

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 595.324.2-2(28:470)

**ПОРАЖЕНИЕ МИКОПАРАЗИТАМИ ВЕТВИСТОУСОГО РАЧКА
Daphnia cucullata (Crustacea, Cladocera, Daphniidae) В оз. ПЛЕЩЕЕВО
(ЯРОСЛАВСКАЯ ОБЛ., РОССИЯ)**

© 2021 г. Л. В. Воронин^а, С. М. Жданова^{б, *}

^аЯрославский государственный педагогический университет им. К.Д. Ушинского, Ярославль, Россия

^бИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

*e-mail: zhdanova@ibiw.ru

Поступила в редакцию 20.04.2021 г.

После доработки 08.06.2021 г.

Принята к публикации 14.06.2021 г.

Приведено описание распространения микопаразита *Aphanomyces patersonii* и уровня поражения им кладоцер *Daphnia cucullata* Sars, 1862 (Crustacea, Cladocera, Daphniidae) в оз. Плещеево (Ярославская обл., Россия) в летний период 2020 г. Выявлено, что наибольшая экстенсивность инвазии (42%) характерна для эпилимниона глубоководной части озера при высокой численности *Daphnia cucullata*.

Ключевые слова: микопаразиты, *Aphanomyces patersonii*, *Daphnia*

DOI: 10.31857/S032096522106019X

Дафнии – распространенная группа ветвистоусых ракообразных в пресных водоемах и водотоках. Они служат объектом питания молоди рыб и рыб-планктофагов (Коровчинский и др., 2021; Крылов и др., 2021). Высокая смертность дафний может подорвать кормовые ресурсы рыб и снизить способность экосистемы водоема к самоочищению. Одним из факторов, вызывающих смертность не от хищников (non-predatory mortality), является паразитизм (Wolinska et al., 2008; Tang et al., 2014). На дафниях могут паразитировать грибоподобные оомицеты из рода *Aphanomyces* (оомицеты) (Scott, 1961).

Озеро Плещеево (56°43'–56°48' с.ш., 38°43'–38°50' в.д.) ледникового происхождения (51.5 км²), имеет правильную овальную форму. Литоральная зона с глубиной ≤3 м достигает 21.2% общей площади озера, наибольшая глубина 24 м. Озеро относится к типичным димиктическим водоемам с весенней и осенней гомотермией, хорошо выраженным летним расслоением водной толщи и обратной зимней стратификацией водной массы (Экосистема..., 1989).

Водоем обследовали 25–27 июля 2020 г. В этот период в пелагиали озера наблюдалась термическая стратификация водной толщи. Металлимнион располагался на глубине от 9–10 до 11–12 м. Температуру воды и концентрацию растворенного кислорода на станциях наблюдения измеряли термооксиметром YSI ProODO (YSI, Inc., USA) от

поверхности до дна по горизонтам через 1 м глубины. В придонном слое вод зафиксировано низкое содержание растворенного кислорода (<2 мг/л) (табл. 1). В июле 2020 г. в г. Переславль-Залесский преобладали ветра юго-западного и западного направления (по данным сайта <http://weatherarchive.ru>).

Планктонных животных отбирали с помощью планктоботометра Ван Дорна объемом 4.2 л, с последующей фильтрацией через нейлоновое сито (размер ячеек 64 мкм). На глубоководных станциях (глубина 18–24 м) пробы собирали по горизонтам – один подъем батометра через каждые 2 м. Содержимое каждого подъема сливали в отдельные склянки. В сублиторали (глубина 4–9 м), пробы зоопланктона отбирали по одному подъему батометра через 1 м, содержимое всех подъемов сливали в одну склянку, такую интегрированную пробу принимали как среднюю для всей толщи воды на данной станции. На литоральных станциях (глубина 1–1.5 м) пробы собирали в поверхностном слое с помощью мерной емкости (объем профильтрованной воды 100 л). Пробы фиксировали 4%-ным формалином. Камеральную обработку проб проводили по общепринятой в гидробиологии методике (Методические..., 1984). Для видовой идентификации ветвистоусых ракообразных использовали Определитель... (2010), микопаразитов – руководства (Scott, 1961; Batko, 1975).

