

УДК 597.5.591.557.6

## ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОСТАВА МИКРОБИОТЫ ЖЕЛУДОЧНО-КИШЕЧНОГО ТРАКТА ОБЫКНОВЕННОГО ОКУНЯ *PERCA FLUVIATILIS* И СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ *CARASSIUS GIBELIO* В ТЕЧЕНИЕ ВЕГЕТАЦИОННОГО СЕЗОНА

© 2021 г. Е. Н. Кашинская<sup>1, \*</sup>, Е. П. Симонов<sup>1, 2,</sup>  
Г. И. Извекова<sup>4</sup>, О. А. Батурина<sup>5</sup>, М. М. Соловьев<sup>1, 3</sup>

<sup>1</sup>Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения  
РАН – ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск, Россия

<sup>2</sup>Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия

<sup>3</sup>Томский государственный университет, Томск, Россия

<sup>4</sup>Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ РАН, пос. Борок, Ярославская область, Россия

<sup>5</sup>Институт химической биологии и фундаментальной медицины  
Сибирского отделения РАН – ИХБФМ СО РАН, Новосибирск, Россия

\*E-mail: elena.kashinskaya@inbox.ru

Поступила в редакцию 16.10.2020 г.

После доработки 21.12.2020 г.

Принята к публикации 25.12.2020 г.

С использованием метода секвенирования V3–V4-региона гена *16S* рибосомной РНК бактерий на платформе Illumina MiSeq исследован состав микробиоты пищеварительного тракта различающихся по характеру питания обыкновенного окуня *Perca fluviatilis* и серебряного карася *Carassius gibelio* оз. Малые Чаны (Западная Сибирь). В течение вегетационного сезона состав кишечной микробиоты исследованных видов варьирует: наибольшее разнообразие бактерий в желудочно-кишечном тракте окуня зарегистрировано весной, в кишечнике карася – весной и осенью. В составе кишечной микробиоты окуня доминируют *Sediminibacterium*, неклассифицируемые и некультивируемые *Chitinophagaceae*, *Sphingomonas*, *Caulobacter*, *Phyllobacterium*, *Haematospirillum*, *Cetobacterium*, *Vibrio*, *Aeromonas* и *Plesiomonas*; у карася – *Sediminibacterium*, неклассифицируемые *Vibrionaceae* и *Chitinophagaceae*, *Sphingomonas*, *Caulobacter*, *Vibrio* и *Aeromonas*. Предполагается, что изменения состава микробных сообществ в течение вегетационного периода связаны с сезонной динамикой изменения температуры воды и кормовой базы водоёма.

**Ключевые слова:** обыкновенный окунь *Perca fluviatilis*, серебряный карась *Carassius gibelio*, микробиота пищеварительного тракта, желудок, кишечник, объекты питания, оз. Малые Чаны.

DOI: 10.31857/S0042875221060084

В процессе коэволюции кишечной микробиоты и организма-хозяина микробное сообщество стало неотъемлемым и жизненно необходимым компонентом пищеварительного тракта беспозвоночных и позвоночных животных (Ringø et al., 2002; Кузьмина, 2005; Austin, 2006; Wu et al., 2012). Кишечная микробиота играет важную роль в регуляции общего метаболизма, обеспечении защитных функций организма и в процессах пищеварения (Nayak, 2010; Ghanbari et al., 2015; Butt, Volkoff, 2019). Согласно многочисленным исследованиям в зависимости от таксономического статуса, особенностей экологии и физиологии рыб состав бактерий может сильно различаться (Syvökiene et al., 1999; Austin, 2006; Sullam et al., 2012; Clements et al., 2014; Kashinskaya et al., 2017, 2018).

Структура и функции микробных сообществ находятся в прямой зависимости как от внутренней среды организма, так и от абиотических факторов внешней среды – среды обитания животных, в том числе рыб (Wong, Rawls, 2012; Romero et al., 2014; Butt, Volkoff, 2019). Сведения об изменчивости под воздействием различных абиотических и биотических факторов состава и численности микроорганизмов, обитающих в желудочно-кишечном тракте рыб, обобщены в ряде исследований (Al-Harbi, Uddin, 2004; Sullam et al., 2012; Wong, Rawls, 2012; Egerton et al., 2018; Butt, Volkoff, 2019; Fonseca et al., 2019; Dulski et al., 2020a, 2020b). К биотическим факторам среды обитания относятся возраст рыб, особенности строения пищеварительного тракта и тип их питания (Шивокене, 1989;

Sullam et al., 2012; Wong, Rawls, 2012). Тип питания, по мнению ряда авторов, существенно влияет на качественные (таксономический состав) и количественные параметры кишечной микробиоты рыб (Шивокене, 1989; Tanaka et al., 1996; Ringø et al., 2006, 2016; Uchii et al., 2006; Yang et al., 2007; Wu et al., 2010; Sullam et al., 2012; Bolnick et al., 2014).

Имеются данные по влиянию на разнообразие энтеральной микробиоты рыб абиотических факторов окружающей среды, таких как температура, концентрация кислорода, солёность, pH, химическое загрязнение и другие (Шивокене, 1989; Al-Harbi, Uddin, 2004; Fakruddin, Mannan, 2013; Butt, Volkoff, 2019). Среди множества факторов среды наименее изученным остаётся сезонность. Прежде всего это связано с неоднозначностью интерпретации полученных результатов, поскольку сезонность представляет собой воздействие комплекса различных факторов, обусловленных метеорологическими и гидрохимическими показателями водоёма (изменение температуры, солёности, pH, уровня воды и пр.). Более того, сезонные изменения температуры воды влекут за собой колебание численности и биомассы фито-, зоопланктона и бентоса и, как следствие, трансформацию компонентного состава кормовой базы водоёма (Смирнова, Шнитников, 1982). Помимо прочего, сезонные изменения, прежде всего температуры, сказываются на ритме питания рыб, влияя на их энергетические потребности (Кузьмина, 2005). Подобные изменения сезонных факторов могут оказывать значительное влияние на структуру энтеральной микробиоты. Сложность корректной оценки воздействия сезонности на структуру микробных сообществ желудочно-кишечного тракта рыб приводит к противоречивым результатам. Так, некоторые авторы связывают изменение разнообразия микробных сообществ рыб в течение сезона с динамикой изменения температуры воды (Givens et al., 2012; Neuman et al., 2014). Согласно другим данным изменения состава микробных сообществ рыб больше связаны с интенсивностью питания рыб, чем с температурой (Шивокене, 1989; Zarkasi et al., 2014). Таким образом, сезонные изменения состава микробных сообществ пищеварительного тракта рыб могут быть обусловлены как влиянием отдельных факторов (температура, солёность, pH и др.), так и их комплексным воздействием.

В настоящей работе мы рассматриваем гипотезу о том, что комплексное воздействие факторов окружающей среды вызывает сходные изменения богатства и разнообразия микробиоты пищеварительного тракта у рыб с разным таксономическим составом этих сообществ — обыкновенного окуня *Perca fluviatilis* и серебряного карася *Carassius gibelio*. Карась и окунь различаются по типу питания и строению пищеварительного тракта. Окунь имеет хорошо развитый желудок, а карась отно-

сится к безжелудочным видам рыб; соответственно у первого вида имеется кислая стадия пищеварения, у второго — отсутствует.

Цель исследования — изучить динамику структуры микробного сообщества пищеварительного тракта обыкновенного окуня и серебряного карася с разным типом питания в течение вегетационного сезона.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала проводили на территории эстуарной части оз. Малые Чаны — нижнее течение р. Каргат (Новосибирская область, 54°37' с.ш. 78°09' в.д.). Чановская озёрная система включает озёра Большие и Малые Чаны, расположенные поблизости водоёмы и впадающие в них реки Каргат и Чулым (Булатов и др., 2005). Для оз. Чаны характерна цикличность колебания уровня воды, обусловленная вековыми и внутривековыми колебаниями климата (Савкин и др., 2015). Год проведения исследования приходился на маловодный период (регрессивная фаза). Сбор образцов проводили на протяжении всего вегетационного периода: весной (с конца апреля по май), летом (с конца июня по август) и осенью (октябрь) 2012 г. Температура и значения pH воды весной варьировали в пределах соответственно 8–12°C и 7.6–8.0, летом — 20–25°C и 7.3–7.8, осенью — 6–8°C и 7.5–7.8.

Половозрелых особей окуня и серебряного карася отлавливали жаберными сетями с размером ячеи 45, 55 и 65 мм. Живых рыб в пластиковых контейнерах доставляли в лабораторию, умерщвляли, перерезая позвоночник позади головы, и измеряли полную (TL) и стандартную длину (SL). Затем кожные покровы рыб освобождали от слизи ватным тампоном, дезинфицировали спиртом, стерильными инструментами вскрывали брюшную полость и извлекали пищеварительный тракт. Состав микробиоты слизистой оболочки и содержимого кишечника анализировали отдельно. Для этого кишечник с внешней стороны обрабатывали спиртом, в стерильных условиях разрезали вдоль, освобождали от пищевого комка и скальпелем снимали верхний слой слизистой. Аналогичные процедуры проводили при взятии образцов желудка. Размерные характеристики рыб и объём выборки представлены в табл. 1.

Пробы воды ( $n = 9$ ), грунта ( $n = 8$ ) и тростника *Phragmites australis* ( $n = 6$ ) отбирали в месте отлова рыб. Воду отбирали из поверхностного слоя в стерильный стеклянный сосуд, который предварительно ополаскивали три раза природной водой, заполняли полностью под крышку. Затем воду фильтровали (от 30 до 100 мл в зависимости от прозрачности и мутности воды) через бактериальный фильтр EXPRESS PLUS™ полиэфирсуль-

**Таблица 1.** Характеристика исследованных выборок серебряного карася *Carassius gibelio* и обыкновенного окуня *Perca fluviatilis* из оз. Малые Чаны, 2012 г.

| Сроки сбора проб | <i>C. gibelio</i> |              |                 | <i>P. fluviatilis</i> |              |                 |
|------------------|-------------------|--------------|-----------------|-----------------------|--------------|-----------------|
|                  | Длина, мм         |              | <i>n</i> , экз. | Длина, мм             |              | <i>n</i> , экз. |
|                  | <i>TL</i>         | <i>SL</i>    |                 | <i>TL</i>             | <i>SL</i>    |                 |
| Апрель–май       | 237.8 ± 12.5      | 191.7 ± 10.1 | 19/12           | 178.9 ± 13.6          | 151.0 ± 11.6 | 14/17           |
| Июнь–июль        | 222.1 ± 3.8       | 179.6 ± 2.0  | 5/9             | 173.1 ± 12.6          | 137.7 ± 10.3 | 19/68           |
| Август           | 195.1 ± 21.7      | 159.6 ± 18.1 | 14/5            | 188.3 ± 9.6           | 159.8 ± 8.6  | 9/19            |
| Октябрь          | 227.3 ± 19.6      | 185.7 ± 16.0 | 20/8            | 123.4 ± 10.1          | 103.6 ± 8.3  | 12/9            |

**Примечание.** *n* – объём выборки (до черты – измерения и анализ микробиоты, после черты – определение спектра питания).

фон (“Millipore”, Германия) с диаметром пор 0.22 мкм. Грунт (5 г) собирали на мелководье дно-черпателем, соскобы с подводных частей тростника – медицинским стерильным скальпелем в стерильные колбы с завинчивающейся крышкой.

