

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
ФГБОУ ВО «Санкт–Петербургский государственный университет
ветеринарной медицины»

Кафедра микробиологии, вирусологии и иммунологии

Биоэкологическое значение психрофильной микрофлоры колюшки

Выпускная квалификационная работа

по направлению подготовки 06.03.01. «Биология»

(уровень бакалавриата)

«К защите допустить»

Заведующий кафедрой

д. б. н., проф. Сухинин Александр Александрович /
(должность, ученая степень, звание) (фамилия и инициалы) (подпись)

« ____ » _____ 20 ____ г.

Научный руководитель

к. в. н., доц. Смирнова Любовь Ивановна /
(должность, ученая степень, звание) (фамилия и инициалы) (подпись)

Обучающийся

Палий Ольга Сергеевна /
(фамилия, имя, отчество) (подпись)

Санкт–Петербург

2021

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР	8
1.1 Трофические цепи и сети как одно из наиболее существенных свойств экосистем.	8
1.2 Белое море и его экологические проблемы	12
1.2.1. География, история освоения и изучения Белого моря – северного внутреннего моря России	14
1.2.2. Характеристика биотопов Белого моря, биологических видов, обитающих в них, трофических цепей и сетей	18
1.2.2.1 Население супралиторали	18
1.2.2.2 Население литорали	19
1.2.2.3 Население сублиторали	20
1.2.2.4 Население псевдоабиссали	21
1.2.2.5 Население заливов и губ	21
1.2.2.6 Трофические цепи и сети	22
1.2.3. Экологические проблемы Белого моря как результат влияния антропогенного воздействия	25
1.3. Колюшка трёхиглая как важное звено трофической цепи Белого моря	28
1.3.1. Обоснование выбора колюшки трёхиглой, как индикатора состояния экосистемы	28
1.3.2 Биология колюшки трёхиглой	31
1.3.2.1 Общие данные	31
1.3.2.2 Питание	34
1.3.2.3 Липиды, жирные кислоты	37
1.3.2.4 Популяционные характеристики (на основе исследований популяции Белого моря)	39
1.3.2.5 Распределение в пространстве	40
1.3.2.6 Сезонный цикл	41
1.3.2.7 Возрастная структура, плодовитость, смертность	42
1.3.2.8 Соотношение полов	43
1.3.2.9 Явление хоминга	44
1.3.2.10 Оценка состояния популяции, флуктуирующая асимметрия	47
1.3.2.11 Пищевая роль колюшки в рационе других рыб	48
1.3.2.12 Паразиты колюшки трёхиглой	50
1.3.2.13 Конкуренция	51

1.3.2.14 Морская растительность зоостера (<i>Zosteramarina</i> L) и взаимосвязь жизненного цикла колюшки с ней.....	53
1.4. Психрофильные бактерии – представители резидентной микрофлоры гидробионтов и рыб экосистемы Белого моря	53
1.4.1 Определение психрофилов.....	53
1.4.2 Психрофилы ЖКТ колюшки и их значение	54
1.4.2.1 <i>Pseudomonas fluorescens</i>	55
1.4.2.2 <i>Pseudomonas putida</i>	56
1.4.2.3 <i>Pseudomonas synxantha</i>	57
1.4.2.4 <i>Pseudomonas extremorientalis</i>	57
1.4.2.5. <i>Pseudomonas rhodasiae</i>	58
1.4.2.6 <i>Pseudomonas aeruginosa</i>	58
1.4.2.7 <i>Shewanella putrefaciens</i>	59
ГЛАВА 2. СОБСТВЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ	60
2.1. Материалы и методы исследования	60
2.1.1 Методы исследования.....	60
2.1.1.1 Методы изучения колюшки трёхиглой: отбор проб колюшки и бентоса, визуальное, патологоанатомическое, исследование	60
2.1.1.2 Используемые в работе питательные среды и реактивы	62
2.1.1.3 Антибиотики	63
2.2. Полученные результаты.....	64
2.2.1 Биология и особенности цикла воспроизводства колюшки трёхиглой.....	64
2.2.2 Бактериологический анализ групповых проб колюшки	68
2.2.3 Изучение морфологических, культуральных, биохимических свойств психрофильных микроорганизмов	69
2.2.4 Результаты определения чувствительности псевдомонад и шеванеллы к АБП (зоны задержки роста)	72
2.3 Обсуждение результатов и практические предложения	73
2.3.1 Практические предложения	73
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	75
СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМЫХ СОКРАЩЕНИЙ.....	77
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	78
ПРИЛОЖЕНИЯ	87

ВВЕДЕНИЕ

Одним из наиболее существенных свойств экосистем является наличие в них пищевых цепей и сетей. Трофическая (пищевая) цепь – это последовательность видов организмов, отражающая движение в экосистеме органических веществ и заключенной в них биохимической энергии в процессе питания организмов [71]. Эти взаимоотношения между организмами, через которые в экосистеме происходит трансформация вещества и энергии. В трофической цепи присутствуют продуценты – организмы, производящие органические вещества из неорганических соединений, а также консументы – организмы, питающиеся органическим веществом, и редуценты – организмы, превращающие органические остатки в неорганические вещества. Это группы особей (автотрофные и гетеротрофные бактерии, разнообразные грибы, растения и животные, связанные друг с другом отношением пища – потребитель. В состав пищи каждого вида входит, как правило, не один, а несколько или даже достаточно много звеньев, каждое из которых может служить пищей нескольким видам. Поэтому трофические взаимодействия в природе часто называют трофической сетью или трофической паутиной. В морях и океанах трофические цепи могут быть особенно длинными, начинаются с фитопланктона, включают в себя зоопланктон, питающийся фитопланктоном. Верхние уровни такой трофической цепи составляют консументы (хищники) 1–го порядка (рыбы, потребляющие зоопланктон), 2–го порядка (хищные рыбы, питающиеся другими рыбами), 3–го порядка (морские млекопитающие, питающиеся хищными рыбами).

Изучение функционирования биологических трофических цепей, причин их возможной деградации и способов восстановления необходимо проводить при комплексной оценке состояния различных экосистем, в том числе прибрежных зон европейской, Северо–Западной части России – побережья Балтийского и Белого морей.

Белое море – северное внутреннее море России, относящееся к Северному Ледовитому океану. Большинство проблем Белого моря, связанных с экологией,

результат антропогенного влияния. Изначально проблемой стало появление судоходства угольных пароходов и отложение угольного шлака. По мере развития городов на побережье накапливаются отходы промышленного производства, портовые и бытовые отходы. Гидроэлектростанции создают плотины в проливах, что препятствует нересту многих видов рыб, вызывает застой воды и снижает её качество. В результате деятельности космодрома Плесецк на берегах Белого моря возникли свалки специфических отходов – фрагменты ракет, остатки ракетного топлива. Аварии с разливами гептила приводят к заболеваемости и гибели морской флоры и фауны, проблемам со здоровьем у людей. Море сильно загрязняют отходы деревообрабатывающей, нефтедобывающей промышленности. Имеются также источники радиоактивного загрязнения.

Законодательно принимаются меры по охране биоресурсов моря. Приказом Минсельхоза России от 30.10.2014 № 414 «Об утверждении правил рыболовства для Северного рыбохозяйственного бассейна» введены запреты на добычу биоресурсов Белого моря, установлен минимальный промысловый размер, а также ограничен отстрел морских животных [66]. Комплекс мер по охране биоресурсов моря обязательно должен включать также тщательный экологический мониторинг ситуации.

С целью экологического мониторинга проводится комплексное исследование как самой воды Белого моря, так и гидробионтов, представителей бентоса, рыб–обитателей данной экосистемы. «Микрофлора морской воды представлена как микроорганизмами почвы, так и собственно морскими видами. Качественный состав их весьма многообразен. Это споровые и неспоровые палочки, кокки, актиномицеты, дрожжеподобные грибы, светящиеся бактерии; большинство из них способно продуцировать пигмент. Встречаются галофильные микроорганизмы, способные выживать при больших концентрациях поваренной соли. Многие такие микроорганизмы психрофильны – они могут размножаться и проявлять свою ферментативную активность при температуре, близкой к 0° С. Чем больше в воде содержится питательных веществ, тем выше численность живущих в ней микроорганизмов» [38] «Численность микроорганизмов в воде открытых водоёмов

зависит от времени года, а также от степени загрязнения сточными и канализационными водами, отходами агропромышленных комплексов и промышленных предприятий. При загрязнении водоёмов органическими отбросами изменяется видовой состав микроорганизмов, резко увеличивается концентрация палочковидных микроорганизмов (бактерий и бацилл). Существует прямая зависимость между количеством сапрофитных бактерий, видом источника и степенью его загрязнения [38].

При санитарно–микробиологическом исследовании воды и бентоса выявляют и определяют наличие патогенных микроорганизмов, способных вызвать болезни человека и животных, а также общее микробное число и наличие санитарно–показательных микроорганизмов, косвенно свидетельствующих о возможном присутствии в воде патогенных микроорганизмов. Определение патогенных микроорганизмов проводят по эпидемиологическим и эпизоотологическим показателям.

Однако, при комплексном экологическом обследовании важно также проводить мониторинговые исследования состояния наиболее важных звеньев трофической цепи экосистемы Белого моря, характеризующих её общее благополучие. Признанной биомоделью в этом отношении является трёхиглая колюшка, состояние популяции которой находится в сфере внимания биоэкологов. Колюшка – очень удобный объект для изучения. Популяция её в прибрежной зоне Белого моря довольно многочисленна, отбор проб может быть произведён без особых затруднений, гистологическое, микробиологическое и биохимическое исследование проводятся с учетом имеющихся у специалистов возможностей. Колюшка, несмотря на свои небольшие размеры, является ценным промысловым видом, перспективным акваресурсом. Изученный жизненный цикл колюшки – предсказуемый и стабильный. В мальковом возрасте у колюшки наблюдается смена питания с бентосного корма на планктонный, что удобно для определения особенностей трофической цепи. Нормальная микрофлора тела колюшки – типична для рыб и других водных организмов Белого моря и может считаться одним из индикаторов их экологического благополучия. Однако, разнообразие,

биологические свойства, наличие атипичных особенностей микроорганизмов – представителей микробиома организма колюшки – изучены недостаточно.

В связи с вышеизложенным, цель нашей выпускной квалификационной работы – изучение роли микрофлоры тела колюшки как звена в трофической цепи, характерной для прибрежных зон Северо–Западной европейской части России – Белого моря. Для достижения цели был поставлен ряд задач:

1. Изучить биологию и особенности цикла воспроизводства колюшки трёхиглой как звена в трофической цепи побережья Белого моря
2. Провести бактериологический анализ групповых проб колюшки, выделить и идентифицировать типичных представителей нормальной психрофильной микрофлоры организма колюшки.
3. Изучить морфологические, культуральные, биохимические свойства выделенных психрофильных микроорганизмов и их чувствительность к антибактериальным препаратам для выявления или исключения возможных атипичных свойств, связанных с загрязнением окружающей среды.

ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

1.1 Трофические цепи и сети как одно из наиболее существенных свойств экосистем

В настоящее время в научных источниках также можно найти многочисленные определения «экосистемы». Вот лишь несколько определений, встретившиеся в научной и учебно–справочной литературе:

Н. И. Чернова и А. М. Былова: экосистема – это «любая совокупность организмов и неорганических компонентов, в которой может осуществляться круговорот веществ» [41, с. 72];

В. В. Денисов: экосистема – «любая совокупность организмов и неорганических компонентов окружающей их среды, в которой может осуществляться круговорот веществ» [13, с. 32];

Ю. Одум: экосистема есть «любое единство, включающее все организмы на данном участке и взаимодействующее с физической средой таким образом, что поток энергии создаёт чётко определённую трофическую структуру, видовое разнообразие и круговорот веществ (обмен веществами и энергией между биотической и абиотической частями) внутри системы» [33, с. 16].

Помимо прочего, Ю. Одум отмечает, что экосистема является открытой структурой и включает также окружающую среду на входе в систему (Input Environment) и окружающую среду на выходе из системы (Output Environment).

Таким образом, концепция экосистемы по Одуму учитывает взаимодействие среды на входе и среды на выходе, необходимых для поддержания функционирования экосистемы (см. Диаграмма 1). То есть, другими словами экосистема представляет собой совокупность системы, взятой в ее границах, среды на входе в систему и среды на выходе из системы:

Экосистема = среда на входе + система + среда на выходе.

Или в англоязычном варианте:

Экосистема = IE+S+OE.

Суммируя все определения, можно утверждать, что живые организмы и их абиотическое окружение находятся в тесном и постоянном взаимодействии. При таком взаимодействии создается своего рода круговорот веществ между биотическим сообществом и абиотическим окружением, между живой и неживой составляющими. При этом такое взаимодействие имеет определенные структуры. Это и есть экосистема (экологическая система), основная функциональная единица экологии.

В специальной литературе обращает на себя внимание тот факт, что многие исследователи используют для объяснения тех или иных процессов модели и схемы. В своем труде «Экология» Юджин П. Одум посвятил отдельный параграф обоснованию важности и полезности использования моделей в анализе экологических систем. Он отмечает, что экологическая система имеет многообразную и сложную форму организации, и модели могут помочь учесть ее основные свойства и функции [33]. Одум предлагает использовать как формализованные (с использованием математических методов), так и неформализованные модели. Под моделью в философии понимается абстрактное описание явления, дающее представление об этом явлении; в широком смысле, модель – это аналог какого–либо объекта, процесса или явления.

Так, на Диаграмме 1 в упрощенном виде показаны компоненты и процессы, которые обеспечивают функционирование экосистемы. Сюда входят четыре основных компонента:

1. поток энергии,
2. круговороты веществ,
3. сообщество;
4. петли обратной связи.

Сообщество представлено в виде пищевой сети, состоящей из автотрофов и гетеротрофов. Поток энергии однонаправлен. Поток энергии внутри экосистемы обусловлен био–химико–физическими составляющими (факторами). Например, под воздействием солнечного света (энергии) и при использовании питательных веществ из почвы, растения синтезируют органические соединения, из которых

затем образуются ткани растения, и которые в свою очередь становятся источником энергии для обеспечения растению его функций. Круговорот питательных веществ завершается, когда растения высвобождают запасы химической энергии, разлагая органические соединения на исходные неорганические компоненты (CO_2 , H_2O , нитраты, фосфаты и пр.).

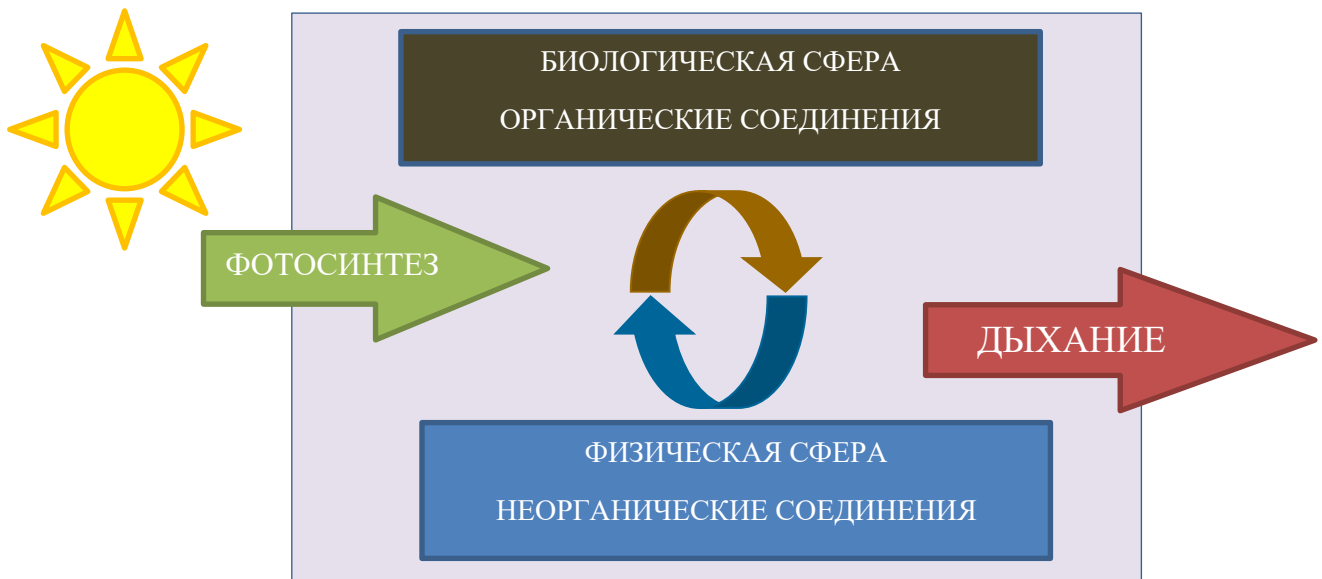


Диаграмма 1. Поток энергии и различных веществ в экосистеме

Таким образом, часть энергии переходит на более высокую ступень. Однако большая часть энергии проходит через систему в виде тепловой энергии, теплового стока. Энергия может накапливаться, высвобождаться и экспортироваться. Однако использовать вторично ее нельзя. Напротив, элементы питания (углерод, азот, фосфор, вода и пр.) могут использоваться многократно. При этом эффективность повторного использования существенно зависят от типа самой экосистемы.

Наличие в экосистемах пищевых сетей и цепей является одним из наиболее существенных её свойств.

Трофическая или пищевая цепь—последовательность видов организмов, отражающая движение в экосистеме органических веществ и заключенной в них биохимической энергии в процессе питания организмов. Термин происходит от греч. троφή – питание, пища. Для дальнейшего изучения рассмотрим следующие термины: продуценты, консументы и редуценты.

Продуценты (от англ. to produce – производить) – организмы, производящие органические вещества из неорганических соединений. Продуцентами в экосистеме являются автотрофные организмы, преобразующие путем фотосинтеза внешнюю (солнечную) энергию в биохимическую энергию, заключенную в органическом веществе. Примерами продуцентов в наземных экосистемах являются растения. Фитопланктон – мельчайшие водоросли – является другим примером продуцентов, характерных для морских и вообще водных экосистем.

Консументы (от лат. consume – потреблять) – это организмы, питающиеся органическим веществом, произведенным другими организмами (продуцентами). Такими организмами в экосистеме являются гетеротрофы. Различают консументы 1–го и 2–го порядков. Консументы 1–го порядка – растительноядные организмы (например, овца, заяц). Консументы 2–го порядка – плотоядные, которые строят свои белки из белков растительного и животного происхождения (хищники).

Редуценты – (от лат. reducens, род. п. reducentis – возвращающий, восстанавливающий) организмы (главным образом, бактерии, грибы и др.), превращающие органические остатки в неорганические вещества (минерализация). Синоним термина – деструкторы (от англ. to destruct – разлагать).

Пищевая цепь – это последовательность организмов, через которые энергия, содержащаяся в пище, передается от ее первоначального источника. Каждое звено в цепи называется трофическим уровнем.

Первый трофический уровень – продуценты (автотрофные организмы, преимущественно зеленые растения, водоросли).

Второй трофический этап – потребители первого порядка (травоядные животные, птицы, рыбы, паразиты–продуценты).

Третий трофический ярус – потребители второго порядка (основные хищники, питающиеся травоядными животными и паразитами основных потребителей).

Таким образом, I уровень представлен продуцентами, а II и последующие уровни представлены консументами. Этот последний уровень в основном образован микроорганизмами и грибами, которые питаются мертвым

органическим веществом (деструкторами). Их основная функция в экосистеме — разложение органического вещества на исходные минеральные элементы. Взаимосвязанная серия трофических уровней представляет пищевую цепь или трофическую цепь.

Трофические сети. В реальных природных экосистемах, которые включают в себя большое количество видов организмов, также функционирует большое количество трофических цепей, а некоторые виды участвуют в нескольких различных пищевых цепях одновременно, то есть некоторые цепочки образуют общие уровни. Комбинации различных пищевых цепей, которые имеют общие уровни в экосистеме, называются трофическими сетями.

1.2 Белое море и его экологические проблемы

Белое море — сравнительно небольшой арктический водоем, сообщающийся с Баренцевым морем широким, но неглубоким проливом. По сравнению с Баренцевым Белое море более континентальным климатом — более теплым летом и более суровой зимой, когда. Не менее полугода море покрыто у берегов сплошным широким припаем, а в открытой части — плавучими льдами.

Большой приток печных вод и несколько ограниченный обмен открытым морем обуславливают пониженную соленость моря и значительную разницу солености поверхностного слоя (до 25—40 м) и глубинных масс воды, достигающих в летнее время и иных районах почти 10% (обычно 4–5%).

В зимнее время, когда на поверхности моря образуются громадные массы льда, в значительной части выносимые в Баренцево море, а поверхностный слой воды осолоняется, могут наступать вертикальная гомогалинность и перемешивание всей толщи вод. В летнее время, при ярко выраженной солевой и термической двухслойности, должны наступать в придонном слое глубинной части моря явления стагнации и накопления углекислоты, на что указывают бедность донной фауны и преобладание коричневых илов. Однако прямых фактических данных об этих явлениях пока не имеется.

Неустойчивость содового режима, особенно верхнего слоя Белого моря, характерна и для разных сезонов года и для разных лет.

Флора и фауна Белого моря, вследствие пониженной солености и сурового зимнего режима, подставляют собой обеднённое население Баренцева моря, со слабо выраженными чертами эндемизма и некоторым количеством реликтов как тепловодных, так и холодноводных.

Более значительные по сравнению с Баренцевым морем летний прогрев и зимнее охлаждение и постоянная низкая температура в глубинной части моря обуславливают зоогеографическую поляризованность водоёма. В разных его частях одновременно существуют и тепловодные и холодноводные реликты, отсутствующие в прилежащих частях Баренцева моря. На больших глубинах преобладают высокоарктические животные; верхним горизонтам моря (до 30—40 м) свойственны в основном нижнеарктические формы, литораль же населена типичным и для Мурмана и для побережий Норвегии и Северного моря северо-бореальным комплексом форм. Одновременно с этим для ряда тихоокеанских форм Белое море — крайний западный предел распространения.

Не только по качественному разнообразию, но и по всем показателям, характеризующим биологическую продуктивность, Белое море значительно уступает Баренцеву (биомасса, количество особей, размеры тела, темп роста).

