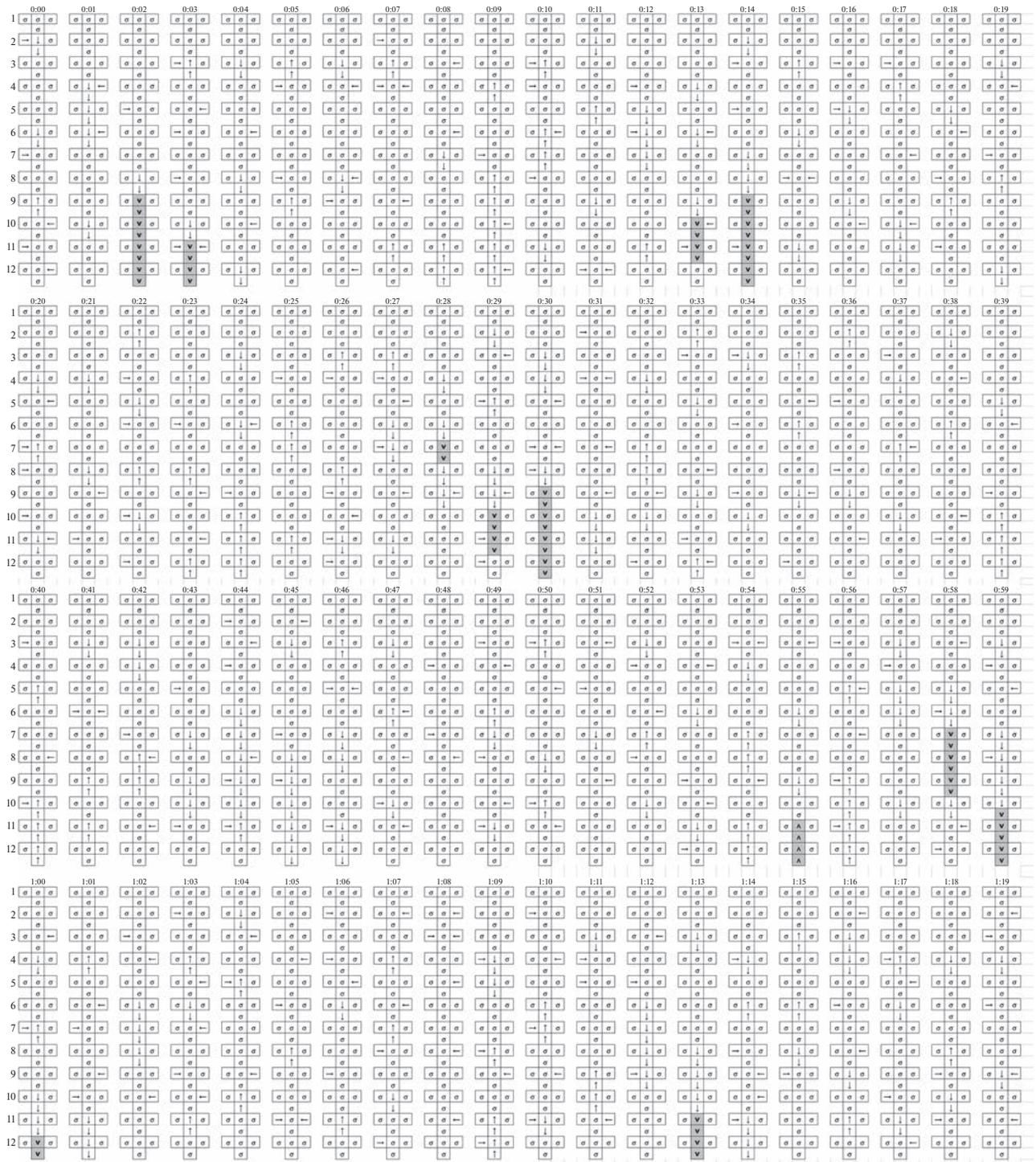


Рис. 2. Пространственное распределение в динамике фаз покоя (σ), ГПТ из гидрантов в ствол побега (→ и ←), ГПТ к основанию побега (↓) и ГПТ к верхушке побега (↑) в материнском побеге у колонии *D. pumila* № ПС 9-2 (2016). Значки v и A обозначают насыщенные частицами ГПТ.

**Статистическая обработка** сводилась к определению средних арифметических значений ( $\bar{x}$ ) и стандартного отклонения ( $\pm SD$ ) или стандартной ошибки среднего ( $\pm SE$ ), а также определению достоверности различия средних величин в

выборке ( $n$ ). Показатель  $\pm SD$  использовали в тех случаях, когда хотели сравнить между собой вариабельность пульсаций у разных частей, например у гидрантов в зависимости расположения на побеге.

**Таблица 1.** Период по максимуму числа стрелок к основанию побега ( $\downarrow$  и  $\nu$ ) в момент регистрации, мин

	Название колонии					Пять колоний вместе
	ПС 7-4 (2016)	ПС 3-2 (2016)	ПС 11-2 (2016)	ПС 5-1 (2016)	ПС 9-2 (2016)	
$\bar{x}$	14	15.6	14.7	13.5	14.3	14.4
$SD$	1.2	1.5	1.5	2.3	1.9	1.8
$SE$	0.5	0.7	0.6	1.0	0.8	0.3
Выборка	5	5	6	6	6	28

## РЕЗУЛЬТАТЫ

*Ритмичность ГПТ*

Ежеминутная регистрация направлений перемещения гидроплазмы в пределах материнского побега позволила выявить у всех пяти колоний ритмичные ГПТ различной интенсивности, направленные как к основанию побега, так и от основания к верхней части побега (рис. 2, 3 и 4). Ясное всего это видно на исходящих ГПТ, заполненных частичками, что продемонстрировано ниже на примере результатов регистрации перемещений гидроплазмы в колонии *D. pumila* № ПС 9-2 (2016) (рис. 2). На фоне преобладающего состояния покоя или непротяженных ГПТ в течение 1.5 ч шесть раз были зарегистрированы исходящие из побега ГПТ, протяженностью более четырех модулей побега. Интервалы между ними составляли 12, 16, 15, 14, 14, 15 мин. В пяти случаях из шести эти ГПТ были насыщены частичками (обозначение  $\nu$ ).

Ритмичность ГПТ хорошо прослеживается на графиках всех пяти колоний (рис. 3). В них представлены количества ячеек на схемах побегов, в которых ГПТ направлены вверх ( $\uparrow$ ) к верхушке побега, вниз ( $\downarrow$ ) к его основанию, а также из гидрантов в ствол побега ( $\rightarrow$  и  $\leftarrow$ ). Наиболее убедительно ритмичность выявлена у совокупности всех течений, направленных вниз к столону ( $\downarrow + \nu$ ) ГПТ (рис. 3). Менее четко проявляется периодичность у ( $\uparrow + \lambda$ ) ГПТ, направленных к верхушке побега. Периодичность ГПТ из гидрантов в ствол побега на представленных графиках не ясна.

Несмотря на то, что пять колоний различаются по графикам перемещения гидроплазмы, в них можно отметить общие характеристики:

– ( $\nu$ ) ГПТ у всех более мощные, чем ( $\lambda$ ) ГПТ;

**Таблица 2.** Периоды ГПТ у основания побега на границе со столоном, мин. Средние значения ( $\bar{x}$ ) и стандартное отклонение ( $\pm SD$ ) для пяти колоний *D. pumila*

ГПТ	$\bar{x}$	$\pm SD$	Выборка
$\uparrow$	15.1	5.0	24
$\downarrow$	12.0	4.1	33
$\nu$	14.8	3.4	25
$\lambda$	18.3	6.4	16

– ( $\lambda$ ) ГПТ опережают ( $\nu$ ) ГПТ, т.е. наступают на несколько минут раньше;

– максимальные значения ГПТ<sup>3</sup>, как правило, краткосрочны и имеют на графиках форму пиков, а не плато, т.е. максимальные ГПТ продолжительностью 2–3 мин встречаются значительно реже, чем одноминутные (из 33 пиков 9 раз) (рис. 3).

Сравнивая пять колоний, мы приходим к выводу, что максимальные значения ( $\downarrow + \nu$ ) ГПТ варьируют незначительно (от 10 до 15 стрелок), т.е. исходящие ( $\nu$ ) ГПТ по протяженности примерно одинаковые.

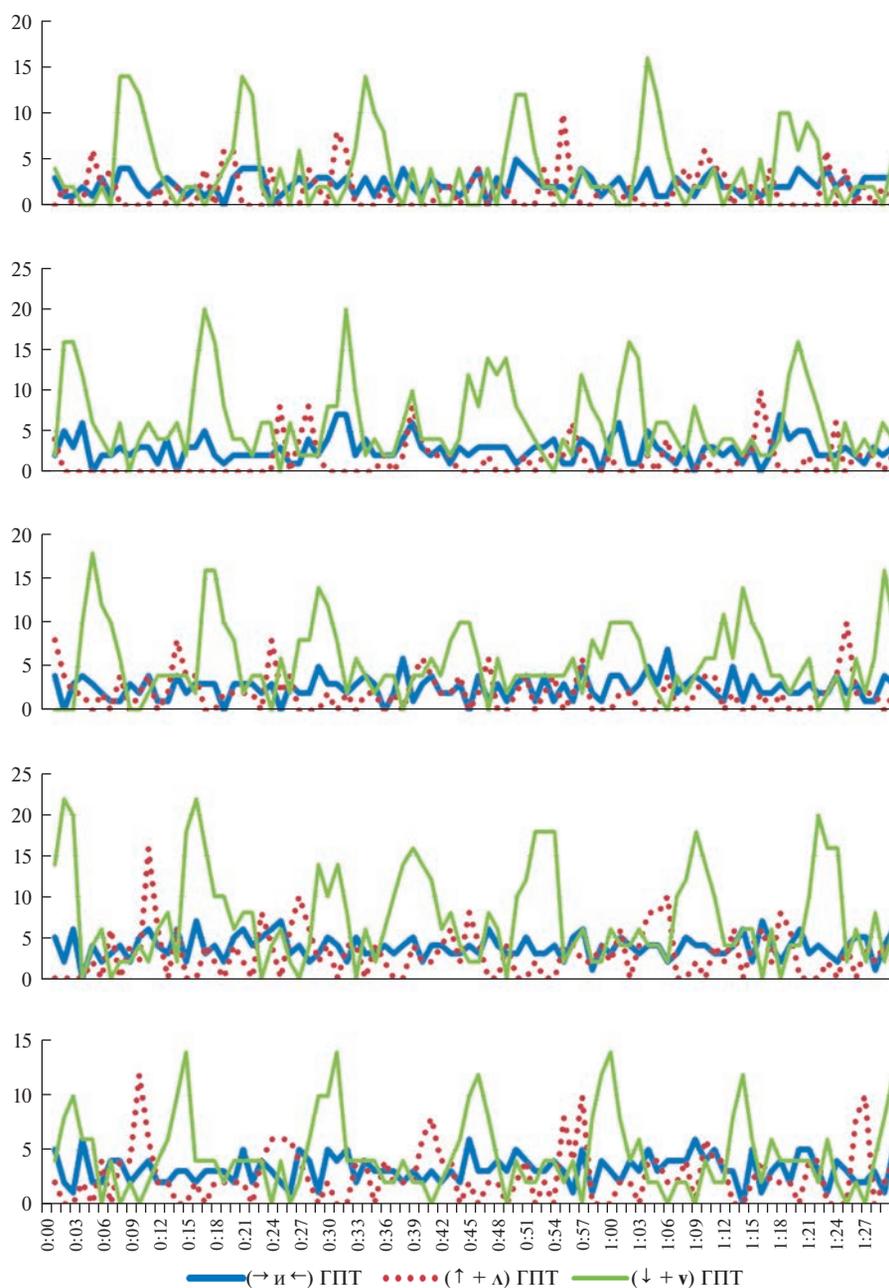
Период исходящих из побега ГПТ, определенный по интервалам между максимумами стрелок ( $\downarrow + \nu$ ) в ГПТ, включающих базальный модуль побега, составлял у всех исследованных колоний в среднем  $14.4 \pm 1.8$  мин ( $\bar{x} \pm SD$ ) (табл. 1).

Тот же результат получился и для периода ГПТ в основании побега, т.е. для исходящих из побега ( $\nu$ ) ГПТ, насыщенных пищевыми частичками ( $14.8 \pm 3.4$  мин). Такие ГПТ наиболее ритмичны, т.е. отличаются наименьшими отклонениями значений от среднего (табл. 2). Это видно также и на графиках (рис. 3).

*Соотношение покоя и движения гидроплазмы*

Динамика перемещения гидроплазмы в каждом участке материнского побега одной из колоний, а именно № ПС 9-2 (2016), представлена на рис. 2. В основном преобладает состояние покоя ( $\sigma$ ), точнее, отсутствия продольного перемещения. Взвешенные в гидроплазме частички могут в таком состоянии оставаться на одном месте, крутиться в поле зрения или же подергиваться. Доля фазы покоя составляет для всех пяти колоний совместно 80.1%. Это означает, что во всех учетных ячейках (см. рис. 2) пяти колоний, помноженных на 90 (мин), т.е. в 23760 ячейках, фаза покоя зарегистрирована в 19032 ячейках. Иными словами, фаза покоя в отдельно взятой ячейке в течение 90 мин регистрации может встречаться реже или чаще. Однако дополнительно к приведен-

<sup>3</sup> Согласно примененному методу, максимальное значение ГПТ означает число последовательных модулей в побеге, в которых одномоментно зарегистрированы однонаправленные ГПТ.



**Рис. 3.** Динамика числа локальных ГПТ: из гидрантов в ствол побега ( $\rightarrow$  и  $\leftarrow$ ); в стволе к его верхушке ( $\uparrow$  +  $\Delta$ ); в стволе к его основанию ( $\downarrow$  +  $\mathbf{v}$ ) в колониях *D. pumila* сверху вниз: ПС 7-4 (2016); ПС 3-2 (2016); ПС 11-2 (2016); ПС 5-1 (2016); ПС 9-2 (2016). По оси  $Y$  – число участков колонии с данной направленностью ГПТ; по оси  $X$  – время от начала регистрации, мин.

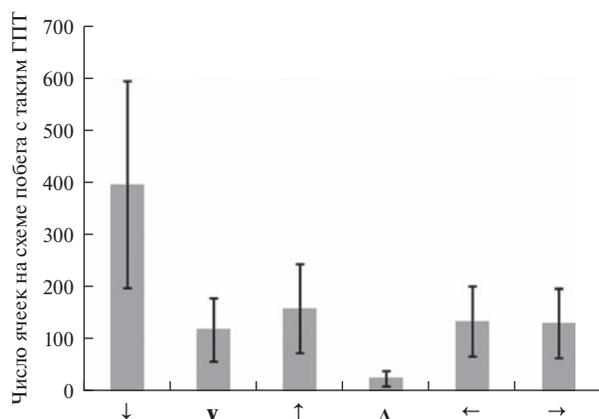
ному усреднению всех ячеек надо учитывать, что в колонии № ПС 9-2 (2016) доля фазы покоя в верхней ячейке ствола побега составляла 100%, а в ячейке, расположенной в основании побега, – 70%.

Иногда в разных местах побега возникают продольные перемещения гидроплазмы. В зависимости от направления перемещения они обозначены на схеме стрелочками ( $\rightarrow$ ,  $\leftarrow$ ,  $\downarrow$ ,  $\uparrow$ ). Время от времени ГПТ в ценосарке ствола побега оказываются насыщены частицами ( $\Delta$ ,  $\mathbf{v}$ ). Таких

ГПТ значительно меньше, чем обычных с небольшой концентрацией частиц (рис. 4).

Больше всего исходящих из материнского побега ГПТ (учитываемых совместно  $\downarrow$  и  $\mathbf{v}$ ). Существенно меньше входящих в побег ГПТ ( $\uparrow$  и  $\Delta$ ).

Насыщенные частичками ГПТ ( $\mathbf{v}$ ,  $\Delta$ ) в основном исходящие ( $\mathbf{v}$ ), но есть и входящие, хотя и значительно реже.



**Рис. 4.** Средние интенсивности различных ГПТ за 1.5 ч регистрации в материнских побегах у пяти колоний *D. pumila* ( $\bar{x} \pm SE$ ). Под интенсивностью понимается сумма ячеек в бланке регистрации за 1.5 ч с соответствующим обозначением: входящие в ствол (↑) и исходящие из ствола (↓) ГПТ, не насыщенные частицами; входящие в ствол (λ) и исходящие из ствола (v) ГПТ, насыщенные частицами; ГПТ из гидрантов в ствол побега (→ и ←).

Суммарная интенсивность ГПТ из всех гидрантов в ствол побега примерно в 2 раза ниже интенсивности исходящих из побега ГПТ. Под интенсивностью ГПТ подразумевается количество ячеек на схеме с данным типом ГПТ: чем больше таких ячеек, тем интенсивнее данный тип ГПТ.

#### Периоды исходящих и входящих в побег ГПТ

Период исходящих из побега прозрачных (↓) ГПТ, не насыщенных частицами, меньше, чем для (v) ГПТ с высокой концентрацией частиц (табл. 2). Сокращение периода обусловлено методическими особенностями. Если насыщенные частицами (v) ГПТ, как правило, продолжительные и регулярные, то прозрачные (↓) ГПТ бывают случайными, т.е. короткими и непродолжительными. Из-за этого интервалы между очередными (↓) ГПТ оказываются иногда укороченными, т.е. в интервал между двумя течениями (v) могут уложиться два или даже три слабых прозрачных (↓) течения. Эти случайные короткие (↓) ГПТ выглядят как толчки, а не как протяженные течения (рис. 2, 0:04 и 0:19). Среди насыщенных частицами (v) ГПТ такие непродолжительные смещения бывают редко. Обычно участки гидроплазмы, насыщенные частицами, смещаются однонаправленно и продолжительно. Толчки и изменения направления движения в (v) ГПТ, тем не менее, могут происходить, но всякий раз в виде продолжения предыдущего ГПТ или части прозрачного (↓) ГПТ (рис. 2, 0:28).

Входящие (↑) ГПТ обычно прозрачны, т.е. содержат мало частиц, и наступают с таким же периодом ( $15.1 \pm 5.0$  мин), как и исходящие магистральные (v) ГПТ ( $14.8 \pm 3.4$  мин) (табл. 2). Возвращающиеся назад в материнский побег ритмичные пустые (↑) ГПТ называются компенсаторными (Марфенин, 1985а). Среди них редко бывают течения, набитые частичками. Поэтому интервалы между такими наполненными частичками (λ) ГПТ, если их считать отдельно, оказываются больше, чем у других ГПТ. Кроме того, они не столь регулярны, т.е. характеризуются наибольшими отклонениями от среднего ( $18.3 \pm 6.4$  мин) (табл. 2).

#### Продолжительность исходящих и входящих в побег ГПТ и интервал между ними

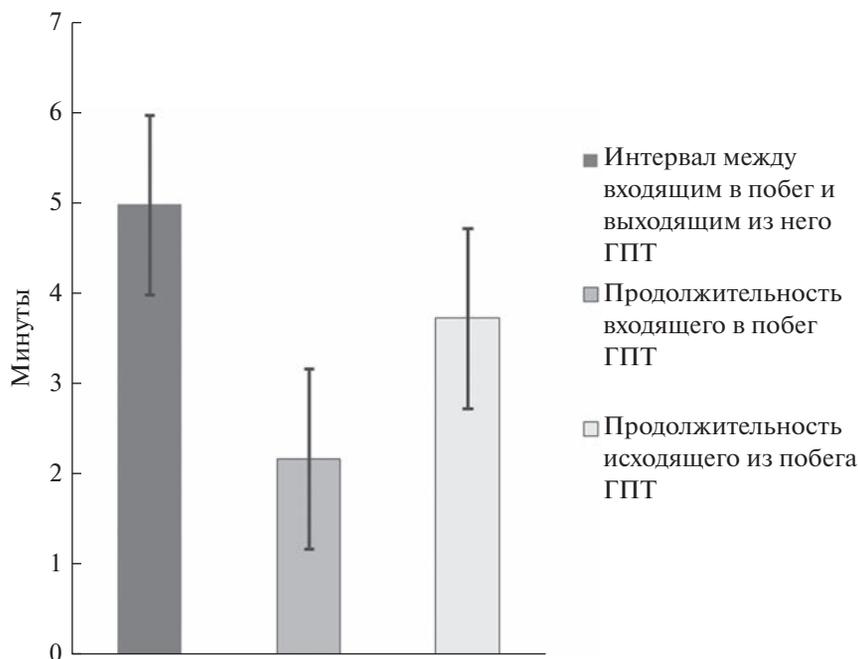
Продолжительность исходящего из побега (↓ + v) ГПТ обычно больше, чем входящего (↑ + λ) ГПТ (рис. 5).

Входящие (↑ + λ) ГПТ в среднем наступают на 5 мин раньше, чем исходящие из побега (↓ + v) ГПТ (рис. 6). Если учесть, что средний период исходящих ГПТ составляет 14.8 мин (табл. 2), то опережение на 5 мин входящего ГПТ означает, что материнский побег сначала наполняется гидроплазмой<sup>4</sup> из других частей колонии, которая распределяется по гидрантам, а затем, спустя несколько минут, из него выходит (↓ + v) ГПТ.

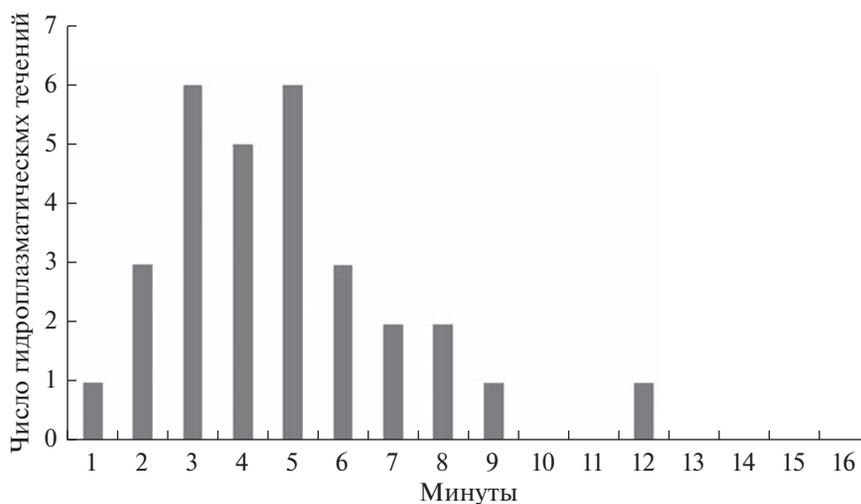
#### ГПТ в верхней и нижней частях у побегов

(v) ГПТ, переносящие частички пищи, были зарегистрированы только в средней и нижней частях побегов. В верхней части побега, включающей четыре междоузлия, ни у одной колонии не было ГПТ, насыщенных частичками. Этот результат представлен в табл. 3 в виде двух показателей. Первый показатель — число течений вне зависимости от протяженности (v) ГПТ в побеге, т.е. от числа стрелок в каждом из них. Второй показатель — сумма ячеек на схеме со стрелками, направленными вниз (↓ или v). По этим показателям видно, что в верхних частях побегов перемещения гидроплазмы вниз к основаниям побегов имеются, хотя их почти вдвое меньше, чем в нижних четырех модулях того же побега (табл. 3). Только эти течения (↓) ГПТ “пустые” — в них мало частичек. В нижней половине побега представлены обе разновидности направленных к основанию побега течений — (↓) ГПТ и (v) ГПТ, — но вто-

<sup>4</sup> О поступлении в гидранты гидроплазмы приходится судить косвенно — от противного, исходя из того, что гидранты пульсируют и время от времени видны исходящие из них ГПТ.



**Рис. 5.** Средний интервал между входящими и исходящими ГПТ, а также средняя продолжительность каждого из них у пяти колоний *D. pumila* ( $\bar{x} \pm SD$ ).



**Рис. 6.** Вариационный ряд интервалов (мин) между началом входящего в побег *D. pumila* ( $\uparrow + \Delta$ ) ГПТ и выходящего ( $\downarrow + \nabla$ ) ГПТ для пяти колоний совместно.

рых по числу значительно меньше, чем первых. Обычно пустые ( $\downarrow$ ) ГПТ предшествуют ( $\nabla$ ) ГПТ, как будто представляют начальную стадию активизации исходящих из побега в столон ГПТ.

Объединив данные по ( $\downarrow$ ) ГПТ и ( $\nabla$ ) ГПТ, мы получили еще более ясную картину различий между верхними и нижними частями побега. По числу ячеек со стрелками ( $\nabla$ ) ГПТ и ( $\downarrow$ ) ГПТ активность в нижних четырех модулях побегов была от 2.2 до 5 раз выше, чем в верхних четырех (рис. 7).

На примере одной из колоний видно, что активность ГПТ, направленных как к его основанию, так и к верхушке побега, возрастает от верхней части побега к нижней (рис. 8).

#### *Поступление гидроплазмы из гидрантов в ценосарк побега*

ГПТ из гидрантов в ствол побега прослеживается на всех уровнях побегов, включая и верхний,

**Таблица 3.** Количество насыщенных частичками ( $\nabla$ )ГПТ, направленных к основанию побега, в четырех верхних и нижних модулях побегов у пяти колоний *D. pumila* в сравнении с “пустыми” ( $\downarrow$ )ГПТ

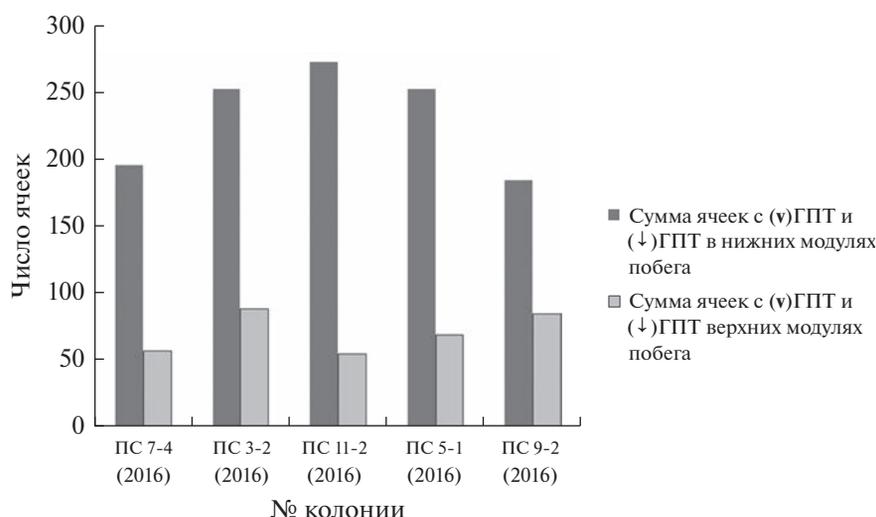
Колония	Число ( $\nabla$ )ГПТ в верхних модулях побега	Число ячеек на схеме с ( $\nabla$ )ГПТ в верхних модулях побега	Число ( $\nabla$ )ГПТ в нижних модулях побега	Число ячеек на схеме с ( $\nabla$ )ГПТ в нижних модулях побега	Число ( $\downarrow$ )ГПТ в верхних модулях побега	Число ячеек на схеме с ( $\downarrow$ )ГПТ в верхних модулях побега	Число ( $\downarrow$ )ГПТ в нижних модулях побега	Число ячеек на схеме с ( $\downarrow$ )ГПТ в нижних модулях побега
ПС 7-4 (2016)	0	0	15	98	13	56	30	97
ПС 3-2 (2016)	0	0	13	90	22	88	46	162
ПС 11-2 (2016)	0	0	17	98	22	54	51	174
ПС 5-1 (2016)	0	0	18	114	28	68	41	138
ПС 9-2 (2016)	0	0	10	49	34	84	50	128

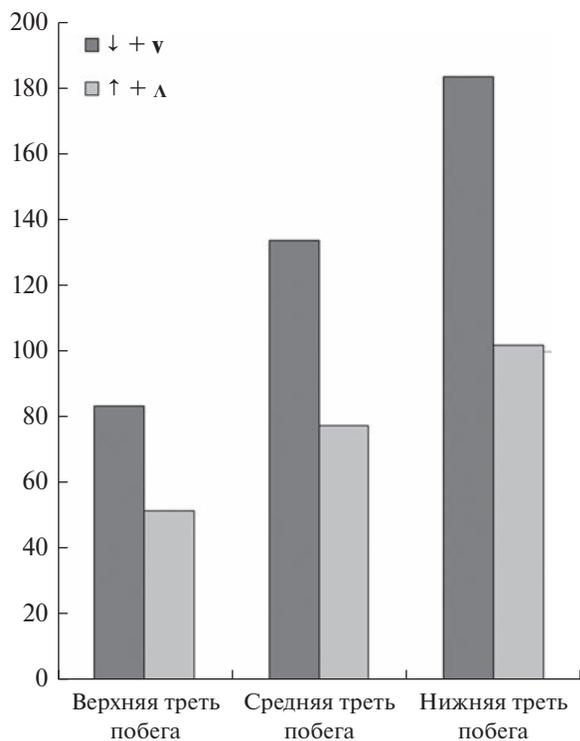
однако больше всего гидроплазмы поступает в ствол побега в его средней и нижней частях (рис. 9).