Для определения спектра питания рыб содержимое кишечника фиксировали в 70%-ном спирте и анализировали при увеличении от ×6 до ×40 под биноклем STEMIDV-4 (“CarlZeiss”, Германия). Беспозвоночных идентифицировали до максимально возможного распознаваемого таксономического уровня по Определителям (1977, 1995). Частоту встречаемости (ЧВ, %) пищевых компонентов рассчитывали как отношение числа особей с каждым кормовым объектом к общему числу особей данного вида (Коган, 1969).

Для сравнения спектра питания рыб использовали коэффициент сходства Сёренсена–Дайса, который рассчитывали по формуле (Wolda, 1981):  $Q_s = 2c/(a + b)$ , где *a* – число видов корма в спектре питания особей в 1-й выборке, *b* – то же во 2-й выборке, *c* – общее число видов корма для двух выборок рыб.  $Q_s$  изменяется от 0 (нет сходства) до 1 (полное сходство).

Для выделения тотальной ДНК образцы слизистой и содержимого разных органов, воды, грунта и тростника фиксировали в лизирующем растворе набора ДНК-сорб В (МФГУН ЦНИИ эпидемиологии, Россия). В пробирку с лизирующим раствором (300 мкл) помещали 100 мг образца, тщательно перемешивали на вортексе, прогревали 5 мин при температуре 65°C. Пробы гомогенизировали механическим гомогенизатором и далее центрифугировали в течение 5 мин при 10000–12000 об/мин. Надосадочную жидкость переносили в новую пробирку. К надосадочной жидкости добавляли 25 мкл сорбента, суспендировали на вортексе, центрифугировали при 5000 об/мин в течение 30 с. Затем проводили серию отмывок сорбента с ДНК от белков, солей и других ингибиторов полимеразной цепной реакции (ПЦР) согласно протоколу. Отмытый сорбент подсушивали 10 мин при 65°C, для элюиро-

вания ДНК добавляли 25 мкл ТЕ-буфера (10 мМ Трис-НСI, рН 7.5; 1 мМ ЭДТА) и освобождали ДНК от силикагеля центрифугированием (12000 об/мин в течение 1 мин).

Перед амплификацией и секвенированием варибельных участков V3–V4 гена *16S* рибосомной РНК (рРНК) образцы с выделенной ДНК смешивали в эквимольных соотношениях в зависимости от вида рыб и сезона года во избежание внутривидовых вариаций между особями (Kashinskaya et al., 2015). Варибельные участки V3 и V4 гена *16S* рРНК амплифицировали с универсальными праймерами 343F (5'-СТССТАСГГРРСГСАГ-3') и 806R (5'-GGACTACNVGGGTWTCTA-AT-3'), содержащими адаптерные последовательности, в описанных ранее условиях (Polenogova et al., 2019). Далее по 200 нг ПЦР-продукта из каждого образца объединяли вместе и очищали с использованием набора Min Elute Gel Extraction Kit (“Qiagen”). Пул библиотек секвенирован на Illumina MiSeq с использованием реактивов MiSeq 500-cycle PE kit (длина прочтений по 250 пар оснований (п.о.) с каждого конца фрагментов) в ЦКП “Геномика” СО РАН (ИХБФМ СО РАН, Россия).

Полученные попарные прочтения были собраны и отфильтрованы по длине и качеству (максимальная длина гомополимерного участка 8 п.о., максимальное число неопределённых нуклеотидов 0, минимальная длина прочтений 300 п.о., максимальная – 500 п.о.) в программе Mothur 1.31.2 (Schloss et al., 2009). Для дальнейшей обработки и анализа использовали пакет программного обеспечения QIIME 1.9.1 (Caporaso et al., 2010). Обнаружение возможных химерных последовательностей проводили *de novo* (на основе численности) (identif\_chimeric\_seqs.py с опцией -m usearch61 в QIIME) в программе USEARCH 6.1 (Edgar, 2010). После удаления химерных последовательностей скрипт QIIME 'pick\_open\_reference\_otus.py' с параметрами по умолчанию использовался для: 1) кластеризации операционных таксономических единиц (ОТЕ) с открытым референсом (при помощи UCLUST)

(Edgar, 2010), 2) определения таксономии (UCRUST), 3) выравнивания последовательностей ОТЕ (PyNAST 1.2.2) (Caporaso et al., 2010), 4) построения дендрограмм (FastTree 2.1.3) (Price et al., 2010). Этот алгоритм включает в себя несколько этапов отбора ОТЕ как с закрытым, так и с открытым референсом, за которыми следует присвоение таксономии, для чего в качестве референса использовали базу данных рРНК SILVA 132 (Quast et al., 2013). Хлоропластные, митохондриальные и небактериальные последовательности были удалены из дальнейшего анализа. Нуклеотидные последовательности депонированы в базе данных Sequence Read Archive (SRA NCBI) под номерами SRP056565, SRP065371, SRP065362, SRP065460.

Полученные ОТЕ после фильтрации и установления таксономической принадлежности использовали для подсчёта  $\alpha$ -разнообразия. Расчёт коэффициентов разнообразия Шеннона ( $H$ ) и Симпсона ( $D$ ), а также показателей видового богатства (число ОТЕ и индекс *Chao1*) проводили с помощью QIIME 1.9.1. Таксономическую структуру микробных сообществ оценивали по отношению числа таксонспецифичных *16S* рРНК-последовательностей к их общему числу, т.е. по относительному обилию таксона, выраженному в процентах.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Питание рыб в разные сезоны года

**Обыкновенный окунь.** На протяжении всех сезонов в питании окуня отмечены личинки хирономид (Chironomidae), молодь карповых (Cyprinidae) видов рыб и неопределяемые остатки насекомых (табл. 2). В весенний период (апрель–май) окунь питался разнообразной пищей: личинками хирономид, подёнок (Ephemeroptera) и ручейников (Trichoptera), пиявками (Hirudinea), гаммаридами (Gammaridae), детритом, зоопланктоном, икрой и молодь рыб, неидентифицированным личинками насекомых и нематодами (Nematoda). Весной большинство исследованных желудочно-кишечных трактов (ЖКТ) содержали личинки хирономид (ЧВ 82.4%) и подёнок (70.6%), ЧВ остальных компонентов варьировала в пределах 6–35%. В июне–июле по сравнению с весенним периодом ЧВ молоди рыб существенно возросла (67.7 против 17.7%); у значительной части исследованных особей в ЖКТ были обнаружены личинки и куколки хирономид (35.3 и 26.5%), а также личинки ручейников (27.9%). В августе наибольшей ЧВ характеризовались молодь рыб (52.6%), личинки и куколки хирономид (52.6 и 42.1%). В октябре первое место по ЧВ занимали взрослые насекомые (66.7%), второе – личинки хирономид (44.4%), третье – зоопланктон и молодь рыб (по 22.2%). В целом в течение вегетаци-

онного сезона спектр питания окуня сокращался. При этом наблюдалась смена преобладающей по ЧВ пищи: весной в пищевом комке окуня чаще отмечались донные объекты, летом и осенью – преимущественно распределяющиеся в толще воды.

**Серебряный карась.** В течение всего вегетационного сезона в пищевом комке карася присутствовали детрит и фитопланктон (табл. 2). Наиболее широкий спектр питания у карася, как и у окуня, наблюдался в весенний период. В апреле–мае, помимо личинок хирономид (ЧВ 100%) и детрита (91.7%), в питании карася отмечены брюхоногие моллюски (Gastropoda), гаммариды, личинки ручейников, взрослые насекомые и личинки стрекоз (Odonata), которые не встречались в другие месяцы. В июне–июле все особи питались детритом и личинками хирономид, другие объекты встречались реже. В августе в питании карася отмечены всего два компонента – детрит (ЧВ 80%) и фитопланктон (100%). Осенью спектр питания карася расширился за счёт эфипиальных яиц *Daphnia* и личинок хирономид.

**Индекс сходства спектров питания.** Разнообразии потребляемых компонентов пищи в рационе окуня и карася постепенно снижалось с мая по октябрь. При сравнении спектров питания карася в разные сезоны наибольшее сходство ( $Q_S = 0.73$ ) выявлено между июнем–июлем и октябрём, наименьшее ( $Q_S = 0.33$ ) – между апрелем–маем и августом (табл. 3). У окуня максимальным сходством спектров питания характеризуются апрель–май и июнь–июль ( $Q_S = 0.64$ ), минимальным – апрель–май и август ( $Q_S = 0.40$ ).

Наибольшая степень сходства спектров питания карася и окуня наблюдается в мае –  $Q_S = 0.50$ , в июне–июле значение этого индекса составляет 0.32, а в августе и октябре – 0.22.

### $\alpha$ -Разнообразие микробных сообществ пищеварительного тракта рыб и компонентов окружающей среды в разные сезоны

По результатам секвенирования V3–V4 региона гена *16S* рРНК получено 492195 прочтений и 6425 ОТЕ. Все идентифицированные ОТЕ были отнесены к 46 известным филумам бактерий. Микробное сообщество донных отложений представлено наиболее богато, число филумов составляло от 20 до 32, ОТЕ – от 666 до 1284.

Значения индексов видового богатства (*Chao1* и ОТЕ) и видового разнообразия ( $H$  и  $D$ ) микробиоты ЖКТ рыб варьировали в зависимости от сезона года (табл. 4). У окуня все показатели разнообразия микробных сообществ в ЖКТ в весенне-летний период были выше, чем осенью. Исключение составила слизистая оболочка кишечника, где обнаружена обратная зависимость: разнообразие бактерий постепенно увеличива-

**Таблица 2.** Частота встречаемости компонентов пищи в питании серебряного карася *Carassius gibelio* и обыкновенного окуня *Perca fluviatilis* в оз. Малые Чаны в разные сезоны 2012 г., %

| Компонент пищи                        | <i>C. gibelio</i> |        |      |      | <i>P. fluviatilis</i> |        |      |      |
|---------------------------------------|-------------------|--------|------|------|-----------------------|--------|------|------|
|                                       | IV–V              | VI–VII | VIII | X    | IV–V                  | VI–VII | VIII | X    |
| Фитопланктон                          | 8.3               | 11.1   | 100  | 25.0 |                       |        |      |      |
| Макрофиты                             |                   | 22.2   |      |      | 5.8                   |        | 21.1 |      |
| Детрит                                | 91.7              | 100    | 80.0 | 75.0 | 23.5                  |        | 5.3  |      |
| Cladocera:                            |                   |        |      |      |                       |        |      |      |
| <i>Bythotrephes</i> sp.               |                   |        |      |      |                       | 4.41   |      |      |
| <i>Daphnia</i> sp. (эпифиальные яйца) | 41.7              | 22.2   |      | 75.0 |                       |        |      |      |
| Ostracoda                             |                   |        |      |      |                       |        | 5.3  |      |
| Зоопланктёры неидентифицированные     |                   |        |      |      | 11.7                  | 2.9    |      | 22.2 |
| Gammaridae                            | 33.3              |        |      |      | 29.4                  | 16.2   |      |      |
| Chironomidae:                         |                   |        |      |      |                       |        |      |      |
| личинки                               | 100               | 100    |      | 62.5 | 82.4                  | 35.3   | 52.6 | 44.4 |
| куколки                               |                   | 33.3   |      |      |                       | 26.5   | 42.1 |      |
| Ephemeroptera (личинки)               |                   |        |      |      | 70.6                  |        |      |      |
| Trichoptera (личинки)                 | 33.3              |        |      |      | 35.3                  | 27.9   |      |      |
| Hirudinea                             |                   |        |      |      | 17.7                  | 4.4    |      |      |
| Nematoda                              |                   |        |      |      | 5.9                   |        |      |      |
| Моллюски (Gastropoda)                 | 41.7              |        |      |      |                       | 1.5    |      |      |
| Odonata (личинки)                     | 8.3               |        |      |      | 5.9                   | 4.4    |      | 11.1 |
| Insecta неидентифицированные:         |                   |        |      |      |                       |        |      |      |
| личинки                               | 41.7              | 22.2   |      |      | 17.7                  | 2.9    |      |      |
| имаго                                 | 25.0              |        |      |      |                       | 5.9    | 15.8 | 66.7 |
| Рыбы (Cyprinidae):                    |                   |        |      |      |                       |        |      |      |
| икра                                  |                   |        |      |      | 11.8                  |        |      |      |
| молодь                                |                   |        |      |      | 17.7                  | 67.7   | 52.6 | 22.2 |

**Таблица 3.** Степень сходства ( $Q_s$ ) спектра питания серебряного карася *Carassius gibelio* и обыкновенного окуня *Perca fluviatilis* в оз. Малые Чаны в разные сезоны 2012 г.

| Месяцы     | <i>C. gibelio</i> |           |        | <i>P. fluviatilis</i> |           |        |
|------------|-------------------|-----------|--------|-----------------------|-----------|--------|
|            | апрель–май        | июнь–июль | август | апрель–май            | июнь–июль | август |
| Апрель–май | 1.00              |           |        | 1.00                  |           |        |
| Июнь–июль  | 0.59              | 1.00      |        | 0.64                  | 1.00      |        |
| Август     | 0.33              | 0.44      | 1.00   | 0.40                  | 0.42      | 1.00   |
| Октябрь    | 0.57              | 0.73      | 0.67   | 0.44                  | 0.59      | 0.50   |

лось к осени. В ЖКТ карася показатели разнообразия бактериальных сообществ весной и осенью были выше, чем летом.