Понижение в несколько раз продуктивных способностей Белого моря по сравнению с Баренцевым, вызванное более коротким вегетационным периодом и рядом других физико-географических факторов, в свою очередь, обуславливает относительно малую промысловую продуктивность моря. Наиболее крупными промысловыми объектами открытого моря являются сельдь, навага, сайка (не каждый год), в районе Горла-гренландский тюлень

1.2.1. География, история освоения и изучения Белого моря – северного внутреннего моря России

История изучения

Первый период. Впервые интерес к изучению фауны Белого моря возник в связи с поездкой академика К. Бора в 1837 г. на Новую Землю. Посетив также и Белое море, Бор указал на богатство его фауны, особенно Кандалакшского залива. В 1864 г. совершил поездку на Белое море московский зоолог А. Кронеберг, привозивший из экспедиции богатую коллекцию морских животных. В дальнейшем инициатива изучения беломорской фауны перешла к Петербургскому обществу естествоиспытателей, командировавшему в 1869 г. на Белое море зоологов Ф. Яржинского и Л. Иверсена, а в 1876, 1877 и 1880 гг. Н. Вагнера, К. Мережковского и С. Герценштейна. В 1870 г. большая поездка на Белое и Баренцево моря была совершена из Москвы В. Ульяниным. Всем этим лицам мы обязаны первыми знаниями фауны Белого моря. [17, с. 134]

Второй период. Углублённое изучение фауны Белого моря началось, однако, с 1881 г., когда указанное выше общество открыло на Б. Соловецком острове биологическую станцию, просуществовавшую 18 лет и перенесённую в 1899 г. в г. Александровск на Мурмане (см. выше). В течение ряда лет на Соловецкой биологической станции работали крупнейшие русские зоологи В. Шимкевич, Н. Книпович, А. Бируля, К. Сент–Илер и многие другие.

В течение первых 20 лет этого столетия можно отмотить работы Сент–Илера в районе Ковденской губы и Н. Ливанова на Соловецких островах.

Третий период. С 1920 г. начинается более интенсивный период изучения Белого моря экспедициями Гидрологического института, Северной научно–промысловой экспедиции и Государственного океанографического института. В это же время начал работы на Белом море п К. Дерюгин, опубликовавший в 1928 г. обширную монографию, посвящённую Белому морю. Кроме того, на берегах Белого моря возникло несколько стационарных учреждений. Первым из них, после переноса Соловецкой станции на Мурман, была основана в 1908 г. Сент–Илером в

Ковде летняя биологическая лаборатория. В 1931 г. Гидрологический институт создал Беломорскую станцию в Пирью–губе (Умба), а Государственный океанографический институт открыл свои отделения в Архангельске и Кандалакше. В 1939 г. начала функционировать Беломорская биологическая станция Московского университета на южном берегу Кандалакшского залива (около Пояконды), с 1945 г. Биологическая станция Петрозаводского университета в Гридине (в настоящее время не работает), а с 1957 Биологическая станция Карельского филиала Академии наук СССР вблизи Чупы. [17, с. 135]

География

Белое море–внутреннее море на севере европейской части России и относится к Северному Ледовитому океану. Практически на всём своём протяжении окружено сушей, поэтому относится к внутренним водам России. Находится в субполярном физико–географическом поясе, является окраинным шельфовым морем. Белое море соединяется с Баренцевым морем. [17, с. 136]

Белое море среди всех морей, которые омывают Россию, считается одним из самых маленьких (меньше него только Азовское море). Площадь поверхности Белого моря составляет 90 тыс. км² (сюда так же входят многочисленные острова, особенно среди них известные Соловецкие острова, площадь которых составляет 347 км²), что в свою очередь является $\frac{1}{16}$ части от площади Баренцева моря. Объём вод составляет примерно 6 тыс. км³, средняя глубина составляет 67 метров, максимальная 343–350 метров.

Между Белым и Баренцевым морем есть граница, которая, как принято считать, проведена от мыса Святой нос (Кольский полуостров) до мыса Канин нос (полуостров Канин).

В белое море впадают такие реки, как Кемь, Мезень, Онега, Поной, Северная Двина, а также множество мелких рек.

Основные порты Белого моря располагаются в таких городах, как Архангельск, Беломорск, Кандалакша, Кемь, Мезень, Онега, Северодвинск.

Белое море соединяется с Балтийским и с Волго–Балтийским водным путём с помощью Беломорско–Балтийского канала.

Акваторию Белого моря делят на следующие части [17, с. 135]:

- Бассейн;
- Горло (пролив, соединяющий Белое море с Баренцевым);
- Воронка;
- Онежская губа:
- Двинская губа;
- Мезенская губа;
- Кандалакшский залив.

Берега Белого моря так же имеют собственные названия и традиционно подразделяются (против часовой стрелки от побережья Кольского полуострова) на:

- Терский;
- Кандалакшский;
- Карельский;
- Поморский;
- Онежский;
- Летний;
- Зимний;
- Мезенский;
- Канинский.

Стоит отметить, что иногда Мезенский берег делят на Абрамовский и Конушинский берега, а часть онежского берега величают Лямецким берегом.

Берега моря, в особенности Онежский и Кандалакшский заливы, изрезаны большим количеством губ и бухт. Западные берега достаточно обрывистые, восточные более низменные. Всё побережье Белого моря относят к сухопутным территориям Арктической зоны Российской Федерации.

Рельеф дна

Дно моря имеет достаточно сложный рельеф. Кандалакшский залив является наиболее глубоководной частью наряду с Бассейном. Наибольшая глубина зафиксирована во внешней зоне залива, а постепенное уменьшение её наблюдается

от устья к вершине Двинского залива. По сравнению с чашей Бассейна дно Онежского залива находится несколько выше. На дне горла моря находится подводный желоб около 50 метров глубиной, который простирается вдоль пролива близко к Терскому берегу. Более мелководные участки располагаются ближе к северной части моря, где глубина обычно не превышает 50 метров. Север моря имеет неровное дно. У входа в Мезенский залив у Канинского берега оно покрыто огромным количеством банок и отмелей, которые расположены грядами и имеют название «Северные кошки».

В северной части моря проходит большая отмель с глубинами до 50 метров, в Двинском и Онежском заливах переходит в склон, затем во впадину в центральной части моря с глубинами 100–200 метров и максимальной глубиной до 340 метров [17, с. 136].

Центральная часть Белого моря представляет собой замкнутую котловину, отделяемую от Баренцева моря порогом с малыми глубинами, которые препятствуют обмену глубинными водами. Донные осадки Мелководья и в Горле белого моря состоят из гальки, гравия, песка, ракушечника. Дно покрыто глинистым мелкозернистым илом коричневого цвета. Так же на дне моря были обнаружены железомарганцевые конкреции.

Климат

Воодобмен с Баренцевым морем и его глубинными водами весьма затруднён ввиду того, что в северной части Горла глубина моря меньше, чем глубина в бассейне. Такая особенность отразилась на природно–климатических условиях Белого моря. Для моря и прибрежных зон присущи свойства и черты как морского, так и континентального климатов. Такие особенности обусловлены тем, что море имеет следующее географическое положение: одна часть моря принадлежит северу умеренного полюса, другая же–Полярному кругу. На особенности климата так же влияет то, что часть моря принадлежит бассейну Северного Ледовитого океана, а также находится близко к Атлантическому океану, а также практически полностью окружено сушей. На протяжении всего года на моря оказывается влияние океана и суши [17, с. 136].

На Белом море долгая и холодная зима. Во время зимы северная европейская часть России находится под влиянием антициклонов, в то время как над зоной Баренцева моря наблюдается влияние циклонов. Это обусловлено тем, что юго-западные ветра в это время имеют наибольшее влияние. Скорость ветров в среднем составляет примерно 4–8 м/с. Эти ветра влияют на погоду, в частности способствуют тому, что она становится пасмурной, с низкой температурой и обилием снегопадов.

Средняя температура воздуха в феврале на море составляет $-14 - 15^{\circ}\text{C}$. По температуре отличается северная часть моря, где температура составляет -9°C . Такое повышение температуры связано с влиянием тёплых воздушных масс со стороны Атлантики. Когда с атлантической стороны поступает большое количество хорошо прогретого воздуха и ветер приобретает юго-западное направление, то температура увеличивается до $-6-7^{\circ}\text{C}$. Когда Белое море попадает под влияние антициклона с Арктики, то ветра приобретают северо-восточное направление. Погода становится более ясной, но температура опускается до $-24-26^{\circ}\text{C}$, иногда можно наблюдать и более сильные похолодания.

1.2.2. Характеристика биотопов Белого моря, биологических видов, обитающих в них, трофических цепей и сетей

1.2.2.1 Население супралиторали

Повсеместно в супралиторали Белого моря, особенно там, где скапливаются выброшенные прибоем водоросли, можно обнаружить обильную супралиторальную фауну.

На супралиторали, частично заходя на литораль и даже смешиваясь с некоторыми типично морскими формами (*Balanus balanoides*, *Littorinarudis*) обычна на более пологих побережьях, не подверженных значительному прибою в большом количестве селятся цветковые растения *Plantagomaritima*, *Triglochinmaritimus*, *Astertrifolium* и *Salicorniaherbacea*, опускающиеся ниже всего по литорали и смешиваются там с фукоидами.

Один из участков супралиторали, где имеются скопления выброшенных водорослей, по северном побережье Кандалакшского залива подвергли тщательному анализу г. Гурвич и т. Матвеева (1939). «Фация этого биотопа—пишут они—достаточно разнообразна уже с первого взгляда: множество пауков бегают по поверхности выбросов, глубже копошатся различные клещи, реже пробегают подвижные жуки—стафилиниды или жужелицы, а также многоножки. Ещё глубже в огромных количествах копаются олигохеты, свивающиеся иногда целыми клубками. В самом низу слоя выбросов встречаются антиподы, а в пропитанной влагой кусках коры и в перегное живут маленькие характерные Harpacticoida».

В верхнем слое преобладают Arachnoidea, в среднем—Apterygota, в нижнем—олигохеты. Возрастает с глубиной биомасса. Среди всей этой фауны только два вида ракообразных живущих в самом нижнем слое выбросов, являются собственным морскими формами антиподами *grammarusobligatus* и веслоногий рачок это *Itunellamuleri*. Вновь образовавшаяся выбросы быстро заселяются специфической фауной из грунта к осени фауна выбросов претерпевает резкое обеднение. [17, с. 147].

1.2.2.2 Население литорали

Амплитуда приливо—отливные колебаний в главном бассейне Белого моря обычно достигает достигает 1,5–2 м, и, в отличие от мурманского побережья, илисто—песчаные пляжи здесь тянутся почти вдоль всего побережья, только изредка прерываясь скалистыми обрывами. Таким образом, хотя в Белом море осушенная полоса не бывает особенно широка (обычно десятки и редко сотни метров), однако в целом её относительное значение гораздо больше, чем на Мурмане, так как в большей части моря она опоясывает всё побережье. В Белом море мы находим на литорали всё те же фации и биологические типы, что и на Мурмане, но только в несколько более скромным выражение, с нескольких несколько меньшими качественным разнообразием и менее высокими количественными показателями флоры и фауны. Почти полностью доходят сюда и весь основной набором форм западномурманской литорали, из доминирующих

форм отсутствует только *Nucellalapius* и *Cardiumedulle*. Если летом температура воздуха и воды в литорали в Белом море выше, чем на Мурмане, то зимой фауна литорали оказывается в гораздо более неблагоприятных условиях. На много месяцев верхний слой литорали Белого моря замерзают и покрываются толстой ледяной коркой. Фауна литорали на зиму частью перемещается в сублитораль, частью зарывается поглубже и погружается состояния покоя. Также как и на Мурманском побережье руководящие макрофиты в верхнем горизонте *Fucusvesiculosisa* в нижнем *ascophyllumnodosum*. Однако биомасса из Белого моря значительно уступает Мурману [17, с. 148].

1.2.2.3 Население сублиторали

Население сублиторали. Как указывает Дерюгин субдуральная зона доходящая в Кольском заливе до 200–250 м, в Белом море доходит лишь до 40–50 м точка соответственно приподняты верхний горизонт этой зоны прежняя и литораль Дерюгина 60–70 до 12–16 m.de ихний горизонта сублитораль выпускаются из литорали *mytilus edulis* и *fucusserratos*, из верхнего горизонта горизонта сублитораль и на большие глубины опускается в Белом море голотурия *Chiridotalaervis*, а внизу поднимаются красные водоросли губки гидроиды и машинки столь характерной на Мурмане для нижних горизонтов сублитораль. Вертикальное распределение донной фауна Белого моря дает возможность выделить здесь же зоны и горизонты что и в Баренцевом море.

Верхний отдел сублиторали, простирающийся до 40–40 м, начинается на мягких грунтах зарослями зостера, достигающей здесь пышного расцвета (отдельные стебли до 3 м длиной) или *ChordaFilum*, собирающим в себе частичную литоральную фауну. Ниже зоны ламинарии (10–45 м) тянется горизонт красных водорослей. Нижний отдел сублиторал (40–150 м) характерен резким преобладанием обширных площадей илистых грунтов с редко разбросанными каменистыми участками заселенный разнообразными красными водорослями и бентосом [17, с. 152].

1.2.2.4 Население псевдоабиссали

Псевдоабиссальная зона занимающая самую глубину часть море (более 150 м) характеризуется ничтожным количеством света, отсутствием растительности, слабыми колебаниями температуры (около $-1,4$ градуса) и солености (около 30%) и наконец коричневыми грунтами, представленными мягкой илистой глиной. Средняя биомасса биоценозов псевдоабиссали $27,6 \text{ г/м}^2$, его руководящие формы – 2 моллюска *Portlandida* (*Yoldina*) и *Ledapernula* 2 иглокожих – *Asteriaslincki* и *Ophiacanthabidentata*.

Portlandidaarctica – реликт наиболее холодных фаз послеледникового периода, характерен для самых холодных участков арктического бассейна. Он обитает в больших количествах Центральной впадине Белого моря, Карском море, Стур–Фьорде на Восточном Шпицбергене и тому подобное. Однако в устьях рек, впадающих в Арктический бассейн, – Двина, Печора, Обь, Енисей т.д. – обитают особые расы этого моллюска, выносящие очень значительное опреснение и вероятно периодически значительное повышение температуры [17, с. 154].

1.2.2.5 Население заливов и губ

Если при переходе от Баренцева моря к Белому мы наблюдаем обычно в аналогичных случаях обеднения фауны и повышение границ вертикальных зон, то при переходе от Белого моря к более или менее изолированным губам, лагунам и ковшам это явление повторяется в еще более резко выраженной степени. Мы имеем в таких случаях дело с изменениями, повторяющаяся как бы в миниатюре зональность, характерны для всего Белого моря. Весьма примечательно, что в сравнении неглубоких застойных губах, по берегам Белого моря в никогда непробиваемой части, сохраняется и до настоящего времени фауна, сходные исходная стола на глубинах частей Белого моря в первую очередь тоже *candida* Арктика. Одна из таких губ – губа Глубокая на острове в Соловецкий, послужило Н. Ливанову 1912 год объектом основательного изучения. Дерюгин считает, что

глубина фауна этих групп сохранилось с того времени, когда климат бы более суров ее холодноводная фауна, ушедшая на глубины, заселяла весь водоём [17, с. 154–155].

1.2.2.6 Трофические цепи и сети

Такие виды, как треска, камбала, зубатка, корюшка, ледовитоморский сиг, мойва, пинагор, сайка или рыбы, не являющиеся объектом специального промысла, тесно связаны с массовыми промысловыми рыбами, такими как сельдь, навага и семга и другими компонентами беломорских экосистем. Ракообразные, полихеты, моллюски и рыба играют большую роль в их рационе. Более того, преобладающие пищевые компоненты варьируются от вида к виду, и такие различия в спектрах кормодобывания обеспечивают более полное использование пищи тех видов, которые составляют основу прибрежной и верхней сублиторальной ихтиофауны. Особенность этих рыб в том, что они не перестают питаться зимой и в период нереста: меняется только соотношение отдельных компонентов в корме. Во время спячки их желудки содержат асцидий, гребневиков, иглокожих и водоросли. Питание и его интенсивность резко меняются у всей этой группы рыб в период нереста и развития молоди корюшки и сельди. Икра, молодь и взрослые продуценты последней часто становятся основным кормом бычков., маслюков, бельдюги и люмпенуса (Подражанская, 1995). Трехиглая колюшка—одна из самых многочисленных непромысловых рыб Белого моря, служит кормом треске, сельди, бычкам и другим рыбам, а также птицам различных видов, но при этом поедает икру многих промысловых рыб. Все объекты пищи, объединенные в основные экологические комплексы — планктон (зоопланктон), бентос и нектон (рыба), — играют разную роль в питании рыб Белого моря (табл. 1) [5, с 158].

Таблица 1. Состав пищи основных рыб Белого моря (по: Подражанская, 1995)
(Примечание: П – планктон, Б – бентос, Р – рыбы)

Вид	Пища	
	Основная	Второстепенная
Сельдь	П	Р
Навага	Р	Б
Мойва	П	–
Корюшка	Б	Р
Треска	Б	Р
Пикша	Б	Р
Камболовые	Б	–
Бычки	Б	Р
Люмпенус	Б	Р
Бельдюга	Б	Р
Маслюк	Б	Р
Зубатка	Б	–

Анализ данных, представленных в этой таблице, свидетельствует о разнообразии трофических ниш Белого моря. Камбала, треска и сом питаются в основном донными организмами. Навага и треска питаются смешанным рационом, состоящим в основном из придонных организмов и рыбы. К планктонофагам относятся сельдь и мойва (а также трехиглая колюшка и молодь корюшки, не вошедшие в эту таблицу).

Рыба – необходимый компонент питания почти всех представителей беломорской ихтиофауны. Даже у такого типичного планктонофага, как сельдь, в желудках обнаруживаются, хотя и редко, мойва, трехиглая колюшка и люмпенус. Таким образом, вся беломорская ихтиофауна состоит из двух основных трофических комплексов: нектобентического и нектопелагического.

Пищевые взаимоотношения рыб Белого моря отчетливо видны на схеме (рис. 1), где выделена доминирующая и второстепенная пища основных видов ихтиофауны. Для Белого моря характерны относительно низкие уловы рыбы. Одним из факторов, определяющих состояние запасов, являются условия откорма.

В Белом море прогреваются лишь верхние слои воды. На глубинах более 50–60 м температура воды не поднимается выше 0°C в течение всего года. В связи с этим большие глубины, занимающие центральную часть моря, на долю которых приходится почти половина всей площади водоема, оказываются не пригодными для основных донных и придонных рыб (навага, треска, камбаловые, зубатка и корюшка) [5, с. 160].

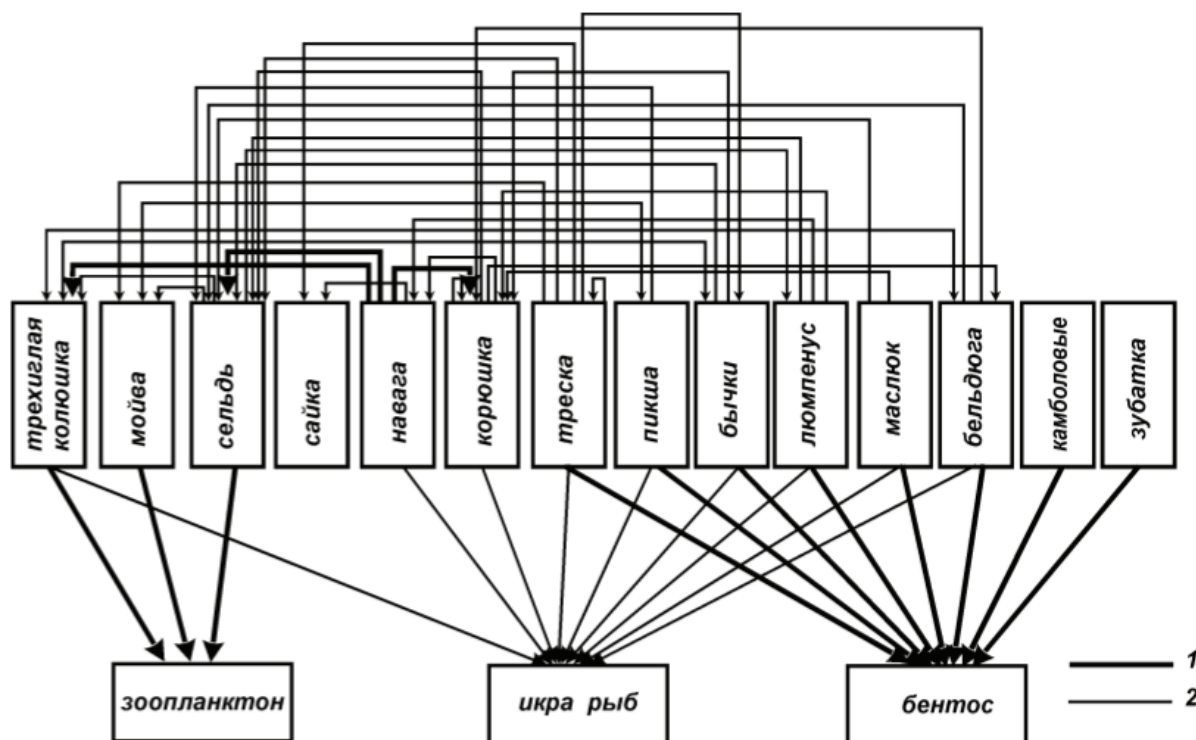


Рис. 1. Схема пищевых взаимоотношений взрослых рыб Белого моря (по: Подражанская, 1995): 1 – доминирующая пища, 2 – второстепенная пища.

Это подтверждают данные детального изучения питания беломорской сельди в различных районах моря, проведенного в последние годы (Тарвердиева и др., 2000). По наблюдениям этих авторов, даже от личиночной стадии до взрослого состояния сельдь не вступает в конкурентные отношения с другими планктофагами, расходясь с ними по основным объектам питания. Наиболее благоприятные условия для откорма сельди, судя по степени наполнения желудка, наблюдаются в районах, где рачки эуфазииды составляли основу их рациона (Кандалакшский и Двинский заливы).

В системе трофических отношений беломорских рыб (рис.2) сельдь входит в трофическую сеть пастбищ и, поедая организмы II и III трофического уровня,

является потребителем тех же порядков, занимая III и IV трофический уровень [5, с. 162]. Следует отметить, что данная схема существенно дополняет наши представления о пищевых взаимоотношениях рыб в Белом море, хотя и не включает в себя многие достаточно важные объекты (сом, камбала и др.), пищевые отношения которых представлены в рис. 1.