#### Периодичность сокращений гидрантов

Мы сравнили периоды пульсаций гидрантов по трем уровням побега: верхнем, среднем и нижнем (в каждом по четыре модуля) – на протяжении 90 мин регистрации, объединяя данные по пяти колониям, т.е. на больших выборках. Оказалось, что средние значения периодов пульсаций гидрантов на трех уровнях побега достоверно не различаются, но варьируют в широких пределах, о чем свидетельствуют значения  $\pm SD$  (табл. 4).

В каждом из материнских побегов пульсировали все гидранты, кроме верхних пар, которые к началу регистрации, по-видимому, уже дедифференцировались, так как материнский побег уже не рос, и верхние гидранты, очевидно, не были молодыми (рис. 10). О пульсациях гидрантов мы судим по регулярности выходящих из них течений в ствол побега. Периоды исходящих из гидрантов ГПТ значительно варьируют даже для одного гидранта. Лучше всего это видно по параметру  $\pm SD$ , а не  $\pm SE$ . На рис. 10 показаны отклонения от среднего ( $\pm SD$ ), которые для некоторых позиций (расстояний от верхушки побега) больше средних значений. Следовательно, все гидранты пульсируют примерно одинаково, вне зависимо-

**Рис. 7.** Сравнение суммарной протяженности ( $\nabla$ )ГПТ и ( $\downarrow$ )ГПТ в верхних и нижних модулях побега у пяти колоний *D. pumila*. Единицы измерения – ячейки схемы.



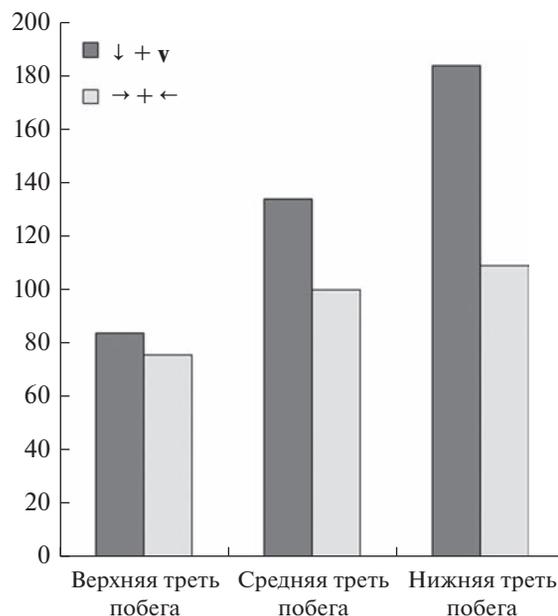
**Рис. 8.** Соотношение ГПТ, направленных вниз и вверх по побегу в его верхней, средней и нижней частях (по четыре модуля) в колонии № ПС 9-2 (2016). По оси  $Y$  – число ячеек с ГПТ соответствующей направленности в четырех модулях на протяжении 90 мин регистрации.

сти от их положения на побеге, за исключением самой верхней пары и, возможно, второй, но интервалы между сжатиями у гидрантов варьируют в широких пределах.

Между гидрантами в двух супротивных рядах также нет существенных различий в пульсациях (рис. 11).

#### Роль гидрантов в формировании исходящих ГПТ

Поскольку период пульсаций гидрантов может варьировать в широких пределах, то целесообразно провести учет числа стрелок, направленных из гидрантов в ствол побега, не только за 1 мин, но и за 2 или 3 мин. Если анализировать результаты учета ( $\rightarrow$  и  $\leftarrow$ ) ГПТ ежеминутно, то периодичности пула гидрантов не видно (рис. 3), но при учете тех же ГПТ за 2 и особенно за 3 мин совместно



**Рис. 9.** Соотношение ГПТ, направленных вниз по побегу и из гидрантов в ствол побега в его верхней, средней и нижней частях (по четыре модуля) в колонии № ПС 9-2 (2016). По оси  $Y$  – число ячеек с ГПТ соответствующей направленности в четырех модулях на протяжении 90 мин регистрации.

проступает ясная периодичность, соответствующая периодам исходящих ( $\downarrow + v$ ) ГПТ и входящих ( $\uparrow + \Lambda$ ) ГПТ. Этот эффект проявляется при анализе колоний по отдельности. Поэтому ниже приведен график динамики интенсивности ГПТ в одной из пяти колоний, которая была выбрана нами в качестве типичной (рис. 12).

Максимумы ( $\rightarrow$  и  $\leftarrow$ ) ГПТ всегда опережают ( $\downarrow + v$ ) ГПТ и часто совпадают с максимумами ( $\uparrow + \Lambda$ ) ГПТ. Это означает, что приток в побег гидроплазмы происходит почти одновременно с выходом гидроплазмы в ствол из гидрантов. По количеству стрелок оба источника поступления в ствол побега гидроплазмы выглядят сопоставимыми.

Средний период исходящих за 3 мин ГПТ у гидрантов несколько меньше, чем у побегов, а вариации в стандартном отклонении от среднего существенно больше, чем у побегов (табл. 5). Меньший период объясняется наличием промежуточных пиков. На графике (рис. 12) ясно вид-

**Таблица 4.** Периоды латеральных пульсаций гидрантов в исследованных колониях *D. pumila*, мин

Участок побега	$\bar{x}$	$\pm SD$	$\pm SE$	Выборка
Верхняя треть побега	7.9	8.0	0.4	421
Середина ствола	7.3	6.8	0.3	556
Нижняя треть побега	8.0	8.2	0.5	313

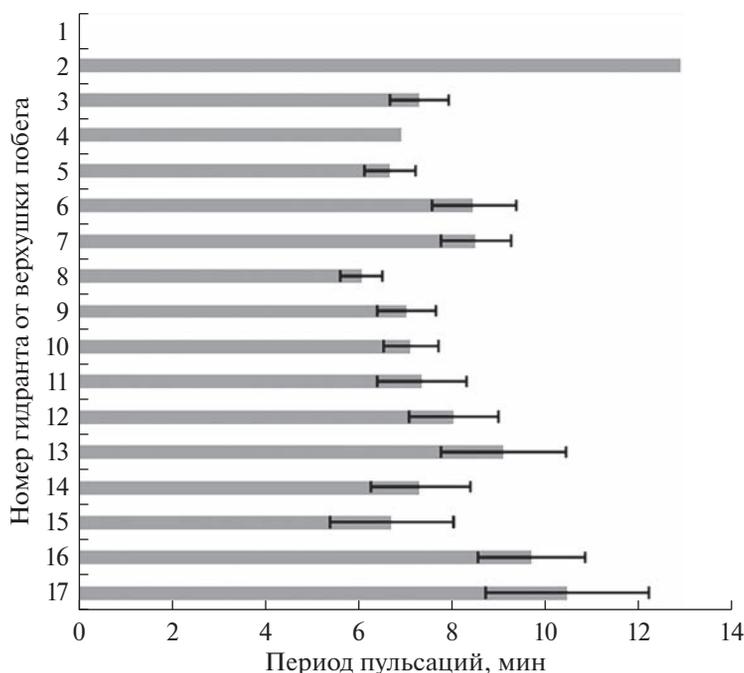


Рис. 10. Периоды ГПТ из гидрантов *D. pumila* ( $\pm SE$ ) в зависимости от их положения на побеге.

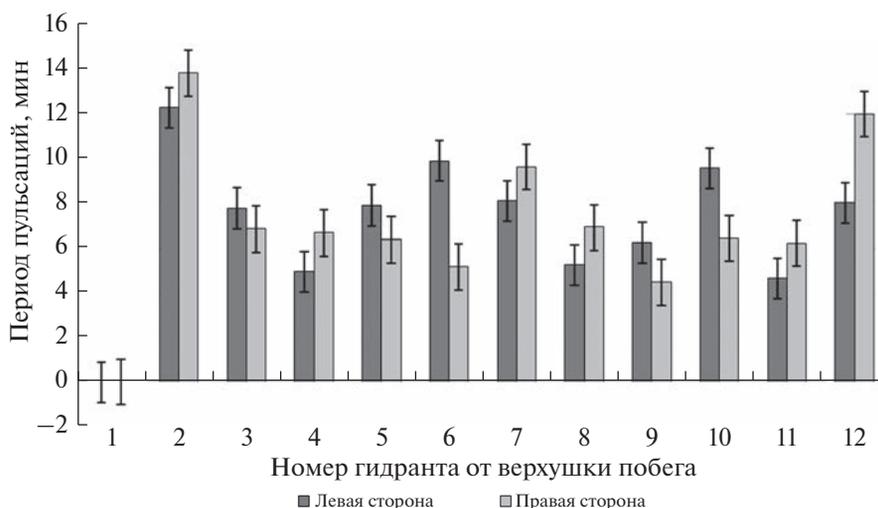


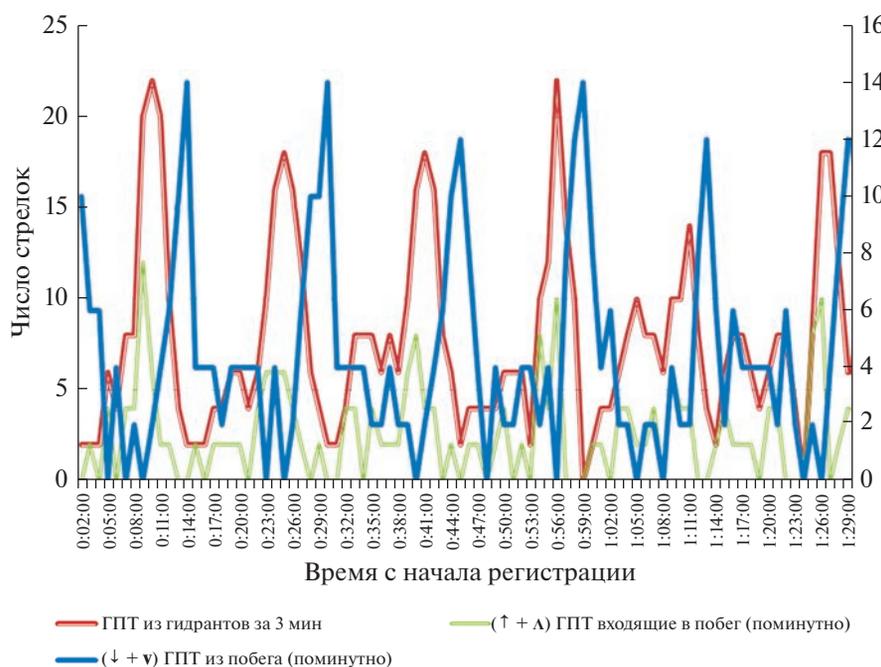
Рис. 11. Сравнение средних ( $\bar{x} \pm SE$ ) периодов ГПТ из гидрантов, расположенных на левой и правой сторонах материнского побега колонии № ПС 9-2 (2016).

но, что каждому пику ГПТ в стволе побега соответствует опережающий его пик поступления в ствол побега гидроплазмы из гидрантов, но между этими высокими пиками есть и пики меньшей величины.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Функционированию распределительной системы у гидроидов было посвящено очень мало статей. По-видимому, долгое время эта тема казалась несущественной, стоящей особняком от

крупных биологических задач. Мешало правильной оценке значимости подобных исследований бытовавшее долгое время представление о низкой организменной интеграции колониальных беспозвоночных. Априори считалось, что разветвленная и незакольцованная, не имеющая пропульсаторного органа, подобного сердцу, система перемещения гидроплазмы не может справиться с быстрой доставкой пищи на значительные расстояния по колонии. Прямых утверждений этого в научной литературе нет, но косвенные имеются. Все исследователи, изучавшие переме-



**Рис. 12.** Соотношение интенсивностей ( $\downarrow + v$ ) ГПТ (магистральных), ( $\uparrow + \lambda$ ) ГПТ (компенсаторных) поминутно (левая ось Y) и ( $\rightarrow$  и  $\leftarrow$ ) ГПТ из гидрантов в ствол за 3 мин (правая ось Y) у колонии № ПС 9-2 (2016). Единицы измерения – число ячеек на схеме регистрации ГПТ с однонаправленными стрелками.

шение частиц в гидроплазме у гидроидов, отмечали, что они непродолжительны и неупорядочены (Hale, 1960; Fulton, 1963; Карлсен, Марфенин, 1984; Марфенин, Дементьев, 2018б).

Лишь у небольшой группы колониальных гидроидов функционирование распределительной системы представлялось ясным и достаточно эффективным (Марфенин, 1985а). Канал ценосарка у них разделен продольным мезентерием. Гидроплазма перемещается по одной стороне канала в направлении к терминально расположенному гидранту или верхушке роста, а по второй стороне канала движется в противоположном направлении. Разворот осуществляется ниже гидранта или верхушки роста, где продольного мезентерия нет – он кончается, не доходя до этих мест. Поступательное движение в таком варианте распределительной системы происходит из-за однонаправленного биения жгутиков гастродермы. К этой группе гидроидов относятся, вероятно, все представители сем. Tubulariidae, хотя описан этот ва-

риант функционирования распределительной системы только у одного вида *Ectopleura larynx* (Ellis & Solander, 1786) (Lister, 1834; Allman, 1871; Марфенин, 1985а). Как достигается синхронность биения жгутиков и нужна ли она вообще для достижения однонаправленного перемещения гидроплазмы в канале ценосарка, до сих пор не известно. Впрочем, для интерпретации работы такой нецентрализованной системы, ответы на эти вопросы не представляются существенными. Достаточно представить, что биение каждого жгутика результативно лишь в одном направлении и что ориентация жгутиков задана генетически. Примерно также организована и распределительная система у кораллов р. *Acropora* (Марфенин, 1983; Marfenin, 2015) и восьмилучевых кораллов благодаря множеству параллельных каналов, по которым движется гидроплазма (Parrin et al., 2010; Harmata et al., 2013).

У большинства колониальных гидроидов продольного мезентерия в ценосарке нет. Гидроплаз-

**Таблица 5.** Сравнение средних периодов ГПТ в побегах и в гидрантах по пяти колониям совместно

Показатель	Побеги ( $\downarrow + v$ ) ГПТ за 1 мин	Побеги ( $\uparrow + \lambda$ ) ГПТ за 1 мин	Гидранты ( $\rightarrow$ и $\leftarrow$ ) ГПТ за 3 мин
$\bar{x}$	14.4	13.9	11.2
$\pm SD$	1.8	2.7	14.2
$\pm SE$	0.3	0.5	2.7
Выборка	28	26	27

ма приводится в движение за счет пульсаций ценосарка и гидрантов (Hale, 1960; Fulton, 1963; Dudgeon et al., 1999). Подробнее всего эти пульсации были изучены у верхушек побегов (Wytenbach, 1968, 1973). Поэтому казалось, что именно верхушки роста являются главными движителями гидроплазмы (Марфенин, 1985а). Позже появились свидетельства о значительной роли гидрантов (Dudgeon, Buss, 1996; Wagner et al., 1998; Марфенин, Дементьев, 2020). Поскольку пульсаторов много и они не скоординированы, то перемещения гидроплазмы не упорядочены. Гидроплазма движется не однонаправленно, а попеременно, то в одном направлении, то в противоположном (реверсивно), но большую часть времени движения частиц вообще нет. Казалось, что интегративная функция такой системы ничтожна, если вообще имеется.

Однако два факта противоречат этому умозрительному предубеждению. В период увлечения методами автордиографии вышла статья (Rees et al., 1970), в которой авторы изложили результаты опыта на колониальном гидроиде *Pennaria tiarella* (Ayres, 1854) (признанное ныне название — *Pennaria disticha* Goldfuss, 1820). Меченная изотопами пища оказывалась на противоположном конце колонии через полчаса после того, как она попала в гидрант.

В другом исследовании (Косевич, 1991) был изучен рост колониального гидроида *Gonothyrea loveni* (Allman, 1859) в зависимости от количества полученной пищи. Свежевылупившихся науплиев давали определенным гидрантам материнских побегов, из которых были выращены колонии на предметных стеклах, и регистрировали рост столона и побегов на противоположном конце колонии. Оказалось, что при скудном рационе (один науплий в сутки) расти продолжали только столон и ближайший к его верхушке молодой побег, т.е. зоны роста, расположенные дальше всего от места поступления пищи. При рационе пять науплиев в сутки росли еще два–три побега, ближайших к верхушке столона. Получалось, что ограниченное количество пищи получал удаленный от верхушки столон побег, но сам не рос, а пища оказывалась на противоположном конце колонии. Это было ясно видно по желтой окраске, которую приобретали дистальные концы столон, соответствующей цвету свежевылупившихся науплиев *Artemia* (Косевич, 1991; Марфенин, 1993).

Приведенные выше два факта убедительно свидетельствовали о наличии физиологической интеграции в колонии гидроидов, которая выражалась в достаточно эффективном переносе частиц пищи в гидроплазме через всю колонию за непродолжительное время. Было установлено, что в колониях *D. pumila*, *G. loveni* и других родственных им видов периодически возникают мощные ГПТ, пронизывающие всю колонию от одного ее конца до противоположного (Marfenin,

Dementyev, 2017; Дементьев, Марфенин, 2022). Мощные ГПТ представляют собой цепочки локальных течений, каждое из которых имеет протяженность всего один–три модуля столона (Марфенин, Дементьев, 2017).

Открытым оставался вопрос о происхождении локальных ГПТ. Почему гидроплазма вытекает (скорее, выжимается) из побега в столон? Ответ прост при условии, если предполагать, что в побеге лишь один мощный пульсатор, например, верхушка роста побега или дистальный участок ценосарка, а остальные пульсаторы (гидранты) незначительны по своему объему. Однако оказалось, что “рабочие объемы”<sup>5</sup> у гидрантов больше, чем у дистального участка ценосарка побега (Марфенин, Дементьев, 2017). В побеге среднего размера множество гидрантов. Если все они пульсируют, то гидроплазма может вытекать из побега в столон лишь при условии, что фазы сжатия у гидрантов наступают одновременно, т.е. их пульсации каким-то образом скоррелированы. В противном случае гидроплазма должна без конца перетекать из одних гидрантов в другие, а не выходить за пределы побега.

Это предположение было частично подтверждено в единственном детальном описании токов гидроплазмы внутри побега, выполненном Ю.Б. Бурькиным (2010, 2013, 2015). Он просто наблюдал и зарисовывал на схеме побега *D. pumila* перемещения частиц внутри одного побега. Получилась хаотичная картина, но время от времени гидроплазма вытекала из побега в столон и поступала обратно. Автор пришел к заключению, что никакой корреляции пульсаций гидрантов нет, а перемещения гидроплазмы в колонии случайны, однако из этих случайных токов могут складываться цепочки — “эстафеты”, как он их назвал.

Позже было установлено, что не только пульсации гидрантов создают токи гидроплазмы в ценосарке побега, но и сам ценосарк пульсирует с определенной частотой, а его рабочий объем значителен (Марфенин, Дементьев, 2020).

Теперь мы получили новые факты, которые позволяют дополнить прежние представления о ГПТ в побеге. Гидранты действительно пульсируют неслаженно. Проследившая динамику пульсаций, мы не обнаружили закономерного чередования пиков и провалов на графиках суммарного числа течений, поступающих из гидрантов в ценосарк побега (рис. 3). В то же время пульсации ценосарка по числу вовлеченных в сжатие участков ствола побега испытывают правильные колебания с определенным периодом. Казалось бы, получен исчерпывающий ответ на вопрос о природе исходящих из побега ГПТ, однако способ формирования протяженного ГПТ оказался более совершенным.

<sup>5</sup> Рабочий объем — это разница между максимальным и минимальным объемами пульсатора.

Синхронность сжатий гидрантов обнаруживается при объединении полученных при ежеминутной регистрации данных за 2–3 мин (рис. 12). Процессы в распределительной системе у гидроидов происходят так медленно, что не укладываются в одну минуту и тем более в меньший интервал. Объем исходящего из гидранта в ценосарк побега микропотока гидроплазмы определяется предыдущими событиями. Он зависит от объема полученной гидрантом гидроплазмы, которая поступила в него из ценосарка, куда, в свою очередь, поступает из других гидрантов и через стolon из других побегов. Этот объем накаченной в гидрант гидроплазмы, очевидно, определяется внутренним давлением, т.е. числом сжимающихся в данный момент пульсаторов, а также фазой релаксации самого гидранта. Мы предполагаем, что если гидрант уже прошел фазу сжатия и его релаксация велика, то стенки тела гидранта могут значительно растянуться под напором гидроплазмы, и он принимает в себя большую порцию гидроплазмы. Расширение стенок вызывает, в свою очередь, ответную реакцию сжатием (Марфенин, Дементьев, 2020). Порция гидроплазмы снова выходит из ценосарка, который сам в это время находится в одной из фаз цикла сжатия–расширения. Одновременное поступление в побег гидроплазмы из стolона (рис. 12) означает, что ценосарк побега (по крайней мере его нижней части) способен расширяться, т.е. находится в фазе завершения релаксации. По этой причине в него одновременно поступает гидроплазма как из стolона, так и из гидрантов.

Принципиально новым оказалось то, что ценосарк пульсирует более регулярно, чем гидранты. Это выражается в широте разброса значений периодов пульсаций ГПТ в сравнении ценосарка и гидрантов (табл. 5). Кроме того, пульсации ГПТ в ценосарке отличаются почти в 2 раза большим периодом по сравнению с гидрантами. Однако объединенное ГПТ, исходящее из гидрантов за 2–3 мин, имеет практически тот же период, что и у ГПТ стvolа побега. Получается, что ценосарк выполняет роль своеобразного пейсмейкера, задающего “свободный” ритм. В фазе его расслабления в побег поступает гидроплазма из стolона, т.е. из других побегов, а также из некоторых гидрантов, находящихся в фазе сжатия. Остальные гидранты также способны принять дополнительно гидроплазму, так как находятся не в фазе сжатия, а на различных этапах релаксации. Наступающее затем сжатие ценосарка усиливает давление, и те гидранты, которые были на завершающих этапах релаксации, должны отвечать на приток гидроплазмы сжатием. Остальные гидранты еще не способны принять гидроплазму, поэтому в них локальные ГПТ не заходят, а формируется магистральное ГПТ, которое выходит из побега в стolon. Объем этого ГПТ больше, чем рабочий объем пульсирующей части ценосарка, так как он формируется из рабочих объемов не только ценосарка, но и гидрантов.

Подобная синхронизация пульсаций гидрантов могла бы быть абсолютной, но на самом деле она гибкая, поскольку ответная реакция сжатием происходит у гидрантов в побеге не одновременно, а растянуто во времени. Это важная особенность нецентрализованной распределительной системы. Как входящие, так и исходящие из побега потоки гидроплазмы могут быть различной мощности. Побег как двигатель гидроплазмы способен приспособиться к различным нагрузкам по ее перемещению. Поскольку гидранты пульсируют менее строго, чем ценосарк, и часть из них пульсирует не в такт, т.е. в различных противоположных фазах сжатия–расширения, то общая емкость резервуара, принимающего гидроплазму из побега, всегда недогружена. Если давление возрастает, то число пульсирующих в унисон гидрантов, возможно, увеличивается, но это лишь предположение. Достаточно понимать, что в основе высокой адаптивности пульсаторно-реверсивной распределительной системы у гидроидов находится сочетание строго пульсирующего ценосарка с более произвольно пульсирующим множеством гидрантов, представляющих вместе с ним одно целое.

Весьма возможно, что этот принцип имеет всеобщее значение и может быть использован при познании и конструировании всевозможных децентрализованных систем.

## ВЫВОДЫ

1. Гидроплазма в побеге чаще остается на месте, чем перемещается. В большинстве случаев, когда возникают перемещения гидроплазмы, они краткосрочны. Среди них время от времени выделяются более продолжительные перемещения, отличающиеся периодичностью появления. Такие течения гидроплазмы были зарегистрированы как в пределах побега, так и на его границе со стolоном. Это означает, что объем гидроплазмы в побеге периодически становится то избыточным, то недостаточным.

2. Исходящих течений по сумме ячеек в бланке учета, в которых они зарегистрированы, и продолжительности больше, чем входящих в побег и направленных к его верхушке.

3. Ритмичные исходящие течения гидроплазмы обычно были наполнены частицами, а во входящих их было мало.

4. Отмечено, что сначала проявлялось входящее в побег течение, а спустя несколько минут (в среднем 5 мин) — исходящее из него течение.

5. В верхней трети побега активность перемещений гидроплазмы значительно ниже, чем в средней и нижней частях побегов, кроме того, в верхней трети побега ни разу не были зарегистрированы течения, наполненные частицами.

6. Почти все гидранты пульсируют и в фазе сжатия выдавливают гидроплазму в стvol побега. Синхронности в пульсациях гидрантов в течение

1 мин регистрации не выявлено, однако при учете числа течений из гидрантов за 3 мин обнаружена ясная периодичность.

7. Формирование магистральных исходящих из побега в столон течений гидроплазмы происходит в последовательности: 1) входящее в побег течение; 2) течения из некоторых гидрантов в ствол побега в течение примерно 3 мин; 3) исходящее из побега в столон мощное течение, наполненное частицами. Этот процесс циклический с характерными для нецентрализованных систем флуктуациями.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят сотрудников Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова за благоприятные условия проведения многолетних полевых и экспериментальных лабораторных исследований.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование поддержано грантом Российского научного фонда № 22-24-00209.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием теплокровных животных в качестве объектов экспериментов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бурыкин Ю.Б., 2010. Основы функционирования распределительной системы колониальных гидроидов // Онтогенез. Т. 41. № 4. С. 300–311.
- Бурыкин Ю.Б., 2013. Эстафетный способ перемещения гидроплазмы в колониях гидроидных полипов // Онтогенез. Т. 44. № 2. С. 115–125.
- Бурыкин Ю.Б., 2015. Функционирование распределительной системы у колониального гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биол. № 3. С. 44–48.
- Дементьев В.С., Марфенин Н.Н., 2018. Влияние опреснения на рост, пульсации ценосарка и перемещение гидроплазмы у колониального гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 5. С. 376–392. <https://doi.org/10.1134/S0044459618050044>
- Дементьев В.С., Марфенин Н.Н., 2019. Воздействие температуры на рост, пульсации ценосарка и перемещение гидроплазмы у колониального гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 80. № 1. С. 22–42. <https://doi.org/10.1134/S0044459619010032>
- Дементьев В.С., Марфенин Н.Н., 2021. Эффективность распределительной системы гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) при различных абиотических воздействиях // Журн. общ. биологии. Т. 82. № 5. С. 323–336. <https://doi.org/10.31857/S0044459621050031>
- Дементьев В.С., Марфенин Н.Н., 2022. Экспресс-перемещение частиц в столоне колониального гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 82. № 3. С. 170–182. <https://doi.org/10.31857/S0044459622030046>
- Карлсен А.Г., Марфенин Н.Н., 1984. Перемещение гидроплазмы в колонии у гидроидов на примере *Dynamena pumila* (L.) и некоторых других видов гидроидов // Журн. общ. биологии. Т. 45. № 5. С. 670–680.
- Косевич И.А., 1991. Сравнение функционирования верхушек роста побегов и столонов в колонии *Obelia loveni* (Allm.) (Hydrozoa, Campanulariidae) // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биол. № 2. С. 44–52.
- Марфенин Н.Н., 1983. Морфология колонии и распределительная система у двух видов герматипных кораллов рода *Acropora* // Зоол. журн. Т. 62. № 1. С. 5–13.
- Марфенин Н.Н., 1985а. Морфофункциональный анализ организации моноподиальных колоний гидроидов с терминально расположенными зооидами на примере *Tubularia larynx* Ell. et Sol. // Изв. АН СССР. Сер. Биол. № 2. С. 238–247.
- Марфенин Н.Н., 1985б. Функционирование распределительной системы пульсаторно-перистальтического типа у колониальных гидроидов // Журн. общ. биологии. Т. 46. № 2. С. 153–164.
- Марфенин Н.Н., 1993. Феномен колониальности. М.: Изд-во МГУ. 237 с.
- Марфенин Н.Н., 2016. Децентрализованный организм на примере колониальных гидроидов // Биосфера. Т. 8. № 3. С. 315–337.
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2017. Парадокс протяженных течений гидроплазмы в колониальном гидроиде *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 78. № 4. С. 3–20.
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2018а. Продольные пульсации столона у колониального гидроида *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 2. С. 85–96.
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2018б. Рост, пульсации ценосарка и перемещение гидроплазмы у колониального гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) в проточной и непроточной кюветках // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 2. С. 97–107.
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2019. К вопросу о протяженности гидроплазматических течений у колониального гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 80. № 5. С. 348–363. <https://doi.org/10.1134/S0044459619050051>
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2020. Побег как генераторы гидроплазматических течений в колониальном гидроиде *Dynamena pumila* (L., 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 81. № 6. С. 421–443. <https://doi.org/10.31857/S0044459620060032>
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2022. Влияние потребления пищи на функционирование пульсаторно-реверсивной распределительной системы у гидроидов – идиографический подход // Журн. общ. биологии. Т. 83. № 2. С. 83–105. <https://doi.org/10.31857/S0044459622020038>
- Наумов Д.В., 1960. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 626 с.