Наибольшие значения индексов видового богатства и разнообразия микробных сообществ воды и донных отложений отмечены в летний период, тогда как разнообразие микробиоты, ассоциированной с тростником, выше осенью (табл. 5).

**Таксономический состав микробиоты пищеварительного тракта рыб и компонентов окружающей среды на уровне филума**

*Обыкновенный окунь.* В микробиоте ЖКТ окуня с весны по осень доминировали филумы Proteobacteria и Bacteroidetes, в меньшей степени представлены Actinobacteria и Firmicutes (табл. 6). В слизистой желудка, в содержимом желудка и кишечника относительное обилие главных доми-

**Таблица 4.** Индексы видового богатства и разнообразия микробных сообществ желудочно-кишечного тракта серебряного карася *Carassius gibelio* и обыкновенного окуня *Perca fluviatilis* в разные сезоны 2012 г.

| Отдел желудочно-кишечного тракта | Месяцы     | Число филумов | Видовое богатство |     | Видовое разнообразие |             |
|----------------------------------|------------|---------------|-------------------|-----|----------------------|-------------|
|                                  |            |               | Chao1             | ОТЕ | Шеннон (H)           | Симпсон (D) |
| Карась                           |            |               |                   |     |                      |             |
| Слизистая кишечника              | Апрель–май | 8             | 607.2             | 432 | 4.21                 | 0.87        |
|                                  | Июнь–июль  | 10            | 444.3             | 288 | 3.85                 | 0.86        |
|                                  | Август     | 9             | 342.1             | 217 | 3.32                 | 0.75        |
|                                  | Октябрь    | 9             | 655.6             | 466 | 4.10                 | 0.87        |
| Содержимое кишечника             | Апрель–май | 20            | 759.0             | 627 | 5.79                 | 0.94        |
|                                  | Июнь–июль  | 13            | 683.6             | 428 | 4.01                 | 0.78        |
|                                  | Август     | 14            | 563.3             | 420 | 3.82                 | 0.78        |
|                                  | Октябрь    | 15            | 747.5             | 595 | 5.06                 | 0.90        |
| Окунь                            |            |               |                   |     |                      |             |
| Слизистая желудка                | Апрель–май | 5             | 373.4             | 262 | 4.41                 | 0.89        |
|                                  | Июнь–июль  | 11            | 359.0             | 270 | 4.75                 | 0.90        |
|                                  | Август     | 7             | 373.8             | 310 | 5.01                 | 0.93        |
|                                  | Октябрь    | 7             | 113.2             | 75  | 2.89                 | 0.67        |
| Содержимое желудка               | Апрель–май | 17            | 750.7             | 596 | 5.89                 | 0.94        |
|                                  | Июнь–июль  | 16            | 355.3             | 227 | 1.18                 | 0.25        |
|                                  | Август     | 17            | 519.8             | 418 | 2.50                 | 0.64        |
|                                  | Октябрь    | 9             | 348.1             | 253 | 0.72                 | 0.13        |
| Пилорические придатки            | Апрель–май | 6             | 492.3             | 310 | 3.97                 | 0.85        |
|                                  | Июнь–июль  | 8             | 422.7             | 285 | 4.43                 | 0.89        |
|                                  | Август     | 6             | 346.6             | 233 | 4.20                 | 0.88        |
|                                  | Октябрь    | 8             | 411.0             | 266 | 3.55                 | 0.82        |
| Слизистая кишечника              | Апрель–май | 10            | 141.7             | 107 | 2.64                 | 0.57        |
|                                  | Июнь–июль  | 10            | 518.8             | 327 | 4.06                 | 0.82        |
|                                  | Август     | 7             | 399.4             | 279 | 4.13                 | 0.85        |
|                                  | Октябрь    | 6             | 586.1             | 375 | 3.85                 | 0.81        |
| Содержимое кишечника             | Апрель–май | 13            | 587.5             | 424 | 4.97                 | 0.90        |
|                                  | Июнь–июль  | 7             | 356.9             | 274 | 3.45                 | 0.78        |
|                                  | Август     | 10            | 328.6             | 222 | 3.01                 | 0.73        |
|                                  | Октябрь    | 7             | 294.9             | 151 | 0.62                 | 0.11        |

нантов с апреля по октябрь изменялось в противофазе: обилие Bacteroidetes уменьшалось, а Proteobacteria увеличивалось. Значительные сезонные изменения выявлены для Tenericutes и Fusobacteria: максимальное обилие Tenericutes отмечено весной в слизистой оболочке (71.0%) и содержимом кишечника (9.5%), а Fusobacteria – летом в содержимом кишечника (14.1–51.7%); в остальные периоды во всех отделах ЖКТ показатели первого филума составляли доли процента, а второго – не достигали 4%. Состав микробиоты пилорических придатков на протяжении всех сезонов оставался относительно стабильным.

*Серебряный карась.* В кишечнике карася доминировали Proteobacteria, Bacteroidetes, Tenericutes и Firmicutes, в течение вегетационного сезона их соотношение изменялось (табл. 6). В период с апреля по июль относительное обилие Proteobacteria в слизистой кишечника и в его содержимом увеличивалось, а Bacteroidetes и Tenericutes, наоборот, снижалось. В августе в составе микробного сообщества слизистой и содержимого кишечника резко возросла доля Fusobacteria, в остальные месяцы обилие этой группы бактерий не превышало 2.0%. В октябре в слизистой кишечника доминирующее положение занимали Bacteroidetes, а в его содержимом – Proteobacteria. Се-

**Таблица 5.** Индексы видового богатства и разнообразия микробных сообществ компонентов окружающей среды в оз. Малые Чаны в разные сезоны 2012 г.

| Объект исследования           | Месяцы     | Число филумов | Видовое богатство |      | Видовое разнообразие |                      |
|-------------------------------|------------|---------------|-------------------|------|----------------------|----------------------|
|                               |            |               | <i>Chao1</i>      | OTE  | Шеннон ( <i>H</i> )  | Симпсон ( <i>D</i> ) |
| Вода                          | Апрель—май | 10            | 636.3             | 453  | 3.85                 | 0.77                 |
|                               | Июнь—июль  | 12            | 654.4             | 472  | 5.21                 | 0.91                 |
|                               | Август     | 26            | 1214.9            | 998  | 8.07                 | 0.98                 |
|                               | Октябрь    | 14            | 542.9             | 439  | 5.98                 | 0.94                 |
| Донные отложения              | Апрель—май | 30            | 1112.9            | 961  | 7.45                 | 0.97                 |
|                               | Июнь—июль  | 32            | 1430.0            | 1284 | 8.91                 | 0.99                 |
|                               | Август     | 20            | 1351.2            | 1115 | 8.00                 | 0.99                 |
|                               | Октябрь    | 20            | 822.9             | 666  | 4.82                 | 0.87                 |
| Тростник <i>Ph. australis</i> | Апрель—май | 16            | 1246.9            | 1041 | 7.62                 | 0.98                 |
|                               | Июнь—июль  | 19            | 1052.2            | 833  | 7.91                 | 0.98                 |
|                               | Октябрь    | 19            | 1337.6            | 1075 | 8.06                 | 0.99                 |

зонные изменения остальных групп бактерий были выражены не так явно.

**Компоненты окружающей среды.** В составе микробиоты, ассоциированной с водой, донными отложениями и тростником, доминировали те же филумы, что и в ЖКТ рыб, — Proteobacteria и Bacteroidetes, в меньшей степени были представлены филумы Actinobacteria, Cyanobacteria и Firmicutes (табл. 6). В воде с апреля по август относительное обилие Bacteroidetes снижалось, тогда как Actinobacteria и Proteobacteria — увеличивалось. В составе микробиоты грунта в апреле—мае и в августе доминировали Proteobacteria, в меньшей степени были представлены Bacteroidetes; в июне—июле и в октябре, наоборот, доминирующее положение занимали Bacteroidetes. Состав доминирующей микробиоты тростника на протяжении всех сезонов был относительно стабилен.

#### Таксономический состав микробиоты пищеварительного тракта рыб и компонентов окружающей среды на уровне семейств и родов

**Обыкновенный окунь.** На наиболее низком таксономическом уровне состав микробиоты разных отделов ЖКТ окуня также различался и менялся в зависимости от сезона года (табл. 7). Так, в слизистой желудка и кишечника и в пилорических придатках доминировали неклассифицируемые и некультивируемые Chitinophagaceae, *Sediminibacterium*, *Sphingomonas*, *Caulobacter* и *Phyllobacterium*; в содержимом желудка и кишечника — *Haematospirillum*, *Cetobacterium*, *Vibrio*, неклассифицируемые Chitinophagaceae, *Sediminibacterium*, *Aeromonas* и *Plesiomonas*. Выявлены следующие изменения относительного обилия некоторых доминантов ЖКТ окуня: 1) относительное обилие неклассифицируемых бактерий семейства Chiti-

phagaceae и родов *Sediminibacterium* и *Prevotella* в слизистой желудка, содержимом желудка и кишечника снижалось с апреля по октябрь; 2) микробиота пилорических придатков и слизистой кишечника оставалась относительно стабильной на протяжении всего периода наблюдений, за исключением апреля—мая, когда в слизистой кишечника доминировали бактерии рода *Mycoplasma*; 3) весной состав микробиоты содержимого желудка и кишечника существенно отличался от такового в летний и осенний сезоны. Если весной доминировали неклассифицируемые и некультивируемые Chitinophagaceae, *Sediminibacterium*, *Sphingomonas*, *Caulobacter* и *Phyllobacterium*, то летом и осенью доминировали бактерии родов *Haematospirillum*, *Cetobacterium*, *Vibrio*, неклассифицируемые Chitinophagaceae, *Sediminibacterium*, *Aeromonas* и *Plesiomonas*.