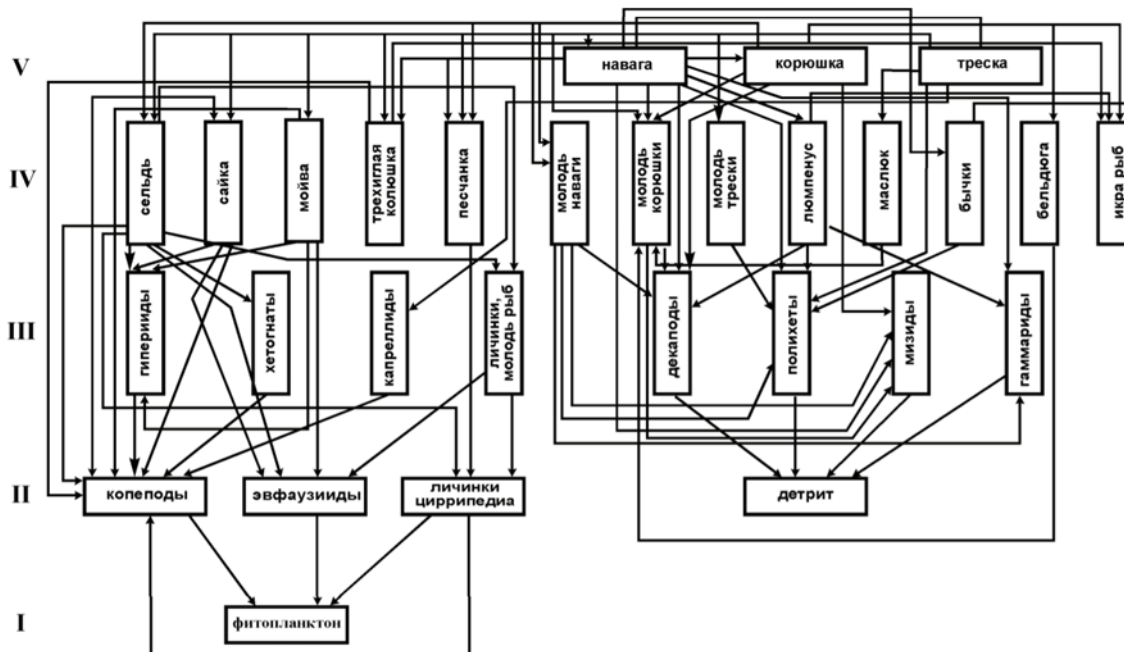


Рис. 2. Трофические связи основных промысловых рыб Белого моря (по: Тарвердиева и др., 2000): I–V – трофические уровни.

1.2.3. Экологические проблемы Белого моря как результат влияния антропогенного воздействия

Все экологические проблемы моря являются результатом антропогенного воздействия. Первоначальной проблемой было появление пароходов на угле и залежи угольного шлама. Затем, с развитием городов вдоль побережья, добавились отходы производства, портов и коммунальных служб. [66]

Эксплуатация электростанций и других гидротехнических сооружений. Гидроэлектростанции создают в проливе плотины. Эти сооружения препятствуют нересту многих видов рыб, в том числе промысловых, в результате чего сокращается количество особей. Плотины также вызывают застой воды, что

снижает качество и биологическое разнообразие прибрежных вод. Строительство приливных электростанций считается экологически безопасным. Однако Мезенская приливная станция изменила круговорот воды. Это привело к перераспределению отложений на морском дне, уменьшению ветровых волн, что постепенно приводит к эрозии берегов. Во время строительства на побережье образовывались стихийные свалки, продукты их разложения вместе с дождевой водой также попадают в море.

Деятельность космодрома Плесецк. В результате деятельности космодрома на берегах расположены свалки – остатки ракет–носителей, гептиловое ракетное топливо. Разливы гептила приводят к заболеваемости морских обитателей и проблемам со здоровьем среди людей. Яды из топлива испаряются и, попадая в легкие, вызывают онкологические процессы.

Деревообрабатывающая промышленность. Море сильно загрязнено отходами деревообрабатывающей промышленности. Это одна из ключевых экологических проблем региона. В 19 веке отходы лесопилок сбрасывали в воду, а во время сплава по лесу некоторые прутья были отцеплены, прибиты к берегу, а затем утоплены в процессе гниения. Целые бревенчатые кладбища расположены на дне Белого моря. Промытая кора и опилки местами покрывают дно более чем на два метра. Такое загрязнение не позволяет рыбам создавать нерестилища, поглощает кислород из воды и выделяет этиловый спирт и фенолы. Разложение дерева длится несколько десятилетий. Все это приводит к снижению воспроизводства промысловых рыб. Проблема затонувшего дерева и опилок до сих пор не решена.

Загрязнение нефтью. Нефтяная промышленность не обходится без утечек, в результате которых поверхность воды покрывается масляной пленкой, ограничивающей доступ кислорода к воде. Наступает кислородное голодание рыб и млекопитающих. Кроме того, морские животные и птицы покрываются жирной пленкой, в результате чего они теряют способность нормально летать и плавать. Также нефтепродукты поступают с водного транспорта. Отходы, горюче–смазочные материалы, отработанное моторное масло–все это попадает в воду,

местами изменяя структуру и состав воды, образуя так называемые «мертвые зоны». Из-за изменения состава воды водоросли и мелкие рачки гибнут на поверхности и в ее толще, в результате чего кормовая обеспеченность рыб уменьшается, численность популяций рыб уменьшается.

Загрязнение сточными водами. Сточные воды из рек, питающих море, и из проектов, расположенных у моря, не обрабатываются должным образом. В них содержатся нефтепродукты, фосфор, тяжелые металлы. Большая часть сброса приходится на Двинский залив. Основными городами, загрязняющими море, являются Архангельск, Кандалакша, Северодвинск. Сточные воды горнодобывающей промышленности наносят большой ущерб: от этих проектов происходит засорение никелем, свинцом, медью, хромом и другими металлами. Сульфаты и фенолы обнаруживаются в сточных водах целлюлозных заводов. Попадая в морскую воду, они отравляют водоросли и в результате теряют способность к фотосинтезу и накапливают вредные вещества.

Ядерное загрязнение. На дне моря затонувшие атомные подводные лодки, подверженные коррозии. В результате этого процесса радиоактивные частицы попадают в воду, увеличивая радиационный фон и вызывая выброс опасных веществ и их попадание в водную среду.

Решение экологических проблем Белого моря. Приказом Минсельхоза России от 30.10.2014 N 414 «Об утверждении правил рыболовства в Северном рыболовном бассейне» введены запреты на добычу биологических ресурсов в Белом море, установлены минимальные промысловые размеры. Ограничена и охота на морских животных.

Несмотря на высокую антропогенную нагрузку, Белое море сохранило относительную чистоту вод. Однако, чтобы устранить ошибки прошлого и предотвратить гибель всего моря от нарушения экологического баланса, человечество должно принять меры по ограничению нагрузки на акваторию. В комплекс мер должны входить:

- тщательный экологический мониторинг ситуации;
- экологическая оценка планируемого строительства;

- развитие особо охраняемых природных территорий;
- реконструкция очистных сооружений;
- усиление контроля за качеством сточных вод;
- ограничение деятельности промышленных компаний;
- устройство особо охраняемых природных территорий прилегающих рек и озер;
- ликвидация свалок;
- устранение угольных и древесных засоров со дна.
-

1.3. Колюшка трёхиглая как важное звено трофической цепи Белого моря

1.3.1. Обоснование выбора колюшки трёхиглой, как индикатора состояния экосистемы

Масштабные изменения численности, вызванные климатическими изменениями, в максимуме которых трёхиглая колюшка становится самой многочисленной рыбой Белого моря, а в минимуме – почти незаметным компонентом экосистемы, делают этот вид особенно интересным с точки зрения изучения изменений структуры и функций экосистемы в ответ на изменение внешних условий. Более того, колюшка – один из видов «осиной талии» экосистемы, играющей в ней ключевую роль. В частности, важно понимать, что вызывает изменения в численности колюшки и как это меняет другие компоненты экосистемы Белого моря. Увеличение численности колюшки может быть вызвано изменениями как биотических, так и абиотических факторов. Биотические ресурсы включают увеличение доступности пищевых ресурсов, снижение давления хищников, конкурирующих видов или паразитов. Хотя отмеченная связь численности колюшки с изменениями климата является, скорее всего, причинно-следственной, она не обязательно является прямой, а может быть косвенной – например, вызванной ростом численности каких-либо кормовых объектов.

При этом наиболее важные события, определяющие численность и жизнеспособность будущих поколений колюшки, происходят, очевидно, в период ее жизни в прибрежье, который делится на два этапа. Первый – это первые шесть – семь недель жизни, его успешность определяется численностью покидающей прибрежье молодежи, достаточно жизнеспособной, чтобы успешно пережить зиму. Второй – нерестовый период, который длится четыре – пять недель и успешность которого также оценивается числом и качеством произведенной молодежи, но, кроме того, также и числом взрослых особей, которые способны вернуться в прибрежье через год на свой следующий нерест.

Несмотря на концептуальную простоту, практическая оценка перечисленных выше характеристик является сложной и может быть реализована только в рамках комплексных исследований, которые касаются разных аспектов биологии объекта. Этот подход мы пытаемся реализовать в проекте по трёхиглой колюшке, результаты которого описаны выше. Некоторые уже полученные результаты демонстрируют эффективность комплексного подхода, т. е. одновременного использования разных подходов.

Например, данные по питанию колюшки и составу биоты разных нерестовых местообитаний оказались очень полезными для интерпретации временных и пространственных паттернов заражения паразитами. Параллельное изучение численности колюшки, ее плодовитости и питания позволило получить оценку гибели икры от каннибализма – она оказалась неожиданно высокой – 86 %, что может говорить о высокой интенсивности отбора на нерестилищах. Результаты изучения липидов свидетельствуют о том, что молодежь из более связанных с морем (и, соответственно, более подверженных влиянию хищников) местообитаний с высокой плотностью zostеры, по-видимому, более жизнеспособна, чем рыбы из более закрытых акваторий [30, с. 21], где смертность от хищников, очевидно, ниже. Это показывает, что колюшка может реализовывать разные репродуктивные стратегии. Одна из них связана с высокими рисками на самых ранних стадиях развития, но с более высокой жизнеспособностью на более поздних. Другая – со снижением рисков на ранних стадиях, проходящих в защищенных от хищников

местообитаниях, но с их повышением на более поздних стадиях из-за пониженной жизнеспособности.

С изменением численности колюшки в Белом море меняется и ее роль в переносе вещества и энергии от низших к более высоким трофическим уровням. До 1960-х годов численность вида находилась на высоком уровне, и колюшка формировала значительную часть кормовой базы трески и керчака. С 1960-х годов колюшка практически перестала встречаться в желудках хищных рыб. Сейчас численность трехиглой колюшки достигла прежних максимальных значений, и она вновь стала значимым объектом питания этих видов. И если треска способна легко переключаться на другие объекты, то керчак при отсутствии колюшки заметно снижает интенсивность питания [42, с. 317].

Роль трехиглой колюшки в экосистеме зависит не только от ее численности, но и от особенностей ее распределения на нерестилищах. Наши данные по количественному лову взрослых рыб и экспериментам с молодью показывают, что для колюшки наиболее предпочтительным местообитанием в сезон нереста являются заросли zostеры. По-видимому, доступность этого биотопа будет определять как степень освоения разных нерестилищ, так и качественный состав производителей [14, с. 59].

Очевидно, что с удлинением рядов данных, накоплением и увеличением разнообразия материалов возможности для интерпретации полученных результатов будут только возрастать. Поскольку в Белом море пресс рыболовства, которое в большинстве случаев является важнейшим фактором, изменяющим морские экосистемы, невысок, разрабатываемая система имеет все шансы стать хорошей моделью для изучения механизмов естественных изменений в морских экосистемах.

1.3.2 Биология колюшки трёхиглой

1.3.2.1 Общие данные

Колюшки или колюшковые (сем. лат. *Gasterosteidae*) — семейство рыб отряда колюшкообразных, насчитывающее 11 видов. Представители отличаются колючками перед спинным плавником, двумя иглами на брюхе (они заменяют брюшные плавники), брюшным щитом, образованным срастанием тазовых костей, и отсутствием чешуи.

Многие виды демонстрируют высокую толерантность к солёности: населяют пресные, солоноватые и солёные воды.

Колюшка трёхиглая (лат. *Gasterosteus aculeatus*) — вид пресноводных лучепёрых рыб из отряда колюшкообразных. Название получил из-за трёх шипов, расположенных перед спинным плавником. Обитает у побережий северных морей и прилежащих пресноводных водоёмов. Ареал обитания широкий (рисунок 4), вид распространён вдоль берегов Европы, востока России, запада и востока Северной Америки, доходит до Японии. В Америке вид распространён на западном побережье от Аляски до Калифорнии, на восточном — от Гудзонского до Чесапикского залива. Широкое распространение обусловлено короткому жизненному циклу — половозрелость у рыб наступает в 2–3 года жизни, а жизненный цикл составляет 4–5 лет. Наиболее активный рост происходит в первые 2 года жизни, потом замедляется. Немаловажную роль в выживаемости молоди играет забота о потомстве. Самец выстраивает гнездо из водорослей, в основном зоостеры и скрепляет его составляющие мокусом, в котором находится икра от нескольких самок. Самец охраняет икру от других рыб и самок, которые её отложили, вентилирует гнездо с помощью грудных плавников. Показатель выживаемости достаточно высокий, около 90%

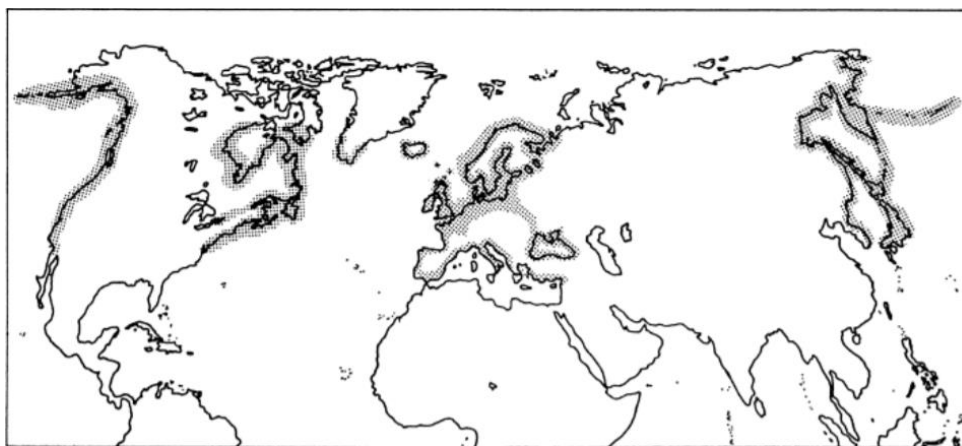
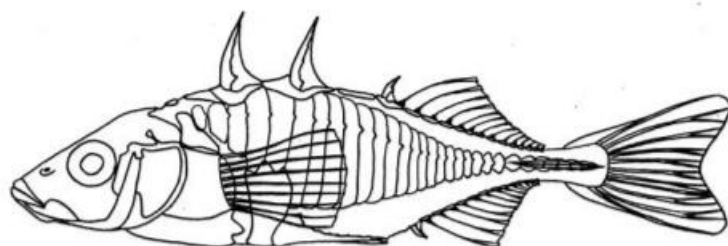


Рисунок 4. Ареал *Gasterosteus aculeatus* (Wootton, 1984)

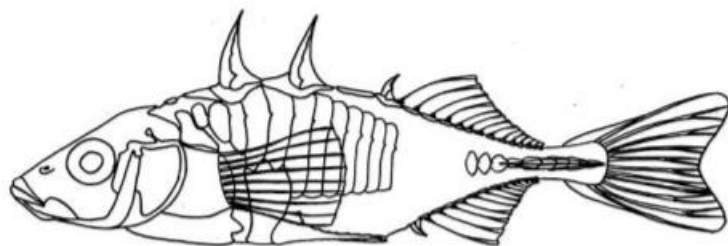
Тело трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* сжато с боков, имеет веретенообразную форму и три иглы вдоль спины перед спинным плавником. Так же имеет брюшные колючки, которые трансформировались из плавников. Длина трёхиглой колюшки 5–6, иногда до 10 см. Отличительная особенность этих рыб — по бокам вместо чешуи расположены костные пластины. Их число может варьироваться в пределах от 0 до 30–35 штук. Недавно установлено, что число боковых пластинок изменяется в зависимости от загрязнённости воды, где живут колюшки [70]. В зависимости от характера покрытия колюшек условно делят на три морфы (рисунок 5): *trachurus* (полностью покрытые особи с 30–35 пластинами), *semiarmatus* (от 12 до 30 пластин, причем есть непокрытая область перед килем), *leiuus* (от нуля до 12) [63, с. 239].

Окраска тела у колюшки варьирует в зависимости от типа водоема и сезона, изменяется и к периоду нереста. Зимой у живущей в море колюшки бока и брюхо серебристо-белые, спина и верх головы синие, а летом задняя часть головы и верх тела вплоть до боковой линии — черно-серые [72]. Пресноводные колюшки из водоемов с темной водой или с густой растительностью имеют серебристое светлое брюшко и темную (коричневую или зеленую) спинку, на теле разбросаны темные пятна. В некоторых водоемах встречаются и совсем черные рыбки. Ко времени нереста самцы колюшки становятся очень красивы. Спина приобретает синеватый оттенок, тело отликает серебром, а брюшко, губы, щеки и основания плавников постепенно краснеют и, наконец, достигают ярко-красного, киноварного цвета [72]. Глаза окрашиваются лазурными или лилово-голубыми красками. В

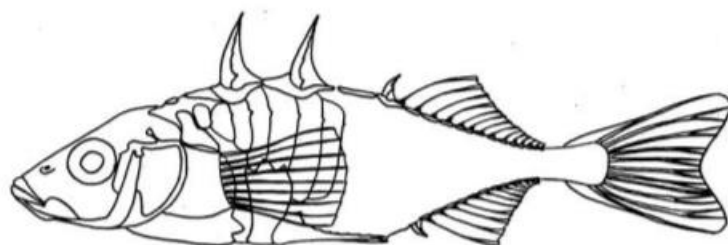
некоторых водоемах нерестящиеся самцы становятся совсем черными. У самок брачный наряд выражен слабо: на яркой, отливающей металлическим блеском спине появляется несколько крупных поперечных темных пятен ромбической формы, бока нежно–желтые.



Trachurus



Semiarmatus



Leiurus

Рисунок 5. Три морфы *Gasterosteusaculeatus*

По образу жизни различают морских, пресноводных и проходных колюшек. Морская форма постоянно живет в прибрежных участках моря и размножается на мелководьях при солености до 20—25 промилле. Такая форма известна из Кандалакшского залива Белого моря. Морские колюшки обычно крупнее пресноводных и лучше вооружены, поскольку в морских водах пресс хищников гораздо сильнее [72].

Проходные колюшки живут в море, но размножаются в весенне–летний период в пресных водах — ручьях, реках и озерах. После нереста взрослые особи гибнут или уходят обратно в море и зимуют у берегов или вдали от них над большими глубинами. Молодь через некоторое время также скатывается в море. Показано, что морская и проходная формы могут переходить друг в друга. Очевидно, в море нерестятся те колюшки, которым не хватило места на пресноводных нерестилищах. Пресноводные колюшки живут и размножаются в пресных водах, не выходя в море, даже если пресноводный водоем не изолирован от него. На корм колюшкам идут разные мелкие организмы: беспозвоночные животные верхних слоев воды, диатомовые водоросли, личинки насекомых, черви, икра и молодь рыб, моллюски, воздушные насекомые. Спектр питания в каждом конкретном водоеме зависит от наличия доступной пищи в течение разных сезонов.

1.3.2.2 Питание

Питание трёхиглой колюшки в Белом море разнообразно и включает в себя как планктонные, так и бентосные организмы. Изучено питание как молоди, так и взрослых особей этого вида [1, с.31; 37, с. 609]. Судя по сборам в губе Сельдяной, среди планктонных форм в питании молоди преобладают ракообразные *Copepoda* (*Temoralongicornis*M. и *Microsetellanorvegica*B.) и инфузории *Helicostomellasubulate*E., а среди бентосных — личинки двукрылых *Orthocladiaevaria* и малощетинковые черви *Oligochaetavaria*. В целом спектр питания колюшки соответствует составу организмов в море, однако есть массовые формы планктона, такие как *CopepodaCentropageshamatus*L. и *Oithonasimilis*C., которые практически отсутствуют в желудках молоди, т. е. колюшка явно избегает ими питаться. С ростом молоди возрастает важность *Orthocladiaevaria* и *T. longicornis*, а доля олигохет и инфузорий заметно снижается [45, с. 279].

Состав питания молоди, кроме ее размера, также зависит и от фазы приливо–отливного цикла. В малую воду основными кормовыми объектами являются бентосные организмы (*Orthocladiaevaria*), но, по мере прилива, в питании

начинает преобладать зоопланктон, поступающий вместе с приходящей водой (главным образом *T. longicornis*). Это показывает, что состав питания колюшки связан главным образом, с качественными и количественными изменениями в кормовой базе и доступностью разных организмов, которая обусловлена фазой прилива. При отсутствии приливно–отливных явлений (лагуна Колюшковая) спектр питания на протяжении всего цикла практически не меняется. Это позволяет заключить, что питание определяется именно фазой приливного цикла, а не временем суток [12, с. 70].

В целом питание молоди в губе Сельдяная, судя по усредненным данным за 2011–2013 гг., на 45 % состояло из *T. longicornis*. *Orthocladinae*, *Oligochaeta*, *H. subulata* и *M. porvegica* составляли примерно 10 % каждый. Другие организмы были представлены в меньшем количестве (рисунок 5).

В спектре питания взрослых особей в период нереста доминируют бентосные пищевые объекты: собственная икра, имаго *Diptera*, куколки и личинки *Chironomidae*, *Polychaeta* и *Amphipodavaria* (Рисунок 7) [11, с. 42]. В течение нереста, по–видимому, согласно изменениям кормовой базы, изменяются и основные компоненты питания колюшки. Питание собственной икрой начинается с самых первых этапов нереста и характерно как для самцов, так и для самок колюшки.