- Allman G.J., 1871. A Monograph of the Gymnoblasic of Tubularian Hydroids. L.: Ray Society. 450 p.
- Dementyev V.S., Marfenin N.N., 2021. Effect of air exposure on the growth and distribution system in the colonial hydroid *Dynamena pumila* (L., 1758) // *Invert. Zool.* V. 18. № 2. P. 69–79. <https://doi.org/10.15298/invertzool.18.2.01>
- Dudgeon S.R., Buss L.W., 1996. Growing with the flow: On the maintenance and malleability of colony form in the hydroid *Hydractinia* // *Am. Nat.* V. 147. № 5. P. 667–691.
- Dudgeon S.R., Wagner A., Vaisnys J.R., Buss J.W., 1999. Dynamics of gastrovascular circulation in the hydrozoan *Podocoryne carnea*: The one-polyp case // *Biol. Bull.* V. 196. P. 1–17.
- Fulton C., 1963. Rhythmic movements in *Cordylophora* // *J. Cell. Comp. Physiol.* V. 61. № 1. P. 39–51.
- Hale L.J., 1960. Contractility and hydroplasmic movements in the hydroid *Clytia johnstoni* // *Quart. J. Microscop. Sci.* V. 101. P. 339–350.
- Harmata K.L., Parrin A.P., Morrison P., Bross L.S., Blackstone N.W., 2013. Quantitative measures of gastrovascular flow in octocorals and hydroids: Towards a comparative biology of transport systems in cnidarians // *Invert. Biol.* V. 132. P. 291–304.
- Kühn A., 1914. Entwicklungsgeschichte und Verwandtschaftsbeziehungen der Hydrozoen. I. Teil: Die Hydroiden // *Ergebn. Fortschr. Zool.* Bd. 4. S. 1–284.
- Lister J.J., 1834. Some observations on the structure and function of tubular and cellular polypi, and of ascidiae // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* V. 124. P. 365–388.
- Marfenin N.N., 2015. Non-radial symmetry of the transport system of *Acropora* corals // *Invert. Zool.* V. 12. № 1. P. 53–59.
- Marfenin N.N., Dementyev V.S., 2017. Functional morphology of hydrozoan stolons: stolonial growth, contractility, and hydroplasmic movement in *Gonothyræ aloveni* (Allman, 1859) // *Mar. Biol. Res.* V. 13. № 5. P. 521–537. <https://doi.org/10.1080/17451000.2016.1276292>
- Parrin A.P., Netherton S.E., Bross L.S., McFadden C.S., Blackstone N.W., 2010. Circulation of fluids in the gastrovascular system of a stoloniferan octocoral // *Biol. Bull.* V. 219. P. 112–121.
- Rees J., Davis L.V., Lenhoff H.M., 1970. Paths and rates of food distribution in the colonial hydroid *Pennaria* // *Comp. Biochem. Physiol.* V. 34. P. 309–316.
- Wagner A., Dudgeon S., Vaisnys J.R., Buss L.W., 1998. Non-linear oscillations in polyps of the colonial hydroid *Podocorynecarnea* // *Naturwissenschaften.* V. 85. P. 117–120.
- Wytenbach C.R., 1968. The dynamics of stolon elongation in the hydroid, *Campanula riiflexuosa* // *J. Exp. Zool.* V. 167. № 3. P. 333–352.
- Wytenbach C.R., 1973. The role of hydroplasmic pressure in stolonial growth movement in the hydroid, *Bougainvillia* // *J. Exp. Zool.* V. 186. P. 79–90.

## Integral effect of a non-centralized biosystem parts interaction with the example of major hydroplasma flow formation in the shoots of colonial hydroid *Dynamena pumila* (L., 1758)

N. N. Marfenin<sup>a</sup>, \*, V. S. Dementiev<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Lomonosov State University, Faculty of Biology, Department of Invertebrate Zoology  
Leninskiye Gory, 1, Moscow, 119234 Russia

\*e-mail: marf47@mail.ru

The emergence of the main hydroplasmic flows (HFs) in the shoot of colonial hydroids (Hydrozoa), flowing from it into the stolon and capable of transporting food particles along stolons to the opposite end of the non-centralized organism, is described. We developed a simple method for minute-by-minute visual registration of the direction of particles movement in hydroplasm in each shoot shaft module for 1.5 hours. The HFs entering the shoot are shown to be rhythmic ( $15.1 \pm 5.0$  min), but if the outgoing HFs are usually filled with food particles, the returning HFs, as a rule, contain few particles. There is more chaos in the pulsations of hydrants on the shoot than in the stem of the shoot, i.e. the period of receipt of HF from hydrants to the stem of the shoot varies significantly. Previously, it has been assumed that outgoing HFs are formed only under the influence of incoming ones, as a response to coenosarc stretching when hydroplasma enters the shoot (under the pressure of other pulsators in the colonial organism). However, it turned out that from the appearance of the incoming to the beginning of the outgoing HF, 5 minutes elapsed as an average. During this time, hydroplasma fills not only the stem of the shoot, but also the hydrants, which contract in response, although not simultaneously. The hydrants squeeze out the hydroplasma during compression into the stem of the shoot, after which the coenosarc of the shoot begins to shrink. It turned out that when taking into account the pulsations of hydrants for 3 minutes, a clear periodicity is registered, coinciding with the periodicity of HF emanating from the shoot, resulting from compression of the coenosarc of the stem. At the same time, hydroplasma cannot enter the hydrants until the end of the long phase of their compression. Otherwise, the movements of the hydroplasma would be limited only by the escape space. Thus, in a non-centralized system such as colonial hydroids organism, the coordination of pulsations of hydrants and coenosarc occurs with significant backlash. In the coenosarc, as a whole, the pulsations are rhythmic with minor fluctuations, while the hydrants are sources of many little rhythmic pulsations (with large variations in the period). Therefore, the contribution of hydrants to the formation of the main HF does not appear at once, but for several minutes in the interval between the incoming and outgoing flows.

УДК 581.524.342

## ВЛИЯНИЕ ВЫЖИГАНИЯ ВЕТОШИ НА АЛЬПИЙСКИЕ ПЕСТРООВСЯНИЦЕВЫЕ ЛУГА СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

© 2023 г. В. Г. Онипченко<sup>1, 2, 3, \*</sup>, Ф. С. Бостанова<sup>2</sup>, О. А. Токарева<sup>4</sup>, М. И. Макаров<sup>1</sup>, Т. Г. Елумеева<sup>1</sup>, А. А. Ахметжанова<sup>1</sup>, Д. К. Текеев<sup>3</sup>, Т. И. Малышева<sup>1</sup>, М. С. Кадулин<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова  
Ленинские горы, 1/12, Москва, 119234 Россия

<sup>2</sup>Карачаево-Черкесский государственный университет им. У.Д. Алиева  
ул. Ленина, 29, Карачаевск, 369202 Россия

<sup>3</sup>Тебердинский национальный парк  
Бадукский пер., 1, Теберда, 369210 Россия

<sup>4</sup>Институт географии РАН  
Старомонетный пер., 29, Москва, 119017 Россия

\*E-mail: vonipchenko@mail.ru

Поступила в редакцию 06.03.2023 г.

После доработки 22.04.2023 г.

Принята к публикации 01.08.2023 г.

Пожары играют большую роль в формировании и функционировании наземных экосистем, но их длительное влияние на состав и структуру растительных сообществ гумидных высокогорий практически не изучено. На наиболее сухих альпийских лугах с доминированием плотнотерновинного злака *Festuca varia*, накапливающих значительное количество неразложившейся ветоши, проведен 23-летний эксперимент с регулярным (раз в 2 года) выжиганием ветоши. Состав растительного сообщества существенно изменился. Значительно уменьшились запасы мортмассы (ветоши), наземная биомасса сосудистых растений и относительное участие доминантов. В наземной биомассе резко снизилась доля злаков и увеличилась доля разнотравья. Для *Anthemis cretica*, *Campanula collina*, *Deschampsia flexuosa*, *Festuca ovina*, *Nardus stricta* и *Veronica gentianoides* отмечено значимое увеличение числа побегов при выжигании. Отмечено двукратное повышение альфа-разнообразия сосудистых растений на выжигаемых площадках по сравнению с исходным состоянием и значительное превышение в сравнении с контролем. Длительное выжигание существенно не изменило среднее содержание P, Ca, Mg в наземной биомассе большинства изученных видов, лишь содержание K снижалось у ряда видов, в то время как для Mg отмечено увеличение содержания у *Festuca varia* и *Nardus stricta*. Отмечено увеличение содержания P и Mg в мортмассе. При длительном выжигании отмечается небольшое подкисление почвы и снижение содержания Ca, а также существенное снижение содержания азота и интенсивности процессов его трансформации. В целом, полученные закономерности сходны с таковыми, полученными при изучении пожаров в других травяных сообществах, однако снижение содержания K при хроническом выжигании ранее не отмечалось.

DOI: 10.31857/S004445962304005X, EDN: EENOSQ

Пожары являются важным экологическим фактором, оказывающим огромное влияние на состав, структуру, функционирование и динамику экосистем на всех континентах, кроме Антарктиды (Bond, Wilgen, 1996; Bond et al., 2005). Хорошо изучены пожары в лесных сообществах (напр., Peet, 1992; Gibson et al., 2016), но существенно меньше известно о влиянии палов на сообщества холодных биомов — тундр и высокогорий. Пожары в тундре были редким явлением до голоцена, но затем их частота увеличилась, особенно в последние 2000 лет (Higuera et al., 2011). Они могут охватывать большие площади, например, в экстремально сухой год один из наиболее сильных

пожаров на Аляске продолжался около трех месяцев, в результате выгорело более 100000 гектаров тундры, средние потери углерода составили около 2 кг/м<sup>2</sup> (Jones et al., 2009; Mack et al., 2011). Помимо прямого влияния на растительность и почвы тундровых экосистем, пожары вызывают снижение уровня вечной мерзлоты (протаивание) в мерзлотных районах. Например, через 5 лет после пожара на Аляске покрытые вечнозелеными кустарничков, мохообразных и лишайников было резко сниженным, оно не восстановилось до контроля и через 10 лет после выгорания. С другой стороны, после пожара возросло покрытие *Eriophorum vaginatum* и *Vaccinium uliginosum*. После по-

жара существенно увеличилась глубина протаивания, однако при пышном развитии *E. vaginatum* она восстановилась через 10 лет до контрольного уровня (Narita et al., 2015).

В травяных сообществах Альп и Кавказа пожары также являются древними факторами, влияющими на состав растительных сообществ и свойства почв с миоцена, но наибольшей частоты пожары достигают в голоцене (Colombaroli et al., 2010; Feurdean, Vasiliev, 2019).

#### *Влияние палов на состав и структуру травяных сообществ*

Распространение пожара в значительной степени зависит от свойств растительного материала, таких как его запас, влажность и выделение тепла (Бахтиярова, 2018). Пожары в травяных сообществах обычно происходят при накоплении ветоши более 50 г/м<sup>2</sup> при влажности ниже 30% (Bond, Wilgen, 1996). В зависимости от жизненной формы, различные виды растений по-разному реагируют на пожары. Большое значение для выживания и возобновления после огня имеет запас почек и питательных веществ в подземных органах и/или семян в почвах. Выделяют три стратегии горения отдельных растений в экосистемах: 1) негорючесть, 2) быстрое воспламенение и прохождение огня, 3) горение с высоким выделением тепла. Травянистые растения обычно имеют вторую стратегию и выживают за счет уцелевших после пожара почек (Pausas et al., 2017).

Во многих работах показано увеличение участия злаков, особенно корневищных, после пожаров в травяных сообществах. Злаки могут также способствовать накоплению трудно разлагаемой ветоши и увеличивать вероятность палов. Так, для высокотравной прерии США показано, что злаки увеличивают скорость распространения огня в сравнении с аналогичным по биомассе или покрытию разнотравьем за счет возрастания температуры пламени вдвое выше по сравнению с участками, имеющими сходную биомассу чистого разнотравья (Wragg et al., 2018). Выжигание в степных сообществах Северо-Восточного Китая увеличивает биомассу злаков и снижает – разнотравья (Huang et al., 2018).

В высокогорных сообществах пожары также могут способствовать усилению роли злаков, что наблюдается, например, на Тайване, где на высокогорных лугах после пожаров доминируют злаки *Miscanthus transmorrisonensis* и *Yushania niitakayamensis*, играющие большую роль в защите почв от эрозии (Lee et al., 2021). В Гималаях пожары ослабляют роль кустарников и усиливают роль злаков (Paudel et al., 2020), что отмечается также и для тундровых сообществ на Аляске (Hollingsworth et al., 2021). В североамериканской пусты-

не Чиуауа пожары усиливают роль злаков и снижают роль кустарников за счет перераспределения содержания С и N в почве между участками, занятыми разными растениями (Wang et al., 2019).

Однако в других высокогорных регионах пожары могут поддерживать или даже увеличивать участие кустарников, адаптированных к выжиганию (Beck et al., 1986; Camac et al., 2017). В ряде альпийских сообществ пожары происходят регулярно и не вызывают долговременных существенных изменений их состава и структуры (Williams et al., 2008; Suazo et al., 2018).

Отдельным важным аспектом влияния пожаров в травяных сообществах является изменение видового богатства (флористической насыщенности) при разной частоте горения. Многочисленные эксперименты дают противоречивые результаты. Так, во влажных и сухих прериях в Северной Каролине наибольшее видовое богатство наблюдалось при ежегодном выжигании, в то время как выжигание через 3–4 года снижало флористическую насыщенность на площадках различного размера (от 0.25 до 625 м<sup>2</sup>) (Wolf, Peet, 1980; Peet et al., 1983). В высокотравной прерии в США прекращение выжигания приводило к потере 50% видового разнообразия растений (Leach, Givnish, 1996). На участках прерий в других регионах наибольшее видовое разнообразие наблюдалось в условиях нечастого выжигания в сочетании с выпасом бизонов, а наиболее низкое – на часто выжигаемых склонах без выпаса. Частое выжигание благоприятствовало доминированию С<sub>4</sub>-злаков и подавлению С<sub>3</sub>-разнотравья (Collins, Calabrese, 2012). В Европе периодическое выжигание травяных сообществ используется для повышения видового разнообразия и контроля участия нежелательных видов (Ryser et al., 1995; Valko et al., 2014).

#### *Влияние палов на продукцию и содержание биогенов в растениях*

Непосредственно после палов в травяных экосистемах возрастает доступность элементов минерального питания для растений в почве, особенно Р и К, поэтому может повышаться продукция и качество корма для скота (оно выше при более высоком содержании элементов минерального питания в биомассе), с чем связано использование палов в сельскохозяйственной практике (Schulze et al., 2005). Например, в австралийских кустарниковых сообществах (квонган) в ходе восстановления растений спустя 18 месяцев после пожара наблюдалась аккумуляция в фитомассе К, Са, Mg и Р, сопоставимая с их содержанием в золе. Развивающиеся после пожара эфемеры содержали существенно больше Р, чем другие растения (Pate, Dell, 1984). Выжигание может увеличить

содержание биогенов в доминантах, переживших пожар за счет поступления из золы недоминирующих видов растений, пострадавших от пожара. Например, в пустыне Мохаве через 6 лет после выжигания наблюдалось снижение покрытия кустарников на 86% и разнообразия на 42%. При этом у доминантов *Yucca brevifolia* и *Larrea tridentata* возросло содержание N и P в листьях, в том числе и за счет гибели при пожарах многих конкурентов (Horn et al., 2015).

В то же время регулярное выжигание ведет к значительным потерям биогенов (особенно азота) и прогрессирующему обеднению почвы. Так, растения на выжигаемых участках саванн Серенгети содержали меньше азота и фосфора в связи с изменением состава растительных сообществ. На выжигаемых участках увеличивалось участие *Themeda triandra*, для которой характерно меньшее содержание элементов минерального питания в листьях, чем у других злаков (Anderson et al., 2007a). В 40-летнем эксперименте в австралийском лесу было показано, что выжигание раз в 4 года вызывает дефицит P, а выжигание раз в 2 года – N в листьях, по сравнению с невыжигаемыми участками (Butler et al., 2019). Выжигание прерий Техаса снижало надземную продукцию уже в масштабе ближайших 4 месяцев после пожара, долговременно снижалась продукция разнотравья (Hannusch et al., 2020).

#### *Влияние палов на подземную продукцию и свойства почвы*

Пожары влияют и на продукцию тонких корней. В течение нескольких месяцев после пожара она обычно увеличивается, а затем снижается до исходного уровня. Так, в высокотравной прерии Канзаса при 13-летнем ежегодном выжигании увеличивалась общая биомасса тонких корней (на 48%) и запас C в корнях (на 47%) по сравнению с невыжигаемыми участками, при этом выжигание снижало содержание азота в корнях на 15–25% (Kitchen et al., 2009). В лесных сообществах послепожарная динамика тонких корней проявляется особенно ярко. В таежной сукцессионной системе в Канаде биомасса тонких корней возрастала с 3 до 94 лет после пожара, а затем снижалась. Продукция и оборот корней увеличивались от 3 к 11 годам, а затем снижались (Yuan, Chen, 2012).

Изменение состава сообществ, а также динамики надземной и подземной биомассы растений после пожара во многом определяется изменением свойств почвы. Содержание в почве минерального азота кратковременно повышается (всплеск минерализации отмирающих органов), а затем снижается с значительными потерями общего азота при частых пожарах (Goodridge et al., 2018; Pellegrini et al., 2020).

В отличие от азота, содержание подвижных форм фосфора в почве после пожара обычно стабильно увеличивается за счет поступления с золой. Это было показано как для отдельных лесных (Schaller et al., 2015) и травяных сообществ (Reinhart et al., 2016), так и в результате обобщающего мета-анализа многих наблюдений (Butler et al., 2018). Пожары также изменяют многие физические, химические и биологические свойства почвы, такие как плотность, влагоемкость, структура, катионообменная способность, pH, содержание C и N и состав микробных сообществ (Габасова и др., 2019; Deng et al., 2020; McLauchlan et al., 2020). Пожары имеют разнонаправленное влияние на содержание органических веществ. С одной стороны, выжигание ветоши, а иногда и верхнего слоя почвы, создает более благоприятные условия для разложения опада и вызывает снижение содержания органических веществ в почве, с другой – снятие лимитирования элементами минерального питания почвенных микроорганизмов и термическая трансформация ряда органических соединений в почве повышают их устойчивость к разложению (Pellegrini et al., 2022).

Таким образом, влияние пожаров на лесные, степные и кустарниковые экосистемы изучалось многими исследователями, что позволило установить основные закономерности изменения и восстановления сообществ после воздействия огня. Но сведения о влиянии пожаров на высокогорные экосистемы немногочисленны и фрагментарны, хотя даже в гумидных высокогорьях Кавказа пожары – нередкое явление. Высокогорные луга с доминированием плотнодерновинных злаков, главным образом пестрой овсяницы *Festuca varia* Haenke, – удобный объект для изучения изменения растительных сообществ и почв под влиянием палов, поскольку они накапливают большое количество сухой ветоши и выжигаются в производственных целях. Они обладают наибольшим набором признаков, характерных для пирогенных экосистем. Эти луга занимают хорошо прогреваемые склоны южных экспозиций с умеренным накоплением снега зимой в субальпийском и альпийском поясах гор. Они характеризуются наибольшим накоплением ветоши: надземная мортмасса может составлять около 900 г/м<sup>2</sup> при втрое меньшей надземной биомассе (Онипченко, 1990). На неиспользуемых лугах процент отмерших, но не разложившихся стеблей и листьев прошлых лет может достигать 70–72%, тогда как на скашиваемых всего 25–30% (Гогина, 1961). Даже при однократном выжигании эти луга изменяют свою структуру в связи с увеличением численности побегов основного доминанта (Буш, 1940). В альпийском поясе Северо-Западного Кавказа мы провели долговременный (22 года) эксперимент с осенним выжиганием небольших участков пестроовсянищевого луга. В задачи на-

шей работы входило изучение изменения состава растительного сообщества, видовой насыщенности (альфа-разнообразия), содержания элементов минерального питания и свойств почвы под влиянием экспериментального выжигания ветоши, а также сравнение реакции на пожары альпийского луга с таковой для экосистем других типов. Кроме того, мы исследовали изменение почвенных свойств после однократного естественного пожара высокой интенсивности, который произошел близ экспериментальных площадок осенью 2015 г.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

### Полевые исследования

Работа выполнена в Тебердинском национальном парке (ТНП) (Карачаево-Черкесская Республика) на северо-восточном отроге горы Малая Хатипара, высота 2750–2800 м над ур. м. Первые результаты эксперимента по выжиганию были опубликованы в работе Т.Г. Елумеевой и В.Г. Онопченко (2009).

Объект исследований – пестроовсянищевые луга с доминированием плотнoderновинных злаков овсяницы пестрой *Festuca varia* Haenke и белосуса торчащего *Nardus stricta* L. на территории ТНП. В эксперименте с выжиганием было заложено 10 площадок площадью 1 м<sup>2</sup>. Площадки находились на расстоянии 3–5 м друг от друга. Вверх по склону располагались 5 контрольных площадок, а ниже – 5 экспериментальных. На каждой из площадок были отмечены алюминиевой проволокой по 3 квадрата 25 × 25 см, размещавшиеся в одну линию поперек склона. Итого было заложено 30 квадратов.

Эксперимент проведен с 1995 по 2016 год. Раз в 2 года ранней осенью (сентябрь) в сухую погоду на экспериментальных площадках поджигали ветошь на площади 1.5–2 м<sup>2</sup>. Последнее выжигание проводили в 2015 г., т.е. всего выжигали 11 раз в течение 23 лет. С 1994 по 2016 год на контрольных и опытных квадратах ежегодно проводили подсчет побегов всех видов сосудистых растений. В анализ включены 13 видов, у которых среднее по годам число побегов на вариант (т.е. суммарно по всем 15 площадкам варианта) составляет более 15: *Anthoxanthum odoratum*, *Anthemis cretica*, *Campanula collina*, *Deschampsia flexuosa*, *Euphrasia ossica*, *Festuca ovina*, *F. varia*, *Gentiana pyrenaica*, *Leontodon hispidus*, *Minuartia aizoides*, *Nardus stricta*, *Veronica gentianoides*, *Scorzonera cana* (номенклатура по В.Г. Онопченко и А.С. Зернову (2022)).

В 2016 г. была проведена оценка надземной биомассы по видам и ветоши на каждом квадрате методом укоса. Девять преобладающих по массе и встречаемости видов (*Antennaria dioica*, *Anthoxanthum odoratum*, *Campanula collina*, *Carex umbrosa*,

*Deschampsia flexuosa*, *Festuca ovina*, *F. varia*, *Gentiana pyrenaica*, *Nardus stricta*) были отобраны для химического анализа.

Образцы горно-луговой почвы отбирали с помощью бура диаметром 5 см с глубины 0–5 см, затем, не позднее чем через 4 ч, доставляли в лабораторию и замораживали.

В непосредственной близости к местам исследований на горе Малая Хатипара в экстремально сухую осень 2015 г. произошел сильный пожар при естественном возгорании (молния), затронувший участки пестроовсянищевых лугов. Мы воспользовались этим случаем и в 2016 г. взяли по 10 почвенных проб на участках горения и соседних контрольных участках, которые также были проанализированы (однократное выжигание).

### Лабораторные измерения

Собранные с каждого квадрата в конце полевого эксперимента растения и ветошь высушивали в сушильном шкафу при температуре 80°C 24 ч и взвешивали. Затем образцы перемалывали в вибрационной мельнице Retsch MM 200 и сжигали мокрым озолением в печи для микроволновой подготовки проб Milestone Ethos D. Концентрации фосфора, калия, кальция и магния в растительном материале определяли на масс-спектрометре с индуктивно-связанной плазмой Agilent ICP-MS 7500a.

После размораживания почвы производили ручное удаление камней и корней из образцов с полевой влажностью и далее определяли в них следующие показатели:

1) Естественная влажность – весовым методом.

2) Содержание аммонийного азота (N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) – салицилат-нитропруссидным методом (Kandeer, 1996), а нитратного азота (N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) – при восстановлении NO<sub>3</sub><sup>-</sup> до NO<sub>2</sub><sup>-</sup> на кадмиевой колонке и последующим получении окрашенного азотсоединения при реакции с сульфаниламином и N-(1-Нафтил)-этилендиамин дигидрохлоридом (Dorich, Nelson, 1984). Минеральные (неорганические) формы азота определяли колориметрически на спектрофотометре GENESYS 10UV. Экстракцию осуществляли раствором 0.05 М K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> при взбалтывании суспензии в течение 1 ч и соотношении почвы к раствору – 1 : 5.

3) Содержание экстрагируемых форм азота (N<sub>экстр</sub>) и органического углерода (C<sub>орг-экстр</sub>) определяли на элементном жидкостном анализаторе TOC-V<sub>CPN</sub> (Shimadzu).

4) Содержание экстрагируемого органического азота (N<sub>орг-экстр</sub>) рассчитывали по разности между

$N_{\text{экстр}}$  и суммой неорганических соединений ( $N-NH_4^+ + N-NO_3^-$ ).

5) Содержание углерода ( $C_{\text{микро}}$ ) и азота ( $N_{\text{микро}}$ ) микробной биомассы определяли методом фумигации-экстракции (Brookes et al., 1985; Vance et al., 1987).

6) Активность минерализации углерода и азота определяли инкубированием почв при 22°C в течение 21 сут в климатической камере SANYO MIR-153. Минерализацию рассчитывали двумя способами:

6.1)  $N_{\text{минер}}$ -минерализацию — как разницу содержания экстрагируемого азота неорганических соединений ( $N-NH_4^+ + N-NO_3^-$ ) в почве после и до инкубации;

6.2)  $N_{\text{орг}}$ -минерализацию — как разницу содержания азота органических соединений ( $N_{\text{орг-экстр}}$ ) в почве после и до инкубации;

6.3)  $C_{\text{орг}}$ -минерализацию — как разницу содержания экстрагируемого углерода органических соединений ( $C_{\text{орг-экстр}}$ ) в почве после и до инкубации.

После высушивания образцов до воздушно-сухого состояния почву просеивали через сито с диаметром отверстий 2 мм и далее определяли:

1)  $pH_{H_2O}$  в почвенной суспензии — потенциометрически на pH-метре HANNA pH213; 2) содержание подвижного фосфора ( $P_{\text{подв}}$ ) и обменного калия по методу Кирсанова (ГОСТ Р 54650-2011) ( $P_{\text{подв}}$  определяли колориметрически на спектрофотометре GENESYS 10UV, а обменный К — на пламенном спектрофотометре LEKI FP-640); 3) обменные Ca и Mg — по ГОСТ 26487-85 с аналитическим окончанием на атомно-адсорбционном спектрофотометре UNICAM 929.

#### Статистическая обработка

Значимость отличий между вариантами по химическому составу, биомассе растений и массе ветоши оценивали по  $t$ -критерию Стьюдента, если распределение не отличалось от нормального, или по непараметрическому критерию Манна-Уитни (для фитомассы и свойств почвы) и парному критерию Вилкоксона (для химического состава растений). Для 13 видов растений значимость изменения численности по годам в каждом варианте оценили с помощью регрессионных моделей по методу генерализованных наименьших квадратов с учетом автокорреляции первого порядка (согAR1). Чтобы выяснить, отличаются ли регрессионные коэффициенты в эксперименте и в контроле, анализировали две регрессионные модели, из которых одна модель включала порядковый номер года, вариант и условие взаимодействия между ними, а вторая — только год и вариант.