Таблица 1. Абиотические факторы, численность зоопланктона и *Daphnia cucullata* на различных участках оз. Плещеево в июле 2020 г.

Показатель	Пелагиаль			Сублитораль	Литораль
	ЭЛ	МЛ	ГП		
$T, ^\circ\text{C}$	18.7–20.5	12.5–17.2	9.2–11.9	18.6–20.3	20.6–21.1
$\text{O}_2, \text{мг/л}$	9.7–11.2	7.2–8.1	1.5–7.4	9.2–11.3	11.3–12.0
$N_{\text{tot}}, \text{тыс. экз./м}^3$	61.2–971.3	84–162.6	6.7–50.5	78.2–94.5	27.1–63.8
$N, \text{тыс. экз./м}^3$	2.6–331.2	0.9–35.1	0–1.4	8.8–11.3	0.4–8.7
$N, \%$	4–34	1–12	0–5	10–13	1–15
Э.И., %	42.06 ± 0.06	3.63 ± 0.18	0	1.40 ± 0.07	1.36 ± 0.12

Примечание. Приведены значения min–max. ЭЛ – эпилимнион, МЛ – металимнион, ГП – гипolimнион. T – температура воды, O_2 – содержание растворенного кислорода; N_{tot} – общей численности зоопланктона; N – численность *D. cucullata*, $N, \%$ – ее доля в общей численности зоопланктона. Э.И. – экстенсивность инвазии (приведены средние значения индекса и его ошибка).

К пораженным особям относили рачков с различными гифами микопаразита (рис. 1а). Для количественной характеристики зараженности животных использовали общепринятый паразитологический показатель – экстенсивность инвазии (prevalence), который рассчитывают как отношение (в процентах) количества зараженных животных к общему числу обследованных (Беклемишев, 1970).

Летом *Daphnia cucullata* распространена на всей акватории оз. Плещеево (табл. 1), наибольшая ее концентрация характерна для эпилимниона глубоководных участков озера. Максимальные значения численности рачка (>330 тыс. экз./м³) зафиксированы в поверхностном слое северо-восточного углубления озера, что, вероятно, обусловлено сгонно-нагонными явлениями и преобладанием ветров юго-западного и западного на-