**Серебряный карась.** Состав микробиоты слизистой кишечника и его содержимого у карася значительно изменялся в зависимости от сезона (табл. 8). Так, с апреля по июль в слизистой кишечника доминировали *Sediminibacterium*, неклассифицируемые Mycoplasmataceae, Vibrionaceae и Chitinophagaceae, *Sphingomonas* и *Caulobacter*, а в его содержимом — *Aeromonas*, *Vibrio* и неклассифицируемые Vibrionaceae. Сходство состава микробиоты слизистой оболочки и содержимого кишечника отмечено только в августе: среди доминантов отмечены *Cetobacterium*, *Vibrio* и *Aeromonas*. В октябре составы микробиоты слизистой оболочки и содержимого кишечника вновь различались: в слизистой кишечника доминировали *Sediminibacterium*, неклассифицируемые Mycoplasmataceae и Chitinophagaceae, а в его содержимом — *Alcaligenes* и *Providencia*.

**Компоненты окружающей среды.** В составе микробиоты воды и донных отложений доминиро-





Таблица 6. Окончание

| Объект исследования | Месяцы | Филум         |                |               |            |             |               |                   |            |              |                |             |             |                 |        |      |
|---------------------|--------|---------------|----------------|---------------|------------|-------------|---------------|-------------------|------------|--------------|----------------|-------------|-------------|-----------------|--------|------|
|                     |        | Acidobacteria | Actinobacteria | Bacteroidetes | Chlamydiae | Chloroflexi | Cyanobacteria | Epsilonbacteriota | Firmicutes | Fusobacteria | Proteobacteria | Spirchaetes | Tenericutes | Verrucomicrobia | Прочие |      |
| Слизистая кишечника | IV-V   | 0.03          | 1.70           | 43.08         |            |             | 0.30          |                   | 3.59       | 0.02         | 25.48          | 3.71        | 22.08       |                 | 0.01   |      |
|                     | VI-VII | 0.05          | 0.54           | 33.33         |            | 0.02        | 1.42          |                   | 2.62       |              | 61.60          |             | 0.38        |                 | 0.04   |      |
|                     | VIII   |               | 0.28           | 4.72          |            | 0.02        | 5.26          |                   | 4.48       | 49.28        | 35.78          |             | 0.06        | 0.11            | 0.01   |      |
|                     | X      |               | 2.18           | 52.19         |            | 0.47        | 0.47          |                   | 6.64       | 0.10         | 25.88          | 0.13        | 12.40       | 0.01            |        |      |
|                     | IV-V   | 0.05          | 0.42           | 13.14         | 2.81       | 0.24        | 0.53          | 0.44              | 2.45       | 2.07         | 70.65          | 0.93        | 5.03        | 0.59            | 0.65   |      |
|                     | VI-VII | 0.01          | 0.04           | 0.81          |            | 0.07        | 0.96          | 0.03              | 2.53       | 0.20         | 94.80          |             |             | 0.49            | 0.06   |      |
|                     | VIII   | 0.07          | 0.47           | 6.28          | 0.28       | 0.10        | 3.38          | 0.01              | 1.62       | 46.18        | 41.30          | 0.01        | 0.08        | 0.20            | 0.02   |      |
|                     | X      | 0.01          | 1.44           | 5.01          |            | 0.17        | 2.65          | 0.10              | 6.05       | 1.95         | 80.46          | 0.02        | 1.68        | 0.40            | 0.06   |      |
|                     | Вода   | IV-V          |                | 2.74          | 67.97      |             |               | 0.41              | 0.16       | 3.79         |                | 24.17       |             |                 | 0.60   | 0.16 |
|                     |        | VI-VII        |                | 8.26          | 45.05      |             |               | 1.06              | 0.02       | 4.64         |                | 39.69       |             |                 | 0.94   | 0.34 |
| VIII                |        | 2.20          | 0.95           | 23.75         |            | 5.77        | 4.00          | 0.09              | 0.88       |              | 57.71          | 0.60        |             | 2.04            | 2.01   |      |
| X                   |        | 0.03          | 21.95          | 37.43         | 0.02       | 0.48        | 2.37          | 0.41              | 4.74       |              | 30.39          | 0.18        | 0.05        | 1.91            | 0.45   |      |
| IV-V                |        | 0.90          | 1.66           | 36.90         | 0.12       | 1.68        | 1.53          | 0.41              | 3.40       |              | 49.48          | 0.39        |             | 0.84            | 2.69   |      |
| VI-VII              |        | 2.02          | 0.78           | 47.34         | 0.05       | 3.19        | 1.37          | 1.21              | 1.64       | 0.14         | 35.91          | 0.87        |             | 2.11            | 3.37   |      |
| VIII                |        | 0.74          | 0.58           | 23.46         |            | 0.58        | 2.46          | 0.16              | 0.16       |              | 68.63          | 0.18        |             | 1.81            | 1.24   |      |
| X                   |        | 0.26          | 1.49           | 54.56         |            | 0.48        | 3.87          | 0.17              | 2.48       |              | 35.07          | 0.08        |             | 0.24            | 1.30   |      |
| IV-V                |        | 0.67          | 1.76           | 12.36         |            | 0.09        | 1.64          | 0.03              | 0.13       | 0.02         | 82.43          |             |             | 0.49            | 0.38   |      |
| VI-VII              |        | 2.51          | 1.07           | 20.56         |            | 0.25        | 3.83          | 0.04              | 0.10       |              | 69.25          | 0.04        |             | 1.28            | 1.07   |      |
| X                   | 1.77   | 1.72          | 16.55          |               | 0.26       | 2.33        | 0.02          | 0.80              | 0.03       | 73.19        | 0.03           |             | 1.22        | 2.08            |        |      |
| Донные отложения    | IV-V   |               | 2.74           | 67.97         |            |             | 0.41          | 0.16              | 3.79       |              | 24.17          |             |             | 0.60            | 0.16   |      |
|                     | VI-VII |               | 8.26           | 45.05         |            |             | 1.06          | 0.02              | 4.64       |              | 39.69          |             |             | 0.94            | 0.34   |      |
|                     | VIII   | 2.20          | 0.95           | 23.75         |            | 5.77        | 4.00          | 0.09              | 0.88       |              | 57.71          | 0.60        |             | 2.04            | 2.01   |      |
|                     | X      | 0.03          | 21.95          | 37.43         | 0.02       | 0.48        | 2.37          | 0.41              | 4.74       |              | 30.39          | 0.18        | 0.05        | 1.91            | 0.45   |      |
|                     | IV-V   | 0.90          | 1.66           | 36.90         | 0.12       | 1.68        | 1.53          | 0.41              | 3.40       |              | 49.48          | 0.39        |             | 0.84            | 2.69   |      |
|                     | VI-VII | 2.02          | 0.78           | 47.34         | 0.05       | 3.19        | 1.37          | 1.21              | 1.64       | 0.14         | 35.91          | 0.87        |             | 2.11            | 3.37   |      |
|                     | VIII   | 0.74          | 0.58           | 23.46         |            | 0.58        | 2.46          | 0.16              | 0.16       |              | 68.63          | 0.18        |             | 1.81            | 1.24   |      |
|                     | X      | 0.26          | 1.49           | 54.56         |            | 0.48        | 3.87          | 0.17              | 2.48       |              | 35.07          | 0.08        |             | 0.24            | 1.30   |      |
|                     | IV-V   | 0.67          | 1.76           | 12.36         |            | 0.09        | 1.64          | 0.03              | 0.13       | 0.02         | 82.43          |             |             | 0.49            | 0.38   |      |
|                     | VI-VII | 2.51          | 1.07           | 20.56         |            | 0.25        | 3.83          | 0.04              | 0.10       |              | 69.25          | 0.04        |             | 1.28            | 1.07   |      |
| X                   | 1.77   | 1.72          | 16.55          |               | 0.26       | 2.33        | 0.02          | 0.80              | 0.03       | 73.19        | 0.03           |             | 1.22        | 2.08            |        |      |
| Тростник            | IV-V   |               | 2.74           | 67.97         |            |             | 0.41          | 0.16              | 3.79       |              | 24.17          |             |             | 0.60            | 0.16   |      |
|                     | VI-VII |               | 8.26           | 45.05         |            |             | 1.06          | 0.02              | 4.64       |              | 39.69          |             |             | 0.94            | 0.34   |      |
|                     | VIII   | 2.20          | 0.95           | 23.75         |            | 5.77        | 4.00          | 0.09              | 0.88       |              | 57.71          | 0.60        |             | 2.04            | 2.01   |      |
|                     | X      | 0.03          | 21.95          | 37.43         | 0.02       | 0.48        | 2.37          | 0.41              | 4.74       |              | 30.39          | 0.18        | 0.05        | 1.91            | 0.45   |      |
|                     | IV-V   | 0.90          | 1.66           | 36.90         | 0.12       | 1.68        | 1.53          | 0.41              | 3.40       |              | 49.48          | 0.39        |             | 0.84            | 2.69   |      |
|                     | VI-VII | 2.02          | 0.78           | 47.34         | 0.05       | 3.19        | 1.37          | 1.21              | 1.64       | 0.14         | 35.91          | 0.87        |             | 2.11            | 3.37   |      |
|                     | VIII   | 0.74          | 0.58           | 23.46         |            | 0.58        | 2.46          | 0.16              | 0.16       |              | 68.63          | 0.18        |             | 1.81            | 1.24   |      |
|                     | X      | 0.26          | 1.49           | 54.56         |            | 0.48        | 3.87          | 0.17              | 2.48       |              | 35.07          | 0.08        |             | 0.24            | 1.30   |      |
|                     | IV-V   | 0.67          | 1.76           | 12.36         |            | 0.09        | 1.64          | 0.03              | 0.13       | 0.02         | 82.43          |             |             | 0.49            | 0.38   |      |
|                     | VI-VII | 2.51          | 1.07           | 20.56         |            | 0.25        | 3.83          | 0.04              | 0.10       |              | 69.25          | 0.04        |             | 1.28            | 1.07   |      |
| X                   | 1.77   | 1.72          | 16.55          |               | 0.26       | 2.33        | 0.02          | 0.80              | 0.03       | 73.19        | 0.03           |             | 1.22        | 2.08            |        |      |

Примечание. Представлены доминантные филумы, относительное обилие которых > 1%; в категорию "прочие" включены таксоны с относительным обилием < 1%.