Значимость различий между моделями оценили по отношению логарифмов функции максимально-го правдоподобия. Анализ был проведен в пакете nlme в статистической среде R (Pinheiro et al., 2016).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

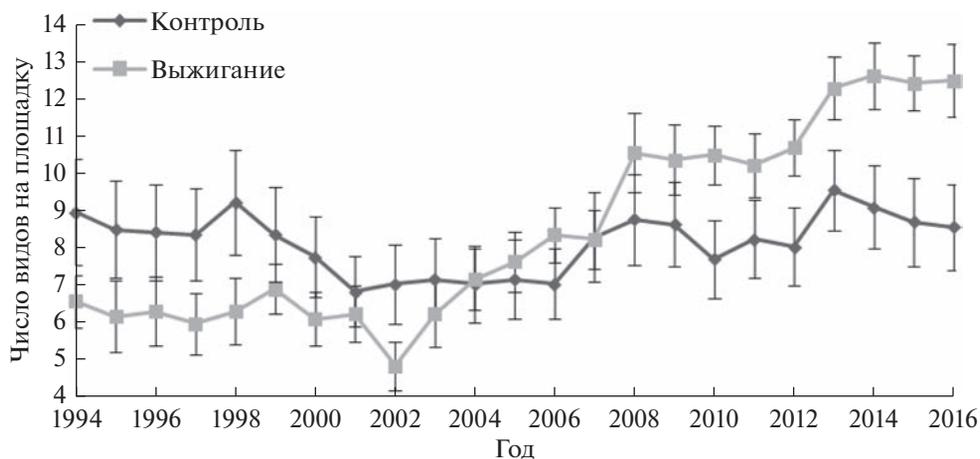
### Изменение структуры фитоценоза при длительном выжигании

Всего на экспериментальных участках пестров-овсяницевого луга было встречено 42 вида сосудистых растений, относящиеся к 16 семействам, а также мхи и лишайники. На контрольных участках отмечено 28 видов сосудистых растений. Флористическая насыщенность (среднее число видов на площадке  $25 \times 25$  см) в контроле практически не менялась за 23 года наблюдений, оставаясь на уровне около 9 видов (1994 г.:  $8.9 \pm 1.4$ ; 2016 г.:  $8.5 \pm 1.2$  — среднее и его ошибка здесь и далее) (рис. 1). В то же время на выжигаемых участках она исходно была ниже, чем в контроле, мало менялась в течение первых 8 лет наблюдений, резко снизилась в засушливый 2002 г., а затем повышалась до конца периода наблюдений, почти вдвое превысив начальные показатели и значимо превышая показатели в контроле (1994 г.:  $6.5 \pm 0.7$ ; 2016 г.:  $12.5 \pm 1.0$ ).

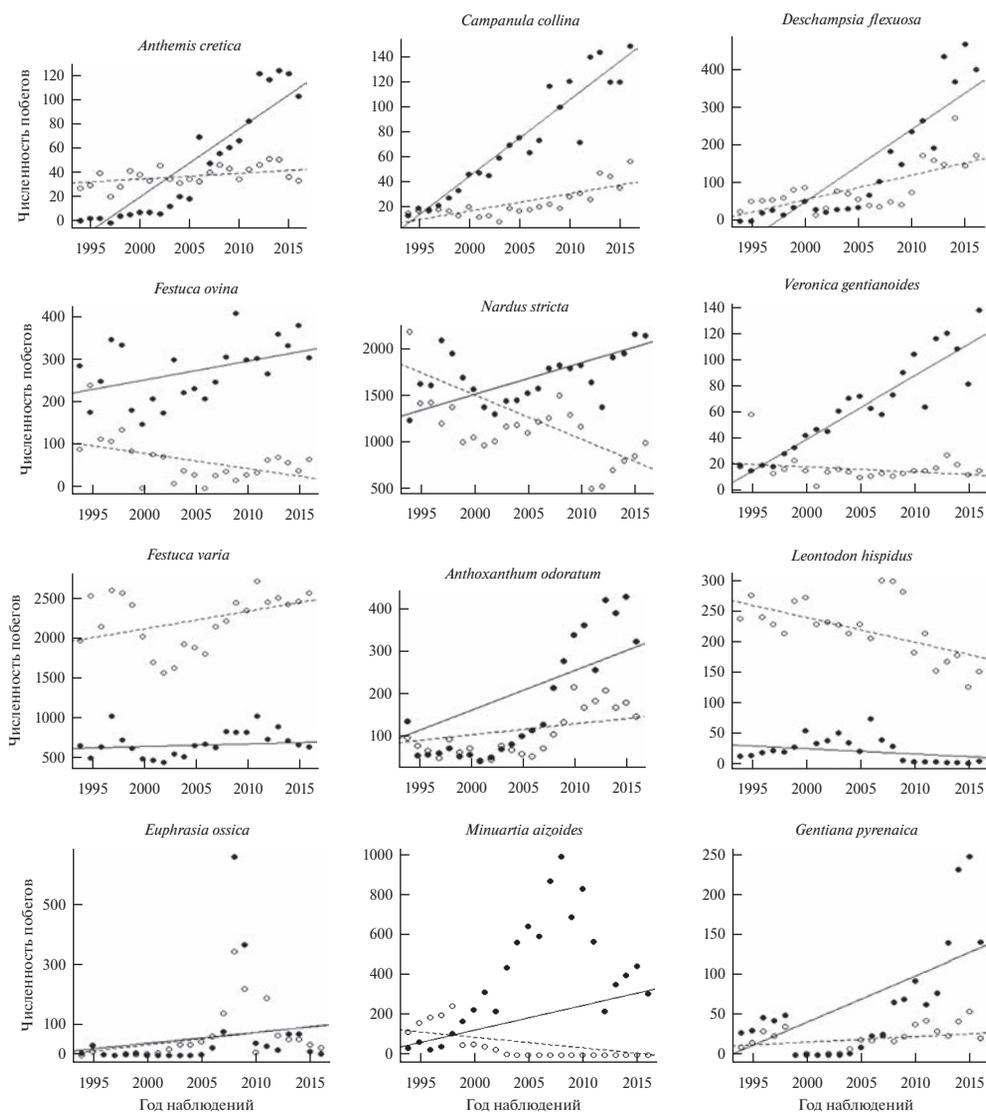
Выжигание положительно влияло на численность 6 видов из 13 изученных: *Anthemis cretica*, *Campanula collina*, *Deschampsia flexuosa*, *Festuca ovina*, *Nardus stricta*, *Veronica gentianoides* (рис. 2, табл. 1). У *A. cretica*, *C. collina* и *D. flexuosa* положительные тренды наблюдались и в естественной динамике, но при выжигании численность возрастала быстрее (табл. 1). У *F. ovina*, *N. stricta* и *V. gentianoides* в контроле численность незначимо снижалась, а в опыте — повышалась, в результате чего разница в углах наклона линий регрессии оказалась значимой. Также следует отметить появление 12 новых видов, тогда как 5 видов (*Festuca brunnescens*, *Anthemis marschalliana*, *Eritrichium caucasicum*, *Myosotis alpestris* и *Senecio aurantiacus*) полностью исчезли с выжигаемых участков.

Запасы различных фракций надземной фитомассы значимо снизились после длительного выжигания по сравнению с контролем (кроме лишайников, роль которых незначительна). Так, биомасса сосудистых растений снизилась с  $225 \pm 17$  до  $110 \pm 11$  г/м<sup>2</sup>, запасы ветоши (мортмасса) — с  $752 \pm 135$  до  $148 \pm 21$  г/м<sup>2</sup>, общая фитомасса (биомасса + мортмасса) — с  $949 \pm 137$  до  $266 \pm 31$  г/м<sup>2</sup> (табл. 2). Мохообразные имели невысокое участие, но их масса значимо снизилась при выжигании (с  $18 \pm 6$  до  $2 \pm 1$  г/м<sup>2</sup>).

Среди функциональных групп сосудистых растений также произошли существенные изменения, связанные со значимым снижением доли



**Рис. 1.** Динамика изменения флористической насыщенности (альфа-разнообразие, среднее число видов на площадку  $25 \times 25$  см и ошибка среднего,  $n = 15$ ) на участках с многократным выжиганием ветоши и в контроле за 23 года эксперимента.



**Рис. 2.** Численность побегов отдельных видов растений по годам. Линия тренда в контроле обозначена пунктиром, а в опыте (многократное выжигание) — сплошной линией. Черными точками обозначено число побегов вида на опытных участках, белыми — на контрольных.

**Таблица 1.** Параметры генерализованных линейных моделей (коэффициенты ( $B$ ) и стандартные ошибки (StE  $B$ )) разногодичной динамики численности побегов и результаты попарного сравнения моделей (контроль и опыт с учетом и без учета взаимодействия между фактором времени и вариантом эксперимента многократного выжигания)

Вид	Вариант	Регрессионные коэффициенты по годам			Результаты сравнения моделей	
		$B$	StE $B$	$p$	L-ratio	$p$
<b>Злаки</b>						
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	Контроль	3.25	3.79	0.401	3.05	0.081
	Опыт	8.99	10.29	0.392		
<i>Deschampsia flexuosa</i>	Контроль	<b>6.52</b>	<b>2.51</b>	<b>0.017</b>	<b>7.04</b>	<b>0.008</b>
	Опыт	<b>19.17</b>	<b>5.05</b>	<b>0.001</b>		
<i>Festuca ovina</i>	Контроль	-3.56	2.14	0.111	<b>5.84</b>	<b>0.016</b>
	Опыт	4.51	2.87	0.131		
<i>Festuca varia</i>	Контроль	23.04	26.97	0.403	0.61	0.433
	Опыт	5.59	8.73	0.529		
<i>Nardus stricta</i>	Контроль	-54.0	55.4	0.341	<b>8.44</b>	<b>0.004</b>
	Опыт	30.2	19.2	0.131		
<b>Разнотравье</b>						
<i>Anthemis cretica</i>	Контроль	<b>0.62</b>	<b>0.26</b>	<b>0.029</b>	<b>12.61</b>	<b>&lt;0.001</b>
	Опыт	<b>5.42</b>	<b>1.37</b>	<b>&lt;0.001</b>		
<i>Campanula collina</i>	Контроль	<b>1.60</b>	<b>0.60</b>	<b>0.015</b>	<b>21.81</b>	<b>&lt;0.001</b>
	Опыт	<b>6.12</b>	<b>0.37</b>	<b>&lt;0.001</b>		
<i>Euphrasia ossica</i>	Контроль	4.00	4.49	0.384	0.001	0.977
	Опыт	3.68	8.25	0.660		
<i>Gentiana pyrenaica</i>	Контроль	1.01	0.73	0.182	3.18	0.074
	Опыт	5.67	4.67	0.238		
<i>Leontodon hispidus</i>	Контроль	-4.03	2.24	0.086	2.35	0.126
	Опыт	-0.83	1.22	0.505		
<i>Minuartia aizoides</i>	Контроль	-6.87	3.85	0.088	2.26	0.133
	Опыт	12.27	34.15	0.723		
<i>Scorzonera cana</i>	Контроль	-0.44	0.48	0.366	3.31	0.069
	Опыт	0.91	1.10	0.419		
<i>Veronica gentianoides</i>	Контроль	-0.37	0.38	0.335	<b>34.27</b>	<b>&lt;0.001</b>
	Опыт	<b>4.86</b>	<b>0.35</b>	<b>&lt;0.001</b>		

**Примечание.** Значимые коэффициенты и различия между моделями (углами наклона регрессионных прямых) выделены полужирным шрифтом. L-ratio – отношение логарифмов функций максимального правдоподобия.  $p$  – уровень значимости.

злаков в надземной биомассе (с 88 до 51%) и повышением доли разнотравья (с 9 до 46%). Участие осок не изменилось. Отмечено значимое увеличение биомассы для трех видов разнотравья – *Campanula collina* (с 0.5 до 6.3 г/м<sup>2</sup>), *Ranunculus oreophilus* (с 0.04 до 2.1 г/м<sup>2</sup>) и *Veronica gentianoides* (с 0.8 до 5.4 г/м<sup>2</sup>). Доминирующие виды злаков резко (хотя и с пограничной значимостью; табл. 2) снизили свое участие: *Festuca varia* – со 114 до 21 г/м<sup>2</sup>, *Nardus stricta* – с 69 до 21 г/м<sup>2</sup>. Эти конечные результаты хорошо согласуются с динамикой численности побегов, изученной в ходе эксперимента. Лишь биомасса *N. stricta* снижалась на фоне уве-

личения численности побегов, что связано с уменьшением размеров побегов при выжигании.

#### Изменение химического состава растений

Содержание P, K, Ca, Mg в надземной биомассе 9 видов растений на контрольных и опытных площадках в конце эксперимента различалось незначительно. Для P, K и Ca отмечается тенденция к снижению содержания на площадках выжигания (среднее содержание по видам P 1760 ± 176 и 1540 ± 86 мг/кг, K 15300 ± 1900 и 12700 ± 1900 мг/кг, Ca 9300 ± 2130 и 7510 ± 173 мг/кг, контроль и выжигание соответственно, среднее и ошибка,  $p > 0.05$ ,

**Таблица 2.** Надземная биомасса массовых видов сосудистых растений, мхов, лишайников и масса ветоши на контрольных и опытных участках многократного выжигания ( $\text{г}/\text{м}^2$ , сухой массы,  $p$  – уровень значимости различий опыта и контроля,  $n = 15$ )

Вид	Выжигание		Контроль		$p$
	среднее	стандартная ошибка	среднее	стандартная ошибка	
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	7.00	1.30	4.11	0.89	0.115
<i>Deschampsia flexuosa</i>	7.98	7.34	5.73	3.15	0.836
<i>Festuca ovina</i>	3.93	1.08	7.85	3.07	0.844
<i>Festuca varia</i>	21.2	8.9	113.7	31.7	0.056
<i>Nardus stricta</i>	21.5	6.4	68.9	17.2	0.078
<i>Carex umbrosa</i>	1.46	0.92	5.70	1.89	0.089
<i>Antennaria dioica</i>	5.81	3.16	0.89	0.62	0.648
<i>Anthemis cretica</i>	4.67	2.24	1.87	1.60	0.199
<i>Campanula collina</i>	6.26	2.23	0.47	0.19	<b>0.031</b>
<i>Campanula tridentata</i>	2.81	1.43	0.22	0.16	0.443
<i>Gentiana pyrenaica</i>	2.90	1.74	3.73	1.93	0.836
<i>Ranunculus oreophilus</i>	2.06	0.89	0.04	0.03	<b>0.017</b>
<i>Scorzonera cana</i>	1.22	0.32	0.74	0.27	0.254
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	0.31	0.22	7.80	4.62	0.191
<i>Veronica gentianoides</i>	5.40	2.20	0.77	0.57	<b>0.029</b>
<i>Viola altaica</i>	0.08	0.05	0.45	0.26	0.590
Всего сосудистые	110.3	10.8	224.7	17.1	<b>0.000</b>
Мохообразные	2.24	0.71	17.76	6.12	<b>0.011</b>
Лишайники	5.86	3.31	4.53	2.94	1.000
Ветошь	148	21	752	135	<b>0.009</b>
Фитомасса	266	31	949	137	<b>0.001</b>
Доля злаков, %	51.0	5.0	88.3	3.6	<b>0.000</b>
Доля разнотравья, %	46.2	5.1	8.8	3.0	<b>0.000</b>
Доля осок, %	2.7	1.4	2.8	1.0	0.512

**Примечание.** Жирным шрифтом отмечены значимые изменения после выжигания ( $U$ -критерий Манна–Уитни,  $p < 0.05$ ).

различия не значимы). Среднее содержание Mg было очень сходным в растениях в контроле и опыте ( $2940 \pm 630$  и  $3380 \pm 960$  мг/кг, контроль и выжигание соответственно).

Содержание изученных элементов в мортмассе изменилось незначительно. Значимо увеличилось содержание P ( $828 \pm 39$  и  $979 \pm 71$  мг/кг, контроль и выжигание соответственно,  $p = 0.043$ , парный критерий Вилкоксона). Отмечена тенденция к увеличению содержания Mg в мортмассе ( $1480 \pm 130$  и  $2170 \pm 350$  мг/кг, контроль и выжигание соответственно,  $p = 0.084$ ,  $t$ -тест). Содержание Ca и K значимо не изменилось.

Содержание P в растениях значимо не изменилось, для доминанта *Nardus stricta* отмечено пограничное по значимости увеличение содержания P при выжигании ( $1374 \pm 45$  и  $1512 \pm 50$  мг/кг, контроль и выжигание соответственно,  $t$ -тест,  $p =$

$= 0.075$ ). У многих изученных видов после выжигания снизилось содержание K, для трех видов отмечено практически значимое снижение: *Anthoxanthum odoratum* ( $18600 \pm 1500$  и  $14700 \pm 700$  мг/кг, контроль и опыт,  $t$ -тест,  $p = 0.051$ ), *Festuca varia* ( $13400 \pm 700$  и  $9300 \pm 370$  мг/кг,  $t$ -тест,  $p = 0.006$ ), *N. stricta* ( $10900 \pm 700$  и  $8300 \pm 330$  мг/кг,  $t$ -тест,  $p = 0.014$ ). Содержание Ca изменялось незначительно, для *N. stricta* отмечено пограничное увеличение после пожаров ( $4060 \pm 230$  и  $4770 \pm 390$  мг/кг, контроль и выжигание соответственно,  $p = 0.080$ , парный критерий Вилкоксона). Содержание Mg после длительного выжигания увеличилось у многих видов, значимые различия получены для доминирующих злаков – *F. varia* ( $1240 \pm 60$  и  $1570 \pm 60$  мг/кг, контроль и выжигание,  $t$ -тест,  $p = 0.002$ ) и *N. stricta* ( $1390 \pm 90$  и  $1900 \pm 220$  мг/кг,  $p = 0.043$ , парный критерий Вилкоксона).

**Таблица 3.** Свойства горно-луговой почвы после выжигания в сравнении с контролем на пестроовсянищевом лугу ( $p$  – уровень значимости различий опыта и контроля)

Показатель	Однократное выжигание, $n = 10$			Многokратное выжигание, $n = 15$		
	контроль	опыт	$p$	контроль	опыт	$p$
Влажность (объемные %)	40.2 ± 3.1	45.2 ± 5.4	0.684	57.3 ± 4.0	50.4 ± 3.7	0.412
$pH_{H_2O}$	4.50 ± 0.06	4.66 ± 0.13	0.684	4.43 ± 0.03	4.32 ± 0.04	0.061
$P_{\text{подв}}$ , мг/кг	<b>12.0 ± 1.2</b>	<b>36.4 ± 7.7</b>	<b>&lt;0.001</b>	9.7 ± 1.1	8.0 ± 0.6	0.539
K, мг/кг	10.1 ± 0.1	10.3 ± 0.8	0.529	10.2 ± 0.8	9.9 ± 0.5	0.106
Ca, мг/кг	<b>90.7 ± 0.9</b>	<b>151 ± 23</b>	<b>0.052</b>	<b>80.6 ± 4.6</b>	<b>70.2 ± 4.2</b>	<b>0.041</b>
Mg, мг/кг	<b>20.3 ± 0.3</b>	<b>30.6 ± 3.6</b>	<b>0.015</b>	20.04 ± 1.0	10.80 ± 0.8	0.202
$C_{\text{орг-экстр}}$ , мг/кг	<b>423 ± 38</b>	<b>319 ± 23</b>	<b>0.052</b>	231 ± 11	242 ± 17	0.624
$N_{\text{орг-экстр}}$ , мг/кг	56.2 ± 7.8	68.1 ± 7.7	0.393	<b>46.0 ± 3.5</b>	<b>32.2 ± 2.6</b>	<b>0.011</b>
C : $N_{\text{орг-экстр}}$	<b>9.0 ± 1.5</b>	<b>5.2 ± 0.6</b>	<b>0.043</b>	<b>5.3 ± 0.3</b>	<b>8.0 ± 0.7</b>	<b>0.000</b>
N- $NO_3$ , мг/кг	0.06 ± 0.02	0.15 ± 0.04	0.063	0.12 ± 0.11	0.02 ± 0.01	0.967
N- $NH_4$ , мг/кг	1.27 ± 0.14	1.63 ± 0.10	0.105	1.10 ± 0.08	0.80 ± 0.09	0.161
$C_{\text{микро}}$ , мг/кг	<b>2820 ± 320</b>	<b>1870 ± 200</b>	<b>0.029</b>	2190 ± 180	2390 ± 147	0.486
$N_{\text{микро}}$ , мг/кг	205 ± 25	176 ± 29	0.353	250 ± 21	207 ± 10	0.106
C : $N_{\text{микро}}$	14.4 ± 1.2	11.9 ± 1.3	0.218	<b>8.8 ± 0.2</b>	<b>11.5 ± 0.4</b>	<b>0.000</b>
$C_{\text{орг-минерализация}}$ , мг/кг/сут	-14.61 ± 2.18	-9.01 ± 1.63	0.075	-3.41 ± 0.88	-6.07 ± 0.95	0.250
$N_{\text{орг-минерализация}}$ , мг/кг/сут	<b>-1.70 ± 0.33</b>	<b>0.25 ± 0.48</b>	<b>0.007</b>	<b>3.09 ± 0.71</b>	<b>-0.02 ± 0.21</b>	<b>0.000</b>
$N_{\text{минер-минерализация}}$ , мг/кг/сут	0.01 ± 0.01	0.08 ± 0.03	0.105	0.13 ± 0.03	0.07 ± 0.01	0.137

**Примечание.** Показаны средние значения ± ошибка среднего. Жирным шрифтом отмечены значимые изменения после выжигания ( $U$ -критерий Манна–Уитни,  $p < 0.05$ ).

### Изменение почвенных свойств

В случае однократного выжигания растительного покрова наблюдалось существенное изменение свойств почвы (табл. 3). При этом значимо возросло (в 2 раза) содержание  $P_{\text{подв}}$  и Ca и в 1.5 раза – Mg. Содержание экстрагируемого углерода и микробного углерода в почве, напротив, снижалось в 1.5 раза, а также происходило накопление легкодоступных для микробов минеральных форм азота в почве – в 1.3 раза аммонийных ( $p = 0.105$ ) и в 2.5 раза нитратных ( $p = 0.063$ ).

При длительном многократном выжигании ветоши свойства почвы в контрольном и опытном вариантах практически не отличаются. Отсутствие ветоши при низкой интенсивности осадков усиливает промывной водный режим, поэтому на выжигаемых участках наблюдается даже тенденция к потере элементов минерального питания. Это выражается в снижении содержания (на 15%) обменных форм Ca ( $p = 0.041$ ) и K ( $p = 0.106$ ), а также в небольшом подкислении почвы ( $pH_{H_2O}$  снижается с 4.43 до 4.32;  $p = 0.061$ ). В наибольшей степени снижается содержание  $N_{\text{орг-экстр}}$  в 1.5 раза ( $p = 0.011$ ), в результате чего возрастает соотношение C :  $N_{\text{орг-экстр}}$  ( $p < 0.001$ ). Последнее косвенно свидетельствует о деградации органического ве-

щества почвы, вероятной причиной которой может быть потеря азота при выгорании.

При многолетнем выжигании также наблюдается значимое снижение интенсивности  $N_{\text{орг-минерализации}}$  практически до нулевого уровня, как и при однократном. То есть микробная активность трансформации азота снижается. Однако при длительном выжигании не наблюдается снижения  $C_{\text{микро}}$ . Это можно объяснить адаптацией микробного сообщества к длительной стрессовой нагрузке, в том числе, вероятно, и за счет изменения его структуры.

### ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе длительного периодического выжигания ветоши произошли существенные изменения состава и структуры пестроовсянищевского луга: уменьшились запасы мортмассы и живой биомассы сосудистых растений, уменьшилось участие доминирующих видов злаков и увеличилось – разнотравья, прогрессивно возросло видовое богатство (флористическая насыщенность) экспериментальных площадок.

Уменьшение надземной продукции после пожаров отмечалось и в растительных сообществах,

ранее не испытывавших воздействие огня, таких как высокогорные луга в Новой Зеландии. Выжигание здесь приводит к быстрой деградации этих сообществ, потере большого количества биомассы и биогенов (Mark, 1994). Повторяющиеся палы в заповедной мелководерновинной степи в Хакасии также препятствуют естественному ходу восстановления растительности и замедляют рост надземной фитомассы (Кандалова, 2009).

Многолетние представители разнотравья *Ranunculus oreophilus*, *Campanula collina*, *Veronica gentianoides* увеличили свое участие после периодического выжигания. Это может быть связано с накоплением органических веществ и элементов минерального питания в подземных органах – корнях и корневищах. Так, для *V. gentianoides* характерно относительно глубокое расположение корневищ (2.5–3 см) (Семенова-Тян-Шанская, 1948), что способствует переживанию кратковременного воздействия высоких температур. Наличие ползучих корневищ у *C. collina* может способствовать активному зарастанию выгоревших участков. Кроме того, в экспериментах по удалению доминанта *Festuca varia* показано, что у этих видов высокая способность к семенному возобновлению (Елумеева, 2004).

В целом, возрастание роли разнотравья после выжигания, уничтожившего ветошь, отмечается рядом авторов. Например, Д.Ф. Федюнькин (1953) показал, что урожайность разнотравья на выгоревших участках лесостепного Зауралья выше, чем в контроле, в 2 раза. В экспериментах при одновременном воздействии пожара и засухи в высокоотравной прерии Канзаса наблюдается резкое сокращение покрытия злаков на 80%, увеличение покрытия разнотравья на 50% и увеличение разнообразия растений (Ratajczak et al., 2019). А Бонд (Bond, 2016) обращает внимание на то, что долгосрочная защита от пожара ведет к выпадению многих представителей многолетних двудольных за счет затенения. Таким образом, подавление доминантов при выжигании дает возможность развиваться недоминантным видам, в частности разнотравью, и способствует появлению новых видов, что подтверждается рядом других авторов (Сулейманова, 2012; Уфимцев и др., 2013).

Вследствие регулярного осеннего выжигания ветоши ее масса сокращается. Аналогичные данные получены в высокогорных степных пастбищах Восточной Анатолии (Турция), где также наблюдалось снижение массы подстилки после пожара и ее последующее восстановление до уровня контрольных участков в течение двух последующих лет (Gullap et al., 2018).

Возрастание флористической насыщенности при выжигании в изученном сообществе продолжило общую тенденцию, отмеченную в первые годы данного эксперимента (Елумеева, Онопченко,

2009). Поддержание высокой флористической насыщенности при большой частоте пожаров отмечается во многих исследованиях (Wolf, Peet, 1980; Peet et al., 1983).

Длительное выжигание существенно не изменило среднее содержание минеральных элементов (P, Ca, Mg) в надземной биомассе большинства изученных видов, лишь содержание К снижалось у ряда видов, в то время как для Mg отмечено увеличение содержания у *Festuca varia* и *Nardus stricta*, а *N. stricta* показал также пограничное по уровню значимости увеличение содержания Ca и P. В мортмассе также увеличилось содержание P и Mg. Эти данные говорят о том, что растения имеют довольно постоянное содержание элементов минерального питания, на которое пожар влияет через прогрессирующее обеднение почв азотом и обогащение фосфором. Но поскольку отношение N : P в растениях довольно консервативно, оно слабо меняется после пожаров, несмотря на снижение доступного азота и увеличение доступного фосфора (Lü et al., 2017), также может происходить и общее снижение содержания обоих элементов (Anderson et al., 2007b). Поэтому некоторое увеличение содержания P в растениях и ветоши после пожаров в нашем эксперименте хорошо согласуется с данными других авторов. Снижение содержания К у ряда видов после выжигания в нашем эксперименте получено впервые, в других работах отмечалось увеличение содержания этого элемента (Pate, Dell, 1984; Schulze et al., 2005). Возможно, такое снижение содержания К связано с более напряженным водным режимом растений на участках выжигания, где не покрытая ветошью почва может быстрее высыхать, хотя однократное измерение влажности в наших условиях этого не подтвердило.

В нашем эксперименте отмечено небольшое подкисление почвы и снижение содержания обменного Ca, а также снижение содержания азота и интенсивности процессов трансформации его соединений.

Подкисление почвы и снижение Ca можно объяснить снижением участия и, соответственно, корневой активности плотнотравянистых злаков. Как показали наши ранние эксперименты (Onipchenko et al., 2001), *Festuca varia* в монокультуре увеличивает содержание обменных оснований, включая Ca, в верхнем горизонте почвы за счет его мобилизации. Также возрастание кислотности почвы после пожара может быть обусловлено вымыванием зольных элементов из почвы (Potthast et al., 2017) и снижением поступления органического вещества из опада (Dai et al., 2021).

При однократном сильном пожаре свойства почв на следующий год изменились довольно су-

щественно, снизилось содержание экстрагируемого углерода и микробного углерода. На основании этого можно предположить, что высвобождение зольных элементов может в некоторой степени происходить как за счет окисления органического вещества почвы, так и лизиса микробных клеток. Снижение интенсивности  $N_{\text{орг}}$ -минерализации можно трактовать как признак ингибирования микробной активности в почве. Кроме повреждения микробных клеток в результате термического воздействия можно также предположить, что деструкция азотсодержащих органических соединений может быть замедлена по принципу обратной связи (снижение минерализации органического вещества при накоплении легкодоступных для микробов минеральных форм азота в почве).