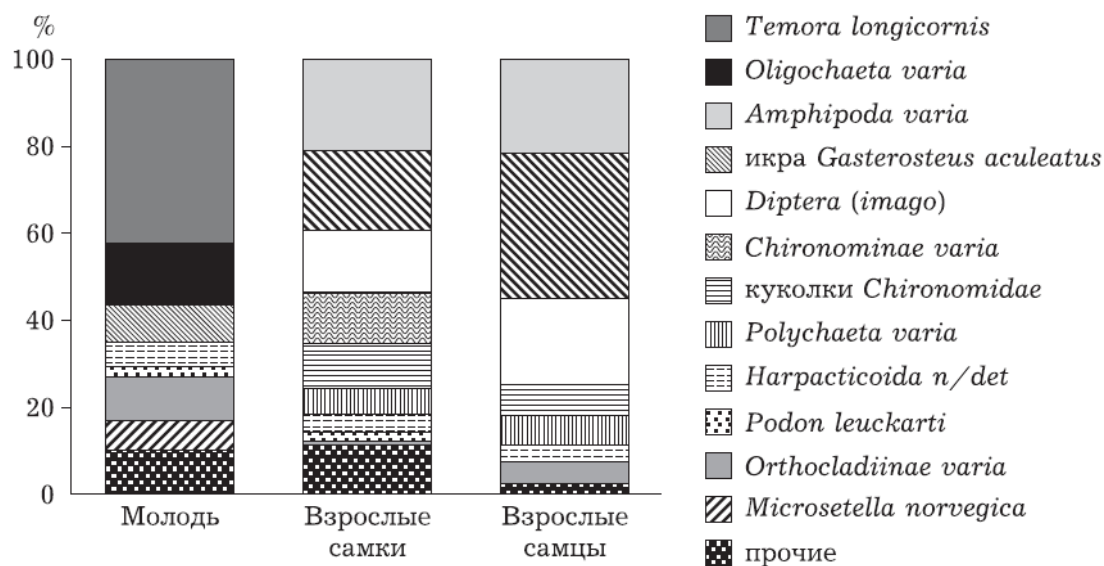


Рисунок 7. Спектры питания трёхиглой колюшки в Кандалакшском заливе Белого моря. Молодь собрана в губе Сельдяная в августе 2011–2013 гг. [46]. Взрослые рыбы пойманы в губе Сельдяная, проливе Сухая Салма и лагуне Колюшковая в июне 2016 г. [11]

По оценкам, в 2016 г. доля икры, съеденной на нерестилищах в лагуне Колюшковая, составила 86 % от всей выметанной за нерестовый сезон [9]. Несмотря на довольно широкий спектр питания взрослой колюшки (37 таксонов) и его изменчивость в течение нерестового сезона, одновременно его основу составляют обычно 2–3 компонента. Спектр питания самок разнообразнее. Они раньше заканчивают нерест и переходят к более активному питанию, пока самцы еще заботятся о потомстве [11, с. 46].

Основными компонентами спектра питания (больше 80 % от массы в желудке) в течение всего нереста были: икра трёхиглой колюшки, имаго Diptera, куколки и личинки Chironomidae, Polychaeta и Amphipoda (рисунок 8). В целом у самок спектр питания более разнообразный (20 компонентов), чем у самцов (13 компонентов) [11, с. 12].

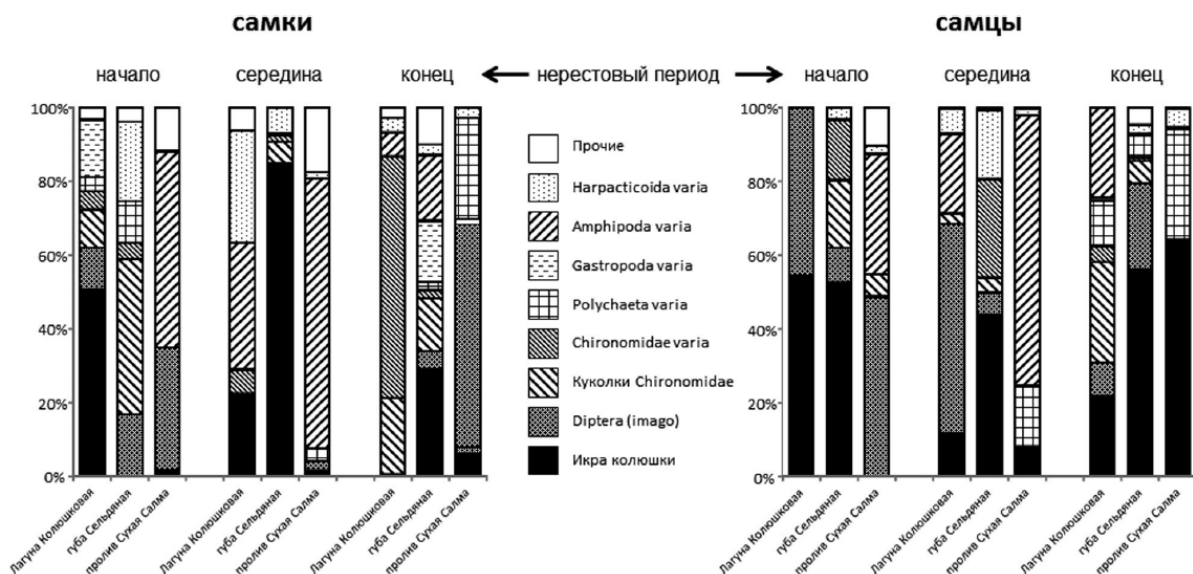


Рисунок 8. Спектры питания (доля пищевых компонентов по массе) трёхиглых колюшек в течение нерестового периода

1.3.2.3 Липиды, жирные кислоты

Липиды могут являться надежными биохимическими маркерами, отражающими ход развития организма и степень его приспособленности к окружающим условиям. Липидный статус рыб во многом определяется в период гонадогенеза и изменяется в ходе эмбрионального развития и дальнейшего онтогенеза согласно генетически детерминированной программе и в зависимости от условий внешней среды. Анализ липидов позволяет судить об абиотических условиях, интенсивности питания, а также о характеристике кормовых объектов [55, с. 83; 56, с.165; 57, с. 243].

Исследования беломорской колюшки, с одной стороны, показали значительную гетерогенность содержания различных липидов и жирных кислот (ЖК) у рыб из разных биотопов на разных этапах нерестового периода, что свидетельствует о значительных физиологических отличиях разных особей относительно разных фаз нерестового цикла [55, с. 82; 56, 1. 170] С другой стороны, во всех случаях отмечено высокое содержание у колюшки по сравнению с большинством других видов рыб как общих липидов, так и физиологически

значимых полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) в основном (n-3) семейства. Вполне вероятно, что одной из причин высокой степени эврибионтности колюшки является именно высокое содержание (n-3) ПНЖК, которые, как известно, играют важную роль в процессах нейрогенеза, роста и развития, поведенческих реакциях, а также в целом определяют адаптивный потенциал организма. В яичниках самок с разных нерестилищ на разных этапах нерестового периода обнаружено значимое различие в уровне запасных триацилглицеринов – 16:1 (n-9) ЖК и (n-3) ПНЖК (за счет 22:6 (n-3) и 20:5 (n-3)).

Повышенное содержание этих веществ, играющих запасающую функцию, может способствовать эмбрионизации развития и таким образом приводить к тому, что личинки выходят из икры более сформированными и, соответственно, более конкурентоспособными. Очень важную роль в накоплении триацилглицеридов может играть преднерестовое питание самок колюшки. Поскольку нерест колюшки довольно сильно растянут, такое преднерестовое питание может быть у некоторых особей достаточно интенсивным, а учитывая, что значительную роль в питании рыб на нерестилищах играет икра колюшки, она может быть важным источником запасных триацилглицеринов и ЖК. В связи с этим каннибализм может быть выгодной индивидуальной поведенческой стратегией.

Поскольку численность колюшки связана, в первую очередь, с условиями в зимне-осенний период, запасные триацилглицерины могут здесь играть ключевую роль. Кроме того, условия роста молоди в последующий период могут в том числе оказывать влияние на содержание липидов. Например, показано [30, с. 23], что у рыб в открытой губе Сельдяной с плотными зарослями zostеры наблюдается более высокое содержание запасных триацилглицеринов и отношение запасных липидов к структурным (фосфолипиды и холестерин) по сравнению с изолированной лагуной Колюшковая. Это может вызвать более высокую двигательную активность молоди и ее усиленный рост, что повышает шансы выживания зимой. Отдельные ЖК, также повышающие жизнеспособность, могут являться маркером пищевых организмов, которые различаются в разных условиях. Например, уровень докозагексаеновой кислоты 22:6 (n-3), которая синтезируется планктонными

простейшими, оказался выше в губе Сельдяной, где вклад инфузорий в питании молоди выше, чем в губе Колюшковой [59, с. 339].

Таким образом, наблюдаемое разнообразие липидного и жирно–кислотного спектра может играть важную роль в жизни трехиглой колюшки, особенно учитывая суровые условия Белого моря. Кроме того, высокое содержание липидов и полиненасыщенных жирных кислот делает ее потенциальным объектом промысла как источника ценных физиологически значимых (для человека) ω -3 кислот. Это может быть особенно привлекательным в связи с тем, что Кандалакшский залив Белого моря в минимальной степени затронут антропогенной деятельностью.

1.3.2.4 Популяционные характеристики (на основе исследований популяции Белого моря)

Первые упоминания о численности колюшки в Белом море можно найти в конце XIX в. В последующие десятилетия некоторыми учёными так же отмечались количества колюшки в разных частях моря. В начале 1930–х годов некоторые исследователи описывали изобилие популяции колюшки. В. В. Чернавин [1996] говорил о том, что в 1932 году на северо–западе Кандалакшского залива с помощью невода за полчаса и меньше можно было поймать более тонны колюшки. Сходные описания можно было найти и у А. Вебеля [1934]. Именно в этот период наблюдалось потепление климата в Арктике, что привело к росту популяции рыб. (график волн жизни)

Снижение численности колюшки наблюдалось в 1950 годах. В то время колюшка активно добывалась и перерабатывалась рыбаками беломорских заводов, к концу десятилетия её добыча прекратилась. В 1952 году колюшка практически исчезла.

Сведения о восстановлении популяции появились в 1997 году, в период с 2005 по 2007 численность возросла с 10–20 до 122–237 особей на метр береговой линии. В последнее время численность остаётся на высоком уровне.

1.3.2.5 Распределение в пространстве

Наблюдаются изменения в зависимости от прибойности, глубины, грунта, растительности (Рисунок 10).

Наиболее высокая плотность в южной части Кандалакшского залива—до 80 экз./м² в характерных для этого места губах с зарослями морской травы *Zosteramarina*L. В Онежском заливе так же наблюдается достаточно высокая плотность рыбы— 2–4 экз./м². В районе Онежского полуострова и Соловецких островов такие нерестилища так же обычное явление, его связывают с обильными зарослями зоостеры. В восточной части Кандалакшского залива (Терский берег) и северо–восточной части Двинского залива колюшка так же присутствует, но ее плотность сравнительно низка [49, с. 311].

Около 42% всей популяции колюшки в период нереста связано с зоостерой, однако доля этого биотопа составляет всего 8% от длины береговой линии моря, 57% рыб пойманы в районе зарослей фукоидов (52% побережья), 0,6% на мелководьях (16%), 0,1% в тростниках (7%). Практически не было колюшки вдоль скалистых берегов, которая составляет 16% всего беломорского побережья.

Зоостеру предпочитает и молодь колюшки. Плотность мальков превышает 3000 экз./м², в то время как в зарослях фукусов их плотность была всего 0,15–9,9 экз./м².



Рисунок 10. Плотность трехиглой колюшки на нерестилищах в разных районах Белого моря [49]. 1 – нерестилища с высокой плотностью рыб – до 80 экз./м² в зарослях морской травы и до 15 экз./м² в фукоидах; 2 – нерестилища с низкой плотностью рыб в зарослях фукоидов – до 1–2 экз./м²; 3 – нерестилища с отдельными особями, плотность 0,01–0,1 экз./м²

Подрастающая молодь предпочитает зоостеру фукусам в связи с более благоприятными кормовыми условиями и хорошей защитой от хищников.

В целом на Белом море в период с 2010 по 2011 обитало около 740 млн особей колюшки, половина из которых – взрослые нерестящиеся рыбы, а вторая половина – молодь, которая у берегов оказывалась случайно. Численность её можно оценить исходя из анализов возрастной структуры популяции. Принимая среднюю массу взрослых рыб 3,2 г, а молоди – 1,1 г, общую биомассу вида в море можно оценить в 1600 т, при этом 58 % всех рыб обитают в Кандалакшском заливе, 38 % – в Онежском и всего 3,6 % – в Двинском.

1.3.2.6 Сезонный цикл

В конце мая – начале июня взрослые особи колюшки подходят к мелководьям на нерест при повышении температуры до 6–8 °С. В это время они становятся

важным звеном в питании рогатки, керчака, трески, наваги. В течение нескольких дней численность рыбы достигает максимума и далее постепенно снижается по мере прохождения нереста. В губе Сельдяная на конец мая 2016 года плотность колюшки составляла 100 экз./м², в середине июня – около 50, и в начале июля – около 5 экз./м². Такие изменения связаны с перераспределением рыб на нерестилищах и с их отходом после нереста[14]. Соотношение полов во время периода нереста больше смещено в сторону самок, однако к концу преобладают самцы, которые задерживаются для охраны гнёзд. Массовой гибели не наблюдалось. Молодь колюшки появляется в течение июля, достигая максимума в начале августа. В конце августа–начале сентября выросшие мальки уплывают в открытое море. В этот период рыбы–ихтиофаги переключаются на других рыб в качестве кормовых объектов: песчанка, люмпенус, девятииглая колюшка, а также бокоплавов, креветок, многощетинковых червей и моллюсков [46, с. 279]. Большую часть своей жизни трёхиглая колюшка проводит в открытом море.

1.3.2.7 Возрастная структура, плодовитость, смертность

На основе изучения саггитальных отолитов было выявлено, что на нерестилищах встречаются рыбы возрастом 2 года, однако так же отмечались рыбы от 1 до 5 лет. [62, с. 803; 49, с. 303]

Высокий темп роста колюшки можно наблюдать на первом году жизни. Длина вылупившихся из икры мальков составляет 7–7,5 мм. В начале августа около 70 % молоди в прибрежье имеют длину 9–14 мм, в середине – конце месяца – около 15–20 мм, отходя от берега при длине 25–30 мм.

В период с 2009 по 2011 г. в губе Сельдяная, где обработано 1437 особей, общая длина тела (AB) рыб обоих полов менялась от 52 до 89 мм (средняя $72,0 \pm 0,2$ мм), масса тела – от 1,4 до 7,9 г (средняя – $3,8 \pm 0,03$ г). В 2016 г. Самцы из того же района имели стандартную длину (от конца рыла до начала лучей хвостового плавника, AD) в среднем 57,5 мм, самки – 62,8 мм. AD составляет 88 % AB.

Зависимость между общей массой тела (M) и AB описывается уравнениями:

– для самцов

$$M = 8,5 (\pm 3,1) \times 10^{-6} \cdot AB^{3,019 \pm 0,09}$$

$$(R^2 = 0,796, n = 336);$$

– для самок

$$M = 9,6 (\pm 3,2) \times 10^{-6} \cdot AB^{2,958 \pm 0,08}$$

$$(R^2 = 0,846, n = 337).$$

Гонады составляли $24,6 \pm 0,3$ % массы тела самок и $3,1 \pm 0,1$ % – самцов. [61, с. 1814].

Подовитость рыбы варьировалась в разные года. По данным П. Н. Ершова [2011] в 2009 году она составляла примерно от 91 до 1017 икринок, в среднем 272 ± 6 икринок, в 2016 году была ниже и варьировала от 40 до 380 икринок, меняясь в среднем от $180 \pm 10,1$ икринки в начале нереста до $159 \pm 9,6$ в середине.

Смертность беломорской колюшки от рождения до полового созревания составляет 99,8 %. В первый месяц жизни она равна 98 %, в следующие 11 месяцев – 72 %, а у половозрелых рыб ежегодная смертность составляет примерно 67 %. Хотя на нерестилищах Белого моря не наблюдается массовой гибели производителей, вполне вероятен отсроченный эффект: некоторая доля зрелых рыб может погибать уже после отхода с нерестилищ из-за существенных энергетических затрат в нерестовый период. Об этом может свидетельствовать резкое снижение коэффициентов упитанности к концу нереста, в большей степени выраженное у самцов.

1.3.2.8 Соотношение полов

Соотношение полов в популяции определяет популяционную плодовитость, а также приспособленность потомства. Обнаружено систематическое отклонение от равновесного соотношения полов. В среднем на нерестилищах 62% самок и 38% у самцов. У колюшки, характеризующейся хромосомным определением пола, при рождении наблюдается соотношение полов 1:1. Такая же пропорция сохраняется у этого вида и в Белом море. Однако на нерестилищах в Белом море мы регулярно

отмечаем примерно двукратное преобладание самок, что, очевидно, связано с повышенной смертностью самцов в течение жизни.

Упитанность рыб обоих полов значительно снижается к концу нереста, кроме того, самцы значительно более изменчивы по этому параметру. Этому может способствовать и менее активное и разнообразное, по сравнению с самками, питание самцов во время гнездования и в конце нерестового периода. При этом гибель колюшки на нерестилищах в Белом море оказалась неожиданно низкой – всего 0,1 % [11, с. 42; 14, с. 60]. Это, однако, не отрицает возможности посленерестовой гибели рыб, которая происходит уже в открытом море, где оценивать ее невозможно. Достоверное превышение смертности самцов над смертностью самок во время нереста с высокой степенью вероятности говорит о том, что эта тенденция сохраняется и после отхода рыб с нерестилищ и может значимо влиять на соотношение полов. Определенный вклад в преобладание самок могут вносить и хищники.

1.3.2.9 Явление хоминга

Хоминг (от англ. Home—дом)—явление животных находить своё местообитание после того, как они переместились на какое-то расстояние от него. Это явление имеет прямое отношение к локальным адаптациям, поскольку животные тратят некоторое время с ознакомлением того место обитания, где они находятся: какие места изобилуют пищей, где лучше всего укрытия, где хорошие места для размножения. В незнакомом месте смертность животных превышает смертность в знакомом месте. В связи с чем животные стремятся вернуться в исходные места обитания. Несколько другой аспект поведения, близкий к хомингу, описывается явлением привязанности к “своему” месту (sitefidelity). Он характеризует степень добровольного перемещения животного от исходного местообитания [52, с. 423].

Были изучены оба этих явления в лагуне Колюшковой площадью 0,058 км². В этой лагуне рыбы имели ограниченные возможности для мигрирования, что

позволяло получить достаточно высокий возврат меченых рыб и достаточно высоко оценить численность рыб. Опыты проводились в середине периода нереста через 2 недели после массового заплыва рыб на территорию лагуны. Рыб ловили в 4–х исходных местах обитания и выпускали в центре лагуны, затем проводились несколько контрольных обловов по всему периметру лагуны. Колюшек из разных мест метили разными цветами, поэтому фактически эксперимент проводился в четырёх повторностях [48, с. 300].

Результаты повторностей были очень схожи (рисунок 12). Через час после выпуска хоминг (оцениваемый как преобладание повторно пойманных рыб на исходных местообитаниях по сравнению с другими станциями) был выражен незначительно. Через сутки после выпуска примерно 60–75 % от всех повторно пойманных особей были встречены в исходных местообитаниях, в то время как на остальных станциях численность меченых рыб была примерно на порядок ниже, что является показателем способности трехиглой колюшки к хомингу. Ранее хоминг был показан у колюшки из небольших каналов, где они проводят всю жизнь [60].

Важным отличием нашего эксперимента было то, что колюшки имели относительно немного времени для знакомства со своей территорией.

Что касается механизмов ориентации, то, по-видимому, рыбы сначала плыли прямо к берегу (глубина в месте выпуска составляла примерно 3–4 м, и колюшка обычно находится близко к поверхности). Затем рыбы, очевидно, передвигались вдоль береговой линии пока не находили знакомые визуальные ориентиры.

Очень показательно, что рыбы, первоначально пойманные вне лагуны, в море, не проявляли никакого хоминга и распределялись в лагуне в соответствии с плотностью местных рыб. Примерно через четыре дня после выпуска ситуация снова меняется – в исходных местообитаниях отмечено всего около 30 % всех повторно пойманных особей. Это показывает, что большинство рыб после возвращения в свои исходные местообитания их покинули, скорее всего, в результате конкуренции за территории с другими, т. е. привязанность к “своему”

месту у колюшки выражена незначительно.

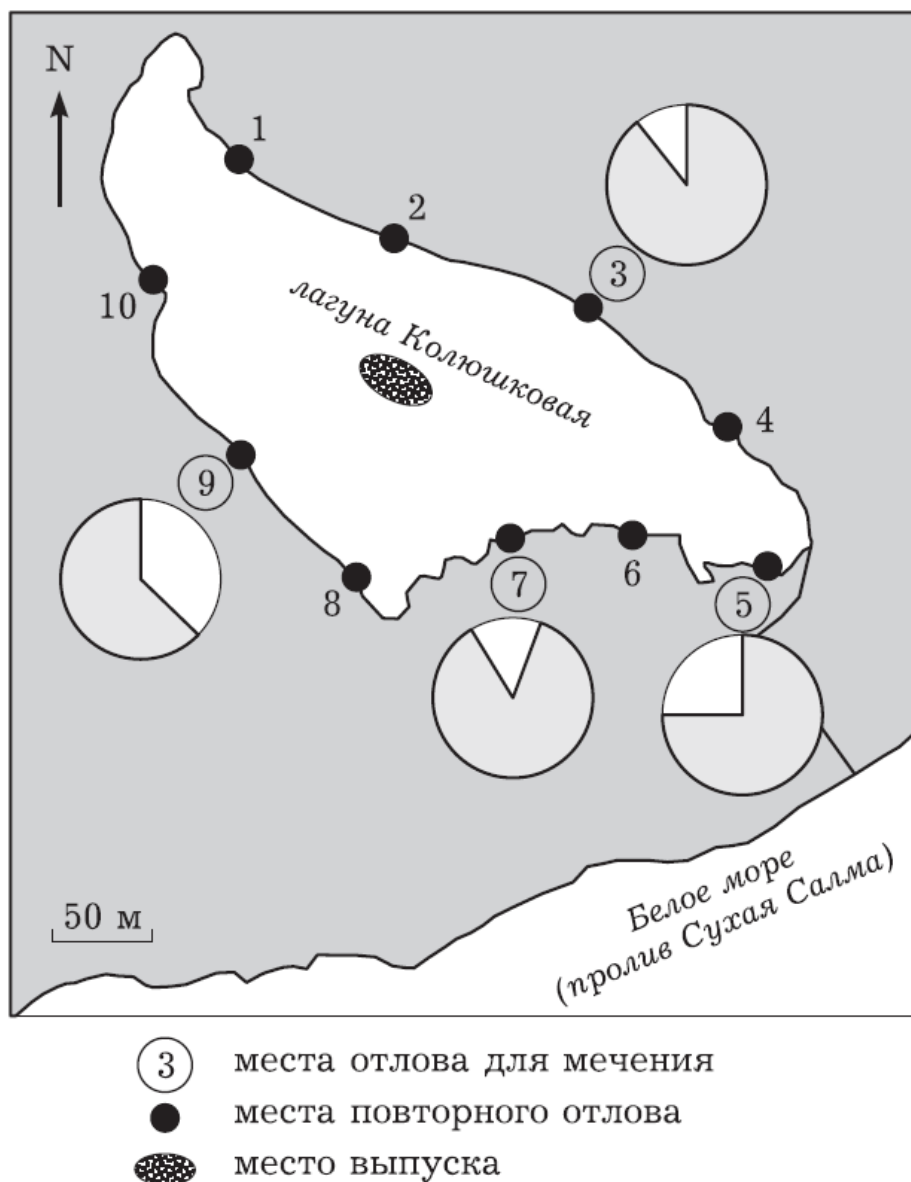


Рисунок 12. Карта лагуны Колюшковой с местами отлова колюшки для мечения (исходные местообитания), места выпуска в центре лагуны и повторных отловов через одни сутки [60]. В циклограммах закрашенные сектора соответствуют доле повторно отловленных рыб, вернувшихся на свои исходные местообитания. Белая часть сектора означает долю рыб, происходящих из других исходных местообитаний. Результаты повторного отлова на местах, не являющихся исходными местообитаниями, не показаны

Таким образом, нами количественно оценено явление хоминга у колюшки на нерестилищах – через день после выпуска около $2/3$ рыб вернулись на свои исходные местообитания с точностью 10–20 м. Учитывая небольшие размеры лагуны и то, что через час после выпуска хоминг был почти не выражен, можно заключить, что для ориентации рыбы используют визуальные ориентиры.