**Таблица 7.** Относительное обилие семейств и родов микробных сообществ желудочно-кишечного тракта обыкновенного окуня *Perca fluviatilis* в оз. Малые Чаны в разные сезоны 2012 г., %

| Таксон                        | Слизистая желудка |        |       |       | Содержимое желудка |        |       |       | Пилорические придатки |        |       |       | Слизистая кишечника |        |       |       | Содержимое кишечника |        |       |       |
|-------------------------------|-------------------|--------|-------|-------|--------------------|--------|-------|-------|-----------------------|--------|-------|-------|---------------------|--------|-------|-------|----------------------|--------|-------|-------|
|                               | IV-V              | VI-VII | VIII  | X     | IV-V               | VI-VII | VIII  | X     | IV-V                  | VI-VII | VIII  | X     | IV-V                | VI-VII | VIII  | X     | IV-V                 | VI-VII | VIII  | X     |
| Bacteroidetes:                | 52.64             | 47.85  | 34.87 | 14.49 | 47.08              | 1.03   | 2.40  | 1.64  | 56.92                 | 50.37  | 50.94 | 61.37 | 14.31               | 61.60  | 53.30 | 62.60 | 44.39                | 4.11   | 4.96  | 0.41  |
| <i>Prevotella</i>             | 9.69              |        |       | 6.97  | 5.01               | 0.02   | 0.06  | 0.24  | 29.44                 | 2.15   | 23.86 | 25.59 | 1.05                | 1.88   | 17.63 | 2.53  | 2.41                 | 1.58   | 0.09  |       |
| <i>Sediminibacterium</i>      | 17.28             | 18.94  | 17.72 | 6.97  | 16.87              | 0.03   | 0.33  | 0.51  | 22.05                 | 25.62  | 19.98 | 31.56 | 8.00                | 18.88  | 31.75 | 14.44 | 15.59                | 2.22   | 1.30  | 0.04  |
| Chitinophagaceae <sup>1</sup> | 23.36             | 21.51  | 10.80 | 6.65  | 15.69              | 0.08   | 0.31  | 0.54  | 3.84                  | 16.08  | 6.93  | 1.98  | 4.31                | 37.09  | 3.87  | 40.84 | 24.57                | 0.03   | 2.96  | 0.21  |
| Chitinophagaceae <sup>2</sup> | 2.29              | 1.13   | 1.65  | 0.32  | 1.95               | 0.01   | 0.03  | 0.09  | 1.59                  | 6.33   | 0.17  | 2.24  | 0.74                | 2.81   | 3.87  | 2.87  | 1.48                 | 0.03   | 0.13  |       |
| Прочие                        | 0.02              | 6.27   | 4.70  | 0.55  | 7.56               | 0.89   | 1.67  | 0.26  | 4.47                  | 0.19   | 7.94  | 5.27  | 1.84                | 0.94   | 0.05  | 1.92  | 0.34                 | 0.28   | 0.48  | 0.16  |
| Firmicutes:                   | 6.81              | 7.07   | 3.12  | 2.56  | 5.99               | 0.12   | 1.28  | 0.07  | 0.02                  | 8.09   | 5.98  | 1.12  | 1.84                | 4.61   | 5.90  | 2.16  | 8.16                 | 4.44   | 4.65  | 0.21  |
| Lachnospiraceae <sup>2</sup>  | 5.37              |        |       |       |                    |        |       |       | 0.02                  | 0.02   | 5.98  | 1.12  | 1.84                | 4.61   | 5.90  | 2.16  | 8.16                 | 4.44   | 4.65  | 0.21  |
| Прочие                        | 1.44              | 7.07   | 3.12  | 2.56  | 5.99               | 0.12   | 1.28  | 0.07  | 4.47                  | 8.07   | 7.94  | 5.27  | 1.84                | 4.61   | 5.90  | 2.15  | 8.16                 | 4.44   | 4.65  | 0.21  |
| Fusobacteria:                 |                   |        | 0.22  | 0.80  |                    | 0.09   | 2.18  | 0.08  |                       | 0.35   |       | 0.14  | 0.11                | 3.64   | 1.19  | 0.04  | 0.14                 | 14.30  | 51.70 | 0.10  |
| <i>Setobacterium</i>          |                   |        | 0.04  | 0.80  |                    | 0.07   | 2.18  | 0.08  |                       | 0.01   |       | 0.14  | 0.11                | 3.64   | 1.19  | 0.04  | 0.12                 | 13.96  | 51.55 | 0.05  |
| Прочие                        |                   |        | 0.18  | 0.80  |                    | 0.02   | 0.02  |       |                       | 0.34   |       | 0.37  | 0.11                | 3.64   | 1.19  | 0.04  | 0.12                 | 0.34   | 0.15  | 0.05  |
| Proteobacteria:               | 33.69             | 37.92  | 54.81 | 81.67 | 43.62              | 98.35  | 92.67 | 97.58 | 32.87                 | 36.41  | 35.14 | 32.08 | 10.42               | 26.47  | 36.00 | 33.9  | 34.85                | 76.68  | 38.20 | 99.21 |
| <i>Caulobacter</i>            | 7.68              | 3.86   | 1.64  | 9.93  | 3.09               | 0.02   | 0.07  | 0.25  | 7.35                  | 8.36   | 11.11 | 8.84  | 0.68                | 3.77   | 4.35  | 5.43  | 2.64                 | 0.40   | 0.43  | 0.08  |
| <i>Phyllobacterium</i>        | 3.62              | 2.27   | 1.94  |       | 4.10               | 0.02   | 0.02  | 0.10  | 4.01                  | 5.22   | 4.94  | 2.84  | 1.95                | 3.72   | 4.35  | 2.46  | 2.44                 | 0.41   | 0.31  | 0.07  |
| <i>Haematospirillum</i>       | 0.19              | 6.31   | 0.19  | 56.53 |                    | 88.83  | 43.64 | 94.81 | 0.01                  | 0.03   |       | 0.37  | 6.73                | 1.06   | 0.07  | 6.11  | 0.10                 | 43.05  | 0.27  | 97.07 |
| <i>Sphingomonas</i>           | 13.40             | 11.78  | 4.17  | 3.44  | 7.95               | 0.11   | 0.24  | 0.50  | 12.82                 | 12.16  | 12.89 | 14.77 | 6.73                | 7.29   | 13.53 | 8.46  | 8.45                 | 0.78   | 0.80  | 0.12  |
| <i>Silvanigrella</i>          |                   | 0.26   |       |       | 0.01               | 6.46   |       |       |                       |        |       |       |                     |        |       |       |                      |        |       |       |
| <i>Aeromonas</i>              | 0.05              | 0.52   | 0.15  | 3.44  | 0.34               | 0.37   | 1.23  | 0.31  |                       | 1.22   | 0.13  |       |                     | 0.59   | 0.02  | 4.32  | 4.86                 | 17.00  | 1.73  | 1.37  |
| Alteromonadaceae <sup>2</sup> | 0.01              | 16.91  |       |       |                    |        |       |       |                       |        |       |       |                     |        |       |       |                      |        |       |       |
| <i>Plesiomonas</i>            |                   |        |       |       |                    | 0.16   |       |       |                       |        |       |       |                     | 2.34   | 0.61  |       | 0.01                 | 6.47   | 15.71 | 0.01  |
| <i>Acinetobacter</i>          | 0.87              | 1.53   | 13.72 | 1.60  | 0.04               | 0.13   | 0.04  | 0.03  | 1.22                  | 0.67   | 0.04  | 0.12  |                     | 0.80   | 0.17  | 0.55  | 0.01                 | 0.03   | 0.02  |       |
| <i>Pseudomonas</i>            | 0.07              | 0.18   | 5.44  | 0.40  | 0.17               | 0.90   | 0.05  | 0.93  | 0.36                  | 0.13   | 0.13  | 0.32  | 0.05                | 2.94   | 0.39  | 0.60  | 0.21                 | 0.14   | 0.01  |       |
| <i>Vibrio</i>                 |                   | 0.08   |       |       |                    | 0.08   | 44.62 |       |                       |        |       | 0.41  |                     | 0.25   | 0.38  |       | 0.19                 | 6.76   | 17.87 |       |
| Прочие                        | 7.81              | 11.12  | 10.65 | 6.33  | 27.92              | 1.43   | 2.60  | 0.65  | 7.10                  | 8.62   | 5.90  | 4.41  | 1.01                | 3.71   | 12.14 | 5.97  | 15.94                | 1.64   | 1.07  | 0.46  |
| Temericutes:                  |                   | 0.03   |       |       | 0.42               | 0.01   |       |       | 0.06                  | 0.02   |       | 0.02  | 70.96               | 0.30   | 0.79  |       | 9.52                 | 0.01   |       |       |
| <i>Mycoplasma</i>             |                   |        |       |       |                    | 0.01   |       |       | 0.06                  | 0.02   |       | 0.02  | 70.96               | 0.30   | 0.79  |       | 9.32                 | 0.01   |       |       |
| Прочие                        | 6.86              | 7.13   | 6.98  | 0.48  | 2.89               | 0.40   | 1.47  | 0.63  | 5.68                  | 5.11   | 5.98  | 1.12  | 2.36                | 3.38   | 2.82  | 1.30  | 3.08                 | 0.46   | 0.49  | 0.07  |

**Примечание.** Здесь и в табл. 8–9: представлены доминантные таксоны (семейства, роды), относительное обилие которых > 5%; в категорию “прочие” включены таксоны с относительным обилием < 5%; <sup>1</sup>неклассифицированные, <sup>2</sup>некультивируемые.

**Таблица 8.** Относительное обилие семейств и родов микробных сообществ кишечника серебряного карася *Carrasius gibelio* в оз. Малые Чаны в разные сезоны 2012 г., %

| Таксон                        | Компонент кишечника, месяцы |        |       |       |            |        |       |       |
|-------------------------------|-----------------------------|--------|-------|-------|------------|--------|-------|-------|
|                               | слизистая                   |        |       |       | содержимое |        |       |       |
|                               | IV–V                        | VI–VII | VIII  | X     | IV–V       | VI–VII | VIII  | X     |
| Bacteroidetes:                | 43.08                       | 33.33  | 4.72  | 52.19 | 13.14      | 0.81   | 6.28  | 5.01  |
| Chitinophagaceae <sup>1</sup> | 21.25                       | 13.62  | 2.05  | 23.82 | 5.37       | 0.17   | 2.97  | 1.14  |
| <i>Sediminibacterium</i>      | 17.54                       | 17.03  | 2.06  | 22.21 | 4.59       | 0.33   | 2.58  | 1.60  |
| Прочие                        | 4.29                        | 2.68   | 0.61  | 6.16  | 3.18       | 0.31   | 0.73  | 2.27  |
| Fusobacteria:                 | 0.02                        |        | 49.28 | 0.10  | 2.07       | 0.20   | 46.18 | 1.95  |
| <i>Cetobacterium</i>          | 0.01                        |        | 49.28 | 0.06  | 2.07       | 0.20   | 46.08 | 1.85  |
| Прочие                        | 0.01                        |        |       | 0.04  |            |        | 0.10  | 0.10  |
| Proteobacteria:               | 25.48                       | 61.60  | 35.78 | 25.88 | 70.65      | 94.8   | 41.3  | 80.46 |
| <i>Caulobacter</i>            | 4.48                        | 16.13  | 0.28  | 6.18  | 0.57       | 0.74   | 0.97  | 0.30  |
| <i>Sphingomonas</i>           | 6.44                        | 8.08   | 1.21  | 9.49  | 2.04       | 0.29   | 0.89  | 1.09  |
| <i>Aeromonas</i>              | 0.54                        | 1.12   | 4.24  |       | 26.42      | 16.30  | 4.96  | 0.78  |
| <i>Shewanella</i>             | 0.67                        | 0.12   | 0.04  |       | 11.67      | 0.55   | 0.27  | 0.22  |
| <i>Alcaligenes</i>            | 0.01                        |        |       |       |            |        | 0.18  | 21.36 |
| <i>Iodobacter</i>             |                             | 0.02   |       |       | 8.74       |        | 0.02  |       |
| <i>Providencia</i>            |                             |        |       |       |            |        | 0.18  | 22.73 |
| <i>Acinetobacter</i>          | 1.03                        | 0.67   | 0.02  | 0.12  | 0.02       | 0.04   | 0.12  | 6.91  |
| <i>Pseudomonas</i>            | 1.82                        | 1.25   | 0.11  | 1.78  | 2.84       | 0.07   | 0.49  | 5.29  |
| <i>Vibrio</i>                 | 0.01                        | 0.90   | 5.95  |       | 0.04       | 22.37  | 11.69 | 0.09  |
| Vibrionaceae <sup>1</sup>     | –                           | 25.93  | 20.96 | 0.98  | 0.04       | 42.87  | 12.15 | 7.37  |
| Прочие                        | 10.48                       | 7.38   | 2.97  | 7.33  | 18.27      | 11.57  | 9.38  | 14.32 |
| Tenericutes:                  | 22.08                       | 0.38   | 0.06  | 12.40 | 5.03       |        | 0.08  | 1.68  |
| Mycoplasmataceae <sup>2</sup> | 22.07                       | 0.38   | 0.06  | 12.40 | 4.95       |        | 0.08  | 1.68  |
| Прочие                        | 0.01                        |        |       |       | 0.08       |        |       |       |
| Прочие                        | 9.34                        | 4.69   | 10.16 | 9.43  | 9.11       | 4.19   | 6.16  | 10.90 |

вали неклассифицируемые Chitinophagaceae, *Sediminibacterium*, *Sphingomonas* и *Caulobacter* (табл. 9). Относительное обилие этих доминантов снижалось с апреля по август, а в октябре вновь увеличивалось. В августе по сравнению с другими периодами в составе сообществ микробиоты воды и донных отложений была выше доля неклассифицируемых Burkholderiaceae, Rhodobacteraceae, Sphingomonadaceae и некультивируемых Rhodobacteraceae. Качественный состав микробиоты, ассоциированной с тростником, существенно отличался от такового рыб, воды и донных отложений. Из характерных особенностей этих сообществ можно отметить следующее. Основное ядро доминантов представлено некультивируемыми Rhodobacteraceae и Burkholderiaceae. В апреле–мае доминировали бактерии из семейства Sphingomonadaceae и рода *Brevundimonas*; с апреля по октябрь возрастала доля *Sediminibacterium* и неклассифицируемых Chitinophagaceae.