При проведении регулярного выжигания ветоши ее накопления в большом количестве не происходит и, следовательно, интенсивность пожара может быть существенно ниже, чем при однократном сильном пожаре. Почва является консервативным образованием, для существенного изменения свойств которого требуется сильное воздействие. Кроме этого, почва способна к поддержанию гомеостаза, т.е. после прекращения воздействия свойства довольно быстро могут восстанавливаться. Таким образом, многолетнее, но слабое воздействие на почву может влиять на ряд ее свойств в меньшей степени, чем однократное, но недавнее и сильное.

Снижение содержания различных форм азота – типичное явление при регулярном выжигании в естественных сообществах, связанное с прогрессирующими потерями азотных соединений при повторяющихся пожарах. Такое снижение содержания азота при длительных периодических выжиганиях отмечено для многих сообществ (Godridge et al., 2018; Pellegrini et al., 2020). Мы не наблюдали значимого увеличения содержания подвижного Р в почве после долговременного выжигания, однако сильный однократный пожар увеличил его содержание, что было отмечено в ряде исследований (Schaller et al., 2015; Reinhart et al., 2016; Butler et al., 2018).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

После долговременного выжигания ветоши состав фитоценоза пестроовсянищевого луга существенно изменяется. Резко снижаются запасы ветоши, надземная биомасса сосудистых растений, участие доминантов. В надземной биомассе резко снижается доля злаков и увеличивается доля разнотравья. Для *Anthemis cretica*, *Campanula collina*, *Deschampsia flexuosa*, *Festuca ovina*, *Nardus stricta* и *Veronica gentianoides* отмечено значимое увеличение числа побегов при выжигании.

В ходе эксперимента прогрессивно увеличивалось альфа-разнообразие (флористическая насыщенность, среднее число видов сосудистых растений на площадках). Через 23 года эксперимента альфа-разнообразие примерно вдвое превышало исходное и значимо превышало показатели в контроле.

Длительное выжигание существенно не изменило среднее содержание минеральных элементов (Р, Са, Mg) в надземной биомассе большинства изученных видов, лишь содержание К снижалось у ряда видов, в то время как для Mg отмечено увеличение содержания у *Festuca varia* и *Nardus stricta*, а *N. stricta* показал также пограничное увеличение содержания Са и Р. В мортмассе также увеличилось содержание Р и Mg.

При однократном выжигании наблюдалось существенное изменение свойств почвы – возрастание содержания  $P_{\text{подв}}$ , Са и Mg, происходило накопление минеральных форм азота, но содержание экстрагируемого углерода и микробного углерода, напротив, снижалось. При длительном выжигании отмечается небольшое подкисление почвы и снижение содержания Са, а также существенное снижение содержания азота и интенсивности процессов его трансформации.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 19-14-00038п.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бахтиярова О.Н., 2018. Методика расчета скорости распространения пожара с учетом влияния скорости ветра и рельефа местности // Науч. и образоват. проблемы гражданской защиты. № 1 (36). С. 62–68.
- Буш Е.А., 1940. О результатах научных работ Юго-Осетинского горно-лугового стационара БИН АН СССР // Сов. ботаника. № 2. С. 11–29.
- Габбасова И.М., Гарипов Т.Т., Сулейманов Р.Р., Комиссаров М.А., Хабиров И.К. и др., 2019. Влияние низовых пожаров на свойства и эрозию лесных почв Южного Урала (Башкирский государственный природный заповедник) // Почвоведение. № 4. С. 412–421.

- Гогина Е.Е., 1961. К биоморфологии *Festuca varia* Haenke // Бот. журн. Т. 46. № 6. С. 824–841.
- Елумеева Т.Г., 2004. Влияние удаления доминирующих видов *Festuca varia* Haenke и *Nargus stricta* L. на состав пестроовсянищенного луга // Комплексные исследования альпийских экосистем Тебердинского заповедника / Тр. Теберд. гос. биосферного заповедника. Вып. 21. М.: б.и. С. 55–61.
- Елумеева Т.Г., Онипченко В.Г., 2009. Пирогенная динамика высокогорного пестроовсянищевого луга Тебердинского заповедника: многолетний эксперимент с выжиганием ветоши // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 114. № 5. С. 15–20.
- Кандалова Г.Т., 2009. Степи Хакасии: трансформация, восстановление, перспективы использования. Новосибирск: СО РАСХН. 163 с.
- Онипченко В.Г., 1990. Фитомасса альпийских сообществ северо-западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 95. № 6. С. 52–62.
- Онипченко В.Г., Зернов А.С., 2022. Сосудистые растения Тебердинского национального парка (аннотированный список видов). М.: Изд. Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия и ИПЭЭ РАН. 177 с.
- Семенова-Тян-Шанская А.М., 1948. Корневые системы растений субальпийских лугов Юго-Осетии // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 5. С. 89–121.
- Сулейманова Г.Ф., 2012. Особенности восстановления после пожара популяций пиона тонколистного (*Raeonia tenuifolia* L.) в национальном парке “Хвалынский” // Раритеты флоры Волжского бассейна. Тез. докл. II Росс. науч. конф. г. Тольятти, 11–13 сентября 2012 г. Тольятти: “Кассандра”. С. 241–249.
- Уфимцев В.И., Куприянов О.А., Стрельникова Т.О., 2013. Влияние пожаров на продуктивность лесных лугов Караканского хребта // Вестн. КемГУ. Т. 1. № 4 (56). С. 8–12.
- Федюнькин Д.Ф., 1953. Влияние мертвых растительных остатков и степных пожаров на развитие растительности лесостепного Зауралья // Изв. Естеств.-науч. ин-та при Молотовском гос. ун-те им. А.М. Горького. Т. 13. Вып. 7. С. 621–639.
- Anderson T.M., Ritchie M.E., Mayemba E., Eby S., Grace J.B., McNaughton S.J., 2007a. Forage nutritive quality in the Serengeti ecosystem: The roles of fire and herbivory // Am. Nat. V. 170. № 3. P. 343–357.
- Anderson T.M., Ritchie M.E., McNaughton S.J., 2007b. Rainfall and soils modify plant community response to grazing in Serengeti National Park // Ecology. V. 88. № 5. P. 1191–1201.
- Beck E., Scheibe R., Schulze E.-D., 1986. Recovery from fire: Observations in the alpine vegetation of western Mt. Kilimanjaro (Tanzania) // Phytocoenologia. V. 14. № 1. P. 55–77.
- Bond W.J., 2016. Ancient grasslands at risk: Highly biodiverse tropical grasslands are at risk from forest-planting efforts // Science. V. 351. № 6269. P. 120–122.
- Bond W.J., Wilgen B.W., van, 1996. Fire and Plants. L.: Chapman & Hall. 253 p.
- Bond W.J., Woodward F.I., Midgley G.F., 2005. The global distribution of ecosystems in a world without fire // New Phytol. V. 165. № 2. P. 525–538.
- Brookes P.C., Landman A., Pruden G., Jenkinson D.S., 1985. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: A rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil // Soil Biol. Biochem. V. 17. № 6. P. 837–842.
- Butler O.M., Elser J.J., Lewis T., Mackey B., Chen C., 2018. The phosphorus-rich signature of fire in the soil-plant system: A global meta-analysis // Ecol. Lett. V. 21. № 3. P. 335–344.
- Butler O.M., Lewis T., Rashti M.R., Maunsell S.C., Elser J.J., Chen C., 2019. The stoichiometric legacy of fire regime regulates the roles of micro-organisms and invertebrates in decomposition // Ecology. V. 100. № 7. Art. e02732. <https://doi.org/10.1002/ecy.2732>
- Camac J.S., Williams R.J., Wahren C.-H., Hoffmann A.A., Vesk P.A., 2017. Climatic warming strengthens a positive feedback between alpine shrubs and fire // Global Change Biol. V. 23. № 8. P. 3249–3258.
- Collins S.L., Calabrese L.B., 2012. Effects of fire, grazing and topographic variation on vegetation structure in tallgrass prairie // J. Veg. Sci. V. 23. № 3. P. 563–575.
- Colombaroli D., Henne P.D., Kaltenrieder P., Gobet E., Tinner W., 2010. Species responses to fire, climate, and human impact at tree line in the Alps as evidenced by paleo-environmental records and a dynamic simulation model // J. Ecol. V. 98. № 6. P. 1346–1357.
- Dai W., Peng B., Liu J., Wang C., Wang X. et al., 2021. Four years of litter input manipulation changes soil microbial characteristics in a temperate mixed forest // Biogeochemistry. V. 154. № 2. P. 371–383.
- Deng B., Zheng L., Ma Y., Zhang L., Liu X. et al., 2020. Effects of mixing biochar on soil N<sub>2</sub>O, CO<sub>2</sub>, and CH<sub>4</sub> emissions after prescribed fire in alpine meadows of Wugong Mountain, China // J. Soil Sediments. V. 20. № 8. P. 3062–3072.
- Dorich R.A., Nelson D.W., 1984. Evaluation of manual cadmium reduction methods for determination of nitrate in potassium chloride extracts of soils // Soil Sci. Soc. Am. J. V. 48. № 1. P. 72–75.
- Feurdean A., Vasiliev I., 2019. The contribution of fire to the late Miocene spread of grasslands in eastern Eurasia (Black Sea region) // Sci. Rep. V. 9. Art. 6750. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-43094-w>
- Gibson C.M., Turetsky M.R., Cottenie K., Kane E.S., Houle G., Kasischke E.S., 2016. Variation in plant community composition and vegetation carbon pools a decade following a severe fire season in interior Alaska // J. Veg. Sci. V. 27. № 6. P. 1187–1197.
- Goodridge B.M., Hanan E.J., Aquilera R., Wetherley E.B., Chen Y.-J. et al., 2018. Retention of nitrogen following wildfire in a chaparral ecosystem // Ecosystems. V. 21. № 8. P. 1608–1622.
- Gullap M.K., Erkovan S., Erkovan H.I., Koc A., 2018. Effects of fire on litter, forage dry matter production, and forage quality in steppe vegetation of Eastern Anatolia, Turkey // J. Agric. Sci. Technol. V. 20. № 1. P. 61–70.
- Hannusch H.J., Rogers W.E., Lodge A.G., Starns H.D., Tolleson D.R., 2020. Semi-arid savanna herbaceous

- production and diversity responses to interactive effects of drought, nitrogen deposition, and fire // *J. Veg. Sci.* V. 31. № 2. P. 255–265.
- Higuera P.E., Chipman M.L., Barnes J.L., Urban M.A., Hu F.S., 2011. Variability of tundra fire regimes in Arctic Alaska: Millennial-scale patterns and ecological implications // *Ecol. Appl.* V. 21. № 8. P. 3211–3226.
- Hollingsworth T.N., Breen A.L., Hewitt R.E., Mack M.C., 2021. Does fire always accelerate shrub expansion in Arctic tundra? Examining a novel grass-dominated successional trajectory on the Seward Peninsula // *Arct. Antarct. Alp. Res.* V. 53. № 1. P. 93–109.
- Horn K.J., Wilkinson J., White S., Clair S.B.St., 2015. Desert wildfire impacts on plant community function // *Plant Ecol.* V. 216. № 12. P. 1623–1634.
- Huang Y., Wang K., Deng B., Sun X., Zeng D.-H., 2018. Effects of fire and grazing on above-ground biomass and species diversity in recovering grasslands in northeast China // *J. Veg. Sci.* V. 29. № 4. P. 629–639.
- Jones B.M., Kolden C.A., Jandt R., Abatzoglou J.T., Urban F., Arp C.D., 2009. Fire behavior, weather, and burn severity of the 2007 Anaktuvuk River Tundra Fire, North Slope, Alaska // *Arct. Antarct. Alp. Res.* V. 41. № 3. P. 309–316.
- Kandeer E., 1996. Ammonium // *Methods in Soil Biology*. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag. P. 406–448.
- Kitchen D.J., Blair J.M., Callahan M.A.Jr., 2009. Annual fire and mowing alter biomass, depth distribution, and C and N content of roots and soil in tallgrass prairie // *Plant Soil.* V. 323. № 1–2. P. 235–247.
- Leach M.K., Givnish T.J., 1996. Ecological determinants of species loss in remnant prairies // *Science.* V. 273. P. 1555–1558.
- Lee J.T., Tsai S.-M., Wu Y.-J., Lin Y.-S., Chu M.-Y., Lee M.-J., 2021. Root characteristics and water erosion-reducing ability of Alpine silver grass and Yushan cane for alpine grassland soil conservation // *Sustainability.* V. 13. Art. 7633. P. 1–15.
- Lü X.T., Reed S., Hou S.L., Hu Y.Y., Wei H.W. et al., 2017. Temporal variability of foliar nutrients: responses to nitrogen deposition and prescribed fire in a temperate steppe // *Biogeochemistry.* V. 133. № 3. P. 295–305.
- Mack M.C., Bret-Harte M.S., Hollingsworth T.N., Jandt R.R., Schuur E.A.G. et al., 2011. Carbon loss from an unprecedented Arctic tundra wildfire // *Nature.* V. 475. Art. 7357. P. 489–492.
- Mark A.F., 1994. Effects of burning and grazing on sustainable utilization of upland snow tussock (*Chionochloa* spp.) rangelands for pastoralism in South Island, New Zealand // *Aust. J. Bot.* V. 42. № 2. P. 149–161.
- McLauchlan K.K., Higuera P.E., Miesel J., Rogers B.M., Schweitzer J. et al., 2020. Fire as a fundamental ecological process: Research advances and frontiers // *J. Ecol.* V. 108. № 5. P. 2047–2069.
- Narita K., Harada K., Saito K., Sawada Y., Fukuda M., Tsuyuzaki S., 2015. Vegetation and permafrost thaw depth 10 years after a tundra fire in 2002, Seward Peninsula, Alaska // *Arct. Antarct. Alp. Res.* V. 47. № 3. P. 547–559.
- Onipchenko V.G., Makarov M.I., Maarel E., van der, 2001. Influence of alpine plants on soil nutrient concentrations in a monoculture experiment // *Folia Geobot.* V. 36. № 3. P. 225–241.
- Pate J.S., Dell B., 1984. Economy of mineral nutrients in Sandplain species // *Kwongan: Plant Life of the Sandplain*. Nedlands: Univ. Western Australia. P. 227–252.
- Paudel A., Markwith S.H., Konchar K., Shrestha M., Ghimire S.K., 2020. Anthropogenic fire, vegetation structure and ethnobotanical uses in an alpine shrubland of Nepal's Himalaya // *Int. J. Wildland Fire.* V. 29. № 3. P. 201–214.
- Pausas J.G., Keeley J.E., Schwilk D.W., 2017. Flammability as an ecological and evolutionary driver // *J. Ecol.* V. 105. № 2. P. 289–297.
- Peet K.R., 1992. Community structure and ecosystem function // *Plant Succession: Theory and Prediction*. L.: Chapman and Hall. P. 103–151.
- Peet R.K., Glenn-Lewin D.C., Wolf J.W., 1983. Prediction of man's impact on plant species diversity // *Man's Impact on Vegetation*. Hague: Junk. P. 41–54.
- Pellegrini A.F.A., Harder J., Georgiou K., Hemes K.S., Malhotra A. et al., 2022. Fire effects on the persistence of soil organic matter and long-term carbon storage // *Nat. Geosci.* V. 15. P. 5–13.
- Pellegrini A.F.A., Hobbie S.E., Reich P.B., Jumpponen A., Brookshire E.N.J. et al., 2020. Repeated fire shifts carbon and nitrogen cycling by changing plant inputs and soil decomposition across ecosystems // *Ecol. Monogr.* V. 90. № 4. Art. e01409. <https://doi.org/10.1002/ecm.1409>
- Pinheiro J., Bates D., DebRoy S., Sarkar D., R Core Team, 2016. nlme: Linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-128. <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>
- Potthast K., Meyer S., Creelius A.C., Schubert U.S., Tischer A., Michalzik B., 2017. Land-use and fire drive temporal patterns of soil solution chemistry and nutrient fluxes // *Sci. Total Environ.* V. 605–606. P. 514–526.
- Ratajczak Z., Churchill A.C., Ladwig L.M., Taylor J.H., Collins S.L., 2019. The combined effects of an extreme heatwave and wildfire on tallgrass prairie vegetation // *J. Veg. Sci.* V. 30. № 4. P. 687–697.
- Reinhart K.O., Dangi S.R., Vermeire L.T., 2016. The effect of fire intensity, nutrients, soil microbes, and spatial distance on grassland productivity // *Plant Soil.* V. 409. № 1–2. P. 203–216.
- Ryser P., Langenauer R., Gigon A., 1995. Species richness and vegetation structure in a limestone grassland after 15 years management with six biomass removal regimes // *Folia Geobot. Phytotax.* V. 30. № 2. P. 157–167.
- Schaller J., Tischer A., Struyf E., Bremen M., Belmonte D.U., Potthast K., 2015. Fire enhances phosphorus availability in topsoils depending on binding properties // *Ecology.* V. 96. № 6. P. 1598–1606.
- Schulze E.-D., Beck E., Müller-Hohenstein K., 2005. *Plant Ecology*. Berlin: Springer. 702 p.
- Suazo M.M., Collins S.L., Parmenter R.R., Muldavin E., 2018. Montane valley grasslands are highly resistant to summer wildfire // *J. Veg. Sci.* V. 29. № 6. P. 1017–1028.
- Valko O., Torok P., Deak B., Tothmeresz B., 2014. Review: Prospects and limitation of prescribed burning as a management tool in European grasslands // *Basic Appl. Ecol.* V. 15. № 1. P. 26–33.

- Vance E.D., Brookes P.C., Jenkinson D.S., 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass C // Soil Biol. Biochem. V. 19. № 6. P. 703–707.
- Wang G., Li J., Ravi S., Dukes D., Gonzales H.B., Sankey J.B., 2019. Post-fire redistribution of soil carbon and nitrogen at a grassland-shrubland ecotone // Ecosystems. V. 22. № 1. P. 174–188.
- Williams R.J., Wahren C.-H., Tolsma A.D., Sanecki G.M., Papst W.A. et al., 2008. Large fire in Australian alpine landscapes: Their part in the historical fire regime and their impacts on alpine biodiversity // Int. J. Wildland Fire. V. 17. № 6. P. 793–808.
- Wolf J.W., Peet R.K., 1980. Production and diversity in southeastern coastal plain savannas // Bull. Ecol. Soc. Amer. V. 61. № 2. P. 77.
- Wragg P.D., Mielke T., Tilman D., 2018. Forbs, grasses, and grassland fire behaviour // J. Ecol. V. 106. № 5. P. 1983–2001.
- Yuan Z.Y., Chen H.Y.H., 2012. Fine root dynamics with stand development in the boreal forest // Funct. Ecol. V. 26. № 4. P. 991–998.

## Impact of litter burning on alpine *Festuca varia* grasslands of the Northwestern Caucasus

V. G. Onipchenko<sup>a, b, c, \*</sup>, F. S. Bostanova<sup>b</sup>, O. A. Tokareva<sup>d</sup>, M. I. Makarov<sup>a</sup>, T. G. Elumeeva<sup>a</sup>,  
A. A. Akhmetzhanova<sup>a</sup>, D. K. Tekeev<sup>c</sup>, T. I. Malysheva<sup>a</sup>, M. S. Kadulin<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Lomonosov Moscow State University  
Leninskie Gory, 1/12, Moscow, 119234 Russia

<sup>b</sup>Aliev Karachai–Cherkessian State University  
Lenina, 29, Karachaevsk, 369202 Russia

<sup>c</sup>Teberda National Park  
Badukskiy, 1, Teberda, 369210 Russia

<sup>d</sup>Institute of Geography, RAS  
Staromonetny, 29, Moscow, 119017 Russia

\*e-mail: vonipchenko@mail.ru

Fires play an important role in structure and function of terrestrial ecosystems, but their long-term impact on the composition and structure of plant communities in humid high mountain regions remains almost not studied. At the most dry alpine grasslands, dominated by a dense-tussock grass *Festuca varia*, with substantial accumulation of non-decomposed litter, the 23-years long experiment with regular (every two years) litter burning was established. The composition of plant community changed significantly. The mortmass (mass of litter), aboveground vascular plant biomass and relative abundance of dominants decreased substantially. In aboveground biomass the proportion of grasses decreased and that of forbs increased. The shoot numbers of *Anthemis cretica*, *Campanula collina*, *Deschampsia flexuosa*, *Festuca ovina*, *Nardus stricta*, and *Veronica gentianoides* increased after burning. Two-fold increase of alpha-diversity of vascular plants was observed on plots with burning treatment, it was twice as high as initial value, and was significantly higher than the values in the control plots. Long-term burning did not substantially change mean P, Ca and Mg content in the biomass of the most of studied species, only K content decreased in some species, while Mg content increased in *Festuca varia* and *Nardus stricta*. The increase of P and Mg content in the mortmass was observed. During long-term burning, weak soil acidification and the decrease of Ca content, as well as strong decrease of nitrogen content and the intensity of nitrogen transformation processes were observed. Generally, the observed patterns were similar to those in other studied herb communities, however, the decrease of K content during the regular burning was not reported earlier.

УДК 597.585.2-169:574.3(261.1)

## ЭКОЛОГО-ПАРАЗИТОЛОГИЧЕСКИЙ МЕТОД В ИССЛЕДОВАНИЯХ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ ОКУНЯ-КЛЮВАЧА *SEBASTES MENTELLA* (SCORPAENIFORMES: SEBASTIDAE) В МОРЕ ИРМИНГЕРА

© 2023 г. Ю. И. Бакай<sup>1</sup>, \*, С. П. Мельников<sup>2</sup>, А. И. Глубоков<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии  
("ПИНРО" им. Н.М. Книповича)

ул. Академика Книповича, 6, Мурманск, 183038 Россия

<sup>2</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии  
Окружной проезд, 19, Москва, 105187 Россия

\*E-mail: bakay@pinro.ru

Поступила в редакцию 27.01.2023 г.

После доработки 23.06.2023 г.

Принята к публикации 03.08.2023 г.

Представлены результаты анализа комплекса данных, полученных в ходе многолетних исследований популяционной биологии окуня-клювача *Sebastes mentella* в районах пелагиали моря Ирмингера и смежной акватории батиали Гренландии и Исландии. В основу подхода положен эколого-паразитологический метод, рассматривающий в качестве биомаркеров данные о составе сообществ паразитов и встречаемости отдельных их видов. Полученные результаты, включающие также сведения о пространственном распределении, функциональной подразделенности ареала, онтогенетических миграциях, темпе полового созревания и роста, подводном мечении, фенетических, генетических и других особенностях окуня-клювача, позволили выявить условия дивергентного формирования и значительную обособленность его пелагической и придонной группировок, составляющих североатлантическую популяцию. Заселение этим видом больших глубин океанической пелагиали и придонного слоя батиали при увеличении темпа полового созревания и миграционной активности в пелагиали характеризует направление современного этапа его филогенеза. Обосновано единство пелагической группировки окуня-клювача на обширной акватории и по всей глубине ее распределения в морях Ирмингера и Лабрадор. Показано, что стабильные во времени и пространстве значимые различия показателей зараженности самцов и самок окуня-клювача единственным видоспецифичным паразитом (копепода *Sphyrion lumpi*) служат феном пелагической группировки североатлантической популяции этого хозяина.

DOI: 10.31857/S0044459623040036, EDN: DHJGLA

Из четырех видов североатлантических морских окуней р. *Sebastes* Cuvier, 1829 наибольший интерес с точки зрения популяционной организации представляет окунь-клювач *Sebastes mentella* Travin, 1951, являющийся наиболее массовым и филогенетически молодым. Ему свойственна высокая экологическая пластичность, выраженная в приспособленности к обитанию как в придонном слое шельфа и батиали, так и в мезопелагиали в большом диапазоне глубин на акватории от Баренцева, Гренландского и Норвежского морей до побережья Канады (Population structure..., 2004; Мельников, Бакай, 2009а, б; Melnikov, 2016; Мельников, Глубоков, 2017; Рольский и др., 2017; Бакай, 2021; Карамушко, Христиансен, 2021).

Несмотря на усилия ученых разных стран, единое представление о видовой структуре окуня-

клювача не сформировано. Результаты наших многолетних исследований и анализа литературных данных позволили сделать заключение, что этот вид в своем обширном ареале сформировал три популяции, относительно обособленные друг от друга системой постоянных морских течений: североатлантическую, норвежско-баренцевоморскую и флемуш-капскую (Melnikov, 2016; Бакай, 2021). Однако не утихают споры о структуре первой из них, населяющей море Ирмингера и смежные акватории. Так, с 1980-х годов регулирование промысла этой популяции было основано на концепции ее единства (Saborido-Rey et al., 2004; Бакай, Мельников, 2008; Мельников, Бакай, 2009а). Однако в 2010 г. она была изменена из-за принятой в ICES (International Council for the Exploration of the Sea – Международный совет по ис-

следованию моря) гипотезы о существовании в море Ирмингера трех “типов” (“популяций”) окуня-клювача (Population structure..., 2004) и соответствующего решения NEAFC (North-East Atlantic Fisheries Commission – Комиссия по рыболовству в северо-восточной части Атлантического океана) о раздельном регулировании лова двух “пелагических популяций”. Для подтверждения этой гипотезы проведены исследования с применением генетических маркеров: мтДНК (Schmidt, 2005), аллозимы (Danielsdóttir et al., 2008), RAPD-маркеры (Johansen, Dahle, 2004), микросателлиты (Pampoulie, Danielsdóttir, 2008; Stefánsson et al., 2009).

В работе, обобщающей итоги этих исследований (Cadrin et al., 2010), выделены четыре единицы запаса окуня-клювача в морях Северной Атлантики: “пелагическая мелководная” (обитает в пелагиали на глубине менее 500 м), “пелагическая глубоководная” (на глубине более 500 м), “склонов Исландии” (в придонном слое батиали Исландии) и “западная” (у побережья Канады). Рихтер (Rikhter, 1996), обнаружив отличия по темпу полового созревания и нескольким меристическим признакам, предположил существование двух “популяций” окуня-клювача: “океанической” (в пелагиали моря Ирмингера) и “прибрежной” (у побережья Гренландии и Исландии). Другие авторы (Roques et al., 2002) по итогам исследований микросателлитных последовательностей ДНК, напротив, указывают на наличие единой “пан-океанической” популяции окуня-клювача, населяющей пелагиаль морей Ирмингера и Лабрадор, акваторию батиали Большой Ньюфаундлендской банки (БНБ), у полуострова Лабрадор, островов Гренландии, Исландии и Фарерских.

Однако дифференциация “популяций” окуня-клювача в этих публикациях базировалась лишь на выявленной вариабельности в частоте отдельных маркеров и биологических показателей. При этом эколого-популяционное подтверждение такой дифференциации и сведения о внутренней структуре выделяемых “популяций” отсутствовали, а при отборе проб зачастую не были учтены особенности пространственного и батиметрического распределения, возраст и пол окуня, что приводило к неубедительным выводам относительно его популяционной структуры.

Учитывая экологическую пластичность окуня-клювача, населяющего разные биотопы в большом диапазоне глубин, представляется целесообразным использование в изучении его популяционной биологии экологического подхода, предусматривающего, в частности, анализ паразито-хозяйственных отношений (Яблоков, 1987). Эколого-паразитологический метод предполагает использование данных о составе и специфике формирования сообществ паразитов, встречае-

мости отдельных их видов в качестве биомаркеров различий/сходства условий обитания и питания, миграций, внутривидовых, межвидовых и филогенетических особенностей их хозяев (Коновалов, 1971; Гаевская, Ковалева, 1986; MacKenzie, Abaunza, 2005; Catalano et al., 2014; MacKenzie, Hemmingsen, 2015). Специфичные паразиты могут служить и показателями “родства” хозяина (Бакай, 2021).

Некоторые исследователи (Williams et al., 1992; MacKenzie, 2002) полагают, что применение паразитологических данных может иметь преимущества по отношению к другим подходам в популяционной биологии (морфометрическому, генетико-биохимическому, анализу структуры отолитов), где аккумуляция различий по вариабельности и частотам отдельных признаков является значительно более консервативным и длительным процессом. К тому же наличие межвидовой гибридизации среди окуней р. *Sebastes* (Roques et al., 2001; Makhrov et al., 2011; Artamonova et al., 2011, 2013) ограничивает использование морфометрических и генетико-биохимических данных в популяционных исследованиях этих рыб. Поэтому эколого-паразитологический метод взят нами за основу при использовании комплексного подхода (обеспечивающего получение и анализ взаимно дополняющих данных, направленных на изучение пространственной, популяционной структуры и филогении вида (Begg, Waldman, 1999; Catalano et al., 2014)).