Довольно неожиданным результатом этих экспериментов явилось отсутствие отличий в способности к хомингу между самцами и самками, при том что их репродуктивное поведение отличается радикально. В целом данный метод можно рассматривать как эффективный инструмент для исследования миграций и пространственного распределения колюшки.

1.3.2.10 Оценка состояния популяции, флуктуирующая асимметрия

Флуктуирующая асимметрия (ФА)—это случайные отклонения от полной симметрии, является распространенным методом оценки стабильности развития, т. е. способности развивающегося организма следовать генетической программе развития для данных условий. На колюшке данный подход использовался достаточно активно, однако интерес к нему постепенно терялся из-за того, что результаты анализа ФА часто было очень трудно интерпретировать. Причина этого может быть в том, что для изучения ФА использовалось очень ограниченное число морфологических структур – в основном боковые пластинки и брюшные плавники (колючки). Эти структуры у колюшки могут быстро эволюционировать в ответ на изменения факторов среды, и поэтому их ФА может отражать не только индивидуальную приспособленность и стресс, но также меняется в ответ на изменение множества факторов, которые очень трудно контролировать в исследованиях.

В исследованиях сравнивались выборки из 4-х популяций, которые различались типом жизненного цикла, географическим распространением: морской колюшки из Кандалакшского и Онежского заливов Белого моря, пресноводной колюшки из небольшого озера около Белого моря и анадромной колюшки Камчатского полуострова.

Самая низкая ФА обнаружена у анадромной популяции Камчатки, возможно, в связи с наиболее благоприятными условиями в этом регионе (обильный морской планктон, относительно мягкие условия в зимний период), что приводит, в частности, к ее более крупным размерам. Выборки беломорской морской колюшки

незначительно отличались от пресноводной формы по уровню ФА. Возможно, это обусловлено достаточно суровыми условиями зимовки в беломорском регионе как в пресноводных водоемах, так и в самом море, что является наиболее важным фактором, предопределяющим стабильность развития колюшки. Таким образом, полученные результаты допускают рациональные интерпретации и, соответственно, анализ ФА костей черепа может быть перспективным методом в дальнейших исследованиях популяционной биологии колюшки.

1.3.2.11 Пищевая роль колюшки в рационе других рыб

Значимость колюшки в питании хищных рыб меняется в разные исторические периоды в соответствии с колебаниями ее численности [15, с. 88; 42, с. 317]. В настоящий период она является важным объектом питания трески, европейского керчака *Myoxoscephalus scorpius* L., сельди, наваги *Eleginus nawaga* W. Также колюшка регулярно встречается в желудках сельди *Clupea* sp. и зубастой корюшки *Osmerus dentex* S.&K. (Рисунок 13) [3,42].

Сезонная динамика популяции трехиглой колюшки, а также ее пространственное распределение определяют ее роль в питании других рыб. В районах с высокой численностью колюшки (плотные заросли морской травы) она более значима в питании рыб, нежели в районах с ее низкой численностью (заросли фукоидов или редкие скопления морской травы).

Разные виды рыб предпочитают питаться колюшкой на различных стадиях ее жизненного цикла. В июне взрослая колюшка играет большую роль в питании засадного хищника керчака – 80–100 % массы пищевого комка в желудке. Сходная с ним в отношении пищевого поведения рогатка *Trigloporus quadricornis* L. также потребляет много взрослой колюшки – около 30 % содержания желудка. Всеядная треска активно поедает не только взрослую колюшку (10 % в желудке), но и ее икру (до 90 % в желудке), очевидно, целенаправленно разыскивая гнезда. Причем в питании трески преобладает колюшка не только в местах ее концентраций, но и

там, где колюшки почти нет, что связано, очевидно, с высокой мобильностью трески, которая может питаться не только в тех местах, где она поймана.

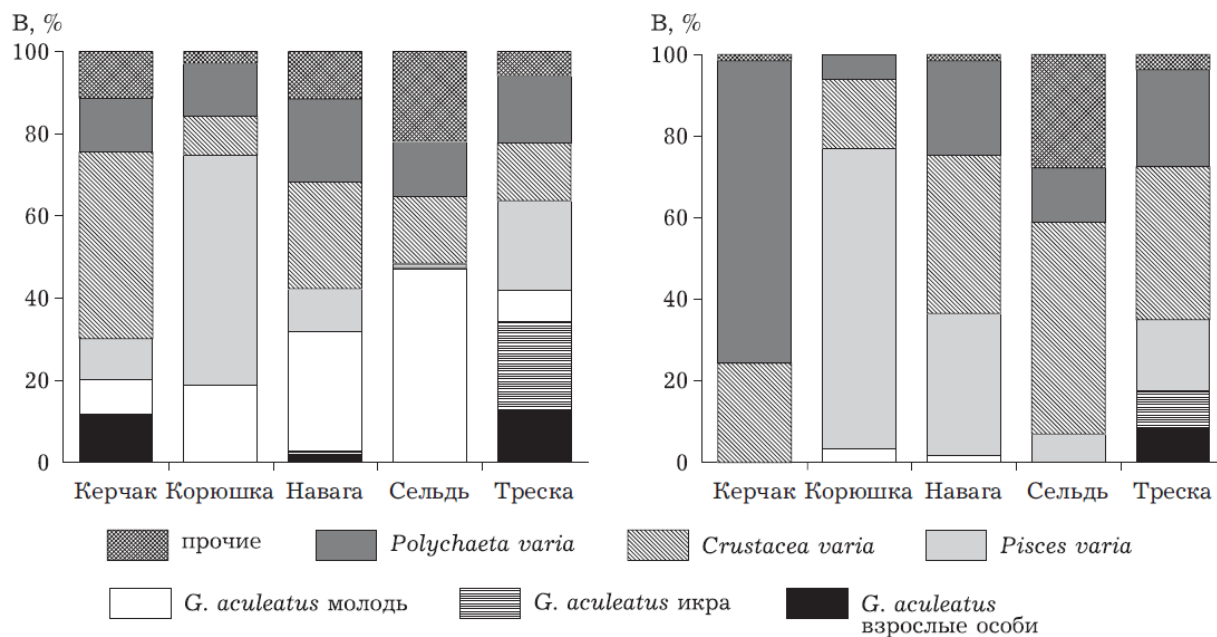


Рисунок 13. Усредненные (июнь – сентябрь) спектры питания массовых видов рыб, которые питаются колюшкой [3]. Слева – акватории с высокой численностью колюшки (плотные заросли морской травы), справа – с низкой. В – доля кормового объекта от общей массы пищевого комка

Изредка поедает взрослую колюшку навага. С отходом взрослой колюшки от берегов ее значимость в питании описанных видов снижается. Молодь колюшки, которая в массе присутствует в прибрежье в июле – августе, – важный кормовой объект наваги, сельди и корюшки – до 85 % в желудке у этих видов, а также в желудках керчака и трески. Осенью, когда от берегов отходит и молодь, хищники переключаются на других доступных рыб и беспозвоночных [3].

Хищники могут проявлять селективность по отношению к самцам и самкам колюшки. В частности, была отмечена такая избирательность в питании керчаковых рыб (керчака и рогатки) и трески. В обоих случаях в желудках хищников доля самцов колюшки была достоверно выше, чем в море (Рисунок 14). По-видимому, привязанные к гнездам самцы оказываются гораздо доступнее для хищников, чем самки. Такая избирательность может приводить к смещению соотношения полов в пользу самок, но масштабы этого трудно оценить без данных о численности хищников.

Важно отметить также, что, поедая свою икру, колюшка, очевидно, является важным хищником по отношению к самой себе.

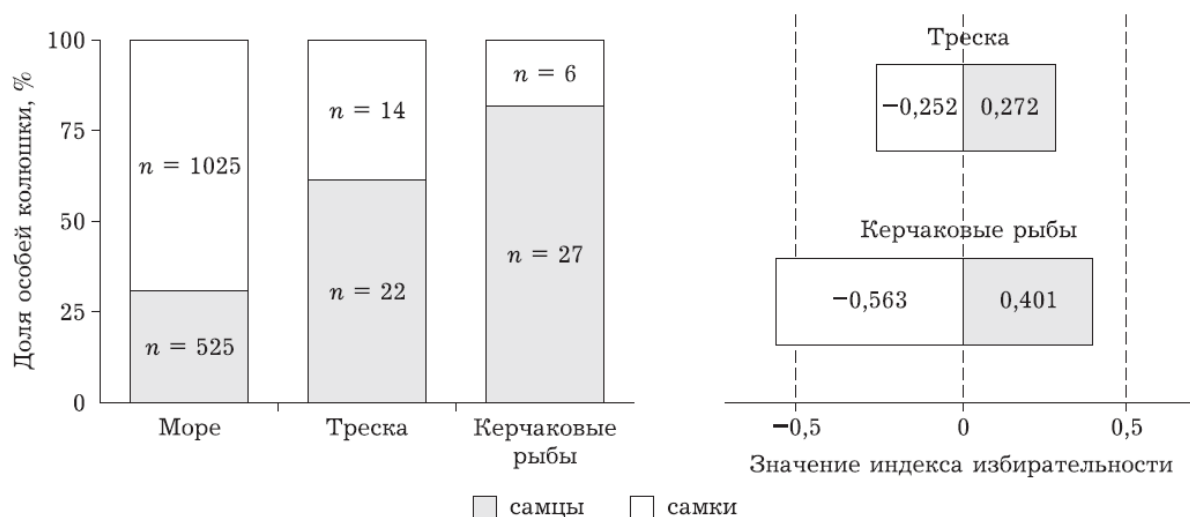


Рисунок 14. Доля самцов и самок колюшки в море и в желудках хищных рыб (губа Сельдяная, июнь 2014 г.), а также индексы избирательности питания хищных рыб [8;46, с. 280;]

1.3.2.12 Паразиты колюшки трёхиглой

У молоди колюшки обнаружено 12 видов паразитов, что заметно больше, чем в середине XX в., когда было обнаружено только пять видов. Отмечены типичные для колюшковых рыб эктопаразиты – моногенея *Gyrodactylus arcuatus* В., копепода *Thersitina gasterostei* Р., простейшее *Trichodinasp.* Часто встречался проникающий паразит трематода *Cryptocotyle* spp. Среди эндопаразитов наиболее разнообразной группой оказались трематоды, попадающие к хозяевам через трофические цепи – *Brachyphallus crenatus* Р., *Lecithaster gibbosus* Р., *Derogenes varicus* М., *Podocotyle atomon* Р.

Состав паразитов зависит от возраста и образа жизни рыб. При размерах 7–8,5 мм молодь была заражена тремя видами паразитов, 9–11 мм – четырьмя–пятью, а 12–30 мм – 12 видами паразитов. С ростом рыб увеличивалась роль в их питании копепод и, соответственно, зараженность трематодами или цестодами, для которых

копеподы – промежуточные хозяева. В частности, интенсивность заражения *V. crenatus*, передаваемых хозяину с пищей через веслоногих ракообразных, положительно коррелировала с размером тела рыб и количеством съеденных ими ракообразных.

Состав паразитов зависит от возраста и образа жизни рыб. При размерах 7–8,5 мм молодь была заражена тремя видами паразитов, 9–11 мм – четырьмя–пятью, а 12–30 мм – 12 видами паразитов. С ростом рыб увеличивалась роль в их питании копепод и, соответственно, зараженность трематодами или цестодами, для которых копеподы – промежуточные хозяева. В частности, интенсивность заражения *V. crenatus*, передаваемых хозяину с пищей через веслоногих ракообразных, положительно коррелировала с размером тела рыб и количеством съеденных ими ракообразных.

В лагуне Колюшковая основу паразитофауны составляли эктопаразиты и проникающие паразиты, а в губе Сельдяная – паразиты, передающиеся по трофической цепи. Вероятно, подобные различия вызваны особенностями пространственного распространения промежуточных хозяев, представляющих кормовые объекты колюшки. Поскольку обилие и разнообразие паразитов обычно положительно коррелируют с численностью хозяина, мы можем ожидать дальнейшего увеличения числа и разнообразия паразитов беломорской колюшки в соответствии с её возросшей численностью.

1.3.2.13 Конкуренция

Очевидный конкурент трехиглой колюшки в открытых водах Белого моря – сельдь р. *Clupea*, вместе с которой колюшка образует “осиную талию” экосистемы. Сельдь представлена в Белом море двумя видами – атлантической *S. harengus* L. и тихоокеанской. Последняя в Кандалакшском заливе образует две формы – весенне–нерестующая и летне–нерестующая. Численность сельди в Белом море не подвержена столь значительным долговременным изменениям, как численность

колюшки. Она, по-видимому, имеет здесь более высокую биомассу, но более низкую численность по сравнению с колюшкой [49]. Нерест как колюшки, так и сельди (в Белом море нерестится только тихоокеанская) проходит в прибрежье, и исторические данные свидетельствуют о том, что исчезновение зостеры в 1960–е годы совпало по времени с сокращением численности и сельди, и колюшки. Колюшка и сельдь явно конкурируют за кормовые ресурсы в открытом море – зоопланктон, что наглядно показано для Балтики [Peltonenetal., 2004]. В Белом море сельдь поедает молодь колюшки, при этом очень вероятно и то, что, когда молодь весенне–нерестующейся тихоокеанской сельди в конце весны мигрирует в открытое море, ею может питаться подходящая на нерест колюшка. В желудках взрослой колюшки иногда встречается икра другой формы беломорской сельди, летне–нерестующейся, совпадающей с колюшкой по срокам и местам нереста.

Обладая в целом сходными характеристиками жизненного цикла, виды имеют и заметные отличия. Колюшка достигает половозрелости примерно на год раньше сельди, что очень существенно при столь небольшой продолжительности жизни. Сельдь имеет более высокие индивидуальную плодовитость, темп роста и почти на порядок крупнее колюшки в одном и том же возрасте. Сравнивая эти виды между собой, можно говорить о том, что по большинству признаков сельдь проявляет большую склонность к r–стратегии, чем колюшка, хотя это правило соблюдается не во всем, например, колюшка характеризуется меньшими размерами и более ранним наступлением половозрелости.

Другим явным конкурентом трехиглой колюшки является девятииглая *Pungitiuspungitius*L., обитающая в прибрежной зоне и более склонная к эстуариям, кроме того, девятииглая колюшка более холодолюбива, чем трехиглая. Все же численности этих двух видов несопоставимы [Иванова и др., 2011], и девятииглая может рассматриваться в качестве конкурента трехиглой колюшки только в очень ограниченных акваториях со специфическими условиями.

1.3.2.14 Морская растительность зоостера (*Zosteramarina*L) и взаимосвязь жизненного цикла колюшки с ней

Зоостера в Белом море часто образует довольно плотные заросли в затишных губах с мягкими грунтами. Как отмечалось выше, хотя зоостера занимает только 8 % береговой линии, в ее зарослях обитает 42 % всей колюшки. Плотность колюшки здесь существенно выше, чем в любом другом биотопе. Предпочтение колюшкой зоостеры отмечено и для молоди в экспериментах. Несмотря на небольшую площадь зарослей зоостеры в Белом море, плотность колюшки здесь во время нереста очень высока – в несколько раз выше, чем в Ботническом заливе Балтики, хотя общая биомасса колюшки в Белом море примерно в 100 раз меньше. По-видимому, именно недостаток зоостеры является важнейшим фактором, ограничивающим численность колюшки в водоеме, наряду с довольно низкой первичной продуктивностью, связанной с суровыми климатическими условиями [10]. Изучение динамики распределения колюшки в прибрежной зоне говорит о том, что заросли зоостеры – наиболее востребованный биотоп, за который активно конкурируют самцы в нерестовый период. Насколько нам известно, нигде в мире плотность колюшки не достигает таких значений, как в зарослях зоостеры в Белом море в настоящее время.

1.4. Психрофильные бактерии – представители резидентной микрофлоры гидробионтов и рыб экосистемы Белого моря

1.4.1 Определение психрофилов

Психрофилы (от древнегреческого ψυχρός – холод, φίλέω – люблю) или криофилы – организмы, которые в норме существуют и размножаются при относительно низких температурах (обычно не выше 10°C).

Термин обычно используется в отношении микроорганизмов, которые растут в основном при температурах от +10 до –20°C. В то же время строгие (обязательные) психрофилы неспособны к размножению при температурах выше

20°C, а необязательные (также называемые психротрофными) имеют оптимальный рост от 22 до 30°C. Именно в группе факультативных психрофилов обнаружены возбудители болезней человека (например, возбудитель чумы, эрсииниоза, гнойно–воспалительных процессов).

Для морозостойких растений используются термины «криофиты» (которые растут в сухих местах обитания) и «психрофиты» (которые растут во влажной почве).

1.4.2 Психрофилы ЖКТ колюшки и их значение

Как уже было сказано ранее, спектр питания колюшки трёхиглой довольно широкий, включающий в себя как фито, так и зоопланктон, бентосные организмы и икру. По типу питания всех рыб можно разделить на следующие группы: фитофаги (потребляют растительную пищу), зоофаги (потребляют пищу животного происхождения) и фитозоофаги (всеядный тип). Трёхиглую колюшку можно отнести к фитозоофагам. Так же важно отметить спектр их обитания, который достаточно широкий–бассейны северной части Атлантического и Тихого океанов, морских и прибрежных водах Европы, Америки, вдоль Беренгова пролива, Курильских островов. В Европейской части России встречается от Чёрного моря до Кольского полуострова и Новой земли. Так же обитает в бассейнах Баренцева, Белого, Балтийского морей. Обитает как в солёных, так и в пресных водах. Оптимальной температурой для существования можно считать диапазон от 16 до 22 °C.

Важно отметить, что микрофлора морских и пресноводных рыб немного отличается друг от друга. В то время, как у пресноводных рыб чаще всего встречаются представители семейств Enterobacteriaceae, р.р. Actinomyces, Bacillus, Bacteroides, ClostridiumClostridium, Eubacterium, Fusobacterium и Streptococcus (Зубкова, 1965; Trust, Sparrow, 1974; Trustetal., 1979; Šyvokienė et al., 1997). У морских же представителей можно заметить преобладание таких родов бактерий,

как *Pseudomonas*, *Achromobacter*, *Corinebacterium*, *Flavobacterium* и *Micrococcus* (Horsley, 1977; Cahill, 1990).

У исследованной колюшки в ЖКТ обнаружилось большое количество представителей класса Gamma Proteobacteria, а именно псевдомонад. Это объяснимо тем, что псевдомонады обычно предпочитают достаточно холодные места обитания. Важно отметить, что микроорганизмы ЖКТ рыб, могут синтезировать различные виды протеаз, особенно бактерии, принадлежащие к роду *Pseudomonas*. Они характеризуются достаточно высокой протеолитической активностью внеклеточных и внутриклеточных гидролаз. Некоторые штаммы *Ps. aeruginosa* могут продуцировать три типа протеаз (нейтрально–щелочные и эластазу). Эластаза *Ps. aeruginosa* может расщеплять целый ряд белков и обладает способностью створаживания молока. Нейтральные протеиназы, как правило, являются металлоферментами с молекулярной массой 40–45 кДа. В состав их молекулы входит Zn, который для увеличения стабильности нуждается в присутствии ионов Ca_2^+ . Максимальную активность нейтральные протеиназы проявляют в зоне нейтральных значений pH, щелочная протеиназа *Ps. aeruginosa* (ММ 48.4 кДа), также содержащая Ca_2^+ в активном центре, устойчива в интервале pH 5–9 [24].

В ЖКТ исследуемой колюшки были найдены такие псевдомонады, как *Ps. Aeruginosa*, *Ps. fluorescens*, *Ps. sinxantis*, *Ps. rhodesiae*, *Ps. putida*, *Ps. extremorientalis*, а также такая бактерия, как *Shewanella putrefaciens*. Все эти бактерии имеют ряд особенностей, которые будут рассмотрены далее.

1.4.2.1 *Pseudomonas fluorescens*

Ps. fluorescens или флуоресцирующая псевдомонада–грамотрицательная подвижная палочковидная бактерия, насчитывающая от 2 до 4 жгутиков. Способна на секрецию флуоресцентного пигмента пиовердина. У многих представителей данного вида очень гибкий метаболизм, могут обитать как в воде, как и в почве. Оптимальной температурой для роста бактерий является диапазон в 25–30 ОС. В

тесте на оксидазу даёт положительный результат. Как и многие псевдомонады, способна вырабатывать термостабильные липазы и протеазы (ферменты, вызывающие порчу молока, разлагая казеин).

У этого вида чрезвычайно гибкий метаболизм. Они могут жить в воде и почве. Они являются облигатными аэробами, но некоторые штаммы могут использовать нитраты вместо кислорода в качестве конечного акцептора в процессе клеточного дыхания. Оптимальная температура для роста *P. fluorescens* – 25–30 ° С. Дает положительные результаты в тесте на оксидазу. Это также несахаролитическая бактерия.