## ОБСУЖДЕНИЕ

На протяжении всех сезонов в кишечнике исследуемых рыб в число доминантов входили филумы Proteobacteria, Bacteroidetes, Firmicutes, Actinobacteria и Tenericutes. Результаты наших исследований согласуются с имеющимися литературными данными. Так, при использовании молекулярно-генетических методов показано, что в составе кишечной микробиоты пресноводных видов рыб разных экологических групп, обитающих в разнотипных озёрах и прудах (*Ctenopharyngodon idella*, *Cyprinus carpio*, *Pelteobagrus fulvidraco*, *Oncorhynchus mykiss*), доминирует филум Proteobacteria (Huber et al., 2004; Han et al., 2010; Wu et al., 2010). В кишечнике рыб также в большом количестве присутствуют Bacteroidetes, Firmicutes, Actinobacteria и Cyanobacteria (Zhou et al., 1998; Luo et al., 2001; Huber et al., 2004; Huang et al., 2009; Han et al., 2010; Wu et al., 2010; van Kessel et al., 2011). Кроме

**Таблица 9.** Относительное обилие семейств и родов микробных сообществ компонентов среды оз. Малые Чаны в разные сезоны 2012 г., %

| Таксон                         | Компонент среды, месяцы |        |       |       |                  |        |       |       |          |        |       |
|--------------------------------|-------------------------|--------|-------|-------|------------------|--------|-------|-------|----------|--------|-------|
|                                | вода                    |        |       |       | донные отложения |        |       |       | тростник |        |       |
|                                | IV–V                    | VI–VII | VIII  | X     | IV–V             | VI–VII | VIII  | X     | IV–V     | VI–VII | X     |
| Actinobacteria:                | 2.74                    | 8.26   | 0.95  | 21.95 | 1.66             | 0.78   | 0.58  | 1.49  | 1.76     | 1.07   | 1.72  |
| <i>hgcI</i> clad               | 0.53                    | 4.54   |       | 10.62 | 0.29             |        | 0.03  | 0.01  |          | 0.02   | 0.03  |
| Прочие                         | 2.21                    | 3.72   | 0.95  | 11.33 | 1.37             | 0.78   | 0.55  | 1.48  | 1.76     | 1.05   | 1.69  |
| Bacteroidetes:                 | 67.97                   | 45.05  | 23.75 | 37.43 | 36.90            | 47.34  | 23.46 | 54.56 | 12.36    | 20.56  | 16.55 |
| Chitinophagaceae <sup>1</sup>  | 44.02                   | 25.00  | 10.12 | 21.50 | 15.13            | 6.12   | 0.19  | 22.63 | 0.75     | 0.98   | 2.65  |
| <i>Sediminibacterium</i>       | 18.94                   | 13.39  | 4.61  | 10.4  | 8.25             | 3.44   | 0.48  | 26.67 | 0.83     | 1.53   | 2.28  |
| Saprospiraceae <sup>2</sup>    | 0.04                    | –      | 1.79  | 0.16  | 1.11             | 6.91   | 4.58  | 0.22  | 0.75     | 5.07   | 2.62  |
| Прочие                         | 4.97                    | 6.66   | 7.23  | 5.37  | 12.41            | 30.87  | 18.21 | 5.04  | 10.03    | 12.98  | 9.00  |
| Proteobacteria:                | 24.17                   | 39.69  | 57.71 | 30.39 | 49.48            | 35.91  | 68.63 | 35.07 | 82.43    | 69.25  | 73.19 |
| <i>Brevundimonas</i>           | 0.48                    | 0.78   | 0.21  | 0.47  | 0.59             | 0.07   | –     | 0.17  | 6.81     | 0.13   | 0.16  |
| <i>Caulobacter</i>             | 5.26                    | 5.03   | 1.36  | 3.35  | 3.08             | 0.84   | 0.06  | 5.58  | 0.51     | 0.25   | 0.92  |
| Rhodobacteraceae <sup>1</sup>  | 0.11                    | 0.34   | 1.20  | 0.34  | 0.17             | 0.50   | 8.74  | 0.02  | 2.57     | 6.41   | 4.62  |
| Rhodobacteraceae <sup>2</sup>  | 0.2                     | 0.85   | 2.78  | 1.57  | 0.33             | 0.43   | 7.35  | 0.41  | 7.90     | 6.57   | 9.37  |
| Clade III <sup>2</sup>         | 0.13                    | 11.83  |       | 2.40  |                  | 0.01   |       |       |          |        |       |
| <i>Sphingomonas</i>            | 7.36                    | 7.27   | 2.06  | 7.25  | 6.26             | 2.02   | 0.36  | 9.99  | 3.27     | 0.65   | 1.4   |
| <i>Sphingorhabdus</i>          | 0.01                    | 0.13   |       | 0.01  |                  | 0.07   | 0.06  | 0.01  | 6.01     | 0.29   | 2.68  |
| Sphingomonadaceae <sup>1</sup> | 0.05                    | 0.19   | 0.91  | 0.44  | 0.14             | 0.49   | 3.33  | 0.03  | 11.56    | 2.37   | 4.6   |
| Burkholderiaceae <sup>2</sup>  | 0.02                    | 0.09   | 1.64  | 0.17  | 1.76             | 1.55   | 1.63  | 0.31  | 2.23     | 14.26  | 4.68  |
| Burkholderiaceae <sup>1</sup>  | 0.07                    | 0.22   | 2.91  | 0.31  | 0.55             | 0.35   | 10.69 | 0.09  | 1.27     | 2.28   | 3.00  |
| Прочие                         | 10.48                   | 12.96  | 44.64 | 14.08 | 36.60            | 29.58  | 36.41 | 18.46 | 40.30    | 36.04  | 41.76 |
| Прочие                         | 5.12                    | 7.00   | 17.59 | 10.23 | 11.96            | 15.97  | 7.33  | 8.88  | 3.45     | 9.12   | 8.54  |

того, среди доминантов в кишечнике рыб могут встречаться *Fusobacteria* (Kessel et al., 2011). По нашим данным, в августе в составе микробиоты слизистой и содержимого кишечника карася и содержимого кишечника окуня также доминировали *Fusobacteria*. Таким образом, на уровне филума кишечная микробиота разных видов рыб характеризуется сходным составом и не зависит от типа питания и условий их обитания. Однако для оценки влияния различных факторов окружающей среды на состав микробиоты рыб целесообразно учитывать относительное обилие бактерий на более низком таксономическом уровне, при анализе которого возможно выявить уникальные и/или малочисленные таксоны, специфично встречающиеся в кишечнике того или иного вида рыб.

Оценка видового богатства и разнообразия сообщества бактерий на более низком таксономическом уровне показала, что в ЖКТ окуня в весенне-летний период разнообразие микробиоты больше, чем осенью; исключение составляет микробиота слизистой кишечника, для которой

самое низкое значение ОТЕ отмечено весной (табл. 4). В микробиоте карася отмечены два пика разнообразия – весной и осенью.

К сожалению, данных, демонстрирующих сезонную изменчивость энтеральной микробиоты рыб, полученных методами высокопроизводительного секвенирования, сравнительно мало (Dulski et al., 2020a). Более того, известно, что состав и структура микробных сообществ рыб могут сильно различаться в зависимости от применяемых методов. К таковым можно отнести разные методы сбора образцов и выделения ДНК, а также использование разных платформ для секвенирования (Kashinskaya et al., 2017). Тем не менее полученные нами результаты по сезонному изменению состава микробиоты ЖКТ окуня и карася согласуются с имеющимися в литературе данными, полученными с использованием традиционных методов культивирования на разных питательных средах. Так, для гибрида тилляпии *Oreochromis niloticus* × *O. aureus* методами культивирования на искусственных питательных средах установлены

сезонные изменения численности кишечной микробиоты с максимальным показателем в августе и его снижением в зимние месяцы (Al-Narbi, Uddin, 2004). У карповых видов рыб, питавшихся естественной пищей, также с помощью метода культивирования установлено, что численность, биомасса и состав кишечных бактерий в течение сезонов изменяются: максимальная численность бактерий отмечена в летний период, её резкое снижение – осенью (Шивокене, 1989). В то время как, по данным секвенирования, микробиота линя *Tinca tinca* летом и осенью достоверно не различается (Dulski et al., 2020a).

Сезонные изменения состава кишечных бактерий некоторые авторы связывают с изменением температуры воды (Givens et al., 2012; Neuman et al., 2014). Культивирование микроорганизмов показало, что более высокая температура воды предпочтительна для роста *Escherichia coli* и некоторых видов рода *Vibrio*, обитающих в кишечнике лососёвых рыб (Salmonidae), в то время как более низкая температура воды предпочтительнее для роста *Pseudomonas* sp. (Sugita et al., 1989). Численность кишечной микробиоты скумбрии *Scomber scomber* и желтохвоста *Seriola aureo vittata* также растёт в определённом диапазоне температуры: штаммы бактерий, выделенные из кишечника этих рыб, не развиваются при температуре 5°C, хорошо развиваются при 25–37°C и прекращают своё развитие при 42°C (Okuzumi, Horie, 1969). По нашим данным, наибольшее обилие бактерий *Vibrio* в содержимом желудка и кишечника окуня и содержимом кишечника карася наблюдается в июне–июле и августе, температура воды в этот период была максимальной (20–25°C). Схожие закономерности получены другими авторами. Так, в содержимом заднего отдела кишечника атлантического лосося *Salmo salar* с повышением температуры воды относительное обилие *Vibrio* возрастает, а обилие молочнокислых бактерий и *Acinetobacter* снижается, и в самые тёплые месяцы они вовсе не обнаруживаются (Neuman et al., 2014). В микробиоте кишечника рыб из Охотского и Берингова морей зимой доминируют *Allivibrio*, летом – *Photobacterium* (Bazhenov et al., 2019). Максимальное обилие бактерий рода *Aeromonas* мы зарегистрировали в содержимом кишечника окуня в июне–июле и карася в апреле–мае и июне–июле. В содержимом кишечника линя, по данным секвенирования, относительное обилие *Aeromonas* также летом выше, чем осенью, однако различия относительного обилия этих бактерий не достоверны (Dulski et al., 2020a).