Цель работы – выявить эколого-географические, биотопические, батиметрические, популяционные и филогенетические особенности окуня-клювача, обитающего в море Ирмингера и сопредельных водах, посредством анализа паразитологических данных и материалов, полученных другими методами изучения популяционной биологии рыб.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Использованы результаты полного паразитологического вскрытия (Быховская-Павловская, 1985) и изучения паразитов различных таксонов 1528 особей окуня-клювача в возрасте 5–25 лет, полученных из траловых уловов в слое 0–500 м и 501–900 м в пелагиали моря Ирмингера и придонном слое батиали (глубина 235–1040 м) Гренландии и Исландии в ходе более 40 экспедиций при проведении отечественных ихтиопланктонных съемок в апреле–мае 1985–1995 гг., отечественных (1982–1998, 2021 гг.) и международных (1999–2018 гг.) тралово-акустических съемок по оценке запаса этого вида в июне–июле и в рейсах промысловых судов в апреле–октябре 1981–2022 гг. В этих регулярных экспедициях, в большинстве которых авторы принимали участие, определены репродуктивный и нагульный ареалы, пути раз-

**Таблица 1.** Объем собранного и обработанного материала по окуню-клювачу в море Ирмингера и сопредельной акватории

Виды исследований	Количество рыб, экз.
Полное паразитологическое вскрытие	1528
Частичное паразитологическое вскрытие	425
Регистрация эктопоражений*	123885
Измерение длины тела ( <i>TL</i> ), см	152611
Определение возраста	17876
Определение темпа полового созревания	100066
Определение темпа роста	4244
Анализ питания	121525
Анализ белкового полиморфизма	3803
Анализ микросателлитных последовательностей ДНК	613

**Примечание:** \* включает определение степени и особенностей инвазии копеподай *Sphyrion lumpi*, встречаемости и локализации кожных пигментных образований (Бакай, Карасев, 1995).

носа личинок, условия формирования скопленных, размерно-возрастной состав, темп полового созревания, соотношение неполовозрелых и половозрелых рыб, линейный и весовой рост, особенности питания и состава сообществ паразитов окуня-клювача.

Сбор и обработка биологического материала выполнены согласно принятым методикам (Инструкции и наставления, 1980; Инструкции и методические..., 2001), а его объем представлен в табл. 1. Возраст рыб определен по чешуе (Павлов и др., 1992). Обработка генетических проб и анализ ее результатов выполнены в Институте проблем экологии и эволюции (ИПЭЭ) им. А.Н. Северцова РАН и во ВНИРО.

Таксономический состав сообществ паразитов представлен по данным World Register of Marine Species (<http://www.marinespecies.org/>). Для указания в таблицах принадлежности паразитов к определенным классам приняты следующие обозначения: Му – Мухозоа, Мо – Monogenea, Се – Cestoda, Тр – Trematoda, Чх – Chromadorea, Ра – Palaeacanthocephala, Нех – Hexanauplia. Выявлены многолетние особенности зараженности окуня-клювача копеподай *Sphyrion lumpi* согласно разработанной методике (Бакай, Карасев, 1995).

Показателями зараженности паразитами являлись: экстенсивность инвазии (ЭИ) – доля (%) рыб, зараженных паразитом данного вида, от числа исследованных; индекс обилия (ИО) – число паразитов данного вида, приходящихся на одну исследованную рыбу (Bush et al., 1997). Второй показатель не определяли для Мухозоа. Оценивали доверительный интервал ЭИ как интервал, покрывающий параметр с заданной надежностью (Ройтман, Лобанов, 1985). Значимость различий (*p*) в ЭИ паразитами и встречаемости кожных пигментных пятен у окуня-клювача определена

посредством теста критерия значимости ( $\chi^2$ ) при уровне значимости  $p < 0.05$  (Бреев, 1976). Для выявления географических особенностей сообществ паразитов использованы расчеты меры сходства ( $L_0$ ) их состава на основе коэффициента Серенсена–Чекановского по “взвешенному парно-групповому методу” (Бейли, 1970; Андреев, Решетников, 1978). Принято положение о том, что степень обособленности сравниваемых групп окуня-клювача имеет обратную зависимость от значений  $L_0$  и прямую зависимость от величины отличий темпа полового созревания их особей (Hall et al., 2015).

Для оценки принадлежности паразитов к зоогеографическим и экологическим комплексам использованы литературные данные (Андрияшев, 1979; Зубченко, 1993; Lile et al., 1994; Hemmingsen, MacKenzie, 2001) и результаты собственных исследований. Эти комплексы имеют следующие обозначения в таблицах: АБ – арктическо-бореальный, АамБ – аркто-амфибореальный, атБ – атлантическо-бореальный, амБ – амфибореальный, К – космополиты, ПЗ – полизональный, МП – мезопелагический, МБ – мезобентальный, ЭК – эпиконтинентальный. “Ядро” сообществ паразитов формируют доминантные виды, встреченные у клювача во всех или большинстве районов. “Компонентное сообщество” паразитов рассматривается как совокупность инфрасообществ паразитов всех возрастных групп популяции или группировки хозяина (Дугаров, Пронин, 2013). Оценивали встречаемость самцов и самок окуня с кожными пигментными образованиями, используя их в качестве обоснованного фона (Бакай, 2015).

Междисциплинарный (комплексный) подход в популяционных исследованиях (Begg, Waldman, 1999; Catalano et al., 2014) включал использование

опубликованных нами ранее результатов исследований состава паразитов и обоснованных фенов окуня-клевача, обитающего в море Ирмингера и сопредельных водах. Для изучения особенностей популяционной биологии клевача применены данные о его размерно-возрастном составе, темпе полового созревания и роста, воспроизводстве, функциональной структуре ареала, онтогенетических и сезонных миграциях, океанологических условиях формирования скоплений, генетико-биохимических особенностях, итогах подводного мечения и других параметрах (Saborido-Rey et al., 2004; Мельников, 2006, 2008, 2013; Мельников, Бакай, 2006, 2009а, б; Sigurdsson et al., 2006; Melnikov, 2007, 2016; Бакай, Мельников, 2008; Мельников, Попов, 2009; Melnikov et al., 2009; Makhrov et al., 2010, 2011; Бакай, 2015). Сведения о результатах исследований состава паразитов окуня-клевача этого района другими авторами в литературных источниках отсутствуют.

Море Ирмингера расположено к юго-востоку от Гренландии. На юго-западе оно граничит с морем Лабрадор по линии от южной оконечности Гренландии до юго-востока полуострова Лабрадор, на севере — с Гренландским морем по линии северо-запад Исландии — мыс Нансен в Гренландии. На юге и востоке море Ирмингера ограничено изменяющейся пространственно и во времени зоной конвергенции, которая тянется (условно) от юга Исландии до юго-востока о-ва Ньюфаундленд (Фейрбридж, 1974). Указаны принятые обозначения Международных организаций по регулированию промысла в Северо-Восточной Атлантике (NEAFC) и Северо-Западной Атлантике (NAFO, North-West Atlantic Fisheries Organization — Организация по рыболовству в северо-западной части Атлантического океана).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

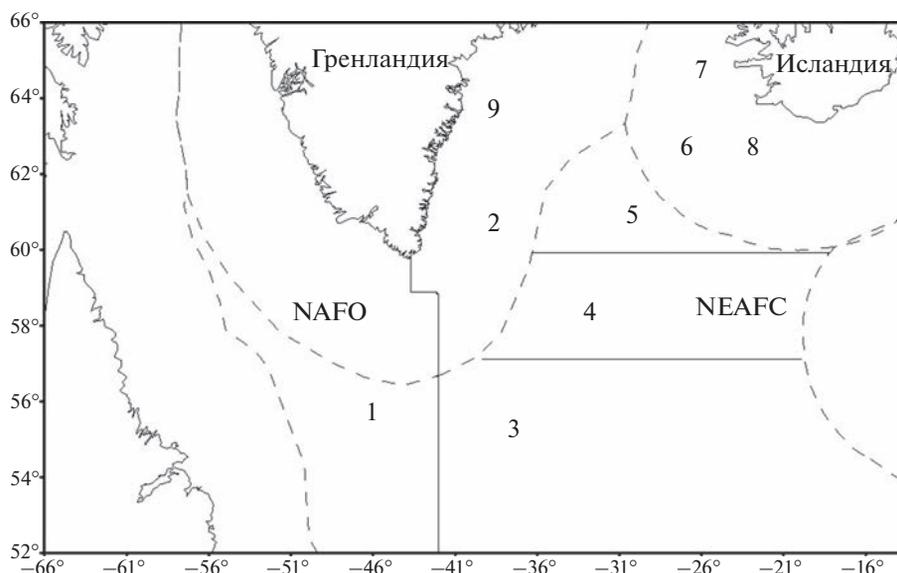
**Океанографические особенности района** определяются макроциркуляционной системой течений в виде Субполярного циклонического круговорота (СЦК). Он прослеживается в поверхностном и промежуточном слоях морей Ирмингера и Лабрадор, формируясь течениями Северо-Атлантическим (САТ), Ирмингера, Восточно- и Западно-Гренландскими и Лабрадорским (Булатов, 1971). Границы СЦК определены рельефом дна: на востоке — хребет Рейкьянес, на западе — склоны Гренландии, Канады и о-ва Ньюфаундленд, на севере — Гренландско-Исландский порог. Субарктические воды Восточно-Гренландского течения, следуя на юг вдоль Гренландии, смешиваются с потоком западной ветви теплого течения Ирмингера — производного от САТ. Западно-Гренландское течение, формируемое у Южной Гренландии, вместе с Лабрадорским образуют западную периферию СЦК. Часть вод Лабрадорского течения, поворачивая не северо-восток у БНБ, по-

полняет САТ и замыкает СЦК (Атлас океанов, 1977).

В силу взаимодействия водных масс атлантического и субарктического происхождения на глубине до 1000 м в условиях специфической топографии дна (хребет Рейкьянес сопряжен с участками батиали Исландии и Гренландии) образованы фронтальные зоны — полярный фронт (вдоль юго-восточного побережья Гренландии) и субполярный фронт (от Исландии до БНБ) с градиентами температуры 0.5–1.5°C на 10 миль. Здесь возникают сложные процессы опускания и подъема вод, образования апвеллингов, меандров и вихрей, способствующих формированию в пелагиали моря Ирмингера участков повышенной биологической продуктивности (Дубравин, 2001; Педченко, 2001; Sutton et al., 2008). Это обеспечивает концентрирование зоопланктона, которым откармливается, создавая скопления, окунь-клевач и другие многочисленные представители ихтиофауны мезопелагического комплекса (Павлов, 1992; Мельников, Бакай, 2006, 2009а, б; Мельников, Попов, 2009; Melnikov et al., 2009; Dolgov, 2015). Такие топографические, океанологические и биотопические особенности морей Ирмингера и Лабрадор создали благоприятные условия для североатлантической популяции окуня-клевача после окончания последнего ледникового максимума (Brochmann et al., 2003). В пределах ареала этой популяции не отмечены океанологические барьеры, препятствующие онтогенетическим и сезонным миграциям клевача (Педченко, 2001).

**Функциональная подразделенность ареала** североатлантической популяции окуня изучена по результатам многолетних отечественных и международных исследований. Определено, что скопления окуня-клевача, распределяющиеся в пелагиали морей Ирмингера и Лабрадор на акватории более 420 тыс. кв. миль (рис. 1, районы 1–6) и в придонном слое сопредельных акваторий батиали и шельфа Гренландии, Исландии и Канады (районы 7–9), являются частями этой популяции. Из единого центра репродукции, расположенного в пелагиали (районы 4–6), молодь выносятся в потоке западной ветви течения Ирмингера и оседает на южных участках шельфа Гренландии и Баффиновой Земли, служащих вместе с акваторией шельфа Лабрадора выростной областью этой популяции (Magnusson J., Magnusson J.V., 1985; Павлов, 1992; Stransky, 2000; Population structure..., 2004; Saborido-Rey et al., 2004; Мельников, Бакай, 2009а, б; Мельников, Попов, 2009; Cadgin et al., 2010; Мельников, 2013; Мельников, Глубоков, 2015; Melnikov, 2016; Бакай, 2020б, 2021).

Нами установлено, что в североатлантической популяции окуня-клевача выделяются две группировки, различающиеся экологическими и физиологическими параметрами: пелагическая (состоит из раносозревающих особей и населяет пе-



**Рис. 1.** Районирование акватории распределения пелагического (1–6) и придонного (7–9) окуня-клевача в морях С.А. Пунктир – границы 200-мильных зон. 1 – районы регулирования NAFO, 2 – Восточная Гренландия, 3, 4, 5 – южный, центральный и северный районы открытой части моря Ирмингера (районы регулирования NEAFC), 6 – зона Исландии, 7 и 8 – батияль Исландии, 9 – батияль Гренландии.

лагаиль моря Ирмингера в слое 100–900 м) и придонная (доминируют поздносозревающие особи, обитающие преимущественно в придонном слое сопредельной акватории батияли Гренландии, Исландии и Канады на глубине 600–1200 м) (Мельников, 2006, 2008; Мельников, Бакай, 2006, 2009б; Melnikov, 2016; Мельников, Глубоков, 2017; Бакай, 2020а). В первой группе окунь в массе (50% особей) становится половозрелым при длине тела 29–33 см и возрасте 9–12 лет, во второй – при длине 35–43 см и возрасте 14–19 лет. Их биотопическая дифференциация связана с началом возвратных миграций рыб из районов обитания молоди по достижению ими половой зрелости. Так, раносозревающие особи клевача первыми покидают выростную область на акватории шельфа Гренландии и Канады, выходя в океаническую пелагиаль Северной Атлантики. Поздносозревающие особи по мере роста в процессе продолжительной (до 5–7 лет) миграции пополняют его придонные скопления в батияли.

В пелагиали морей Ирмингера и Лабрадор в июне–августе вблизи выростной области у побережья Гренландии распределяются особи клевача размером 23–32 см. С удалением от Гренландии размеры (возраст) рыб увеличиваются (Мельников, Бакай, 2009а). Кормовая миграция клевача от мест вымета предличинок самками в апреле–мае над хребтом Рейкьянес проходит в двух основных направлениях. Так, окунь длиной преимущественно 30–35 см вслед за смещающимся в западном направлении северным субполярным фронтом мигрирует в рыболовную зону Гренландии и районы регулирования NAFO, где на участках повышенной биопродуктивности в верхнем

500-метровом слое концентрируются предпочитаемые им планктонные ракообразные. Особи окуня размером 36–46 см смещаются в северном направлении вдоль западного склона хребта Рейкьянес, где на глубинах более 500 м распределяются предпочитаемые ими креветки, мезопелагические рыбы и молодь головоногих моллюсков.

Большинство особей окуня-клевача в пелагиали являются половозрелыми. Доля неполовозрелых рыб уменьшается от 10.0–13.6% на акватории к югу и юго-востоку от Гренландии до 3.0–4.5% на северо-востоке ареала (над хребтом Рейкьянес). Начало созревания окуня во всех районах происходит при одинаковой длине. Отмечаемые незначительные различия в длине рыб при массовом и полном созревании на северо-востоке ареала обусловлены миграцией в пелагиаль моря Ирмингера части медленно созревающих особей из батияли Исландии (Мельников, Бакай, 2009а).

Темпы линейного, весового роста и полового созревания окуня-клевача одинаковы в слоях 100–500 и 501–900 м пелагиали моря Ирмингера (Бакай, Мельников, 2008). Это свидетельствует о том, что пополнение нерестовой части его североатлантической популяции в обоих слоях происходит при одинаковых длине и возрасте рыб.

В пелагиали северо-восточной части моря Ирмингера размерно-возрастные группы окуня-клевача сегрегированы по вертикали. Так, в верхнем 500-метровом слое обитают особи в возрасте 5–18 лет. На большей глубине возраст рыб составил 6–25 лет, из которых около трети старше 18 лет (Бакай, Мельников, 2008). Такое распределение обусловлено вертикальной зональностью

распространения кормовых организмов мезопелагического комплекса. В питании клявача прослеживается возрастная избирательность, поддерживающаяся за счет суточных вертикальных миграций вслед за подъемом или опусканием предпочитаемых им пищевых организмов.

**Исследования сообществ паразитов** позволили выявить 24 вида, относящихся к 7 классам: 4 вида — Мухозоа, 1 — Monogenea, 6 — Cestoda, 4 — Trematoda, 4 — Chromadorea, 2 — Palaeacanthocephala, 3 — Hexanauplia (табл. 2). Большинство из них — распространенные гетероксенные экологически пластичные виды. Три вида Мухозоа (*Leptotheca adeli*, *Myxidium obliquelineolatum*, *Pseudoalataspora sebastei*), моногенея *Microcotyle caudata* и копепода *Chondracanthus nodosus* специфичны р. *Sebastes*, представители которого обитают в морях Северной Атлантики и смежного района Северного Ледовитого океана. Лишь копепода *Sphyrion lumpi* специфична окуню-клявачу (Бакай, 2021).

Доминирование гельминтов (67% от общего количества видов) свидетельствует, что экологотрофический фактор является определяющим при формировании состава паразитов окуня-клявача в море Ирмингера, в значительной степени свойственных рыбам-планктофагам. Это обусловлено наличием как доминантных полизональных нематод *Anisakis simplex* и *Hysterothylacium aduncum*, а также мезобентальной трематоды *Podocotyle reflexa*, образующих “ядро” сообществ паразитов этого хозяина, так и многих более редких гельминтов — *Bothriocephalus scorpii*, *Scolex pleuronectis* и других цестод, *Anomalotrema koiae*, *Lecithophyllum botryophoron* и других трематод. Окунь-клявач приобретает их, потребляя в пищу планктонных беспозвоночных (эвфаузииды, каланиды, гиперииды, мизиды, шетинкочелюстные), служащих первыми промежуточными хозяевами в жизненных циклах этих гельминтов, а также планктоноядных рыб (преимущественно *Muethophidae* и *Paralipididae*), зараженных этими паразитами (Полянский, 1958; Које, 1981, 2000; Smith, 1983; Marcogliese, 1992, и др.).

Сообщества паразитов окуня-клявача на акватории Северной Атлантики, как и в морях Северного Ледовитого океана (Бакай, 2011), формируются преимущественно арктическо-бореальными (50.0%), в меньшей степени бореальными видами (37.5%) и видами-космополитами (12.5%) (табл. 2). Доминирование видов арктическо-бореального комплекса имеет устойчивый характер. Так, из 12 видов паразитов этого комплекса, встреченных в батиали Гренландии и Исландии, девять (75.0%) видов обычны для окуня-клявача, из них пять (55.6%) представляют “ядро” сообщества. Установлено преобладание у окуня-клявача моря Ирмингера паразитов мезобентального (41.7%), полизонального (29.2%) и мезопелагического (20.8%) экологических комплексов.

По результатам анализа географических и биотопических особенностей состава паразитов оку-

ня-клявача выделены восемь видов, в значительной степени отвечающих требованиям, предъявляемым к индикаторам эколого-популяционных особенностей рыб (Гаевская, Ковалева, 1986; MacKenzie, 2002; MacKenzie, Hemmingsen, 2015, и др.). К ним отнесены специфичные р. *Sebastes* виды (мезобентальные моногенея *Microcotyle caudata* и копепода *Chondracanthus nodosus*), мезопелагические видоспецифичная копепода *Sphyrion lumpi* и цестода *Hepatoxylon trichiuri* определены как индикаторные по принципу альтернативности заражения (Коновалов, 1971). Специфичные р. *Sebastes* миксоспоридии *Leptotheca adeli*, *Myxidium obliquelineolatum*, *Pseudoalataspora sebastei* и полизональная нематода *Anisakis simplex*, встречающиеся повсеместно, использованы по принципу наличия значимых различий в степени зараженности ими (см. табл. 2).

Во всем ареале окуня-клявача в пелагиали морей Ирмингера и Лабрадор, разделенной нами на шесть районов (рис. 1), установлен одинаковый уровень зараженности ( $p > 0.05$ ) паразитами большинства (17 из 18 обнаруженных) видов (табл. 3). Большая встречаемость миксоспоридии *L. adeli* у клявача в районе 1 (9% по сравнению с 1–4% в других районах) обусловлена значительной долей созревающих рыб, недавно вышедших в пелагиаль из выростной области на шельфе Гренландии, где расположен центр инвазии представителями Мухозоа (Мельников, Бакай, 2009б).

Во всех районах пелагиали Северной Атлантики регистрируется стабильная во времени (с 1981 г.) и пространстве специфика локализации и встречаемости пигментных пятен на теле самцов и самок окуня-клявача (Мельников, Бакай, 2009а). Так, в 97% случаев такие пятна локализируются у самок окуня на боках тела, а у самцов — на голове и реке на плавниках. Повсеместно, на всех глубинах (Бакай, Мельников, 2008), во все годы встречаемость пятен больше у самок, чем у самцов, в 1.4–3.0 (в среднем 1.8) раза. Такие особенности встречаемости кожных пигментных пятен отсутствовали в других районах ареала клявача, что позволило обосновать это явление в качестве фено пелагической группировки его североатлантической популяции (Бакай, 2015).

Результаты расчетов меры сходства ( $L_0$ ) демонстрируют высокое сходство ( $L_0 = 93–100\%$ ) состава паразитов окуня-клявача (рис. 2) во всех (1–6) районах пелагиали морей Северной Атлантики, даже удаленных друг от друга на сотни миль (районы 1 и 5–6). Напротив, выявлены значимые различия ( $L_0 = 78–81\%$ ) состава сообществ паразитов клявача в пелагиали (районы 1–6) и в батиали Исландии/Гренландии (районы 7–9) (Мельников, Бакай, 2006). Так, даже для смежных районов пелагиали моря Ирмингера (районы 5–6) и батиали Исландии (районы 7–8) из 21 вида встреченных здесь паразитов общими оказались лишь 12 (57.1%) видов, а также обнаружены значимые различия в степени зараженности паразитами

Таблица 2. Структура компонентных сообществ паразитов и значимость различий в экстенсивности заражения паразитами окуня-клевача в пелагиали и батиили моря Ирмингера

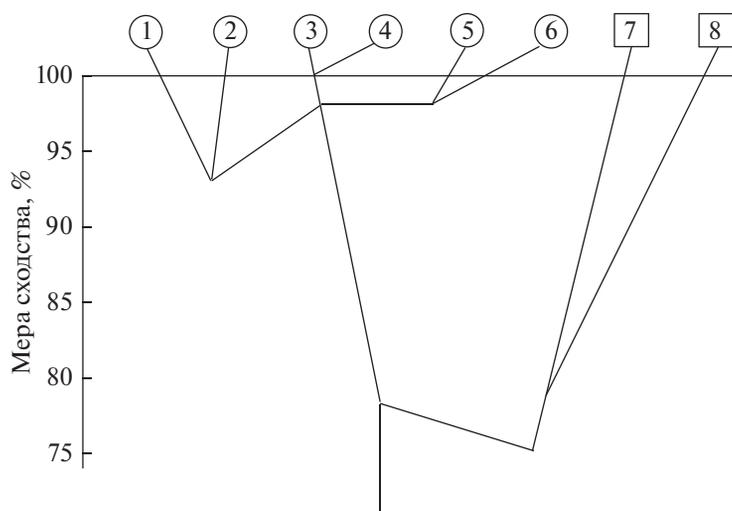
Паразит, индикатор*** (класс)	Комплекс видов		Батияль Юго-Восточной Гренландии		Пелагиаль		Пелагиаль северной части моря		Батияль юго-западной части Исландии	Значимость различий (p) <sup>а</sup>	Значимость различий (p) <sup>б</sup>
	экологический	зоогеографический	Гренландия		открытая часть		глубина, м	L <sub>ср</sub> , см (n, экз.)			
			Восточная Гренландия	глубина, м	Восточная Гренландия	открытая часть					
		L <sub>ср</sub> , см (n, экз.)		33.2 (107)		36.7 (850)		39.9 (115)		38.5 (158)	
<i>Leptothea adelij</i> ** (My)	МБ	АБ	26.2/+	23.7/+	2.8/+	1.0/+	6.1	7.0	p < 0.05	p > 0.05	
<i>Muxtidium incurvatum</i> (My)	МБ	амБ	12.5/+	18.6/+	8.4/+	4.9/+	10.4	22.2	p < 0.05	p < 0.05	
<i>M. obliquelineolatum</i> *** (My)	МБ	АБ	8.8/+	11.9/+	7.5/+	4.5/+	4.3	8.2	p < 0.05	p > 0.05	
<i>Pseudoalataspora sebastei</i> */**** (My)	МБ	АБ	20.0/+	23.7/+	6.5/+	2.1/+	6.1	10.1	p < 0.05	p > 0.05	
<i>Microcoyle caudata</i> **** (Mo)	МБ	АБ	–	–	–	–	–	17.1/0.48	p < 0.05	p < 0.05	
<i>Bothriocercalus scorpii</i> (Ce)	МП	АамБ	–	–	5.6/0.08	10.1/0.20	4.3/0.04	6.3/0.06	p < 0.05	p > 0.05	
<i>Diphyllobothrium</i> sp. pl. (Ce)	МП	атБ	–	–	–	0.5/0.01	2.6/0.03	–	p < 0.05	p < 0.05	
<i>Grillotia erinaceus</i> pl. (Ce)	ПЗ	амБ	–	–	0.9/0.01	0.9/0.01	3.5/0.04	–	p < 0.05	p < 0.05	
<i>Hepatoxylon trichiuri</i> pl.*** (Ce)	МП	атБ	–	–	1.9/0.02	0.7/0.01	4.3/0.04	–	p < 0.05	p < 0.05	
<i>Phyllobothrium</i> sp. pl. (Ce)	МБ	амБ	–	–	1.9/0.03	1.3/0.03	0.9/0.01	0.6/0.01	p > 0.05	p > 0.05	
<i>Scolex pleuronectis</i> pl. (Ce)	ПЗ	К	2.5/0.03	1.7/0.03	14.9/0.40	11.4/0.30	7.8/0.08	–	p < 0.05	p < 0.05	
<i>Anomalotrema koiae</i> (Tr)	МБ	АБ	3.8/0.06	11.9/0.30	1.9/0.02	1.0/0.01	0.9/0.01	3.8/0.04	p > 0.05	p > 0.05	
<i>Derozenes varicus</i> (Tr)	ПЗ	К	2.5/0.13	1.7/0.02	0.9/0.01	0.7/0.01	–	–	p > 0.05	p > 0.05	
<i>Lecithophyllum botryophorum</i> (Tr)	МП	АамБ	1.3/0.01	3.4/0.03	0.9/0.01	1.2/0.02	2.6/0.04	1.9/0.03	p > 0.05	p > 0.05	
<i>Podocoyle reflexa</i> * (Tr)	МБ	АамБ	16.3/0.25	36.0/0.40	1.9/0.03	1.6/0.02	2.6/0.03	5.7/0.06	p < 0.05	p > 0.05	
<i>Anisakis simplex</i> l.*/**** (Ch)	ПЗ	К	50.0/1.20	66.1/3.10	78.5/4.40	90.1/8.30	90.4/7.03	72.8/4.68	p < 0.05	p < 0.05	
<i>Huysterothylacium aduncum</i> l.* (Ch)	ПЗ	амБ	21.3/0.30	6.8/0.09	7.5/0.10	6.8/0.10	3.5/0.04	13.3/0.29	p < 0.05	p < 0.05	
<i>Pseudoterranova decipiens</i> l. (Ch)	ПЗ	АамБ	1.3/0.01	–	–	–	–	–	p > 0.05	p > 0.05	
<i>Spinitectus oviflagellis</i> (Ch)	ЭК	атБ	1.3/0.01	–	–	–	–	3.2/0.11	p < 0.05	p < 0.05	
<i>Coronoma strumosum</i> l. (Pa)	ЭК	АамБ	2.5/0.05	5.1/0.05	0.9/0.01	0.2/0.002	–	1.3/0.02	p > 0.05	p > 0.05	
<i>Echinorhynchus gadi</i> (Pa)	ПЗ	амБ	1.3/0.01	1.7/0.14	–	–	–	1.3/0.02	p > 0.05	p > 0.05	
<i>Chondracanthus nodosus</i> *** (He)	МБ	АБ	–	–	–	–	–	0.7/0.01	p > 0.05	p > 0.05	
<i>Pennella</i> sp. (He)	МБ	АБ	–	–	–	–	–	–	p > 0.05	p > 0.05	
<i>Sphyrion lupri</i> */**/* (He)	МП	амБ	1.0/0.02* <sup>1</sup>	23.4/0.40* <sup>2</sup>	41.1/1.00* <sup>3</sup>	45.1/1.10* <sup>4</sup>	42.9/0.88* <sup>5</sup>	17.9/0.28* <sup>6</sup>	p < 0.05	p < 0.05	
Встречаемость пигментных пятен, %			0.2	3.8	16.8	20.1	15.0	3.0	p < 0.05	p < 0.05	

Примечание: n – исследовано рыб, экз. Перед чертой – ЭИ, %; после чертой – ИО, экз. (+ не определяли у Muxzoa). \* Видны “ядра” сообществ. \*\* n – с учетом остатков инвазии, экз. \*<sup>1</sup> – 609, \*<sup>2</sup> – 731, \*<sup>3</sup> – 781, \*<sup>4</sup> – 10770, \*<sup>5</sup> – 662, \*<sup>6</sup> – 1077; \*\*\* индикаторы экологических особенностей. (p)<sup>a</sup> – значимость различий установлена для значимый ЭИ в батиили (глубина 235–580 м – первый столбец) и открытой части пелагиали моря Ирмингера (четвертый столбец); (p)<sup>б</sup> – значимость различий установлена для значений ЭИ в пелагиали северной части моря Ирмингера и батиили Исландии.