Бактерия *P. fluorescens* и другие подобные псевдомонады продуцируют термостойкие липазы и протеазы. Эти ферменты вызывают порчу молока, придают ему горечь, разлагают казеины, а также вызывают появление в нем нитей полисахаридов из-за образования слизи и свертывания белков.

1.4.2.2 Pseudomonas putida

Ps. putida – это грамотрицательная палочковидная сапротрофная почвенная бактерия. Разновидность *P. putida*, называемая мультиплазмидной псевдомонадой, разлагающей углеводороды, является первым в мире запатентованным организмом. Разнообразный метаболизм штаммов *P. putida* дикого типа может быть использован для биоремедиации; например, в лаборатории было показано, что он действует как модификатор почвы для восстановления загрязненных нафталином почв.

Метаболизм *Pseudomonas putida* чрезвычайно разнообразен. Некоторые штаммы *Pseudomonas putida* используются для превращения стирола, например, в биоразлагаемые органические соединения. Есть исследования, показывающие, что природные штаммы *Pseudomonas putida* можно использовать для очистки почв, загрязненных нефтью и нефтепродуктами. *Pseudomonas putida* также может разлагать пенополистирол, который не считался биоразлагаемым.

Бактерия *Pseudomonas putida* – это возбудитель псевдомоноза у прудовых рыб. Вспышки этого заболевания чаще всего фиксируются в виде эпизоотии в водоемах России. и другие страны, использующие методы промышленного рыбоводства. Псевдомонозом болеют такие рыбы, как карп, карась, толстолобик и толстолобик, черный и белый толстолобик, буйвол и другие карповые рыбы, в том числе аквариумные. Заболевают возрастные рыбы, от сеголетков до производителей, но чаще – сеголетки. и два года. Источником возбудителей болезни являются больные рыбы, их трупы, рыба, несущая дикие живые бактерии в источниках воды. Они передаются напрямую контакт и косвенно через воду, а также с рыболовными снастями, контейнерами, костюмами транспортировка рыбы. Заражение происходит через поврежденную кожа и жабры.

1.4.2.3 *Pseudomonas synxantha*

Ps. synxantha – флуоресцентная ризосферная бактерия с нематицидными свойствами. На основании анализа 16S рНК *P. synxantha* был отнесен к группе *P. fluorescens*. Оптимальный диапазон температуры для роста 30°C

1.4.2.4 *Pseudomonas extremorientalis*

Ps. extremorientalis – грамотрицательная аэробная палочковидная бактерия, продуцирующую циклический депсипептид с поверхностно-активными свойствами. Он разлагал казеин, но не разлагал желатин, крахмал, агар или твин 80. Бактерия также была гемолитической. Рост новой бактерии происходил при температуре от 4 до 35 ° C. Преобладающими клеточными жирными кислотами новой псевдомонады были C16: 0, C16: 1 (n-7), C18: 1 (n-7) и C17:0 цикло; разветвленные жирные кислоты были обнаружены только в следовых количествах.

Обнаружена в резервуаре для питьевой воды недалеко от города Владивосток, Россия.

1.4.2.5. *Pseudomonas rhodasiae*

Ps. rhodasiae – грамотрицательная палочковидная бактерия, выделенная из природных минеральных вод. На основании анализа 16S рРНК *P. rhodasiae* была отнесена к группе *P. fluorescens*. Эта бактерия грамотрицательная, палочковидная и подвижная за счет одного полярного жгутика. Растёт уже при 4 °С, но не при 41 °С, продуцирует флуоресцентный пигмент, каталазу, цитохромоксидазу и лецитиназу и обладает системой аргининдигидролазы [64].

1.4.2.6 *Pseudomonas aeruginosa*

Ps. aeruginosa или синегнойная палочка – вид анаэробных грамотрицательных палочковидных бактерий, обитающая в широком спектре (как в воде, так и на суше). Можно отнести как к монотрихам, так и к лофотрихам. Являясь облигатным анаэробом, хорошо растёт на таких средах, как МПА и МПБ. Так же растёт на селективной среде ЦПХ–агар (агар с цетилперидиниум–хлоридом). На средах продуцирует красящие пигменты: пиоцианин (пигмент, окрашивающий питательную среду в сине–зелёный цвет, экстрагируется хлороформом), пиовердин (желто–зелёный флуоресцирующий в ультрафиолетовых лучах пигмент) и пиорубин (пигмент бурого цвета).

Ввиду своей высокой устойчивостью к антибиотикам и быстрого приспособления к их действиям, имеет достаточно высокую патогенность. Обнаруживается в гнойном содержимом абсцессов и ран.

Палочка по форме прямая или изогнутая с закругленными концами, 1–5 × 0,5–1,0 мкм, монотрих или лофотрих. Хемоорганогетеротроф, облигатно–аэробный (денитрификатор). Растет на МРА (среда окрашена в сине–зеленый цвет), МРВ (в среде есть помутнение и пленка, также сине–зеленая). Растет при 42 °С (оптимально – 37 °С), селективная среда – агар СРХ (питательный агар с хлоридом

цетилперидиния). Образует протеазы. На твердых питательных средах он диссоциирует в трех формах – R, S и M форме. Образуются характерные пигменты: пиоцианин (феназиновый пигмент, окрашивает питательную среду в сине–зеленый цвет, экстрагируется хлороформом), пиовердин (желто–зеленый пигмент, флуоресцирующий в ультрафиолетовых лучах) и пиорубин (коричневый цвет). Некоторые штаммы разлагают углеводороды и формальдегид.

1.4.2.7 *Shewanella putrefaciens*

Shewanella putrefaciens – грамотрицательная полиморфная бактерия, обитающая в свежей, солоноватой и соленой водной среде. *Shewanella putrefaciens* оказывает значительное влияние на водный мир. Многие морские животные, инфицированные этой бактерией, не проявляют клинических признаков болезни. Но уже вскоре после смерти мясные морепродукты таких животных начинают быстро портиться и издавать запах гниющей рыбы из–за способности бактерий производить летучие сульфиды, амины и дурно пахнущие соединения триметиламина. Следовательно, это представляет большую угрозу для пищевой промышленности. У морских животных, инфицированных этим микроорганизмом, поражение кожи происходит в виде гнойно–некротических очагов. Также могут быть поражены мягкие ткани, брюшина, кровь. Обычно морские животные заражаются под воздействием окружающей среды, и тогда все внутренние органы могут инфицироваться, что наносит серьезный ущерб морской индустрии.

ГЛАВА 2. СОБСТВЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Материалы и методы исследования

2.1.1 Методы исследования

2.1.1.1 Методы изучения колюшки трёхиглой: отбор проб колюшки и бентоса, визуальное, патологоанатомическое, исследование

Наши исследования проводились в рамках экспедиции СПбГУ совместно с СПбГУВМ по мониторингу биоэкологического состояния побережья Белого моря. Рыбу для бактериологического исследования отлавливали в прибрежных акваториях Белого моря в районе острова Среднего. Ловлю проводили с помощью мелкоячеистой рыболовной сети.

Визуальный осмотр, патологоанатомическое исследование и пробоподготовку к бактериологическому исследованию проводили на месте вылова и в полевой лаборатории экспедиции.

Полученную рыбу помещали в емкость на 50 литров с крышкой, предварительно промытую водой с места отбора пробы. В таком состоянии материал доставляли к полевой лаборатории и в условиях стерильности (созданных при помощи стерилизации рабочей поверхностью спиртом и фламбированием, а также работающей спиртовки) проводили пробоподготовку и первичный посев на питательные среды.

Из рыб при помощи стерильного скальпеля и пинцета извлекали желудочно-кишечный тракт, который затем помещали в простерилизованный тигель и гомогенизировали при помощи пестика. Было изготовлено три интегральные групповые пробы по 30 особей в каждой для усреднения качественного состава и увеличения количества посевного материала. Произвели первичный посев каждой пробы на 3 чашки агара ГРМ и 3 чашки среды Эндо при помощи шпателя по методу Дригальского. На следующие сутки был проведен анализ морфологии выросших культур (наименее прихотливых и доминирующих в составе микрофлоры) и на основании этих особенностей колоний были отобраны 30 смешанных культур, осуществлён их пересев на поверхность скошенного агара ГРМ и культивирование

при 37° С 18 часов для дальнейшей транспортировки в бактериологическую лабораторию кафедры микробиологии СПбГУВМ.

На базе лаборатории кафедры микробиологии СПбГУВМ произвели истощающий рассев смешанных культур по Дригальскому на поверхность пластинчатого ГРМ-агара с целью получения чистых культур. Наиболее характерные и доминирующие по количеству чистые культуры изучали бактериоскопическим и бактериологическим методами. Определяли морфологические, культуральные и наиболее важные для идентификации биохимические свойства.

Чистые культуры были идентифицированы до рода и вида вначале по минимальному набору биохимических тестов (цитратный агар Симмонса, трёхсахарный агар Олькеницкого, полужидкий агар для определения подвижности, тест на оксидазную и каталазную активность, среды Гисса и глюкозой, маннитом, мальтозой, сахарозой), а затем – идентифицированы протеометрическим методом в системе MALDI–TOF.

Матрично–активированная лазерная десорбция/ионизация, МАЛДИ (от англ. MALDI, Matrix Assisted Laser Desorption/Ionization) – метод десорбции «мягкой» ионизации воздействием лазерных импульсов на матрицу с анолитом. Матрица – это материал, свойства которого приводят к снижению деструктивных свойств лазерного излучения и ионизации аналита. MALDI–масс–спектрометрия широко используется для анализа нелетучих высокомолекулярных соединений (пептидов, белков, углеводов, олигонуклеотидов и т. Д.)

Для подготовки к идентификации методом MALDI выбранные колонии выращивали на пластинчатом ГРМ–агаре или на кровяном агаре в течение 18–24 часов. До момента испытания чашки не хранили при температуре 2–8 °С, поскольку холодильное хранение может повлиять на качество спектров. Исследование проводили на базе лаборатории НИИДИ (Санкт–Петербург) под руководством сотрудников НИИДИ

Определение чувствительности выделенных из проб колюшки микроорганизмов к антибактериальным препаратам проводили диско–диффузионным методом.

Нанесение дисков с антибиотиками происходило по следующей схеме:

Диски с антибиотиками наносили на поверхность инокулированного исследуемой культурой и подсушенного агара. Контакт диска с агаром должен быть плотным. На каждую чашку с засеянной методом «газона» культурой псевдомонад и шеванелл мы помещали по 7 дисков с антибактериальными препаратами.

После инокуляции и нанесения дисков чашки Петри в течение 15 мин мы помещали в термостат вверх дном и инкубировали при температуре 37 градусов С 18–24 часа. После этого выдерживали чашки при температуре 20 градусов С для более интенсивного роста психрофильных псевдомонад, рост которых тормозился в термостате при более высокой температуре.

Учет роста культур на среде АГВ и определение диаметра зон задержки роста вокруг дисков с антибиотиками мы проводили через 24–48 часов. Диаметр зон задержки роста бактерий измеряли миллиметровой линейкой. Результаты сравнивали с «Таблицей нормативов зон задержки роста бактерий при определении антибиотикочувствительности дискодиффузионным методом (из Приложения к набору дисков НИИ эпидемиологии и микробиологии имени Пастера)».

2.1.1.2 Используемые в работе питательные среды и реактивы

- Мясо–пептонный агар (МПА)
- Мясо–пептонный бульон (МПБ)
- Среда Эндо
- Агар питательный для культивирования микроорганизмов (ГРМ–агар)
- Трёхсахарный агар
- Агар Андреева–Гриднева–Гивенталя–Ведьминой (АГВ)

2.1.1.3 Антибиотики

Диски с антибиотиками. Для определения чувствительности микроорганизмов к антибактериальным препаратам были использованы следующие антибиотики из «Набора для определения чувствительности к антибактериальным препаратам бактерий семейства псевдомонад» производства Отдела новых технологий НИИ эпидемиологии и микробиологии имени Пастера. В набор входили следующие АБП:

- Бензилпенициллин;
- Стрептомицин;
- Амоксициллин;
- Гентамицин;
- Меропенем;
- Энрофлоксацин;
- Ломефлоксацин;
- Левомецетин;
- Цефексим;
- Цефазолин;
- Цефалексин;
- Линкомицин;
- триметоприм/сульфаметоксазол (ко-тримоксазол);
- тикарциллин (тиментин).

2.2. Полученные результаты

2.2.1 Биология и особенности цикла воспроизводства колюшки трёхиглой

Нами была изучена биология и особенности цикла воспроизводства колюшки трёхиглой побережья Белого моря.

Колюшка трёхиглая (лат. *Gasterosteus aculeatus*) — вид пресноводных лучепёрых рыб из отряда колюшкообразных. Название получил из-за трёх шипов, расположенных перед спинным плавником. Обитает у побережий северных морей и прилежащих пресноводных водоёмов. Ареал обитания широкий, 1 вид распространён вдоль берегов Европы, востока России, запада и востока Северной Америки, доходит до Японии.

При комплексном экологическом обследовании важно также проводить мониторинговые исследования состояния наиболее важных звеньев трофической цепи экосистемы Белого моря, характеризующих её общее благополучие. Трёхиглая колюшка является признанной биомоделью в этом отношении, состояние популяции колюшки находится в сфере внимания биоэкологов.

Колюшка – очень удобный объект для изучения. Популяция её в прибрежной зоне Белого моря довольно многочисленна, отбор проб может быть произведён без особых затруднений, гистологическое, микробиологическое и биохимическое исследование проводятся с учетом имеющихся у специалистов возможностей. Колюшка, несмотря на свои небольшие размеры, является ценным промысловым видом, перспективным акваресурсом. Изученный жизненный цикл колюшки – предсказуемый и стабильный. В мальковом возрасте у колюшки наблюдается смена питания с бентосного корма на планктонный, что удобно для определения особенностей трофической цепи.

В конце мая – начале июня взрослые особи колюшки нерестятся на мелководье. Молодь появляется в течение июля и до конца августа. В конце августа–начале сентября подросшие особи уплывают в открытое море. Колюшки становятся половозрелыми в возрасте от 1 года, а живут до 4 лет. Таким образом,

мальки успевают подрасти и придти на нерест в следующем году, и так все 4 года их жизни. В теплые времена года численность колюшки больше, чем в холодные, численность по последним данным сравнима с наблюдавшейся в 1930 годы (около млрд особей). Большая часть обитает в Кандалакшском заливе, с самым плотным расположением в губе Чупа–200 особей на км². Также наблюдается отклонение в соотношении полов на нерестилищах (в среднем 62% самок и 38% самцов, у молоди соотношение полов 1:1).

Изучена роль колюшки в трофических цепях. Молодь колюшки питается планктонными рачками, личинками ортокладин, олигохетами. У взрослых особей большую долю в рационе составляет икра колюшки. Сама колюшка играет ключевую роль в питании рогатки, керчака, наваги, трески (во время прихода на нерест).

Обоснование выбора колюшки трёхиглой как индикатора состояния экосистемы было разработано сотрудниками кафедры гидробиологии и ихтиологии СПбГУ (кандидат биологических наук Лайус Дмитрий Львович, кандидат биологических наук Иванов Михаил Валерьевич, Иванова Татьяна Сослановна и др.).

Масштабные изменения численности, вызванные климатическими изменениями, в максимуме которых трёхиглая колюшка становится самой многочисленной рыбой Белого моря, а в минимуме—почти незаметным компонентом экосистемы, делают этот вид особенно интересным с точки зрения изучения изменений структуры и функций экосистемы в ответ на изменение внешних условий. Более того, колюшка – один из видов «осиной талии» экосистемы, играющей в ней ключевую роль. В частности, важно понимать, что вызывает изменения в численности колюшки и как это меняет другие компоненты экосистемы Белого моря. Увеличение численности колюшки может быть вызвано изменениями как биотических, так и абиотических факторов. Биотические ресурсы включают увеличение доступности пищевых ресурсов, снижение давления хищников, конкурирующих видов или паразитов. Хотя отмеченная связь численности колюшки с изменениями климата является, скорее всего, причинно—

следственной, она не обязательно является прямой, а может быть косвенной – например, вызванной ростом численности каких–либо кормовых объектов.

При этом наиболее важные события, определяющие численность и жизнеспособность будущих поколений колюшки, происходят, очевидно, в период ее жизни в прибрежье, который делится на два этапа. Первый – это первые шесть – семь недель жизни, его успешность определяется численностью покидающей прибрежье молоди, достаточно жизнеспособной, чтобы успешно пережить зиму. Второй – нерестовый период, который длится четыре – пять недель и успешность которого также оценивается числом и качеством произведенной молоди, но, кроме того, также и числом взрослых особей, которые способны вернуться в прибрежье через год на свой следующий нерест.

Несмотря на концептуальную простоту, практическая оценка перечисленных выше характеристик является сложной и может быть реализована только в рамках комплексных исследований, которые касаются разных аспектов биологии объекта. Этот подход мы пытаемся реализовать в проекте по трехиглой колюшке, результаты которого описаны выше. Некоторые уже полученные результаты демонстрируют эффективность комплексного подхода, т. е. одновременного использования разных подходов.

Например, данные по питанию колюшки и составу биоты разных нерестовых местообитаний оказались очень полезными для интерпретации временных и пространственных паттернов заражения паразитами. Параллельное изучение численности колюшки, ее плодовитости и питания позволило получить оценку гибели икры от каннибализма – она оказалась неожиданно высокой – 86 %, что может говорить о высокой интенсивности отбора на нерестилищах. Результаты изучения липидов свидетельствуют о том, что молодь из более связанных с морем (и, соответственно, более подверженных влиянию хищников) местообитаний с высокой плотностью zostеры, по–видимому, более жизнеспособна, чем рыбы из более закрытых акваторий, где смертность от хищников, очевидно, ниже. Это показывает, что колюшка может реализовывать разные репродуктивные стратегии. Одна из них связана с высокими рисками на самых ранних стадиях развития, но с

более высокой жизнеспособностью на более поздних. Другая – со снижением рисков на ранних стадиях, проходящих в защищенных от хищников местообитаниях, но с их повышением на более поздних стадиях из-за пониженной жизнеспособности.

С изменением численности колюшки в Белом море меняется и ее роль в переносе вещества и энергии от низших к более высоким трофическим уровням. До 1960-х годов численность вида находилась на высоком уровне, и колюшка формировала значительную часть кормовой базы трески и керчака. С 1960-х годов колюшка практически перестала встречаться в желудках хищных рыб. Сейчас численность трехиглой колюшки достигла прежних максимальных значений, и она вновь стала значимым объектом питания этих видов. И если треска способна легко переключаться на другие объекты, то керчак при отсутствии колюшки заметно снижает интенсивность питания.

Роль трехиглой колюшки в экосистеме зависит не только от ее численности, но и от особенностей ее распределения на нерестилищах. Наши данные по количественному лову взрослых рыб и экспериментам с молодью показывают, что для колюшки наиболее предпочтительным местообитанием в сезон нереста являются заросли zostеры. По-видимому, доступность этого биотопа будет определять как степень освоения разных нерестилищ, так и качественный состав производителей.

Очевидно, что с удлинением рядов данных, накоплением и увеличением разнообразия материалов возможности для интерпретации полученных результатов будут только возрастать. Поскольку в Белом море пресс рыболовства, которое в большинстве случаев является важнейшим фактором, изменяющим морские экосистемы, невысок, разрабатываемая система имеет все шансы стать хорошей моделью для изучения механизмов естественных изменений в морских экосистемах.

Нормальная микрофлора тела колюшки – типична для рыб и других водных организмов Белого моря и может считаться одним из индикаторов их экологического благополучия.

Результаты визуального осмотра и патологоанатомического исследования выловленной колюшки показали следующее:

Внешний вид колюшек соответствовал видовым показателям. Размеры отдельных особей, включая мальков, составляли от 4 см до 9 см. Вес отдельных особей составлял от 0,2 до 4 г.

Окраска тела колюшек была серо-зелёного цвета, чешуя отсутствовала, что характерно для данного вида. По бокам имелись костные пластины, на спинке – по три острых шипа. Глаза рыбок светло-желтого и зеленовато-серебристого цвета. Ярко окрашенных самцов среди выловленных экземпляров не было, так как период нереста и выращивания мальков был уже закончен. Уродств, видимых визуально мутаций, опухолей и ран на теле рыб не было обнаружено.

При патологоанатомическом исследовании рыб кровоизлияний, опухолей, некрозов, травм, видимых невооруженным глазом паразитов и иных отклонений от нормального состояния внутренних органов не выявили.

2.2.2 Бактериологический анализ групповых проб колюшки

Нами был проведён бактериологический анализ групповых проб колюшки, выделены и идентифицированы типичные представители нормальной психрофильной микрофлоры организма колюшки.

В результате проведенных нами бактериологических исследований и идентификации в системе MALDI-TOF было выделено 75 чистых культур бактерий – представителей микробиома организма колюшек, в том числе: *Acinetobacter guillouiae*, *Acinetobacter johnsonii*, *Bacillus atrophaeus*, *Bacillus cereus*, *Leclercia adecarboxylata*, *Lysinibacillus boronitolerans*, *Lysinibacillus fusiformis*, *Micrococcus luteus*, *Vibrio anguillarum*.