Влияние температуры воды на состав микробных сообществ рыб следует интерпретировать с осторожностью. Например, в кишечнике линя наибольшее обилие бактерий семейства *Methylobacteriaceae* отмечено осенью, когда температура воды была ниже, чем летом (Dulski et al., 2020a), в

то время как относительное обилие *Methylobacteriaceae* в кишечнике колючей чопы *Lagodon rhomboides* увеличивалось с повышением температуры воды (Givens et al., 2012). Полученные закономерности, по-видимому, могут быть связаны с разными температурным режимом обитания исследованных видов рыб.

По нашим данным, температура воды в эстуарной части оз. Малые Чаны в течение вегетационного сезона летом варьировала в пределах 20–25°C, весной и осенью – 6–12°C. С повышением температуры в эстуарной части оз. Малые Чаны в течение сезона показатели рН в кишечнике рыб снижались (Solovyev et al., 2015, 2018). Изменение этого показателя, по-видимому, также может оказывать влияние на рост и развитие бактерий.

По мнению других авторов (Шивокене, 1989; Zarkasi et al., 2014), изменение состава и численности кишечной микробиоты рыб в разные сезоны года в большей степени зависит от интенсивности питания рыб и состава пищи, чем от температуры воды. Можно предположить, что сезонные изменения относительного обилия кишечных бактерий у исследованных особей карася и окуня обусловлены не только изменением температуры воды, но и изменениями кормовой базы водоёма. Для Чановской системы озёр характерны сезонные колебания численности амфибионтных насекомых, зоопланктонных и бентосных организмов. Максимальная биомасса зоопланктона наблюдается в мае–августе, зообентоса – в зимне-весенний период, а его минимальная биомасса зарегистрирована в июле–августе (Смирнова, Шнитников, 1982). В составе зоопланктонного сообщества доминируют клadoцеры, копеподы и коловратки; в составе зообентоса – личинки амфибиотических насекомых, гаммариды, моллюски и олигохеты (Мисейко, Михалина, 2004; Безматерных, 2005; Kanaya et al., 2009).

Данные по питанию рыб системы озёр Чаны немногочисленны (Тимофеева и др., 1991; Капая et al., 2009, 2019; Solovyev et al., 2014); сведения по сезонным изменениям спектра питания окуня и карася в доступной литературе отсутствуют. Известно, что окунь в оз. Чаны потребляет широкий спектр кормовых объектов, т.е. является бентофагом – факультативным хищником (Смирнова, Шнитников, 1982). В разных частях ареала пищевые предпочтения окуня меняются при достижении длины от 11 до 16 см, а половозрелые особи SL 25 см питаются исключительно рыбой (Michel, Oberdorff, 1995). Серебряный карась является эврифагом, в питание которого входят как растительные компоненты, так и детрит (Özdilek, Jones, 2014). Наибольшее разнообразие жертв в пищевом комке окуня и карася мы зарегистрировали весной, затем оно постепенно снижалось к осени. В течение вегетационного периода в рационе ис-

следуемых видов рыб состав кормовых объектов изменялся. Например, только весной в питании окуня отмечены икра рыб, личинки подёнок, нематоды и растительные остатки, а в рационе карася — моллюски, гаммариды, личинки ручейников, взрослые насекомые и личинки стрекоз. Исключение из рациона одних компонентов и включение новых на протяжении вегетационного периода, по-видимому, сопровождается изменением специфических условий в пищеварительном тракте рыб (рН, состав метаболитов, ионов металлов и др.), что может влиять на рост и размножение определённых групп микроорганизмов.

Микробиота объектов питания также может участвовать в формировании кишечной микробиоты рыб (Kashinskaya et al., 2018). Наибольшее обилие бактерий рода *Aeromonas* в содержимом кишечника окуня и карася отмечено соответственно в июне—июле и в апреле—июле. Представители рода *Aeromonas* также в большом количестве были отмечены у битотрефесов *Bythotrephes* sp., личинок ручейников и хирономид в июне—июле. В весенне-летний период частота встречаемости этих организмов в ЖКТ рыб была максимальной. Бактерии семейства Chitinophagaceae, выявленные в большом количестве в кишечнике рыб, также доминировали у дафний, личинок хирономид, гаммарид, водных клопов (Notonectidae, Corixidae) и личинок ручейников (Kashinskaya et al., 2018).

Характерная особенность состава микробиоты содержимого кишечника окуня и карася из оз. Малые Чаны — высокая доля бактерий рода *Cetobacterium* в августе по сравнению с остальными периодами. Подобная динамика относительного обилия *Cetobacterium* с максимумом в августе выявлена в кишечнике большеротого окуня *Microp-terus salmoides* (Arias et al., 2019). Бактерии *Cetobacterium* являются аэротолерантными анаэробами (некоторые штаммы могут расти при содержании кислорода не выше 6%) и обладают способностью продуцировать витамин B<sub>12</sub> и ингибировать рост некоторых других бактерий (Arias et al., 2019). В экспериментальных условиях у моллинезии *Poecilia sphenops* при повышении солёности с 0—5 до 30‰ *Cetobacterium* и *Aeromonas* заменяются некласифицируемыми Enterobacteriaceae (Schmidt et al., 2015). В кишечнике тилапии *Tilapia nilotica* при повышении солёности воды уменьшается количество облигатных анаэробов и возрастает содержание аэробных и факультативно анаэробных грамтрицательных палочек (Sugita et al., 1982).

Таким образом, в результате проведённых исследований выявлена динамика бактериального состава в пищеварительном тракте рыб с разным типом питания в течение вегетационного сезона. Наибольшее разнообразие бактерий в ЖКТ окуня отмечено в весенний период, в составе микробиоты карася выявлены два пика разнообразия

кишечных бактерий — весной и осенью. Сезонные изменения состава микробных сообществ, по-видимому, связаны с изменением температуры воды и кормовой базы водоёма в исследуемый период. Стоит также отметить, что для мелководных озёр Западной Сибири характерно чередование циклов обводнённости (трансгрессия и регрессия), что отражается на множестве параметров, включая температурный режим, степень минерализации, состав кормовой базы и пр. Это в свою очередь может оказывать существенное влияние на структуру микробных сообществ водной экосистемы в целом. Следовательно, выявленная нами изменчивость микробных сообществ пищеварительного тракта рыб в течение одного вегетационного сезона может варьировать в зависимости от года исследования. Полученные закономерности могут служить основой для проведения дальнейших мониторинговых исследований и выявления годовой динамики микробных сообществ рыб с учётом влияния разных факторов среды.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 18-34-20122.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Безматерных Д.М. 2005. Состав, структура и количественная характеристика зообентоса озера Чаны в 2001 году // Сиб. экол. журн. № 2. С. 249—254.
- Булатов В.И., Ротанова И.Н., Черных Д.В. 2005. Ландшафтно-экологический и картографический анализ озерно-бассейновых систем юга Западной Сибири (озера Чаны и Кулундинское) // Там же. № 2. С. 175—182.
- Коган А.В. 1969. О суточном рационе и интенсивности наполнения кишечника у рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 9. Вып. 5. С. 596—602.
- Кузьмина В.В. 2005. Физиолого-биохимические основы экзотрофии рыб. М.: Наука, 300 с.
- Мисейко Г.Н., Михалина В.В. 2004. Зообентос озера Чаны (лето 2002 г.) // Изв. АлтГУ. № 3. С. 90—93.
- Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР (планктон и бентос). 1977. Л.: Гидрометеиздат, 511 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 1995. Т. 2. Ракообразные. СПб.: Наука, 629 с.
- Савкин В.М., Орлова Г.А., Васильев О.Ф. и др. 2015. Гидробиология // Обзор экологического состояния озера Чаны (Западная Сибирь). Новосибирск: Гео. С. 50—60.
- Смирнова Н.П., Шнитников А.В. 1982. Пульсирующее озеро Чаны. Л.: Наука, 304 с.

- Тимофеева М.В., Ядренкин А.В., Ядренкина Е.Н. 1991. Зоопланктон юго-восточной части системы оз. Чаны и его роль в питании молоди рыб // Рыбопродуктивность озер Западной Сибири. Новосибирск: Наука. С. 101–109.
- Шивокене Я. 1989. Симбионтное пищеварение у гидробионтов и насекомых. Вильнюс: Мокслас, 223 с.
- Al-Harbi A.H., Uddin M.N. 2004. Seasonal variation in the intestinal bacterial flora of hybrid tilapia (*Oreochromis niloticus* × *Oreochromis aureus*) cultured in earthen ponds in Saudi Arabia // *Aquaculture*. V. 229. № 1–4. P. 37–44. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(03\)00388-0](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(03)00388-0)
- Arias C.R., Ray C.L., Cai W., Willmon E. 2019. Fish are not alone: characterization of the gut and skin microbiomes of largemouth bass (*Micropterus salmoides*), bluegill (*Lepomis macrochirus*), and spotted gar (*Lepisosteus oculatus*) // *J. Aquacult. Fish. Fish Sci.* V. 2. № 2. P. 138–154. <https://doi.org/10.25177/JAFFS.2.2.RA.459>
- Austin B. 2006. The bacterial microflora in fish, revised // *Sci. World J.* V. 6. 931–945. <https://doi.org/10.1100/tsw.2006.181>
- Bazhenov S.V., Khrulnova S.A., Konopleva M.N., Manukhov I.V. 2019. Seasonal changes in luminescent intestinal microflora of the fish inhabiting the Bering and Okhotsk seas // *FEMS Microbiol. Lett.* V. 366. № 4. Article fnz040. <https://doi.org/10.1093/femsle/fnz040>
- Bolnick D.I., Snowberg L.K., Hirsch P.E. et al. 2014. Individuals' diet diversity influences gut microbial diversity in two freshwater fish (three spine stickleback and Eurasian perch) // *Ecol. Lett.* V. 17. № 8. P. 979–987. <https://doi.org/10.1111/ele.12301>
- Butt R.L., Volkoff H. 2019. Gut microbiota and energy homeostasis in fish // *Front. Endocrinol. (Lausanne)*. V. 10. № 9. P. 1–12. <https://doi.org/10.3389/fendo.2019.00009>
- Caporaso J.G., Kuczynski J., Stombaugh J. et al. 2010. QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data // *Nat. Methods*. V. 7. № 5. P. 335–336. <https://doi.org/10.1038/nmeth.f.303>
- Clements K.D., Angert E.R., Montgomery W.L., Choat J.H. 2014. Intestinal microbiota in fishes: what's known and what's not // *Mol. Ecol.* V. 23 № 8. P. 1891–1898. <https://doi.org/10.1111/mec.12699>
- Dulski T., Kozłowski K., Ciesielski S. 2020a. Habitat and seasonality shape the structure of tench (*Tinca tinca* L.) gut microbiome // *Sci. Rept.* V. 10. № 4460. P. 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-61351-1>
- Dulski T., Kujawa R., Godziewa M., Ciesielski S. 2020b. Effect of salinity on the gut microbiome of pike fry (*Esox lucius*) // *Appl. Sci.* V. 10. № 7. P. 1–17. <https://doi.org/10.3390/app10072506>
- Edgar R.C. 2010. Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST // *Bioinformatics*. V. 26. № 19. P. 2460–2461. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq461>
- Egerton S., Culloty S., Whooley J., et al. 2018. The gut microbiota of marine fish // *Front. Microbiol.* V. 9. Article 873. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00873>
- Fakruddin M., Mannan K. 2013. Methods for analyzing diversity of microbial communities in natural environments // *Ceylon J. Sci. (Biol. Sci.)*. V. 42. № 1. P. 19–33. <https://doi.org/10.4038/cjsbs.v42i1.5896>
- Fonseca F., Cerqueira R., Fuentes J. 2019. Impact of ocean acidification on the intestinal microbiota of the marine sea bream (*Sparus aurata* L.) // *Front. Physiol.* V. 10. № 1446. P. 1–10. <https://doi.org/10.3389/fphys.2019.01446>
- Ghanbari M., Kneifel W., Domig K.J. 2015. A new view of the fish gut microbiome: advances from next-generation sequencing // *Aquaculture*. V. 448. P. 464–475. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.06.033>
- Givens C.E. 2012. A fish tale: comparison of the gut microbiome of 15 fish species and the influence of diet and temperature on its composition: PhD dissertation, Univ. Georgia, Athens, GA. [http://getd.libs.uga.edu/pdfs/givens\\_carrie\\_e\\_201212\\_phd.pdf](http://getd.libs.uga.edu/pdfs/givens_carrie_e_201212_phd.pdf).
- Han S., Liu Y., Zhou Z. et al. 2010. Analysis of bacterial diversity in the intestine of grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*) based on 16S rDNA gene sequences // *Aquacult. Res.* V. 42. № 1. P. 47–56. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2010.02543.x>
- Huang H., Shi P., Wang Y. et al. 2009. Diversity of beta-proPELLER phytase gene in the intestinal contents of grass carp insight into the major phosphorus release from phytate in nature // *Appl. Environ. Microbiol.* V. 75. № 6. P. 1508–1516. <https://doi.org/10.1128/AEM.02188-08>
- Huber I., Spanggaard B., Appel K.F. et al. 2004. Phylogenetic analysis and *in situ* identification of the intestinal microbial community of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*, Walbaum) // *J. Appl. Microbiol.* V. 96. № 1. P. 117–132. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2672.2003.02109.x>
- Kanaya G., Yadrinkina E.N., Zuykova E.I. et al. 2009. Contribution of organic matter sources to cyprinid fishes in the Chany Lake-Kargat River estuary, western Siberia // *Mar. Freshwat. Res.* V. 60. № 6. P. 510–518. <https://doi.org/10.1071/MF08108>
- Kanaya G., Solovyev M.M., Shikano S. et al. 2019. Application of stable isotopic analyses for fish host–parasite systems: an evaluation tool for parasite-mediated material flow in aquatic ecosystems // *Aquat. Ecol.* V. 53. № 2. P. 217–232. <https://doi.org/10.1007/s10452-019-09684-6>
- Kashinskaya E.N., Belkova N.L., Izvekova G.I. et al. 2015. A comparative study on microbiota from the gut of Prussian carp (*Carassius gibelio*) and their aquatic environmental compartments, using different molecular methods // *J. Appl. Microbiol.* V. 119. № 4. P. 948–961. <https://doi.org/10.1111/jam.12904>
- Kashinskaya E.N., Andree K.B., Simonov E.P., Solovyev M.M. 2017. DNA extraction protocols may influence biodiversity detected in the intestinal microbiome: a case study from wild Prussian carp, *Carassius gibelio* // *FEMS Microbiol. Ecol.* V. 93. № 2. P. 1–14. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw240>
- Kashinskaya E.N., Simonov E.P., Kabilov M.R. et al. 2018. Diet and other environmental factors shape the bacterial communities of fish gut in an eutrophic lake // *J. Appl. Mi-*