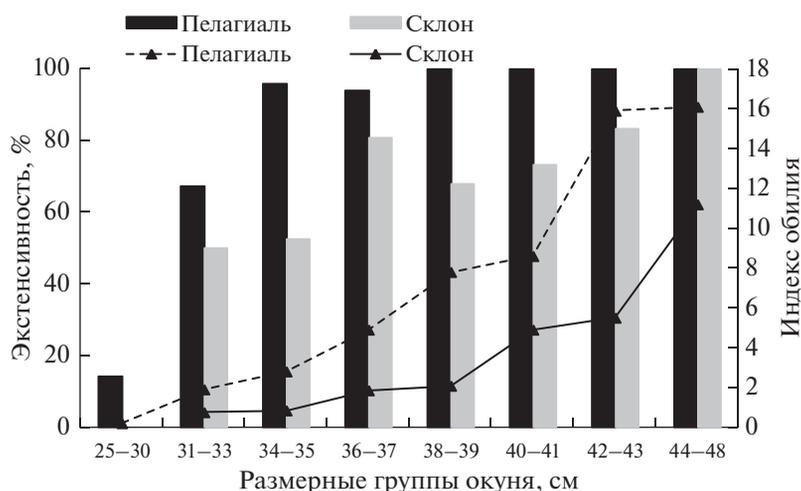
Таблица 3. Структура сообществ паразитов и значимость различий в экстенсивности заражения ими окуня-клявача в пелагиали морей СА

Паразит (класс)	Комплекс видов		Море Лабрадор	Море Ирмингера				Значимость различий (p)	
	экологический	зоогеографический		Восточная Гренландия	открытая часть				зона Исландии
					юг	центр	север		
	район 1 (n = 199)	район 2 (n = 107)	район 3 (n = 183)	район 4 (n = 218)	район 5 (n = 449)	район 6 (n = 75)			
<i>Leptothea adeli</i> (My)	МБ	АБ	9,0/+	2,8/+	1,1/+	0,9/+	1,1/+	< 0,05	
<i>Muxidium incurvatum</i> (My)	МБ	амБ	6,5/+	8,4/+	3,3/+	6,0/+	5,1/+	> 0,05	
<i>M. obliquelineolatum</i> (My)	МБ	АБ	9,5/+	7,5/+	4,9/+	3,2/+	4,9/+	> 0,05	
<i>Pseudoalataspora seabaster*</i> (My)	МБ	АБ	5,0/+	6,5/+	2,2/+	2,3/+	2,0/+	> 0,05	
<i>Bohrriosephalus scorpii</i> (Ce)	МП	АамБ	12,3/0,19	5,6/0,09	12,6/0,21	8,3/0,19	10,1/0,11	> 0,05	
<i>Diphyllbothrium</i> sp. pl. (Ce)	МП	атБ	0,5/0,01	—	0,5/0,01	0,5/0,01	0,5/0,01	> 0,05	
<i>Grillotia erinaceus</i> pl. (Ce)	ПЗ	амБ	1,1/0,01	0,9/0,01	1,1/0,01	0,9/0,01	0,9/0,01	> 0,05	
<i>Heratoxylon trichiuri</i> pl. (Ce)	МП	атБ	0,5/0,01	1,9/0,01	1,6/0,02	0,5/0,01	0,5/0,01	> 0,05	
<i>Phyllobothrium</i> sp. pl. (Ce)	МБ	амБ	1,6/0,02	1,9/0,03	2,2/0,06	1,4/0,03	0,9/0,02	> 0,05	
<i>Scolex pleuronectis</i> pl. (Ce)	ПЗ	К	8,9/0,25	14,9/0,37	15,3/0,55	13,8/0,3	8,8/0,14	> 0,05	
<i>Anomalotrema koiae</i> (Tr)	МБ	АБ	2,2/0,05	1,9/0,02	1,1/0,01	1,4/0,01	0,9/0,01	> 0,05	
<i>Derogenes varicus</i> (Tr)	ПЗ	К	1,1/0,01	0,9/0,01	1,6/0,02	0,5/0,01	0,5/0,01	> 0,05	
<i>Lecithophyllum botryophoron</i> (Tr)	МП	АамБ	2,2/0,02	0,9/0,01	3,3/0,07	0,5/0,01	0,7/0,01	> 0,05	
<i>Podocoryle reflexa*</i> (Tr)	МБ	АамБ	2,8/0,03	1,9/0,03	2,2/0,02	2,8/0,03	0,9/0,01	> 0,05	
<i>Anisakis simplex</i> l.* (Ch)	ПЗ	К	78,8/6,2	78,5/4,4	78,7/6,0	83,9/6,6	79,0/6,3	> 0,05	
<i>Hysterothylacium aduncum*</i> (Ch)	ПЗ	амБ	7,8/0,09	7,5/0,09	7,8/0,13	8,7/0,12	5,5/0,13	> 0,05	
<i>Corynosoma strumosum</i> l. (Pa)	МБ	атБ	0,5/0,01	—	0,5/0,01	0,5/0,01	—	> 0,05	
<i>Sphyrion lumpri*</i> /** (He)	МП	амБ	39,7/0,89*1	34,6/0,73*2	46,2/1,08*3	46,9/0,92*4	42,7/0,98*5	48,0/1,08*6	

**Примечание:** Цифровое обозначение районов см. на рис. 1. n — исследовано рыб, экз. Перед чертой — ЭИ, %; после черты — ИО, экз. (+ не определяли у Мухозоя). \* Виды «ядра» сообщества паразитов. \*\* С учетом остатков инвазии (и, экз.): \*1 — 991, \*2 — 781, \*3 — 1108, \*4 — 1902, \*5 — 8501, \*6 — 662. (p) — значимость различий в ЭИ установлена для ее значений в смежных парах районов.



**Рис. 2.** Дендрограмма сходства ( $L_0$ ) состава паразитов окуня-клювача пелагиали морей СА (районы 1–6) и батиали Исландии (районы 7–8).



**Рис. 3.** Динамика экстенсивности (колонки) и индекса обилия (линии) зараженности нематодой *Anisakis simplex* окуня-клювача в батиали Исландии и смежного района пелагиали моря Ирмингера.

10 общих видов (см. табл. 2), из которых 4 отнесены к индикаторам эколого-популяционных особенностей этого хозяина.

Среди последних определены значимые различия в степени зараженности окуня-клювача доминантной нематодой *A. simplex*, локализованной на внутренних органах и в мышцах рыб. Так, зараженность ею окуня на акватории батиали Исландии оказалась значимо меньше, чем в сопредельном районе пелагиали (см. табл. 2). Данное свойство проявляется у окуня всех размерных групп (рис. 3), что определяется особенностями его рациона в этих различающихся по трофическим условиям биотопах (Мельников, Бакай, 2006). Установлены также значимые различия во встречаемости рыб с пигментными пятнами на коже (см. табл. 2).

Выявленные особенности указывают на обособленность скоплений окуня-клювача в батиали Исландии/Гренландии и в пелагиали моря Ирмингера. Эти скопления формируются, соответственно, поздно- и раносозревающими особями из единой выростной области на акватории шельфа Гренландии (Мельников, Бакай, 2006, 2009а, б). Вторым из них свойственны постоянное обитание в пелагиали и повышенная миграционная активность, выраженная в протяженных (до несколько сотен миль) миграциях, определяемых репродуктивным циклом клювача и сезонным откормом (Мельников, Попов, 2009), а также в значительных (до 200 м) суточных вертикальных кормовых миграциях (Бакай, Мельников, 2008).

Потеря связи клювача с придонными биоценозами в результате миграции его раносозрева-

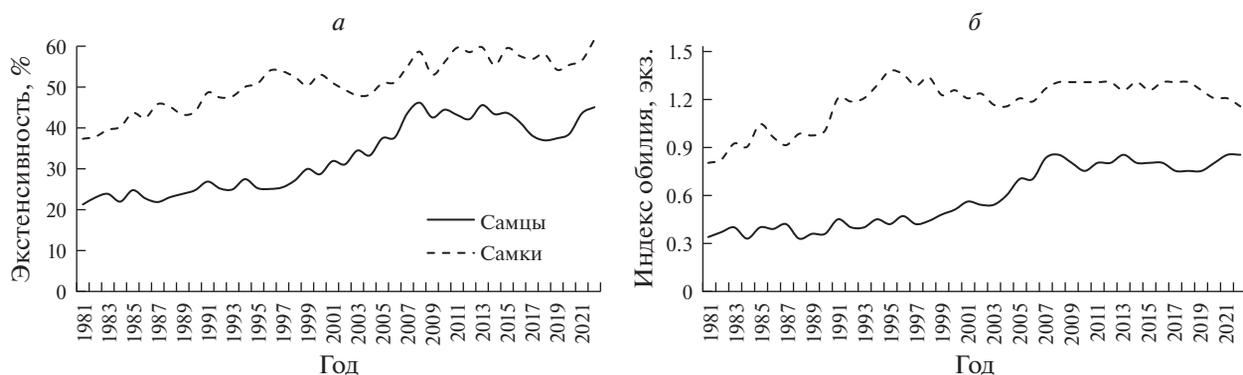


Рис. 4. Межгодовая динамика экстенсивности (а) и индекса обилия (б) зараженности окуня-клевача копеподой *Sphyrion lumpi* (с учетом следов инвазии) в пелагиали моря Ирмингера в слое 100–500 м в 1981–2022 гг.

ющих особей с акватории шельфа Гренландии в пелагиаль Северной Атлантики вызывает обеднение состава трематод, нематод и скребней (см. табл. 2) из-за исключения из его рациона придонных ракообразных. По мере удаления от побережья значимо снижается встречаемость миксоспоридий. При увеличении рациона, сопряженного с ростом (созреванием) и выходом окуня в пелагиаль, он приобретает новых гельминтов (цестоды четырех видов) при росте зараженности имевшимися (*A. simplex*, *Scolex pleuronectis*). Такое изменение состава паразитов обусловлено расширением пищевого спектра за счет копепод, увеличением роли эвфаузиид, гиперид, пелагических креветок, планктоноядных рыб, крылоногих и головоногих моллюсков (Мельников, Бакай, 2009б).

Поздносозревающие особи окуня-клевача не совершают подобных миграций, смещаясь на глубину более 600 м в батииали Гренландии и Исландии и выходя лишь в близлежащие зоны пелагиали, где продуцируют потомство (Melnikov, 2016). Отсутствие массового обмена между пелагическими и придонными скоплениями клевача у Исландии подтверждено итогами его подводного мечения, проведенного исландскими исследователями (Sigurdsson et al., 2006). Такая жизненная стратегия согласуется с “гипотезой темпа жизни”, объясняющей различия в темпе полового созревания и миграционной активности особей одной популяции (вида) наличием “медленного и быстрого темпов жизни” (Hall et al., 2015).

Отсутствуют значимые различия и в степени зараженности большинством (15 из 16 обнаруженных) видов паразитов окуня-клевача по всей глубине его обитания (100–900 м) в пелагиали моря Ирмингера, несмотря на различия в средней длине (возрасте) исследованных особей. Это демонстрируют результаты сравнительного анализа состава паразитов в пробах окуня-клевача, полученных из последовательных уловов на одной позиции в верхнем (<500 м) и нижнем (>500 м) слоях (табл. 4).

**Заражение мезопелагической копеподой *Sphyrion lumpi*** – специфичным окуню-клевачу паразитом – происходит впервые у его раносозревающих особей в результате возвратной миграции в пелагиаль морей Северной Атлантики (СА). Итоги наших многолетних (1981–2022 гг.) исследований указывают на сходство и постоянство особенностей зараженности окуня копеподой *S. lumpi* во всей пелагической зоне СА, отсутствующих в других районах ареала (Бакай, 2020б, 2021). Так, только в пелагиали СА зараженность *S. lumpi* встречалась достоверно чаще у самок окуня (в 1.3–1.5 раза по ЭИ и в 1.8–2.0 раза по ИО) без значимых межгодовых колебаний показателей степени инвазии (рис. 4). При оценке последних необходимо учитывать и все следы инвазии в виде остатков цефалоторакса копеподы, сохраняющихся в рыбе, вероятно, до конца ее жизни, а поэтому служащих надежным маркером (Бакай, Карасев, 1995).

Такие стабильные во времени показатели степени инвазии копеподой *S. lumpi*, регистрируемые у самцов и самок окуня-клевача во всех районах (табл. 5) и на всех глубинах (рис. 5) его распределения в пелагиали морей Ирмингера и Лабрадор, обоснованы в качестве фена (в понимании А.В. Яблокова (1982)) пелагической группировки его североатлантической популяции (Бакай, 2013). Вероятной причиной постоянства половых различий зараженности, свойственных этому хозяину во всех его размерных группах (рис. б), может являться наличие предполагаемого отбора на устойчивость к инвазии копеподой *S. lumpi*, доминирующего у самцов окуня этой популяции (Makhrov et al., 2011). Для особей старшего возраста характерно увеличение степени инвазии копеподой *S. lumpi*, обусловленное значительной (до 26 лет) продолжительностью жизни окуня, способствующей неоднократному заражению этим паразитом.

Наличие остатков инвазии *S. lumpi* у поздносозревающих особей клевача в батииали Гренландии на глубине 700–1040 м (см. табл. 2) обуслов-

**Таблица 4.** Состав сообществ паразитов окуня-клювача в последовательных пробах из двух слоев пелагиали моря Ирмингера (57°57' с.ш., 36°42' з.д., 27.06.1999)

Паразит (класс)	Слой пелагиали моря				Значимость различий (p)
	190–290 м (n = 25) l = 30–38 см (L <sub>ср</sub> = 35.2 см)		550–805 м (n = 30) l = 40–47 см (L <sub>ср</sub> = 42.4 см)		
	Показатели степени инвазии				
	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	
<i>Leptothecca adeli</i> (My)	8.0 (0.8–21.9)*	+	6.7 (0.6–18.4)	+	>0.05
<i>Myxidium incurvatum</i> (My)	8.0 (0.8–21.9)	+	6.7 (0.6–18.4)	+	>0.05
<i>M. obliquelineolatum</i> (My)	4.0 (0.0–15.3)	+	6.7 (0.6–18.4)	+	>0.05
<i>Pseudoalataspora sebastei</i> (My)	4.0 (0.0–15.3)	+	3.3 (0.0–12.8)	+	>0.05
<i>Bothriocephalus scorpii</i> (Ce)	8.0 (0.8–21.9)	0.08	16.7 (5.6–32.2)	0.17	>0.05
<i>Diphyllobothrium</i> sp. pl. (Ce)	4.0 (0.0–15.3)	0.04	3.3 (0.0–12.8)	0.03	>0.05
<i>Grillotia erinaceus</i> pl. (Ce)	4.0 (0.0–15.3)	0.04	6.7 (0.6–18.4)	0.07	>0.05
<i>Hepatoxylon trichiuri</i> pl. (Ce)	4.0 (0.0–15.3)	0.04	3.3 (0.0–12.8)	0.03	>0.05
<i>Phyllobothrium</i> sp. pl. (Ce)	8.0 (0.8–21.9)	0.20	26.7 (12.4–44.0)	0.67	>0.05
<i>Scolex pleuronectis</i> pl. (Ce)	8.0 (0.8–21.9)	0.08	6.7 (0.6–18.4)	0.10	>0.05
<i>Anomalotrema koiae</i> (Tr)	4.0 (0.0–15.3)	0.04	3.3 (0.0–12.8)	0.03	>0.05
<i>Lecithophyllum botryophoron</i> (Tr)	4.0 (0.0–15.3)	0.04	26.7(12.4–44.0)	0.40	<0.05
<i>Podocotyle reflexa</i> (Tr)	4.0 (0.0–15.3)	0.04	3.3 (0.0–12.8)	0.03	>0.05
<i>Anisakis simplex</i> l. (Ch)	100 (88.7–100)	11.00	100 (90.5–100)	12.02	>0.05
<i>Hysterothylacium aduncum</i> (Ch)	8.0 (0.8–21.9)	0.08	6.7 (0.6–18.4)	0.07	>0.05
<i>Sphyrion lumpi</i> ** (He)	46.0 (28.7–67.6)	1.17	51.7 (35.3–70.9)	1.05	>0.05

**Примечание:** n – исследовано рыб, экз. \* Доверительный интервал ЭИ. + не определяли для Мухозоа. l – диапазон длины рыб. L<sub>ср</sub> – средняя длина рыб. \*\* С учетом остатков инвазии.

лено их периодическим выходом в близлежащую пелагиаль в период воспроизводства. Отсутствие инвазии этой копеподой на глубине менее 580 м свидетельствует о невозврате окуня из пелагиали и глубоководных участков батиали в выростной район.

Некоторые исследователи (Magnusson J., Magnusson J.V., 1995; Cadrin et al., 2010; Klapper et al., 2017) ошибочно указывали, что окунь-клювач в пелагиали моря Ирмингера менее инвазирован копеподой *S. lumpi* на глубине более 500 м, где доминируют крупные (старшевозрастные) особи. Их заблуждение связано с несоблюдением требований методики регистрации инвазии этой копеподой (Вакау, Карасев, 2001), принятой в ICES и NAFO и предусматривающей учет всех следов ее паразитирования. Меньшая зараженность наблюдается при учете инвазии живыми особями *S. lumpi*, поскольку на глубине 600–1000 м происходит подъем глубинных вод, обусловленный вертикальной составляющей течения Ирмингера и апвеллингами на склонах хребта Рейкьянес (Pechenko, 1992). Это приводит к выносу метанауплиусов копеподы в расположенный выше (350–600 м) так называемый звукорассеивающий

слой, где они поедаются многочисленными населяющими его организмами (рыбы семейств Mucthophidae и Paralipidae, головоногие моллюски, медузы, гребневика и др.). К тому же на глубине более 500 м скопления клювача менее плотны, что снижает возможность расселения малоподвижных метанауплиусов самок паразита.

Примером недоучета следов инвазии копеподой *S. lumpi*, не обнаруживаемых у окуня-клювача посредством ручного сканирования (пальпирования) тела рыб, примененного исследователями из Германии и Исландии в ходе международных съемок в море Ирмингера, стала незначительно меньшая общая зараженность паразитом окуня с глубин более 500 м (Klapper et al., 2017). Такое несоблюдение принятой в ICES и NAFO методики особо отразилось на итогах регистрации зараженности копеподой *S. lumpi* за 2001–2007 гг., представленных авторами из Германии лишь по доле (%) инвазированных рыб (Klapper et al., 2017). При таком подходе к регистрации инвазии копеподой доля недоучтенных при пальпировании следов ее инвазии увеличивается у доминирующих на большей глубине особей клювача старше-

**Таблица 5.** Степень зараженности окуня-клевача копеподой *Sphyrion lumpi* в шести районах пелагиали морей СА (по данным международной тралово-акустической съемки в июне—июле 2001 г.)

Степень зараженности копеподой <i>S. lumpi</i>		Море Ирмингера				Море Лабрадор	Значимость различий ( <i>p</i> )
		зона Исландии	открытая часть моря Ирмингера		Юго-Восточная Гренландия		
			север	юг			
Экстенсивность, %	Самцы	43.4	38.2	37.9	28.9	31.2	>0.05
	Самки	59.9	49.5	58.4	44.1	44.3	>0.05
	Оба пола	52.3	42.7	46.2	36.6	37.1	>0.05
Индекс обилия, экз.	Самцы	0.6	0.6	0.6	0.5	0.6	>0.05
	Самки	1.6	1.3	1.4	1.0	1.2	>0.05
	Оба пола	1.1	1.0	1.0	0.8	0.9	>0.05

**Примечание:** Степень зараженности приведена с учетом следов инвазии копеподой *S. lumpi*.

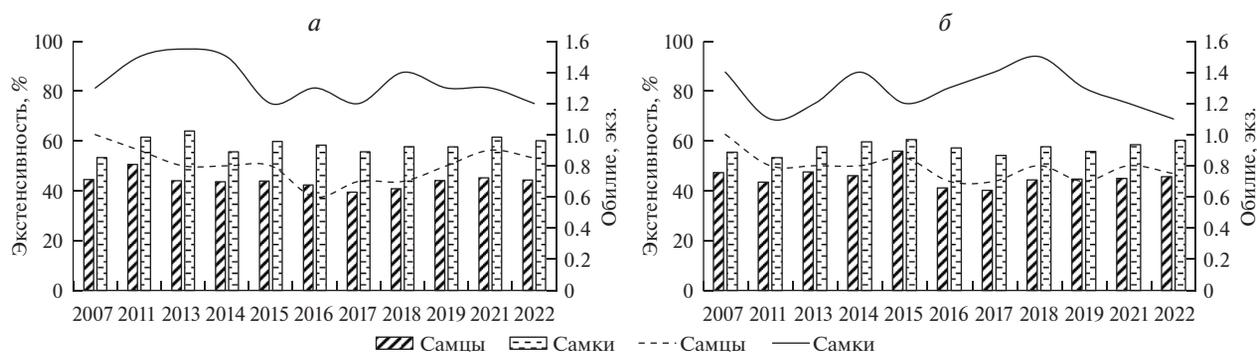
го возраста, значительно занижая объективные показатели общей зараженности.

Отсутствие в представленных материалах значимых различий показателей общей зараженности копеподой *S. lumpi* самцов и самок клевача, являющихся постоянными во времени и пространстве (см. рис. 4 и табл. 5), указывает на некорректность данных, заложенных в расчеты германских авторов (Klarper et al., 2017), и, как следствие, недостоверность их выводов. Так, на основании выявленных подобным образом различий в общей доле зараженных копеподой рыб они предполагали подтвердить гипотезу о существовании “мелководного и глубоководного запасов” окуня-клевача, обитающих соответственно на глубине <500 и >500 м пелагиали моря Ирмингера.

Стабильность во времени (не позже начала 1980-х гг.) и пространстве (акватория более 420 тыс. кв. миль) паразитарной системы “копепода *S. lumpi* — окунь-клевач” и паразитоценоза этого хозяина (Бакай, Мельников, 2008; Мельников, Бакай, 2009а) косвенно свидетельствует о равновесном состоянии биоценоза пелагиали морей Северной Атлантики. Такое равновесие наблюдается на фоне чередования холодных и аномально

холодных лет (1981—1995 гг., 2016—2018 гг.) с теплыми и аномально теплыми (1998—2013 и 2019 гг.) по тепловому состоянию вод деятельного слоя (Мельников, Глубоков, 2015; Состояние сырья..., 2020) и 42-летнего пресса международного промысла окуня.

Дискуссии о **вертикальной структуре пелагических скоплений окуня-клевача** начались в 1990-х гг., когда исландские исследователи (Magnusson J., Magnusson J.V., 1995) для обоснования наличия в пелагиали моря Ирмингера двух “типов” (запасов) окуня (“океанический” и “пелагический глубоководный”) сообщили о его отличиях на глубине более и менее 500 м по шести признакам: размерный состав, форма тела, длина при половом созревании, интенсивность красной окраски, степень инвазии копеподой *S. lumpi* и встречаемость пигментных пятен на теле. Нами показано, что различия по многим из этих признаков обусловлены изменением возраста рыб и нарушением методики оценки двух последних (Бакай, 2015, 2021). Также установлено, что половое созревание окуня-клевача на разной глубине наступает в сходном возрасте, а обитание на различной глубине в большом ее диапазоне вызвано его



**Рис. 5.** Межгодовая динамика ЭИ (столбики) и ИО (линии) зараженности самцов и самок окуня-клевача копеподой *Sphyrion lumpi* (с учетом следов ее инвазии) на глубине менее 500 м (а) и более 500 м (б) в пелагиали моря Ирмингера в 2007—2022 гг.

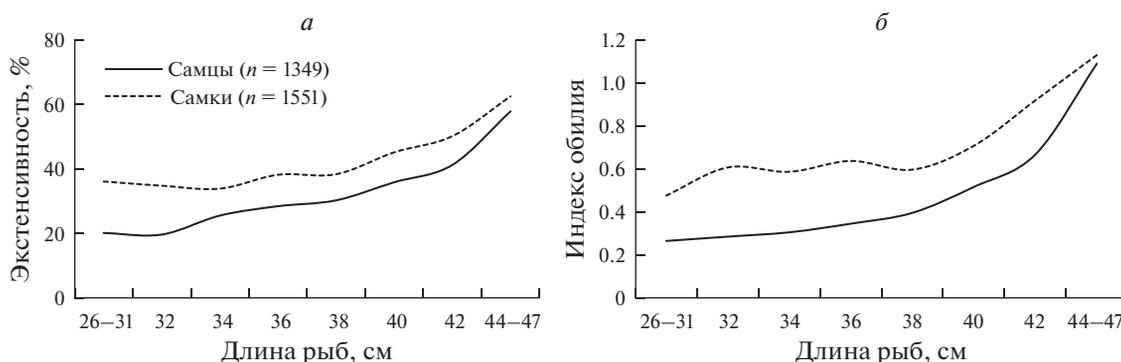


Рис. 6. Показатели зараженности копеподой *Sphyrion lumpi* окуня-клевача различных размерных групп в пелагиали моря Ирмингера в апреле–июле 2006 г.

возрастной пищевой избирательностью (Бакай, Мельников, 2008).

Некоторые авторы (Pampoulie, Danielsdottir, 2008; Stefansson et al., 2009; Cadrin et al., 2010), обосновывая состоятельность вышеприведенной гипотезы, показали, что отдельные “формы” окуня-клевача могут различаться частотами ряда генов, что, по их мнению, свидетельствует о наличии “двух популяций” этого вида, обитающих на разной глубине в пелагиали моря Ирмингера. Для объяснения возможных причин таких различий сотрудниками ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН и ВНИРО выполнен анализ достоверности результатов, приведенных в этих работах (табл. 6), с привлечением собственных данных (Makhrov et al., 2010, 2011; Artamonova et al., 2011, 2013; Zelenina et al., 2011). Итоги анализа указывают на невозможность использования данных, представленных в публикациях зарубежных исследователей, для обоснования гипотезы существования в море Ирмингера “двух популяций” окуня-клевача.

Так, результаты сравнительного анализа данных, представленных в упомянутых работах, выявили в некоторых случаях статистически значимые различия в частотах вариантов генов (аллелей, гаплотипов) в выборках, полученных в разные годы, что указывает на неустойчивость генетической структуры во времени. Обнаружение значимых различий в частотах вариантов, кодирующих белки генов (например, малик-энзим — МЕР) и мтДНК, между выборками из одной локальности, но отличающимися по биологически важным показателям, свидетельствует, что эти варианты подвержены отбору в североатлантической популяции окуня-клевача (Makhrov et al., 2011).

В ИПЭЭ РАН проведен также анализ новых данных, объясняющих возможные генетические различия клевача в выборках с различной глубины моря Ирмингера. Показано, что в обсуждаемых работах (Pampoulie, Danielsdottir, 2008; Stefansson et al., 2009; Cadrin et al., 2010) не учтено наличие межвидовых гибридов р. *Sebastes* в этом районе (Makhrov et al., 2011; Artamonova et al.,

2011, 2013) и у побережья Канады (Roques et al., 2001). Даже соавторы гипотезы “двух популяций” признали влияние межвидовой гибридизации на генетическую гетерогенность клевача (Saha et al., 2017).

Не могут служить основой для выделения “двух популяций” окуня-клевача и указанные в одной из этих работ (Danielsdottir et al., 2008) различия в частотах аллелей гена, кодирующего фермент малик-энзим (МЕР-2\*), поскольку данный ген подвержен отбору (Рольский и др., 2011) и изменение его частоты с глубиной происходит постепенно (Melnikov et al., 2007). Это может быть следствием отличий в миграционной активности рано- и позднеосозревающих особей клевача (Мельников, Бакай, 2009б).

Обнаружение различий в частотах аллелей микросателлитных локусов (Stefansson et al., 2009) также не служит веским аргументом в пользу гипотезы “двух популяций” окуня-клевача, поскольку другие ее сторонники (Pampoulie, Danielsdottir, 2008), изучив частоты тех же девяти локусов, отметили, что данные по крайней мере для четырех из них не соответствуют предположению об их нейтральности. К тому же российские исследователи (Zelenina et al., 2011) не обнаружили различий по микросателлитам окуня-клевача в выборках с разных глубинных слоев пелагиали моря Ирмингера.