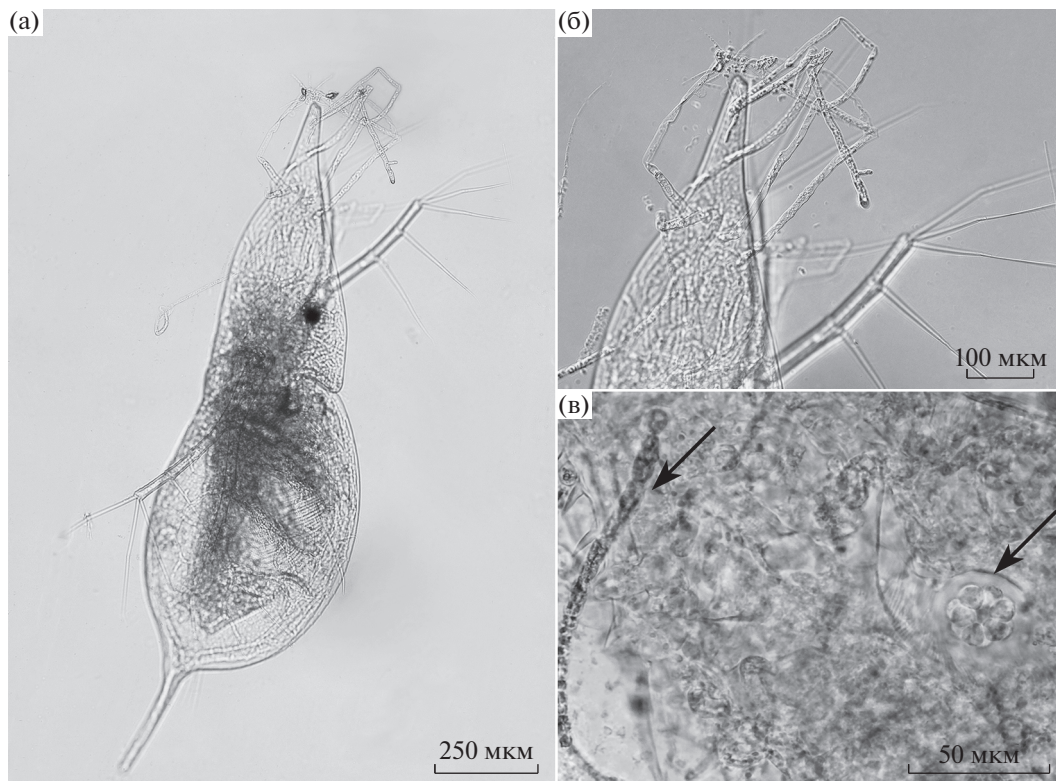


Рис. 1. *Daphnia cucullata*, пораженная *Aphanomyces patersonii*, а – общий вид, б – проросшие за пределы тела гифы, в – удлиненно-цилиндрический зооспорангий с инцистированными зооспорами (стрелка слева) и оогоний с ооспорами (стрелка справа).

правления. Минимальная концентрация вида характерна для открытой литорали озера. Кладочера *D. cucullata* входила в состав доминантных видов в сублиторали озера и эпилимнионе глубоководной зоны (до 34% общей численности зоопланктона). Подобное распределение *D. cucullata* по акватории и толще вод озера описывали и ранее. В 1990-х гг. концентрация рачка в пелагиали достигала 200 тыс. экз./м³ (Столбунова, 2006). В 2012–2016 гг. во второй половине лета рачок был многочислен в сублиторали (в отдельные годы до 17% численности ракообразных) и пелагиали озера (до 22%) (Жданова и др., 2019).

В 2020 г. на особях *D. cucullata* в озере найден микопаразит, идентифицированный Л.В. Ворониным как грибоподобный вид из царства Chromista, отдела Oomycota, порядка Saprolegniales (<http://indexfungorum.org>) – *Aphanomyces patersonii* Scott (табл. 1, рис. 1). Ранее его обнаружили в штате Мичиган, США и описали как новый вид на *Daphnia* sp. (Scott, 1961). Наиболее высокая экстенсивность инвазии (>40%) зарегистрирована в эпилимнионе глубоководной части оз. Плещеево, в сублиторали и литорали она была значительно ниже (табл. 1). Максимальное количество пораженных особей (~260 тыс. экз./м³) отмечено в поверхностном слое в северо-восточном углублении озера при очень высокой численности рачка.

Летом 1996 г. в оз. Плещеево при температуре воды 24°C наблюдали массовую гибель *D. cucullata*, инфицированной (до 70% популяции) другим грибоподобным оомицетом из рода *Aphanomyces* (Столбунова, 2006). Л.В. Воронин идентифицировал его как *A. bosminae* Scott, найденный до того только на *Bosmina* sp. и реже на *Cyclops* sp. в штате Мичиган, США (Scott, 1961).

Другой представитель рода *Aphanomyces* – *A. daphniae* Prowse, 1954 описан как паразит на *Daphnia hyalina* var. *lacustris* Sars в Шотландии (Prowse, 1954). Освобождение первичных зооспор у него чаще происходит ночью, обычно при температуре ≤20°C. При более высокой температуре зооспоры выходят, приобретая амебоидную активность. Этот же вид обнаружен в водоемах Финляндии как внеклеточный паразит полости тела *D. hyalina* Leydig и *D. pulex* Leydig с горизонтальной трансмиссией от мертвого хозяина (Ebert, 2005). *Aphanomyces patersonii*, *A. bosminae* и *A. daphniae* очень сходны по морфологии и биологии, они отличаются лишь размерами инцистированных зооспор и оогониев (ооспор). У *A. patersonii* из оз. Плещеево зооспоры были диаметром 10–12 мкм, оогонии – ≥33 мкм.