Из них для дальнейших исследований было отобрано 7 представителей семейства псевдомонад и *Shewanella putrefaciens*

2.2.3 Изучение морфологических, культуральных, биохимических свойств психрофильных микроорганизмов

Были изучены морфологические, культуральные, биохимические свойства идентифицированных психрофильных псевдомонад и определена их чувствительность к антибактериальным препаратам для выявления или исключения возможных атипичных свойств, связанных с загрязнением окружающей среды. Результаты представлены в таблицах ниже:

На МПА:

Таблица 2 (а). Характеристика культур на МПА

Культуры	Характеристика колоний бактерий			
	Размер	Форма колонии	Профиль (рельеф)	Поверхность
<i>Ps. aeruginosa</i>	1–2 мм	круглая	куполообразный	S
<i>Ps. fluorescens</i>	2–4 мм	круглая	кратерообразный с валиком по окружности	R, морщинистая
<i>Ps. sinxantha</i>	1–2 мм	круглая	куполообразный	S
<i>Ps. rhodesiae</i>	2–3 мм	звёздчатая	плоский	R, матовая сухая
<i>Ps. putida</i>	3–4 мм	круглая	кратерообразный с валиком по окружности	R
<i>Ps. extremorientalis</i>	1–3 мм	круглая	куполообразный	S

Таблица 2 (б). Характеристика культур на МПА

Культуры	Характеристика колоний бактерий			
	Цвет	Структура	Контур края	Консистенция
<i>Ps. aeruginosa</i>	мутно-зелёный	гиалиновая	ровный	пастообразная
<i>Ps. fluorescens</i>	кремовый	гиалиновая	волнистый	пастообразная
<i>Ps. sinxantha</i>	кремовый	гиалиновая	ровный	Очень слизистая
<i>Ps. rhodesiae</i>	кремовая	мелкелкозернистая	фестончатый	плотная
<i>Ps. putida</i>	кремовый	между гиалиновой и мелкозернистой	ровный	пастообразная
<i>Ps. extremorientalis</i>	кремовый	гиалиновая	ровный	слизистая

На Эндо:

Таблица 3 (а). Характеристика культур на Эндо

Культуры	Характеристика колоний бактерий			
	Размер (мм)	Форма колонии	Профиль (рельеф)	Поверхность
<i>Ps. aeruginosa</i>	3–4 мм	овальная	плосковыпуклый	R

<i>Ps. fluorescens</i>	1–3 мм	круглая	выпуклый	S,
<i>Ps. sinxantis</i>	1–2 мм	неправильно округлая	плосковыпуклый	S
<i>Ps. rhodesiae</i>	1–2 мм	круглая	плосковыпуклая	S, матовая
<i>Ps. putida</i>	1–3 мм	круглая	куполообразный	S, блестящая
<i>Ps. extremorientalis</i>	1–2 мм	Неправильно круглая	плосковыпуклый	S

Таблица 3 (а). Характеристика культур на Эндо

Культуры	Характеристика колоний бактерий			
	Цвет	Структура	Контур края	Консистенция
<i>Ps. aeruginosa</i>	розовый	мелкозернистая	бахромчатый	пастообразная
<i>Ps. fluorescens</i>	розовый мутный	гиалиновая	ровный	пастообразная
<i>Ps. sinxantha</i>	розовый	гиалиновая гомогенная	ровный	слизистая
<i>Ps. rhodesiae</i>	кремово– розовый	между гиалиновой и мелкозернистой	волнообразный	пастообразная
<i>Ps. putida</i>	розовый	гиалиновая	ровный	пастообразная
<i>Ps. extremo- orientalis</i>	розовый	Гиалиновая гомогенная	ровный	слизистая

На трёхсахарном агаре:

У всех культур бактерий наблюдается одинаковая картина: среда не почернела, но стала тёмно малиновой, то есть H_2S при росте культур не образуется, но расщепляется мочевины. Что говорит о протеолитической активности культур.

По итогу отклонения от стандартов, явных мутаций выявлено не было.

2.2.4 Результаты определения чувствительности псевдомонад и шеванеллы к АБП (зоны задержки роста)

Культуры Антибиотики	Ps. aeruginosa	Ps. fluorescens	Ps. putida	Ps. rhodesiae	Ps. ex	Ps. synxantha	Shewanella putrefaciens
бензилпенициллин	нет роста	нет роста	нет роста	25 мм	24 мм	нет роста	нет роста
стрептомицин	20 мм	37 мм	30 мм	23 мм	нет роста	20 мм	25 мм
амоксциллин	нет роста	нет роста	8 мм	26 мм	нет роста	нет роста	нет роста
гентамицин	14 мм	35 мм	36 мм	30 мм	31 мм	35 мм	22 мм
меропенем	18 мм	30 мм	13 мм	33 мм	нет роста	15 мм	23 мм
энрофлоксацин	21 мм	31 мм	29 мм	45 мм	32 мм	34 мм	13 мм
ломефлоксацин	23 мм	31 мм	30 мм	35 мм	нет роста	20 мм	15 мм
левомицетин	нет роста	19 мм	17 мм	22 мм	нет роста	11 мм	20 мм
цефиксим	нет роста	28 мм	нет роста	24 мм	нет роста	нет роста	30 мм
цефазолин	нет роста	11 мм	нет роста	19 мм	нет роста	нет роста	нет роста
цефалексин	нет роста	16 мм	нет роста	39 мм	нет роста	нет роста	нет роста
линкомицин	нет роста	нет роста	нет роста	8 мм	нет роста	нет роста	нет роста
триметоприм	нет роста	нет роста	нет роста	19 мм	нет роста	нет роста	нет роста
тикарциллин	15 мм	29 мм	нет роста	26 мм	нет роста	нет роста	нет роста

Из данных таблицы видно, что большинство исследованных псевдомонад ($\approx 63\%$) оказались чувствительны к действию многих используемых антибиотиков,

что в принципе характерно для диких штаммов. Так, *Ps. rhodesiae* показала задержку роста на всех средах, где были разные виды АБП. Наибольшей нечувствительностью к АБП обладает *Ps. extremorientalis*. Она образует зоны задержки роста только на средах с бензилпенициллином, гентамицином и энрофлоксацином. Таким образом, в ходе работы был выполнен анализ устойчивости бактерий рода *Pseudomonas* к действию антибиотиков при помощи диско–диффузионного метода.

2.3 Обсуждение результатов и практические предложения

Несмотря на высокую антропогенную нагрузку, Белое море ещё сохранило относительную чистоту вод и биоразнообразие видов. В результате нашего исследования установлено, что такая индикаторная система, как популяция колюшки трёхиглой, не находится в состоянии деградации, хотя и испытывает значительные колебания численности в течение ряда лет. Представители нормальной психрофильной микрофлоры тела колюшки не отклоняются по биологическим свойствам от стандартных штаммов, свойства которых описаны в определителях, что означает отсутствие значимых для диагностики атипичных вариантов бактерий и мутантов. Чувствительность изученных микроорганизмов к антибактериальным препаратам также не снижена по сравнению с нормативами, описанными для данных видов. Это означает, что негативного воздействия на экосистему антибактериальных препаратов и других бытовых химикатов, потенциально попадающих со сточными водами в Белое море в настоящий момент не выявлено.

2.3.1 Практические предложения

Чтобы устранить ошибки прошлого, не допустить гибели экосистемы всего Белого моря из–за нарушений экологического равновесия, необходимо принять меры по ограничению антропогенной нагрузки и недопущению деградации

трофических цепей Белого моря. По нашему мнению, комплекс мер должен включать в себя:

- тщательный экологический мониторинг ситуации
- экологические экспертизы запланированных предприятий
- развитие охраняемых природных зон
- реконструкцию очистных сооружений
- усиление контроля за качеством сточных вод
- ограничение деятельности промышленных предприятий
- обустройство охраняемых зон прилегающих рек и озёр
- ликвидацию свалок
- ликвидацию угольных и древесных завалов со дна

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Нами изучена биология и особенности цикла воспроизводства колюшки трёхиглой как звена в трофической цепи побережья Белого моря.

Колюшка трёхиглая является признанной биоэкологической моделью, используемой для определения благополучия морской водной биосистемы Белого моря, и находятся в сфере внимания биоэкологов. Колюшка – очень удобный объект для изучения. Популяция её в прибрежной зоне Белого моря относительно многочисленна, отбор групповых проб может быть произведён без особых затруднений, гистологическое, микробиологическое и биохимическое исследование проводятся с учетом имеющихся у специалистов возможностей и современной аппаратуры (в том числе метода MALDI). Колюшка, несмотря на свои небольшие размеры, является ценным промысловым видом, перспективным акваресурсом. Изученный жизненный цикл колюшки – предсказуемый и стабильный. В мальковом возрасте у колюшки наблюдается смена питания с бентосного корма на планктонный, что удобно для определения особенностей трофической цепи. Нормальная микрофлора тела колюшки – типична для рыб и других водных организмов Белого моря и может считаться одним из индикаторов их экологического благополучия в микробиологическом отношении.

2. Нами проведён бактериологический анализ групповых проб колюшки. В результате бактериологического исследования выделены и идентифицированы типичные представители нормальной психрофильной микрофлоры организма колюшки, которые одновременно являются представителями резидентной микрофлоры морской воды Белого моря. Это сильные аммонификаторы и индикаторы процессов самоочищения воды – *Pseudomonas fluorescens*, *Pseudomonas putida*, *Pseudomonas sinxantis*, *Pseudomonas extremotolerans*, *Pseudomonas rhodaziae*. Также выделены *Pseudomonas aeruginosa* и *Shewanella putrefaciens*, являющиеся потенциальными возбудителями гнойно–септических инфекций у людей и морских млекопитающих

3. Нами изучены морфологические, культуральные, биохимические свойства выделенных психрофильных микроорганизмов и их чувствительность к антибактериальным препаратам для выявления или исключения возможных атипичных свойств, связанных с загрязнением окружающей среды. В процессе проведенных исследований были изучены и освоены методики микроскопического исследования, получения чистых культур психрофильных микроорганизмов, определения биохимического профиля бактерий, идентификации методом MALDI.

СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМЫХ СОКРАЩЕНИЙ

- АБП – антибактериальный препарат
- АГВ – агар Андреева–Гриднева–Гивенталя–Ведьминой
- ГРМ – агар питательный для культивирования микроорганизмов
- ГРМ–агар питательный для культивирования микроорганизмов
- ДДМ – диско-диффузионный метод
- ЖКТ – желудочно-кишечный тракт
- МПА – мясо-пептонный агар
- МПБ – мясо-пептонный бульон
- ПНЖК – полиненасыщенные жирные кислоты
- рРНК – рибосомная рибонуклеиновая кислота
- ФА – флуктуирующая асимметрия
- MALDI-TOF (Matrix Assisted Laser Desorption/Ionization) – матрично–
активированная лазерная десорбция/ионизация

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абдель–Малек С. А. Питание взрослой трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus* L.) в Кандалакшском заливе Белого моря // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. 1963. № 3. С. 31–36.
2. Атлас пресноводных рыб России. В 2 т. Т. 2 / под ред. Ю. С. Решетникова. М.: Наука, 2003.
3. Бахвалова А. Е., Иванов М. В., Иванова Т. С., Лайус Д. Л. Роль трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus* L.) в питании рыб Белого моря в течение летне–осеннего сезона // Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря / ЗИН РАН. СПб., 2017. С. 20–23.
4. Бахвалова А. Е., Иванова Т. С., Иванов М. В., Демчук А. С., Лайус Д. Л. Пространственная гетерогенность питания массовых рыб побережья Кандалакшского залива Белого моря // Тр. VII Междунар. науч.–практ. конф. “Морские исследования и образование (MARESEDU–2018)”. Т. III (IV): [сборник]. Тверь: ООО “ПолиПРЕСС”, 2019. С. 243–245.
5. Бергер В.Я., Продукционный потенциал Белого моря. Исследования фауны морей. Т. 60 (68). – СПб: ЗИН РАН, 2007. 292 с.
6. Васильев, Д.А. Выделение бактериофагов бактерий *Pseudomonas putida* и их селекция в целях создания биопрепарата для диагностики псевдомоноза рыб / Д.А. Васильев, Д.А. Викторов, И.И. Богданов // Естественные и технические науки. – 2011. – №2(52). – С. 79–82.
7. Введенская Т. Л., Бугаев В. Ф. Некоторые черты биологии трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (L.) оз. Саранного на о. Беринга (Командорские острова) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: тез. докл. XII междунар. науч. конф., Петропавловск–Камчатский, 14–15 декабря 2011 г. / отв. ред. А. М. Токранов. Петропавловск–Камчатский: Камчатпресс, 2011. С. 207–210.
8. Головин П. В., Иванов М. В., Иванова Т. С., Лайус Д. Л. Селективная смертность беломорской трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. в результате

поедания хищными рыбами // Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря / ЗИН РАН. СПб., 2017а. С. 43–46.

9. Головин П. В., Иванова Т. С., Иванов М. В., Лайус Д. Л. Интенсивность питания икрой своего вида у трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus* L.) Кандалакшского залива Белого моря // 2-я Студен. науч. сессия УНБ “Беломорская”: сб. тезисов. 2018. С. 53–54.

10. Головин П. В., Иванова Т. С., Иванов М. В., Рыбкина Е. В., Лайус Д. Л. Изменчивость популяционных характеристик трехиглой колюшки в течение нерестового периода // Материалы Юбилейной отчетной научной сессии, посвящ. 185-летию Зоол. ин-та РАН / ЗИН РАН. СПб., 2017б. С. 53–56.

11. Демчук А. С., Иванов М. В., Иванова Т. С., Полякова Н. В., Головин П. В., Лайус Д. Л. Питание беломорской трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) на нерестилищах // Тр. Карел. науч. Центра РАН. 2018. № 4. С. 42–58.

12. Демчук А. С., Полякова Н. В., Иванов М. В., Иванова Т. С., Лайус Д. Л. Питание молоди трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. в течение приливно–отливного цикла // Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря / ЗИН РАН. СПб., 2017. С. 70–73.

13. Денисов В.В. Экология: учеб пособие для бакалавров технических вузов. – Ростов н/Д: Феникс, 2013. – 414с. с ил.

14. Доргам А. С., Головин П. В., Иванова Т. С., Иванов М. В., Лайус Д. Л. Гетерогенность морфологических признаков трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. на разных этапах нереста // Тр. Карел. науч. Центра РАН. 2018. № 4. С. 59–73.

15. Ершов П. Н. Изменения характера питания прибрежной трески *Gadus morhua maris albi* в Кандалакшском заливе Белого моря в условиях возросшей численности трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* // Вопр. ихтиологии. 2010. Т. 50, № 1. С. 88–92.

16. Ершов П. Н. О плодовитости трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 Кандалакшского залива Белого моря / Вестн. СПбГУ. 2011. Сер. 3, вып. 4. С. 19–24.
17. Зенкевич, Лев Александрович. Биология морей СССР / АН СССР, Ин-т океанол. – М.: изд-во АН СССР, 1963. – 738, [1] с.: ил., карт. – Библиогр.: С. 652–685.
18. Зюганов В. В. Семейство колюшковых (Gasterosteidae) мировой фауны // Фауна СССР. Рыбы. Т. 5, вып. 1. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1991. 261 с.
19. Иванова Т. С., Лайус Д. Л., Иванов М. В. Количественные данные по сообществам рыб прибрежной зоны Кандалакшского и Онежского заливов Белого моря // XII Науч. сессия морской биол. станции Санкт-Петербург. гос. ун-та: тез. докл. СПб., 2011. С. 23–26.
20. Иванова Т. С., Полякова Н. В., Корбулин В. В., Лайус Д. Л. Популяционная изменчивость трехиглой колюшки Керетьского архипелага Кандалакшского залива Белого моря // Экологические исследования беломорских организмов / ЗИН РАН. СПб., 2007. С. 51–52.
21. Клюев, Н.А. Современные методы масс-спектрометрического анализа органических соединений / Н. А. Клюев, Е. С. Бродский // Рос. хим. ж-л. – 2002. – Т. XLVI, № 4. – С. 57–63.
22. Коротяев А. И., Бабичев С. А. Медицинская микробиология, иммунология и вирусология: Учебник для медицинских вузов: Род *Pseudomonas*. — 4-е. — СПб.: СпецЛит, 2008. — С. 431. — 767 с
23. Крыжановский С. Г. О важности жировых включений в яйцах рыб // Зоол. журн. 1960. Т. 39. С. 111–123.
24. Кузьмина В. В., Золотарева Г. В., Шептицкий В. А., Филипенко С. И. Роль объектов питания и микробиоты в процессах пищеварения рыб из разных экосистем. – Тирасполь: Изд-во Приднестр. ун-та, 2016. – 196 с. 82–83
25. Лайус Д. Л., Иванова Т. С., Шатских Е. В., Иванов М. В. “Волны жизни” беломорской колюшки // Природа. 2013. № 4. С. 43–52.

26. Лайус Д. Л., Шатских Е. В., Иванова Т. С., Иванов М. В. “Волны жизни” трехиглой колюшки в Белом море // Материалы XIII Науч. семинара. Чтения памяти К. М. Дерюгина / СПб. гос. ун-т, биол.-почв. факультет, кафедра ихтиологии и гидробиологии Санкт-Петербург. гос. ун-та. СПб., 2011. С. 64–98.

27. Лайус Д.Л. Проект «Колюшка Белого моря»: итоги десяти лет исследований // I Студенческая Научная сессия УНБ "Беломорская" СПбГУ. 2017. С.10-11.

28. Лебедев, А.Т. Масс-спектрометрия в органической химии. – М.: Бинوم. Лаборатория знаний, 2003. – 494 с.

29. Миронова Л. В., Афанасьев М. В., Остяк А.С., Басов Е. А., Куликалова Е.С., Хунхеева Ж.Ю. и др. MALDI-TO F масс-спектрометрический анализ в экспресс-идентификации микроорганизмов рода *Vibrio*. В кн.: Материалы XI Межгосударственной научно-практической конференции «Современные технологии в совершенствовании мер предупреждения и ответных действий на ЧС в области общественного здравоохранения санитарно-эпидемиологического характера». Саратов; 2012: 160–2.

30. Мурзина С. А., Нефедова З. А., Пеккоева С. А., Лайус Д. Л., Иванова Т. С., Немова Н. Н. Вариация некоторых показателей липидного метаболизма у молоди колюшки (*Gasterosteus aculeatus* L.) из разных биотопов Кандалакшского залива Белого моря // Уч. зап. Петрозавод. гос. ун-та. 2017. Т. 8, № 169. С. 21–27.

31. Мурзина С. А., Нефедова З. А., Пеккоева С. Н., Воронин В. П., Лайус Д. Л., Иванова Т. С., Немова Н. Н. Липидный и жирно-кислотный статус печени и гонад трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (сем. Колюшковые, *Gastrosteidae*) с разных нерестилищ в Белом море // Изв. РАН. Сер. биол. 2018. № 6. С. 593–602

32. Мурзина С. А., Нефедова З. А., Пеккоева С. Н., Лайус Д. Л., Немова Н. Н. Жирные кислоты колюшки трехиглой (*Gasterosteus aculeatus*) Белого моря // Прикладная биохимия и микробиология. 2019. Т. 55, № 1. С. 93–97.

33. Одум Ю. Экология: 2-х т. Т.1. Пер. с англ. – М.: Мир, 1986. – 328с., с ил.

34. Одум Ю. Экология: 2-х т. Т.2. Пер. с англ. – М.: Мир, 1986. – 376с., с ил.
35. Определение чувствительности микроорганизмов к антибактериальным препаратам: Методические указания. М.: Федеральный центр госсанэпиднадзора Минздрава России. 2004. 91 с.
36. Пичугин М. Ю., Сидоров Л. К., Гриценко О. Ф. Биологические и морфологические особенности трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* Курильских островов // Вопросы ихтиологии. 2003. Т. 43, № 2. С. 169–177.
37. Пономарев С. А., Бурковский И. В., Столяров А. П., Новиков Г. Г. Особенности питания трех- и девятииглой колюшек с учетом их микробиотопического распределения в эстуарии (Кандалакшский залив, Белое море) // Успехи соврем. биологии. 2003. Т. 123, № 6. С. 609–617.
38. Смирнова Л. И. Санитарно-микробиологический контроль объектов внешней среды / Смирнова Л. И., Сухинин А.А., Приходько Е. И. Белкина И. В., Макавчик С.А./ СПб, Издательство ФГБОУ ВО СПбГАВМ, 2016– С.38.
39. Степанова Э. Д., Юнусова Р. Ю., Меджидов М. М., Горелова В. Г. Модификации питательных сред для выделения и идентификации клинически значимых условно патогенных микроорганизмов. Журнал микробиологии, эпидеиологии и иммунобиологии. 2012; 2: 117–9.
40. Фауна СССР. Рыбы. Том V, вып. 1. Семейство Колюшковых (*Gasterosteidae*) мировой фауны. В.В.Зюганов 1991 г.
41. Чернова Н.М., Былова А.М. Общая экология: учебник для студентов педагогических вузов. – М.: Дрофа, 2004. – 416с.
42. Bakhvalova A. E., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Demchuk A. S., Movchan E. A., Lajus D. L. Long-term changes in the role of threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* in the White Sea: predatory fish consumption reflects fluctuating stickleback abundance during the last century // Evolut. Ecol. Res. 2016. Vol. 17, N 3. P. 317–334.

43. Bolnick D. I., Snowberg L. K., Patenia C., Stutz W. E., Ingram T., Lau O. L. Phenotype dependent native habitat preference facilitates divergence between parapatric lake and stream stickleback // *Evolution*. 2009. Vol. 63. P. 2004–2016.
44. Chaurand, P. Peptide and protein identification by matrix–assisted laser desorption ionization (MALDI) and MALDI–post–source decay time–of–flight mass spectrometry / P. Chaurand, F. Luetzenkirchen, B. Spengler // *J Am Soc. Mass Spectrom.* – 1999. – № 10(2). – P. 91–103.
45. Demchuk A., Ivanov M., Ivanova T., Polyakova N., Mas–Marti E., Lajus D. Feeding patterns in seagrass beds of three–spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* juveniles at different growth stages // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 2015. 9 p.
46. Golovin P. V., Bakhvalova A. E., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Smirnova K. A., Lajus D. L. Sex–biased mortality of marine threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. during their spawning period in the White Sea // *Evolut. Ecol. Res.* 2019. Vol. 20. P. 279–295
47. Hillenkamp F., Berkenkamp S., Leisner A. How Cool is MALDI? An Introduction to High Pressure MALDI Sources // Ext. Abstr. 50th Proceedings of the ASMS Conference on Mass Spectrometry & Allied Topics. Orlando, Florida, USA, June 2–6, 2002, A020361.
48. Ivanova T. S., Ivanov M. V., Bakhvalova A. E., Polyakova N. V., Golovin P. V., Kucheryavyy A. V., Yurtseva A. O., Smirnova K. A., Laju D. L. Homing ability and site fidelity of marine threespine stickleback on spawning grounds // *Evolut. Ecol. Res.* 2019. Vol. 20. P. 297–315.
49. Ivanova T. S., Ivanov M. V., Golovin P. V., Polyakova N. V., Lajus D. L. The White Sea threespine stickleback population: spawning habitats, mortality, and abundance // *Evolut. Ecol. Res.* 2016. Vol. 3. P. 301–315.
50. Karas, M. Influence of the Wavelength in High–Irradiance Ultraviolet Laser Desorption Mass Spectrometry of Organic Molecules / M. Karas, D. Bachmann, F. Hillenkamp // *Anal. Chem.* — 1985. — № 57. — C. 2935.