Другие авторы указали на морфометрически единую популяцию окуня-клевача в этом районе (Garabana, 2005), отсутствие различий в структуре и химическом составе отолитов между выборками с разной глубины и пробами из придонной и пелагической группировок в районе Исландии (Stransky et al., 2005). Установлено также высокое сходство по 19 морфометрическим признакам в пробах клевача из различных глубинных слоев пелагиали этого района (Population structure..., 2004). Таким образом, имеющиеся факты не подтверждают наличия “двух популяций” этого вида в пелагиали моря Ирмингера.

**Таблица 6.** Основные результаты анализа итогов генетических исследований, поддерживающих гипотезу наличия двух популяций окуня-клевача в пелагиали моря Ирмингера (по: Makhrov et al., 2011)

Используемые маркеры	Соблюдение условий для использования в качестве метода выявления популяционной структуры (Hedgcock, 1994; Waples, 1998)		
	Выборки собраны с глубин выше и ниже 500 метров?	Устойчива ли генетическая структура во времени?	Есть ли данные об отборе?
Гены, кодирующие белки мтДНК	НЕТ	НЕУСТОЙЧИВА	ЕСТЬ
Микросателлиты	Да/НЕТ	НЕ ИЗУЧЕНО	ЕСТЬ
RAPD-анализ	Да	НЕУСТОЙЧИВА	АНАЛИЗ НЕКОРРЕКТЕН
AFLP-анализ	НЕТ	НЕ ИЗУЧЕНО	НЕ ИЗУЧЕНО
		НЕУСТОЙЧИВА	НЕ ИЗУЧЕНО

**Примечание:** Прописными буквами – данные о некорректном применении метода.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Благодаря действующей системе течений атлантического и субарктического происхождения в условиях специфической топографии дна на акватории центральной и западной частей СА, формируется зона повышенной биологической продуктивности и возникают благополучные условия для функционирования североатлантической популяции окуня-клевача. Ее репродуктивная часть распределяется в пелагиали морей Ирмингера и Лабрадор в слое 100–900 м, в которой из единого центра репродукции пелагическая молодь выносится и оседает в выростной области, расположенной в придонном слое сопредельных участков шельфа и батиали Гренландии и Канады.

Особенности эволюции окуня-клевача отражают присущую этому филогенетически молодому виду стратегию, направленную на расширение ареала путем заселения мезопелагиали и придонного слоя батиали морей СА в большом диапазоне глубин, снижающую напряженность конкурентных отношений различного ранга. Развитие устойчивых пелагической и придонной группировок окуня-клевача, формируемых соответственно ранозревающими особями с повышенной миграционной активностью и поздозревающими особями из единого выростного ареала, свидетельствует о продолжении процесса видообразования.

Эколого-трофический фактор является ведущим в формировании “ядра” и общего состава паразитов окуня-клевача, в которых доминируют распространенные гельминты. Компонентное сообщество паразитов окуня-клевача североатлантической популяции формируется за счет преимущественно арктическо-бореальных, в меньшей степени бореальных видов и видов-космополитов. В нем доминируют виды мезобентального, мезопелагического и полизонального экологических комплексов. Выявленные особенности характеризуют этого хозяина как придонно-пелагический вид субполярной и умеренной зон морей СА.

Стабильные во времени и пространстве значимые различия степени инвазии самцов и самок

окуня-клевача единственным видоспецифичным паразитом (копепода *Sphyrion lumpi*) являются феном пелагической группировки его североатлантической популяции. Особенности инвазии этим паразитом свидетельствуют об отсутствии массового возврата окуня из пелагиали и батиали в гренландскую выростную область и о том, что видоспецифичные паразиты могут служить индикаторами не только экологии хозяина, но и его “родства”.

Результаты анализа комплекса эколого-паразитологических и популяционных характеристик указывают на единство пелагической группировки североатлантической популяции окуня-клевача по всей акватории и глубине ее распределения, а также на ее обособленность от придонной группировки, обитающей на сопредельных участках батиали Гренландии и Исландии. Пространственная изменчивость отдельных популяционных параметров окуня-клевача в пелагиали морей СА обусловлена особенностями его жизненного и миграционного циклов.

Результаты проведенных исследований свидетельствуют о большом потенциале эколого-паразитологического метода при изучении популяционных и филогенетических особенностей рыб. Использование паразитологических данных для исследования популяционной биологии окуня-клевача наиболее доказательно при сравнительном анализе особенностей пространственной структуры сообществ его паразитов, а не отдельных их видов. Междисциплинарный подход, включавший итоги такого анализа пространственных особенностей выявленных фенов, функциональной структуры ареала, популяционных и генетических данных, мечения клевача и океанологических условий района, позволил сформировать представление о структуре его североатлантической популяции. Оно во многом согласуется с гипотезой о существовании единой “панокеанической” популяции в морях Ирмингера и Лабрадор.

Свойственные окуню-клевачу межвидовая гибридизация, отбор и отличия в миграционной активности объясняют возможные проявления генетических различий в его выборках из разных

глубинных слоев пелагиали моря Ирмингера. Результаты анализа эколого-паразитологических и популяционных характеристик клювача указывают на некорректность интерпретации данных по вариабельности отдельных признаков (различия в зараженности паразитами отдельных видов, возможные генетические различия) в качестве обоснования популяционной дифференциации. Для этого следует учитывать современные эколого-популяционные данные, специфику жизненного цикла, пространственно-временного распределения объекта и абиотические факторы.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают огромную признательность коллегам из Полярного филиала ФГБНУ «ВНИРО», с которыми делили тяготы длительных морских экспедиций в дальние районы СА. Особо благодарим М.Ю. Калашникову и В.И. Попова за неоценимое содействие в сборе и обработке анализируемых материалов. Признательны анонимным рецензентам за актуальные критические замечания и рекомендации, реализация которых способствовала совершенствованию начального варианта статьи.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Материалы подготовлены в рамках бюджетного финансирования исследовательских работ по тематическим планам ФГУП/ФГБНУ «ПИНРО».

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев В.Л., Решетников Ю.С., 1978. Анализ состава пресноводной ихтиофауны Северо-Восточной части СССР на основе методов теории множеств // Зоол. журн. Т. 57. № 2. С. 165–174.
- Андрияшев А.П., 1979. О некоторых вопросах вертикальной зональности морской донной фауны // Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Наука. С. 117–138.
- Атлас океанов, 1977. Атлантический и Индийский океаны. Л.: ГУНиО. 306 с.
- Бакай Ю.И., 2011. Эколого-паразитологическая характеристика окуня-клювача *Sebastes mentella* (Scorpaeniformes: Sebastidae) Норвежского моря и смежных вод // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 1. С. 97–104. <https://doi.org/10.1134/S0032945211010036>
- Бакай Ю.И., 2013. Заражение копеподой *Sphyrion lumpi* как фен североатлантической популяции окуня-клювача *Sebastes mentella* (Sebastinae) // Паразитология в изменяющемся мире. Мат-лы V Съезда Паразитол. об-ва РАН: Всерос. конф. с междунар. участием (ИСиЭЖ СО РАН). Новосибирск: Гармонд. С. 20.
- Бакай Ю.И., 2015. Кожные пигментные образования как фен североатлантической популяции окуня-клювача *Sebastes mentella* Travin, 1951 (Scorpaenidae) // Биология моря. Т. 41. № 2. С. 145–148.
- Бакай Ю.И., 2020а. Паразиты и темп полового созревания как индикаторы популяционной структуры окуня-клювача *Sebastes mentella* (Sebastidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 2. С. 192–201. <https://doi.org/10.31857/S0042875220020010>
- Бакай Ю.И., 2020б. Эколого-популяционные особенности окуня-клювача *Sebastes mentella* (Sebastidae) Северо-Западной Атлантики на основе анализа фауны его паразитов // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 3. С. 341–350. <https://doi.org/10.31857/S0042875220030054>
- Бакай Ю.И., 2021. Сообщества паразитов как индикаторы экологии, внутривидовой и надвидовой структуры морских окуней рода *Sebastes* (Scorpaeniformes: Sebastidae) Атлантического и Северного Ледовитого океанов. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО. 48 с.
- Бакай Ю.И., Карасев А.Б., 1995. Диагностика и регистрация эктопаразитов морских окуней (методическое руководство). Мурманск: Изд-во ПИНРО. 22 с.
- Бакай Ю.И., Мельников С.П., 2008. Биолого-экологическая характеристика окуня-клювача *Sebastes mentella* (Scorpaenidae) на разных глубинах в море Ирмингера // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 1. С. 73–85.
- Бейли Н., 1970. Математика в биологии и медицине. М.: Мир. 326 с.
- Бреев К.А., 1976. Применение математических методов в паразитологии // Изв. ГосНИОРХ. Т. 105. С. 109–126.
- Булатов Р.П., 1971. Исследование циркуляции и переноса вод Атлантического океана // Океанологические исследования. № 22. С. 7–93.
- Быховская-Павловская И.Е., 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. 120 с.
- Гаевская А.В., Ковалева А.А., 1986. Паразитологический метод в популяционных исследованиях рыб Атлантического океана и его морей // Биологические ресурсы Атлантического океана. М.: Наука. С. 329–338.
- Дубравин В.Ф., 2001. Поверхностные водные массы и формирование зон биологической продуктивности Атлантического океана. СПб.: Гидрометеоздат. 116 с.
- Дугаров Ж.Н., Пронин Н.М., 2013. Динамика сообществ паразитов в возрастном ряду байкальского омуля *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775) // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 592–604. <https://doi.org/10.7868/S0002332913050032>
- Зубченко А.В., 1993. Вертикальная зональность и особенности формирования фауны паразитов глубоководных рыб Северной Атлантики // Паразитологические исследования рыб Северного бассейна: сб. науч. тр. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 39–60.
- Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в районах исследований ПИНРО, 2001 / Сост.: Шевелев М.С., Бакай Ю.И., Готовцев С.М. и др. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 291 с.

- Инструкции и наставления, 1980. Мурманск: ПИНРО. 246 с.
- Карамушко О.В., Христиансен Й.Ш., 2021. Новые данные о распространении окуня-клевача *Sebastes mentella* (Sebastidae) в Гренландском море // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 1. С. 52–58. <https://doi.org/10.31857/S0042875221010100>
- Коновалов С.М., 1971. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). Л.: Наука. 229 с. <http://dspace.vniro.ru/handle/123456789/7039>
- Мельников С.П., 2006. Океанический окунь-клевач Северной Атлантики: биология и промысел. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 127 с.
- Мельников С.П., 2008. Идентификация запаса окуня-клевача в море Ирмингера на основе информации о его пополнении // Вопр. рыболовства. Т. 9. № 1. С. 138–153.
- Мельников С.П., 2013. Окунь-клевач *Sebastes mentella* Атлантического и Северного Ледовитого океанов (популяционная структура, биология, промысел). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО. 49 с.
- Мельников С.П., Бакай Ю.И., 2006. Биолого-экологическое обоснование мер регулирования промысла окуня-клевача в районе Исландии // Рыбное хозяйство. № 1. С. 48–50.
- Мельников С.П., Бакай Ю.И., 2009а. Структура скопленных и основные популяционные характеристики окуня-клевача *Sebastes mentella* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) в пелагиали моря Ирмингера и смежных вод // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 2. С. 200–213.
- Мельников С.П., Бакай Ю.И., 2009б. Пополнение запаса окуня-клевача *Sebastes mentella* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) в пелагиали моря Ирмингера и смежных вод // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 5. С. 669–680.
- Мельников С.П., Глубоков А.И., 2015. Влияние климатической изменчивости на распределение и динамику численности окуня-клевача в пелагиали моря Ирмингера и сопредельных водах // Рыбное хозяйство. № 3. С. 84–88.
- Мельников С.П., Глубоков А.И., 2017. Направления внутривидовой дифференциации окуня-клевача *Sebastes mentella* (Scorpaenidae) Атлантического океана и сопредельных вод // Журн. общ. биологии. Т. 78. № 6. С. 66–75.
- Мельников С.П., Попов В.И., 2009. Распределение и особенности биологии окуня-клевача *Sebastes mentella* (Scorpaenidae) в период спаривания в пелагиали Северной Атлантики // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 3. С. 341–353.
- Павлов А.И., 1992. Биология, состояние запаса и промысел окуня-клевача (*Sebastes mentella* Travin) в море Ирмингера. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО. 23 с.
- Павлов А.И., Оганин И.А., Ваганова М.В., 1992. Возрастная структура и особенности роста окуня-клевача в море Ирмингера // Исследование биоресурсов Северной Атлантики. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 82–95.
- Педченко А.П., 2001. Океанографические условия моря Ирмингера и их влияние на распределение окуня-клевача. Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Мурманск: ПИНРО. 23 с.
- Полянский Ю.И., 1958. Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов морских рыб // Основные проблемы паразитологии рыб. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 55–89.
- Ройтман В.А., Лобанов А.Л., 1985. Метод оценки численности гемипопуляций паразитов в популяции хозяина // Исследования по морфологии, таксономии и биологии гельминтов птиц. М.: Наука. С. 102–123.
- Рольский А.Ю., Артамонова В.С., Махров А.А. и др., 2011. Пелагический окунь-клевач моря Ирмингера. Популяция или популяции? // Мат-лы 29 конф. молодых ученых, посвящ. 140-летию со дня рождения Г.А. Клюге “Морские исследования экосистем Европейской Арктики”. Мурманск: ММБИ КНЦ РАН. С. 180–185.
- Рольский А.Ю., Махров А.А., Артамонова В.С., 2017. Процессы видообразования морских окуней рода *Sebastes* Атлантического и Северного Ледовитого океанов // Современные проблемы биологической эволюции: Мат-лы III Междунар. конф. к 130-летию Н.И. Вавилова и 110-летию Государственного Дарвиновского музея. М.: ГДМ. С. 101–104.
- Состояние сырьевых биологических ресурсов Баренцева, Белого и Карского морей и Северной Атлантики в 2020 г., 2020 / Сост.: Александров Д.И., Амелькин А.В., Бакай Ю.И. и др.; отв. ред. Пестрикова Л.И. Мурманск: ПИНРО им. Н.М. Книповича. 145 с.
- Фейрбридж Р.У., 1974. Ирмингера море // Океанографическая энциклопедия. Л.: Гидрометеиздат. С. 199–200.
- Яблоков А.В., 1982. Состояние исследований и некоторые проблемы фенетики популяций // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 3–14.
- Яблоков А.В., 1987. Популяционная биология: Учеб. пособие для биол. спец. вузов. М.: Высш. шк. 303 с.
- Artamonova V., Karabanov D., Makhrov A., Rolskiy A., Bakay Yu., Popov V., 2011. Hybridization of redfish (genus *Sebastes*) in the Irminger Sea and its significance for studies of population structure of beaked redfish, *S. mentella* // ICES Annual Science Conference. ICES CM/NA/06. P. 3.
- Artamonova V., Makhrov A., Karabanov D., Rolskiy A., Bakay Yu., Popov V., 2013. Hybridization of beaked redfish (*Sebastes mentella*) with small redfish (*S. viviparus*) and diversification of redfishes (Scorpaeniformes) in the Irminger Sea // J. Nat. Hist. V. 47. № 25–28. P. 1791–1801. <https://doi.org/10.1080/00222933.2012.752539>
- Bakay Yu.I., Karasev A.B., 2001. Registration of ectolesions of redfish *Sebastes* genus in the North Atlantic (methodical guidelines) // NAFO SCR Doc. 01/27. Ser. № 4401. 10 p.
- Begg G., Waldman J., 1999. A holistic approach to fish stock identification // Fish. Res. V. 43. № 1. P. 35–44. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(99\)00065-X](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(99)00065-X)
- Brochmann P., Gabrielsen V., Nordal I., Landvik J., Elven R., 2003. Glacial survival or *tabula rasa*? The history of North Atlantic biota revisited // Taxon. V. 52. № 3. P. 417–450. <https://doi.org/10.2307/3647444>
- Bush A., Lafferty K., Lotz J., Shostak A., 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. Revisited // J. Parasitol. V. 83. № 4. P. 575–583. <https://doi.org/10.2307/3284227>
- Cadriu S., Bernreuther M., Danielsdóttir A., Hjörleifsson E., Johansen T. et al., 2010. Population structure of beaked

- redfish, *Sebastes mentella*: Evidence of divergence associated with different habitats // ICES J. Mar. Sci. V. 67. № 8. P. 1617–1630.  
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsq046>
- Catalano S.R., Whittington I.D., Donnellan S.C., Gillanders B.M., 2014. Parasites as biological tags to assess host population structure: Guidelines, recent genetic advances and comments on a holistic approach // Int. J. Parasitol. Parasites Wildl. V. 3. № 2. P. 220–226.  
<https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2013.11.001>
- Danielsdóttir A., Gíslason D., Kristinsson K., Stefánsson M., Johansen T., Pampoulie C., 2008. Population structure of deep-sea and oceanic phenotypes of deepwater redfish in the Irminger Sea and Icelandic continental slope: Are they cryptic species? // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 137. P. 1723–1740.  
<https://doi.org/10.1577/T07-240.1>
- Dolgov A.V., 2015. Composition and structure of the mesopelagic fish communities in the Irminger Sea and adjacent waters // J. Ichthyol. V. 55. № 1. P. 53–68.  
<https://doi.org/10.1134/S0032945215010026>
- Garabana D., 2005. The genus *Sebastes* Cuvier, 1829 (Pisces, Scorpaenidae) in the North Atlantic: Species and stock discrimination using traditional and geometric morphometrics. PhD Thesis. Vigo, Spain: Univ. of Vigo. 306 p.
- Hall M., Asten T., Katsis A., Dingemans N., Magrath M. et al., 2015. Animal personality and pace-of-life syndromes: Do fast-exploring fairy-wrens die young? // Front. Ecol. Evol. V. 3. Art. 28.  
<https://doi.org/10.3389/fevo.2015.00028>
- Hedgecock D., 1994. Does variance in reproductive success limit effective population sizes of marine organisms? // Genetics and Evolution of Aquatic Organisms / Ed. Beaumont A.R. L.: Chapman & Hall. P. 122–134.
- Hemmingsen W., MacKenzie K., 2001. The parasite fauna of the Atlantic cod, *Gadus morhua* // Adv. Mar. Biol. V. 40. P. 1–80.  
[https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(01\)40002-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(01)40002-2)
- Johansen T., Dahle G., 2004. Discrimination among species of the genus *Sebastes* in the North Atlantic by random amplified polymorphic DNA // Sarsia. V. 89. № 6. P. 478–483.  
<https://doi.org/10.1080/00364820410002695>
- Klapper R., Bernreuther M., Wischniewski J., Klimpel S., 2017. Long-term stability of *Sphyrion lumpi* abundance in beaked redfish *Sebastes mentella* of the Irminger Sea and its use as biological marker // Parasitol. Res. V. 116. P. 1561–1572.  
<https://doi.org/10.1007/s00436-017-5433-y>
- Køie M., 1981. On the morphology and life-history of *Podocotyle reflexa* (Creplin, 1825) Odhner, 1905, and a comparison of its developmental stages with those of *P. atomon* Odhner, 1905 (Trematoda) // Ophelia. V. 20. № 1. P. 17–43.  
<https://doi.org/10.1080/00785236>
- Køie M., 2000. Metazoan parasites of teleost fishes from Atlantic waters off the Faroe Islands // Ophelia. V. 52. № 1. P. 25–44.  
<https://doi.org/10.1080/00785236.1999.10409417>
- Lile N., Halvorsen O., Hemmingsen W., 1994. Zoogeographical classification of the macroparasite faunas of four flatfish species from the northeastern Atlantic // Polar Biol. V. 14. P. 137–141.  
<https://doi.org/10.1007/BF00234976>
- MacKenzie K., 2002. Parasites as biological tags in population studies of marine organisms // Parasitology. V. 124. P. 153–163.  
<https://doi.org/10.1017/s0031182002001518>
- MacKenzie K., Abaunza P., 2005. Parasites as biological tags // Stock Identification Methods: Applications of Fisheries Science / Eds Cadrin S., Friedland K., Waldman J. N.-Y.: Elsevier Acad. Press. P. 211–226.  
<https://doi.org/10.1016/B978-012154351-8/50012-5>
- MacKenzie K., Hemmingsen W., 2015. Parasites as biological tags in marine fisheries research: European Atlantic waters // Parasitology. V. 142. № 1. P. 54–67.  
<https://doi.org/10.1017/S0031182014000341>
- Magnusson J., Magnusson J.V., 1995. Oceanic redfish (*Sebastes mentella*) in the Irminger Sea and adjacent waters // Sci. Mar. V. 59. № 3–4. P. 241–254.
- Makhrov A., Artamonova V., Popov V., Rolskiy A., Bakay Yu., 2010. Single population of beaked redfish (*Sebastes mentella*) in the Irminger Sea: Biological characteristics and dynamics of gene pool // NEAFC 29th Ann. Meet. Doc. AM 2010/30. 37 p.
- Makhrov A., Artamonova V., Popov V., Rolskiy A., Bakay Yu., 2011. Comment on: Cadrin et al. (2010) “Population structure of beaked redfish, *Sebastes mentella*: evidence of divergence associated with different habitats. ICES J. Marine Science, 67: 1617–1630” // ICES J. Mar. Sci. V. 68. № 10. P. 2013–2015.  
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr132>
- Marcogliese D., 1992. *Neomysis americana* (Mysidacea) as an intermediate host for sealworm, *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda: Ascaridoidea), and spirurid nematodes (Ascaridoidea) // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 49. P. 513–515.  
<https://doi.org/10.1139/f92-060>
- Melnikov S.P., 2007. The use of information on parameters of the life cycle in the management of *Sebastes mentella* fisheries in the Irminger Sea // ICES CM /L:03. 19 p.
- Melnikov S.P., 2016. Intraspecific structure of beaked redfish *Sebastes mentella* of the Atlantic and Arctic oceans // J. Ichthyol. V. 56. № 1. P. 52–71.  
<https://doi.org/10.1134/S0032945216010082>
- Melnikov S.P., Karsakov A.L., Popov V.I., Tretyak V.L., Tretyakov I.S., 2009. The impact of variations in oceanographic conditions on distribution, aggregation structure and fishery pattern of redfish (*Sebastes mentella* Travin) in the pelagial of the Irminger Sea and adjacent waters // ICES CM 2009/E:15. 25 p.
- Melnikov S.P., Shibanov V.N., Stroganov A.N., Novikov G.G., 2007. On the issue of biological and genetic studies of *Sebastes mentella* in the open areas of the North East Atlantic // ICES CM 2007/L:02. 25 p.
- Pampoulie C., Danielsdottir A., 2008. Resolving species identification problems in the genus *Sebastes* using nuclear genetic markers // Fish. Res. V. 93. P. 54–63.  
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2008.02.007>
- Pedchenko A.P., 1992. The condition of redfish aggregations for motion in spring in the Irminger Sea // ICES CM 1992/G:58. 8 p.
- Population structure, reproductive strategies and demography of redfish (genus *Sebastes*) in the Irminger Sea and adjacent waters (ICES V, XII and XIV, NAFO 1), 2004. REDFISH QLK5-CT1999-01222 Final Report. 525 p.
- Rikhter V.A., 1996. On population structure of beaked redfish (*Sebastes mentella* Travin) in the Irminger Sea as related to larval drift // NAFO Sci. Coun. Stud. № 27. P. 49–56.
- Roques S., Sevigny J.-M., Bernatchez L., 2001. Evidence for broadscale introgressive hybridization between two redfish (genus *Sebastes*) in the North-west Atlantic: A

- rare marine example // *Molec. Ecol.* V. 10. P. 149–165. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01195.x>
- Roques S., Sevigny J.-M., Bernatchez L., 2002. Genetic structure of deep-water redfish, *Sebastes mentella*, population across the North Atlantic // *Mar. Biol. Assoc. U. K.* V. 140. P. 297–307. <https://doi.org/10.1007/s002270100705>
- Saborido-Rey F., Garabana D., Stransky K., Melnikov S., Shibanov V., 2004. Review of the population structure and ecology of *Sebastes mentella* in the Irminger Sea and adjacent waters // *Rev. Fish Biol. Fisher.* V. 14. P. 455–479. <https://doi.org/10.1007/s11160-005-3585-9>
- Saha A., Johansen T., Hedeholm R. et al., 2017. Geographic extent of introgression in *Sebastes mentella* and its effect on genetic population structure // *Evol. Appl.* V. 10. № 1. P. 77–90. <https://doi.org/10.1111/eva.12429>
- Schmidt C., 2005. Molecular genetic studies on species and population structure of North Atlantic Redfish (genus *Sebastes*; Cuvier 1829). PhD Thesis. Hamburg: Univ. of Hamburg. 303 p.
- Sigurðsson T., Thorsteinsson V., Gustafsson L., 2006. *In situ* tagging of deep-sea redfish: Application of an underwater, fish-tagging system // *ICES J. Mar. Sci.* V. 63. P. 523–531. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.05.023>
- Smith J.W., 1983. Larval *Anisakis simplex* (Rudolphi, 1809, det. Crabbe, 1978) and larval *Hysterothylacium* sp. (Nematoda: Ascaridoidea) in euphausiids (Crustacea: Malacostraca) in the North-East Atlantic and northern North Sea // *J. Helminthol.* V. 57. P. 167–177. <https://doi.org/10.1017/S0022149X00009433>
- Stefansson M., Reinert J., Sigurðsson P., Kristinsson K., 2009. Depth as a potential driver of genetic structure of *Sebastes mentella* across the North Atlantic Ocean // *ICES J. Mar. Sci.* V. 66. P. 680–690. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsp059>
- Stransky C., 2000. Migration of juvenile deep-sea redfish (*Sebastes mentella* Travin) from the East Greenland shelf into the central Irminger Sea // *ICES CM* 2000/N:28. 10 p.
- Stransky C., Gudmundsdóttir S., Sigurdsson T. et al., 2005. Age determination and growth of Atlantic redfish (*Sebastes marinus* and *S. mentella*): Bias and precision of age readers and otolith preparation methods // *ICES J. Mar. Sci.* V. 62. P. 655–670. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.01.018>
- Sutton T., Porteiro F., Heino M. et al., 2008. Vertical structure, biomass and topographic association of deep-pelagic fishes in relation to a mid-ocean ridge system // *Deep Sea Res. Part II. Top. Stud. Oceanogr.* V. 5. P. 161–184. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.09.013>
- Waples R., 1998. Separating the wheat from the chaff: Patterns of genetic differentiation in high gene flow species // *J. Hered.* V. 89. № 5. P. 438–450. <https://doi.org/10.1093/jhered/89.5.438>
- Williams H., MacKenzie K., McCarthy A., 1992. Parasites as biological indicators of the population biology, migrations, diet and phylogenetics of fish // *Rev. Fish Biol. Fisher.* V. 2. P. 144–176. <https://doi.org/10.1007/BF00042882>
- Zelenina D., Shepetov D., Volkov A., Barmitseva A., Melnikov S., Miuge N., 2011. Population structure of beaked redfish (*Sebastes mentella* Travin, 1951) in the Irminger Sea and adjacent waters inferred from microsatellite data // *Genetica.* V. 47. № 11. P. 1501–1513. <https://doi.org/10.1134/S1022795411110202>

## Ecological-parasitological method in studies of population biology of beaked redfish *Sebastes mentella* (Scorpaeniformes: Sebastidae) in the Irminger Sea

Y. I. Bakay<sup>a, \*</sup>, S. P. Melnikov<sup>b</sup>, A. I. Glubokov<sup>b</sup>

<sup>a</sup>Polar Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography  
Academicheskaya Knipovich st., 6, Murmansk, 183038 Russia

<sup>b</sup>Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography  
Okružhnoi Lane, 19, Moscow, 105187 Russia

\*e-mail: bakay@pinro.ru

The results of the analysis of the data set obtained in course of long-term studies of the population biology of beaked redfish *Sebastes mentella* are used as an interdisciplinary approach in the study of its geographical, biotopic, ontogenetic and phylogenetic features, population structure in the pelagic zone of the Irminger Sea and the adjacent bathyal zone of Greenland and Iceland. The approach is based on the ecological-parasitological method, which involves the use of data on the composition of parasite communities and the occurrence of their individual species as biomarkers for understanding the features of the hydrobionts ecology. The results obtained, which include information on the spatial distribution, functional subdivision of the area, ontogenetic migrations, maturation and growth rate, underwater marking, phenetic, genetic and other features of beaked redfish, made it possible to identify the conditions for divergent formation and significant isolation of its pelagic and benthic groupings, constituting the North Atlantic population. The colonization by this species of great depths of the oceanic pelagial and the near-bottom layer of the bathyal, accompanied with an increase in the rate of sexual maturation and migratory activity in the pelagial, characterizes the direction of the current stage of its phylogenesis. The unity of the pelagic grouping of beaked redfish in the vast water area and throughout the depth of its distribution in the Irminger and Labrador seas is substantiated. It is shown that significant differences in infestation rate between males and females of beaked redfish, stable in time and space, with the only species-specific parasite (the copepod *Sphyrion lumpi*), serve as a phase of the pelagic grouping of the North Atlantic population of the host.