Зооспорические грибы, принадлежащие Chytridiomycota и Oomycota, считают обычными паразитами в пресноводных экосистемах, где они поражают широкий спектр организмов, включая рыб, амфибий и их икру, зоо- и фитопланктон

(Sparrow, 1960). На *Daphnia* sp. в Канаде (Ванкувер) зарегистрирован оомицет *Lagenidium giganteum* Couch (Green, 1974). На *Daphnia obtusa* Kurz, *D. longispina* Müller, *D. magna* Straus и *D. ambigua* Scourfield в прудах и озерах Франции и Англии описан как хитридиальный гриб (Chytridiales) *Blastulidium paedophthorum* Perez (Green, 1974), который в настоящее время относят к грибоподобным из царства Chromista (класс Oomycetes, порядок Leptomyetales). Из оомицетов порядка Peronosporales на *D. pulex* в Чехии отмечен *Pythium jirovecii* Cejpek (Batko, 1975). На *Daphnia longispina* описан хитридиевый гриб *Polycaryum laeve* Stenpell, 1903, который относится к филуму Chytridiomycota, порядку Blastocladales. Он же зарегистрирован на *Daphnia pulex* в 1961 г. в Гренландии (Green, 1974).

В работе (Wolinska et al., 2008) на основе изучения вирулентности, условий культивирования и с учетом филогенетического анализа паразитов-оомицетов у дафний высказано предположение, что оомицеты служат важным фактором отбора в естественных популяциях дафний. На данный момент однозначных причин, вызывающих микопаразитические эпидемии и их распространение, не выявлено, но их значение в функционировании водных экосистем велико (Ebert et al., 2001; Miki et al., 2011; Saceres et al., 2014).

Представители рода *Daphnia* могут поражаться большим числом паразитов различной таксономической принадлежности. Первые сведения о микопаразите принадлежат И.И. Мечникову. Он описал одноклеточный дрожжевой организм на *Daphnia magna* Straus в аквариуме как *Monospora bicuspidata* (Metschnikoff, 1884), по современной номенклатуре, это *Metschnikowia bicuspidata* (Metschn.) Kamiński T. 1900 – дрожжевой организм из отделов Ascomycota, Saccharomycotina, Saccharomycetes. Его удлиненные (игловидные) клетки проходят через стенки пищеварительного тракта и проникают в полость тела дафний.

Во многих экосистемах большой интерес представляют обитающие на разных живых организмах одноклеточные организмы из группы микроспоридий, которые найдены также на дафниях. В настоящее время принято считать микроспоридии особой группой в царстве Fungi, не имеющей четкого положения в макросистеме грибов. В Англии на *Daphnia magna* описана *Agglomerata cladocera* Pfeifer (Larson et al., 1996). Позже выявлен сибирский изолят этого вида с грушевидными спорами 2.3 × 4.0 мкм в р. Карасут и прилегающих водоемах Новосибирской обл. (Соколова, 2019). Также на *Daphnia magna* зафиксирована *Binucleata daphniae* Refardt, Decaestecker, Johnson, Vávra в Бельгии (Refardt et al., 2008). Несколько видов микроспоридий обнаружены на дафниях в скальных лужах на островах архипела-

га Тварминн (Tvärminne) в южной Финляндии (Ebert, 2005). Так, на *Daphnia magna* отмечен *Flabelliforma magnivora* Larsson – внутриклеточный паразит в жировом теле и яйцах с вертикальной (от родителя потомству) трансмиссией от хозяйна, а также *Octosporea bayeri* Jirovec, поражающий те же ткани, но с вертикальной и горизонтальной (между инфицированными и восприимчивыми особями) трансмиссией. На *Daphnia pulex* и *D. longispina* зарегистрирован *Gurleya vavrai* Green – внутриклеточный паразит панциря, а на *Daphnia magna* и *D. pulex* – *Glugoides intestinalis* (Chatton) – как внутриклеточный паразит стенки кишки с горизонтальной трансмиссией от живого хозяйна. На *Daphnia magna* выявлен *Ordospora colligata* Larsson – тоже внутриклеточный паразит кишечника; на *Daphnia magna*, *D. pulex* и *D. longispina* – *Larssonia obtusa* (sin. *L. daphniae*) (Moniez) Vidtmann, Sokolova – внутриклеточный паразит жирового тела.