- crobiol. V. 125. № 6. P. 1626–1641.  
<https://doi.org/10.1111/jam.14064>
- Luo L., Chen X., Cai X. 2001. Effects of *Andrographis paniculata* on the variation of intestinal microflora of *Ctenopharyngodon idellus* // J. Fish Sci. China. V. 25. P. 232–237.
- Michel P., Oberdorff T. 1995. Feeding habits of fourteen European freshwater fish species // Cybium. V. 19. № 1. P. 5–46.
- Nayak S.K. 2010. Role of gastrointestinal microbiota in fish // Aquacult. Res. V. 41. № 11. P. 1553–1573.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2010.02546.x>
- Neuman C., Hatje E., Zarkasi K.Z. et al. 2014. The effect of diet and environmental temperature on the faecal microbiota of farmed Tasmanian Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Ibid. V. 47. № 2. P. 660–672.  
<https://doi.org/10.1111/are.12522>
- Okuzumi M., Horie S. 1969. Studies on the bacterial flora in the intestines of various marine fish // Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. V. 35. P. 93–100.
- Özdilek Ş.Y., Jones R.I. 2014. The diet composition and trophic position of introduced Prussian carp *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) and native Fish species in a Turkish river // Turkish J. Fish. Aquat. Sci. № 14. P. 769–776.  
[https://doi.org/10.4194/1303-2712-v14\\_3\\_19](https://doi.org/10.4194/1303-2712-v14_3_19)
- Polenogova O.V., Kabilov M.R., Tyurin M.V. et al. 2019. Parasitoid envenomation alters the *Galleria mellonella* midgut microbiota and immunity, thereby promoting fungal infection // Sci. Rept. V. 9. № 1. P. 4012.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-40301-6>
- Price M.N., Dehal P.S., Arkin A.P. 2010. FastTree 2 – Approximately Maximum-Likelihood Trees for Large Alignments // PLoS ONE. V. 5. № 3. Article e9490.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009490>
- Quast C., Pruesse E., Yilmaz P. et al. 2013. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools // Nucl. Acids Res. V. 41. P. D590–D596.  
<https://doi.org/10.1093/nar/gks1219>
- Ringø E., Seppola M., Berg A. et al. 2002. Characterization of *Carnobacterium divergens* strain isolated from intestine of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) // Syst. Appl. Microbiol. V. 25. № 1. P. 120–129.  
<https://doi.org/10.1078/0723-2020-00080>
- Ringø E.S., Sperstad R., Myklebust S. et al. 2006. Characterization of the microbiota associated with intestine of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). The effect of fish meal, standard soybean meal and a bioprocessed soybean meal // Aquaculture. V. 261. № 3. P. 829–841.  
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.06.030>
- Ringø E., Zhou Z., Vecino J.L.G. et al. 2016. Effect of dietary components on the gut microbiota of aquatic animals. A never-ending story? // Aquacult. Nutrit. V. 22. № 2. P. 219–282.  
<https://doi.org/10.1111/anu.12346>
- Romero J., Ringø E., Merrifield D.L. 2014. The gut microbiota of fish // Aquaculture nutrition: gut health, probiotics and prebiotics / Eds. Ringø E., Merrifield D.L. Chichester: John Wiley and Sons, Ltd. P. 75–100.  
<https://doi.org/10.1002/9781118897263.ch4>
- Schloss P.D., Westcott S.L., Ryabin T. et al. 2009. Introducing mothur: open-source, platform-independent, community-supported software for describing and comparing microbial communities // Appl. Environ. Microbiol. V. 75. № 23. P. 7537–7541.  
<https://doi.org/10.1128/AEM.01541-09>
- Schmidt V.T., Smith K.F., Melvin D.W., Amaral-Zettler L.A. 2015. Community assembly of a euryhaline fish microbiome during salinity acclimation // Mol. Ecol. V. 24. № 10. P. 2537–2550.  
<https://doi.org/10.1111/mec.13177>
- Solovyev M.M., Kashinskaya E.N., Izvekova G.I. et al. 2014. Feeding habits and ontogenic changes in digestive enzyme patterns in five freshwater teleosts // J. Fish Biol. V. 85. № 5. P. 1–18.  
<https://doi.org/10.1111/jfb.12489>
- Solovyev M.M., Kashinskaya E.N., Izvekova G.I., Glupov V.V. 2015. pH values and activity of digestive enzymes in the gastrointestinal tract of fish in Lake Chany (West Siberia) // J. Ichthyol. V. 55. № 2. P. 251–258.  
<https://doi.org/10.1134/S0032945215010208>
- Solovyev M.M., Izvekova G.I., Kashinskaya E.N., Gisbert E. 2018. Dependence of pH values in the digestive tract of freshwater fishes on some abiotic and biotic factors // Hydrobiologia. V. 807. № 1. P. 67–85.  
<https://doi.org/10.1007/s10750-017-3383-0>
- Sugita H., Ishida Y., Deguchi Y., Kadota H. 1982. Bacterial flora in the gastrointestinal tract of *Tilapia nilotica* adapted in seawater // Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. V. 48. № 7. P. 987–991.
- Sugita H., Iwata J., Miyajima C. et al. 1989. Changes in microflora of a puffer fish *Fugu niphobles*, with different water temperatures // Mar. Biol. V. 101. № 3. P. 299–304.
- Sullam K.E., Essinger S.D., Lozupone C.A. et al. 2012. Environmental and ecological factors that shape the gut bacterial communities of fish: a meta-analysis // Mol. Ecol. V. 21. № 13. P. 3363–3378.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05552.x>
- Syvokiene J., Mickeniene L., Bubinas A. 1999. Characteristics of microflora of the digestive tract of commercial fish depending on fish feeding // Ekologija. № 4. P. 46–54.
- Tanaka M., Kawai S., Seikai T., Burke J.S. 1996. Development of the digestive organ system in Japanese flounder in relation to metamorphosis and settlement // Mar. Freshwat. Behav. Phys. V. 28. № 1–2. P. 19–31.  
<https://doi.org/10.1080/10236249609378976>
- Uchii K., Matsui K., Yonekura R. et al. 2006. Genetic and physiological characterization of the intestinal bacterial microbiota of bluegill (*Lepomis macrochirus*) with three different feeding habits // Microbiol. Ecol. V. 51. № 3. P. 277–284.  
<https://doi.org/10.1007/s00248-006-9018-z>
- van Kessel M., Dutilh B.E., Neveling K. et al. 2011. Pyrosequencing of 16S rRNA gene amplicons to study the microbiota in the gastrointestinal tract of carp (*Cyprinus carpio* L.) // AMB Expr. V. 1. № 41. P. 1–9.  
<https://doi.org/10.1186/2191-0855-1-41>
- Wolda H. 1981. Similarity indices, sample size and diversity // Oecologia. V. 50. P. 296–302.  
<https://doi.org/10.1007/BF00344966>



- Wong S., Rawls J.F. 2012. Intestinal microbiota composition in fishes is influenced by host ecology and environment // Mol. Ecol. V. 21. № 13. P. 3100–3102.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05552.x>
- Wu S., Gao T., Zheng Y. et al. 2010. Microbial diversity of intestinal contents and mucus in yellow catfish (*Pelteobagrus fulvidraco*) // Aquaculture. V. 303. № 1–4. P. 1–7.  
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2009.12.025>
- Wu S., Wang G., Angert E.R. et al. 2012. Composition, diversity, and origin of the bacterial community in grass carp intestine // PLoS ONE. V. 7. № 2. Article e30440.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0030440>
- Yang G., Bao B., Peatman E. et al. 2007. Analysis of the composition of the bacterial community in puffer fish *Takifugu obscurus* // Aquaculture. V. 262. № 2–4. P. 183–191.  
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.11.031>
- Zarkasi K.Z., Abell G.C.J., Taylor R.S. et al. 2014. Pyrosequencing-based characterization of gastrointestinal bacteria of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) within a commercial mariculture system // J. Appl. Microbiol. V. 117. № 1. P. 18–27.  
<https://doi.org/10.1111/jam.12514>
- Zhou W., Chen X., Zhang D. 1998. A preliminary study on the influence of different feeding stuff on intestinal microflora of grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*) // J. Huazhong Agric. Univ. V. 17. № 3. P. 252–256.