51. Knochenmuss, R. A quantitative model of ultraviolet matrix–assisted laser desorption/ ionization / R. Knochenmuss // J. Mass Spectrom. — 2002. — № 37. — P. 867.
52. Letty J., Marchandea S., Aubineau J. Problems encountered by individuals in animal translocations: lessons from field studies // Ecoscience. 2007. Vol. 14. P. 420–431.
53. Mellmann A, Cloud J, Maier T, Keckevoet U, Ramminger I, Iwen P, Dunn J, Hall G, Wilson D, Lasala P, Kostrzewa M, Harmsen D. Evaluation of Matrix–Assisted Laser Desorption Ionization–Time–of–Flight Mass Spectrometry in Comparison to 16S rRNA Gene Sequencing for Species Identification of Nonfermenting Bacteria // J Clin Microbiol. — 2008. — № Jun;46(6). — C. 1946—1954.
54. Murzin a S. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Lajus D. L., Nemova N. N. Fatty Acids of the Three–Spined Stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) from the White Sea // Appl. Biochem. Microbiol. 2019a. Vol. 55, N 1. P. 73–77
55. Murzin a S. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Voronin V. P., Lajus D. L., Ivanova T. S., Nemova N. N. Li pid and Fatty Acid Status of the Liver and Gon ads of the Three–Spined Stickleback *Gasterosteus aculeatus* (Gastrosteidae) from Different Spawning Grounds in the White Sea // Biol. Bull. 2019b. Vol. 46, N 1. P. 82–91.
56. Murzin a S. A., Nefedova Z. A., Ruokolainen T. R., Vasil’eva O. B., Nemova N. N. Dyn amics of li pid content during early development of freshwater salmon *Salmo salar* L. // Rus. J. Dev. Biol. 2009. Vol. 40, N 3. P. 165–170.
57. Pekkoeva S. N., Nefedova Z. A., Ri patti P. O., Falk–Petersen S., Berge J., Lonne O., Nemova N. N. Ecological role of li pids and fatty acids in the early postembryonic development of the daubed shanny, *Leptoclinus maculatus* (Fries, 1838) from Kongsfjorden, West Spitsbergen in winter // Rus. J. Ecol. 2017. Vol. 48, N 3. P. 240–244.
58. Romano J., Kolter R. “*Pseudomonas–Saccharomyces* Interactions: Influence of Fungal Metabolism on Bacterial Physiology and Survival”. Journal of Bacteriology. February 2005. Volume 187. p.940–948. <http://jb.asm.org/cgi/content/full/187/3/940>

59. Rybkin a E. V., Demchuk A. S., Ivanova T. S., Lajus D. L., Galaktionov K. V. Parasite infestation of marine threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) during early ontogenesis // *Evol. Ecol. Res.* 2016. Vol. 17. P. 335–354.

60. Ward A. J. W., James R., Wilson A. D. M., Webster M. M. Site fidelity and localized homing behaviour in threespined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) // *Behaviour.* 2013. Vol. 150. P. 1689–1708.

61. Yershov P. N., Sukhotin A. A. Age and growth of marine three–spined stickleback in the White Sea 50 years after a population collapse // *Polar Biol.* 2015. Vol. 38. P. 1813–1823

62. Yurtseva A., Noreikiene K., Lajus D., Li Z., Alapassi T., Ivanova T., Ivanov M., Golovin P., Vesala S., Merila J. Aging three–spined sticklebacks *Gasterosteus aculeatus*: comparison of estimates from three structures // *J. Fish Biol.* 2019. Vol. 95, N 3. P. 802–811.

63. Ziuganov V. V. Genetics of osteal plate polymorphism and microevolution of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) // *Theoretical and Applied Genetics* (1983), vol. 65, issue 3, p. 239–246

Интернет-ресурсы:

64. BacDive Database / *Pseudomonas rhodesiae*. URL: <https://bacdive.dsmz.de/index.php?search=13072&submit=Search> Дата обращения: 10.11.2020 [загл. с экрана].

65. BacDive Database / *Pseudomonas synxantha*. URL: <https://bacdive.dsmz.de/index.php?search=13065&submit=Search> Дата обращения: 10.11.2020 [загл. с экрана].

66. Greenologia. О качестве жизни. / Белое море и его экологические проблемы, как результат влияния антропогенного воздействия. URL: <https://greenologia.ru/eko-problemy/gidrosfera/beloe-more.html> Дата обращения: 11.10.2020 [загл. с экрана].

67. Waybackmachine. URL: <https://web.archive.org/web/20140215165936> Дата обращения 10.11.2020 [загл. с экрана].

68. Академик. Колюшковые. URL:
<https://dic.academic.ru/dic.nsf/ruwiki/976027> Дата обращения: 16.09.2020 [загл. с экрана].
69. Каталог рыб. Трёхиглая колюшка. URL:
<http://www.belniirh.by/index.php/ru/katalog-ryb#28> Дата обращения: 12.10.2020 [загл. с экрана].
70. Онлайн библиотека Aquadomik.ru / Трёхиглая колюшка. URL:
<http://aquadomik.ru/gasterosteus-oculeatus/>. Дата обращения: 25.03.2021 [загл. с экрана].
71. Экология – учебные материалы. URL: <https://ecology-education.ru/> Дата обращения 06.05.2021 [загл. с экрана].
72. Энциклопедии, словари, справочники / Рыбы России. URL:
<http://www.cnshb.ru/AKDiL/0023/base/k0750001.shtm> Дата обращения 01.05.2021 [загл. с экрана].

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1. Иллюстративный материал к Параграфу 2.2.2 Бактериологический анализ групповых проб колюшки

Bruker Daltonik MALDI Biotyper Classification Results

Project Info:

Project Name: **kish-lab cells 14.06.2016**
 Project Description:
 Project Owner: administrator@14D-CKDL-S2
 Project Creation Date/Time: 2016-06-14T08:45:34.005
 Project Analyte Count: 8
 Project Type: Development
 Validation: not present
 Validation Position:

Result Overview

Analyte Name	Analyte ID	Organism (best match)	Score Value	Organism (second best match)	Score Value
B1 (+++)(A)	b1	Pseudomonas aeruginosa	2.355	Pseudomonas aeruginosa	2.275
B2 (++)(A)	b2	Staphylococcus aureus	2.185	Staphylococcus aureus	2.172
B3 (++)(B)	b3	Shewanella putrefaciens	2.184	Shewanella putrefaciens	2.173
B4 (++)(A)	b4	Staphylococcus aureus	2.179	Staphylococcus aureus	2.135
B5 (++)(B)	b5	Shewanella putrefaciens	2.218	Shewanella putrefaciens	2.184
B6 (++)(C)	b6	Shewanella putrefaciens	2.248	Shewanella putrefaciens	2.19
B7 (++)(A)	b7	Vibrio fluvialis	2.181	Vibrio fluvialis	2.179
B8 (+++)(A)	b8	Salmonella sp	2.462	Salmonella sp	2.424

Matching Hints

Matched Pattern	Comment
Aeromonas simiae DSM 16559T HAM	Species of this genus have very similar patterns: Therefore distinguishing their species is difficult.
Aeromonas veronii CECT 4257T DSM	Species of this genus have very similar patterns: Therefore distinguishing their species is difficult.
Bacillus hemicellulosilyticus DSM 16731T DSM	The quality of spectra (score) depends on the degree of sporulation: Use fresh material.
Burkholderia cenocepacia LMG 12614 HAM	is a member of Burkholderia cepacia complex
Salmonella sp (bongori) CIP 82_33T CIP	Salmonella can only be identified on genus level.
Salmonella sp (enterica st Anatum) 11 LAL	Salmonella can only be identified on genus level.
Salmonella sp (enterica st Dublin) Sa05_188 VAB	Salmonella can only be identified on genus level.
Salmonella sp (enterica st Enterica) DSM 17058T HAM	Salmonella can only be identified on genus level.
Salmonella sp (enterica st Gallinarum) FLR	Salmonella can only be identified on genus level.
Salmonella sp (enterica st Hadar) Sa05_506 VAB	Salmonella can only be identified on genus level.
Salmonella sp (enterica st Indica) CIP 102501T CIP	Salmonella can only be identified on genus level.
Salmonella sp (enterica st Stanley) 15 LAL	Salmonella can only be identified on genus level.
Salmonella sp (enteritidis) 25089078 (PX) MLD	Salmonella can only be identified on genus level.
Salmonella sp (typhimurium) 12 LAL	Salmonella can only be identified on genus level.

Meaning of Score Values

Range	Description	Symbols	Color
2.300 ... 3.000	highly probable species identification	(+++)	green
2.000 ... 2.299	secure genus identification, probable species identification	(++)	green
1.700 ... 1.999	probable genus identification	(+)	yellow
0.000 ... 1.699	not reliable identification	(-)	red

Meaning of Consistency Categories (A - C)

Category	Description
A	Species Consistency: The best match was classified as 'green' (see above). Further 'green' matches are of the same species as the first one. Further 'yellow' matches are at least of the same genus as the first one.
B	Genus Consistency: The best match was classified as 'green' or 'yellow' (see above). Further 'green' or 'yellow' matches have at least the same genus as the first one. The conditions of species consistency are not fulfilled.
C	No Consistency: Neither species nor genus consistency (Please check for synonyms of names or microbial mixture).

Analyte1

Analyte Name: B1
 Analyte Description:
 Analyte ID: b1
 Analyte Creation Date/Time: 2016-06-14T08:46:06.692
 Applied MSP Library(ies):
 Applied Taxonomy Tree: Bruker Taxonomy

Rank (Quality)	Matched Pattern	Score Value	NCBI Identifier
1 (+++)	Pseudomonas aeruginosa ATCC 27853 THL	2.355	287
2 (++)	Pseudomonas aeruginosa DSM 1117 DSM	2.275	287
3 (++)	Pseudomonas aeruginosa 8147_2 CHB	2.205	287
4 (++)	Pseudomonas aeruginosa DSM 50071T HAM	2.118	287
5 (++)	Pseudomonas aeruginosa DSM 50071T_QC DSM	2.111	287
6 (++)	Pseudomonas aeruginosa A07_08_Pudu FLR	2.027	287
7 (++)	Pseudomonas aeruginosa LMG 8029 LMG	2.004	287
8 (+)	Pseudomonas aeruginosa 19955_1 CHB	1.927	287
9 (+)	Pseudomonas aeruginosa DSM 1128 DSM	1.881	287
10 (+)	Pseudomonas jinjuensis LMG 21316T HAM	1.768	198616

Analyte2

Analyte Name: B2
 Analyte Description:
 Analyte ID: b2
 Analyte Creation Date/Time: 2016-06-14T08:46:06.661
 Applied MSP Library(ies):
 Applied Taxonomy Tree: Bruker Taxonomy

Rank (Quality)	Matched Pattern	Score Value	NCBI Identifier
1 (++)	Staphylococcus aureus ssp aureus DSM 799 DSM	2.185	46170
2 (++)	Staphylococcus aureus ssp aureus DSM 3463 DSM	2.172	46170
3 (++)	Staphylococcus aureus ATCC 33862 THL	2.157	1280
4 (++)	Staphylococcus aureus ssp aureus DSM 4910 DSM	2.145	46170
5 (++)	Staphylococcus aureus ATCC 29213 THL	2.142	1280
6 (++)	Staphylococcus aureus ssp aureus DSM 20231T DSM	2.132	46170
7 (++)	Staphylococcus aureus ATCC 33591 THL	2.075	1280
8 (++)	Staphylococcus aureus ATCC 25923 THL	2.063	1280
9 (+)	Staphylococcus aureus ssp aureus DSM 20232 DSM	1.971	46170
10 (+)	Staphylococcus aureus ssp aureus DSM 346 DSM	1.947	46170

Analyte3

Analyte Name: B3
 Analyte Description:
 Analyte ID: b3
 Analyte Creation Date/Time: 2016-06-14T08:46:06.348
 Applied MSP Library(ies):
 Applied Taxonomy Tree: Bruker Taxonomy

Rank (Quality)	Matched Pattern	Score Value	NCBI Identifier
1 (++)	Shewanella putrefaciens CCM 2601 CCM	2.184	24
2 (++)	Shewanella putrefaciens CCM 2600 CCM	2.173	24
3 (++)	Shewanella algae DSM 9167T HAM	2.023	38313
4 (-)	Lactobacillus parabuchneri DSM 5708 DSM	1.639	152331
5 (-)	Staphylococcus epidermidis ATCC 12228 CHB	1.362	1282
6 (-)	Aeromonas veronii CECT 4257T DSM	1.318	654
7 (-)	Lactobacillus parabuchneri DSM 5987 DSM	1.297	1581
8 (-)	Staphylococcus pasteurii DSM 10657 DSM	1.281	45972
9 (-)	Shewanella fidelis LMG 20552T HAM	1.274	173509
10 (-)	Lactobacillus parabuchneri DSM 15352 DSM	1.273	152331

Analyte4

Analyte Name: B4
 Analyte Description:
 Analyte ID: b4
 Analyte Creation Date/Time: 2016-06-14T08:46:06.598
 Applied MSP Library(ies):
 Applied Taxonomy Tree: Bruker Taxonomy

Rank (Quality)	Matched Pattern	Score Value	NCBI Identifier
1 (++)	Staphylococcus aureus ssp aureus DSM 3463 DSM	2.179	46170
2 (++)	Staphylococcus aureus ssp aureus DSM 799 DSM	2.135	46170
3 (++)	Staphylococcus aureus ATCC 33862 THL	2.132	1280
4 (++)	Staphylococcus aureus ssp aureus DSM 20231T DSM	2.104	46170
5 (++)	Staphylococcus aureus ATCC 33591 THL	2.063	1280
6 (++)	Staphylococcus aureus ssp aureus DSM 4910 DSM	2.054	46170
7 (++)	Staphylococcus aureus ATCC 29213 THL	2.054	1280
8 (++)	Staphylococcus aureus ssp aureus DSM 346 DSM	2.029	46170
9 (++)	Staphylococcus aureus ssp aureus DSM 20232 DSM	2	46170
10 (+)	Staphylococcus aureus ATCC 25923 THL	1.999	1280

Analyte5

Analyte Name: B5
 Analyte Description:
 Analyte ID: b5
 Analyte Creation Date/Time: 2016-06-14T08:46:06.723
 Applied MSP Library(ies):
 Applied Taxonomy Tree: Bruker Taxonomy

Rank (Quality)	Matched Pattern	Score Value	NCBI Identifier
1 (++)	Shewanella putrefaciens CCM 2600 CCM	2.218	24
2 (++)	Shewanella putrefaciens CCM 2601 CCM	2.184	24
3 (++)	Shewanella algae DSM 9167T HAM	2.167	38313
4 (-)	Lactobacillus parabuchneri DSM 5708 DSM	1.504	152331
5 (-)	Lactobacillus parabuchneri DSM 5707T DSM	1.379	152331
6 (-)	Lactobacillus parabuchneri DSM 5987 DSM	1.36	1581
7 (-)	Lactobacillus parabuchneri DSM 15352 DSM	1.301	152331
8 (-)	Clostridium cadaveris 1074_ATCC 25783T BOG	1.267	1529
9 (-)	Arthrobacter gangotriensis DSM 15796T DSM	1.267	254787
10 (-)	Shewanella profunda DSM 15900T HAM	1.233	254793

Analyte6

Analyte Name: B6
 Analyte Description:
 Analyte ID: b6
 Analyte Creation Date/Time: 2016-06-14T08:46:06.630
 Applied MSP Library(ies):
 Applied Taxonomy Tree: Bruker Taxonomy

Rank (Quality)	Matched Pattern	Score Value	NCBI Identifier
1 (++)	Shewanella putrefaciens CCM 2601 CCM	2.248	24
2 (++)	Shewanella putrefaciens CCM 2600 CCM	2.19	24
3 (++)	Shewanella algae DSM 9167T HAM	2.08	38313
4 (+)	Lactobacillus parabuchneri DSM 5708 DSM	1.714	152331
5 (-)	Lactobacillus parabuchneri DSM 5707T DSM	1.52	152331
6 (-)	Aeromonas simiae DSM 16559T HAM	1.409	218936
7 (-)	Lactobacillus parabuchneri DSM 5706 DSM	1.346	152331
8 (-)	Burkholderia xenovorans LMG 21463T HAM	1.316	36873
9 (-)	Lactobacillus parabuchneri DSM 15352 DSM	1.29	152331
10 (-)	Burkholderia cenocepacia LMG 12614 HAM	1.285	95486

Analyte7

Analyte Name: B7
 Analyte Description:
 Analyte ID: b7
 Analyte Creation Date/Time: 2016-06-14T08:46:06.755
 Applied MSP Library(ies):
 Applied Taxonomy Tree: Bruker Taxonomy

Rank (Quality)	Matched Pattern	Score Value	NCBI Identifier
1 (++)	Vibrio fluvialis CCM 3695 CCM	2.181	676
2 (++)	Vibrio fluvialis CCM 3689T CCM	2.179	676
3 (-)	Vibrio fluvialis LMG 7894T HAM	1.502	676
4 (-)	Vibrio furnissii LMG 7910T HAM	1.452	29494
5 (-)	Bacillus hemicellulosilyticus DSM 16731T DSM	1.405	127886
6 (-)	Photobacterium damsela ssp damsela CDC 2227_81 EGS	1.39	85581
7 (-)	Vibrio furnissii CECT 4203T EGS	1.389	29494
8 (-)	Vibrio hispanicus DSM 16580T HAM	1.378	224312
9 (-)	Vibrio anguillarum serotype 02 EGS	1.368	55601
10 (-)	Vibrio diazotrophicus DSM 2604T HAM	1.318	685

Analyte8

Analyte Name: B8
 Analyte Description:
 Analyte ID: b8
 Analyte Creation Date/Time: 2016-06-14T08:46:06.333
 Applied MSP Library(ies):
 Applied Taxonomy Tree: Bruker Taxonomy

Rank (Quality)	Matched Pattern	Score Value	NCBI Identifier
1 (+++)	Salmonella sp (enterica st Dublin) Sa05_188 VAB	2.462	28901
2 (+++)	Salmonella sp (enterica st Hadar) Sa05_506 VAB	2.424	28901
3 (+++)	Salmonella sp (enterica st Stanley) 15 LAL	2.304	192953
4 (+++)	Salmonella sp (enterica st Anatum) 11 LAL	2.3	58712
5 (++)	Salmonella sp (enteritidis) 25089078 (PX) MLD	2.267	592
6 (++)	Salmonella sp (typhimurium) 12 LAL	2.222	602
7 (++)	Salmonella sp (enterica st Gallinarum) FLR	2.221	594
8 (++)	Salmonella sp (enterica st Enterica) DSM 17058T HAM	2.186	59201
9 (++)	Salmonella sp (bongori) CIP 82_33T CIP	2.088	54736
10 (++)	Salmonella sp (enterica st Indica) CIP 102501T CIP	2.053	59207

Приложение 1. Иллюстративный материал к Параграфу 2.2.2 Результаты определения чувствительности псевдомонад и шеванеллы к АБП



Рис. 1



Рис.2



Рис.3



Рис.4

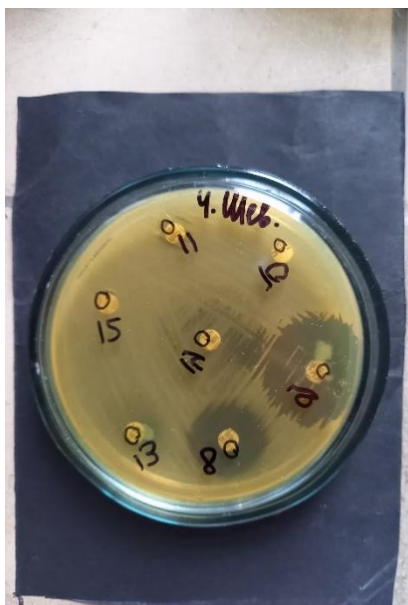


Рис.5

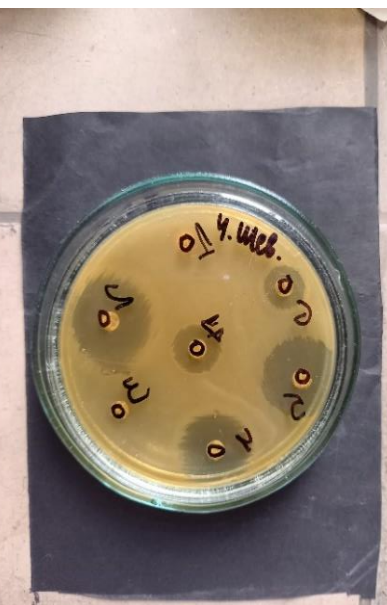


Рис.6



Рис.7

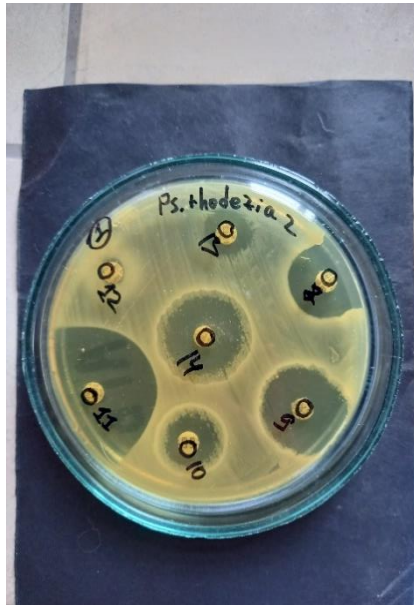


Рис.8



Рис.9

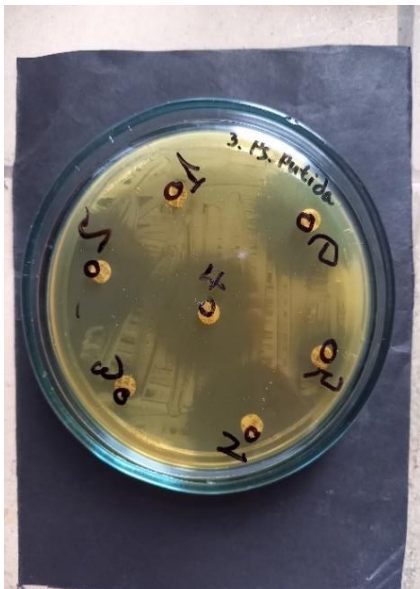


Рис.10



Рис.11



Рис.12



Рис.13



Рис.14

Рис. 1-2 – *Ps. aeruginosa*Рис. 3-4 – *Ps. fluorescens*Рис. 5-6 – *Shewanella putrefaciens*Рис. 7-8 – *Ps. rhodesiae*Рис. 9-10 – *Ps. putida*Рис. 11-12 – *Ps.**extremorientalis*Рис. 13-14 – *Ps. sinxantha*