Микопаразиты оказывают негативное влияние на популяции представителей рода *Daphnia*. В условиях мезокозма экспериментальные исследования показали уменьшение плотности популяции и снижение продуктивности дафнии при развитии дрожжевого гриба *Metschnikowia bicuspidata*, вирулентность паразита возрастала при повышении температуры воды от 17 до 20°C (Hall et al., 2011). Этот дрожжевой гриб отмечен на *Daphnia magna*, *D. pulex* и *D. longispina* как внеклеточный паразит в полости тела в наскальных озерах архипелага Тварминн в южной Финляндии, у него горизонтальная трансмиссия от мертвого хозяйна (Ebert, 2005). Эксперименты во взаимоотношениях хозяйна (разные виды дафний – *D. dentifera* Forbes, *D. magna*, *D. laevis* (Birge), *D. galeata* Sars) и паразита (*Metschnikowia bicuspidata*) показали влияние на них антропогенных загрязнителей (натриевая селитра – NaNO_3) и температуры (Dallas, 2016). Загрязнение способствовало большему заражению взрослых хозяев при сравнительно низкой температуре (12°C), когда движение зооспор паразита более активно.

В 2003 г. в 14 озерах Северной Америки обнаружена инфекция хитридиевым грибом *Polycarium laeve* на *Daphnia pulicaria* Forbes (Johnson et al., 2006). Инфицированные дафнии гибли за 42 сут (Johnson et al., 2006). Инфекция приводила к увеличению смертности, редукции роста и размножения дафнии, поражались в основном половозрелые особи. Плотность популяции *D. pulicaria* снижалась на 10–50% во время пиковых уровней заражения грибом (Johnson, 2009). Зооспоры выходили из спорангиев в течение 48 ч и через несколько часов инцистировались на подходящем субстрате. Зооспоры заражали дафний путем горизонтальной трансмиссии, но возможно и заражение с помощью свободноживущей стадии. *Polycarium laeve* характеризовался видоспецифич-

ностью, поскольку другие виды дафнии поражались им очень редко.

Выводы. Высокий уровень поражения грибковой инфекцией *Aphanomyces patersonii* доминантного вида зоопланктона – ветвистоусого рачка *Daphnia cucullata* в оз. Плещеево – указывает на неблагоприятные условия обитания кладоцер. Необходимы дальнейшие исследования для выявления причин и прогнозирования развития грибковых инфекций ветвистоусых ракообразных, которые могут оказывать немалое влияние на трофическую структуру и функционирование экосистемы озера.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны М.И. Малину, И.В. Шляпкину и А.И. Цветкову (Институт биологии внутренних вод РАН) за измерение характеристик среды (температуры воды, содержания кислорода) и сбор гидробиологического материала, В.А. Гусакову (Институт биологии внутренних вод РАН) за помощь при подготовке фотографий.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания 121051100109-1 при финансовой поддержке Национального парка, проект “Современная структура сообществ беспозвоночных (зоопланктон, зообентос) оз. Плещеево”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.Н. 1970. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. Москва: Наука.
- Жданова С.М., Сабитова Р.З., Цветкова М.В. 2019. Состав и структура зоопланктона озера Плещеево // Тр. Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 86(89). С. 57.
- Коровчинский Н.М., Котов А.А., Бойкова О.С., Смирнов Н.Н. 2021. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. Т. I. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.
- Крылов А.В., Айрапетян А.О., Овсепян А.А. и др. 2021. Межгодовые изменения весеннего зоопланктона пелагиали оз. Севан (Армения) в ходе повышения ихтиомассы // Биология внутр. вод. № 1. С. 95.
<https://doi.org/10.7868/S0320965216020091>
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. 1984. Зоопланктон и его продукция. Ленинград: ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2010. Т. 1. Зоопланктон. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.

- Соколова Ю.Я. 2019. Биология клетки и биоразнообразие микроспоридий: Дис. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург.
- Столбунова В.Н. 2006. Зоопланктон озера Плещеево. Москва: Наука.
- Экосистема озера Плещеево. 1989. Ленинград: Наука.
- Batko A. 1975. Zarys hydromikologii. Warszawa: PWN. P. 478.
- Caceres C., Davis G., Duple S. et al. 2014. Complex *Daphnia* interactions with parasites and competitors // *Math. Biosci.* V. 258. P. 148.
<https://doi.org/10.1016/j.mbs.2014.10.002>
- Dallas T. 2016. Biotic and abiotic factors influencing host-pathogen dynamics in a zooplankton-fungus system. Athens; Georgia: University of Georgia.
- Ebert D. 2005. Ecology, epidemiology and evolution of parasitism in *Daphnia*. Basel: Bethesda (MD).
- Ebert D., Hottinger J.W., Pajunen V.I. 2001. Temporal and spatial dynamics of parasite richness in a *Daphnia* metapopulation // *Ecology*. V. 82. P. 3417.
<https://doi.org/10.2307/2680162>
- Green J. 1974. Parasites and epibionts of Cladocera // *Trans. Zool. Soc. London*. V. 32. P. 417.
- Hall S.R., Recker C.R., Duffy M.A., Cáceres C.E. 2011. Epidemic size determines population level effects of fungal parasites on *Daphnia* hosts // *Oecologia*. V. 166. P. 833.
<https://doi.org/10.1007/s00442-011-1905-4>
- Johnson P.T.J., Longcore J.E., Stanton D.E. et al. 2006. Chytrid infections of *Daphnia pulex*: development, ecology, pathology and phylogeny of *Polycarium leave* // *Freshwater Biol.* V. 51. P. 634.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01517.x>
- Johnson P.T.J., Ives A.R., Lathrop R.C. et al. 2009. Long-term disease dynamics in lakes: causes and consequences of chytrid infections in *Daphnia* populations // *Ecology*. V. 90. P. 132.
<https://doi.org/10.1890/07-2071.1>
- Larson J.I.R., Ebert D., Várva J. 1996. Ultrastructural study of *Glugea cladocera* Pfeiffer, 1895, and transfer to the genus *Agglomerata* (Microspora, Dubosqiidae) // *Europ. J. Protistol.* V. 32. № 4. P. 412.
- Metschnikoff E. 1884. Ueber eine Sprosspilzkrankheit der Daphnien. Beitrag zur Lehre über den Kampf der Phagocyten gegen Krankheitserreger // *Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie und für klinische Medizin*. V. 96. P. 177.
- Miki T., Takimoto G., Kagami M. 2011. Roles of parasitic fungi in aquatic food webs: a theoretical approach // *Freshwater Biol.* V. 56. P. 1173.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02562.x>
- Prowse G.A. 1954. *Aphanomyces daphniae* sp. nov., parasitic on *Daphnia hyalina* // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* V. 37. P. 22.
- Refardt D., Decaestecker E., Jonson P.T.J., Várva J. 2008. Morphology, molecular phylogeny, and ecology of *Binucleata daphniae* n.g., n.sp. (Fungi, Microsporidia), a parasite of *Daphnia magna* Straus, 1820 (Crustacea: Branchipoda) // *J. Eucaryot. Microbiol.* V. 55. № 5. P. 393.
<https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2008.00341.x>
- Scott W.W. 1961. A monograph of the genus *Aphanomyces* // Technical Bulletin. Virginia Agricultural experiment station.
- Sparrow F.K. 1960. Aquatic Phycomycetes. Ann Arbor: University of Michigan Press.
- Tang K., Gladyshev M.I., Dubovskaya O.P. et al. 2014. Zooplankton carcasses and non-predatory mortality in freshwater and inland sea environments // *J. Plankton Res.* V. 36. № 3. P. 597.
<https://doi.org/10.1093/plankt/fbu014>
- Wolinska J., King K.C., Vigneux F., Lively C.M. 2008. Virulence, cultivating conditions, and phylogenetic analyses of oomycete parasites in *Daphnia* // *Parasitology*. P. 1.
<https://doi.org/10.1017/S0031182008005052>

Mycoparasite Infection of *Daphnia cucullata* Sars, 1862 (Crustacea, Cladocera, Daphniidae) in Lake Pleshcheyevo (Yaroslavl Region, Russia)

L. V. Voronin¹ and S. M. Zhdanova^{2, *}

¹*Ushinsky Yaroslavl State Pedagogical University, Yaroslavl, Russia*

²*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

*e-mail: zhdanova@ibiw.ru

The distribution of the mycoparasite *Aphanomyces patersonii* and the level of infestation of cladocerans *Daphnia cucullata* in Lake Pleshcheyevo in summer 2020 are described. The high prevalence of mycoparasites (42%) is characteristic of the epilimnion in the lake deep part with a high abundance of *D. cucullata*.

Keywords: mycoparasites, *Aphanomyces patersonii*, *Daphnia*