

# СОДЕРЖАНИЕ

---

---

Том 46, номер 3, 2020

---

---

## Обзор

Немертины дальневосточных морей России <i>А. В. Чернышев</i>	147
Роль цианобактерий в морских экосистемах <i>Н. А. Андреева, В. В. Мельников, Д. Д. Снарская</i>	161

---

## Оригинальные статьи

Влияние условий среды на распределение и размерный состав брюхоногого моллюска <i>Boreotrophon candelabrum</i> (Reeve, 1848) (Murgicidae) в заливе Восток Японского моря <i>Н. И. Селин</i>	174
Обнаружение нового вида китообразных рода <i>Berardius</i> в российских водах <i>И. Д. Федутин, И. Г. Мещерский, О. А. Филатова, О. В. Тумова, И. Г. Бобырь, А. М. Бурдин, Э. Хойт</i>	182
Оценка долговременных последствий загрязнения мазутом прибрежных сообществ в Онежском заливе Белого моря <i>Т. Я. Воробьева, Н. В. Неверова, В. В. Андрианов</i>	191
Влияние цинка на выживаемость некоторых видов мизид, десятиногих и веслоногих ракообразных из залива Петра Великого Японского моря <i>С. А. Черкашин</i>	200

---

## Краткие сообщения

Морфология личиночной раковины и некоторые особенности размножения <i>Glycymeris yessoensis</i> G.V. Sowerby III, 1889 (Bivalvia: Glycymeridae) в заливе Восток Японского моря <i>Н. К. Колотухина, А. В. Радовец</i>	207
Первые случаи обнаружения ремнеца <i>Ligula intestinalis</i> (Linnaeus, 1758) (Cestoda: Ligulidae) у анадромной дальневосточной красноперки <i>Tribolodon hakonensis</i> (Gunther, 1880) (Teleostei: Cyprinidae) в Приморье <i>В. Н. Иванков, В. А. Каплуненко, С. Г. Большаков, Л. В. Железнова</i>	211
Правила для авторов журнала “Биология моря”	214

---

---

# Contents

---

---

Volume 46, No 3, 2020

---

---

## Review

- Nemerteans from the Far Eastern Seas of Russia  
*A. V. Chernyshev* 147
- The Role of Cyanobacteria in Marine Ecosystems  
*N. A. Andreeva, V. V. Melnikov, and D. D. Snarskaya* 161
- 

## Original papers

- Influence of Environmental Conditions on the Distribution and Size Composition of the Gastropod *Boreotrophon candelabrum* (Reeve, 1848) (Muricidae) in Vostok Bay, Sea of Japan  
*N. I. Selin* 174
- Records of a New Cetacean Species of the Genus *Berardius* from Russian Waters  
*I. D. Fedutin, I. G. Meschersky, O. A. Filatova, O. V. Titova, I. G. Bobyr, A. M. Burdin, E. Hoyt* 182
- Long-Term Effects of Contamination by Fuel Oil on the Coastal Ecosystem in the Onega Bay of the White Sea  
*T. Ya. Vorobyeva, N. V. Neverova, V. V. Andrianov* 191
- Effect of Zinc on Survivability of Some Mysid, Decapod, and Copepod Species from Peter the Great Bay, Sea of Japan  
*S. A. Cherkashin* 200
- 

## Brief notes

- Morphology of the Pelagic Larvae and Reproduction Peculiarities of *Glycymeris yessoensis* G. B. Sowerby III, 1889 (Bivalvia: Glycymeridae) from the Vostok Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan)  
*N. K. Kolotukhina, A. V. Radovets* 207
- First Detections of the Tapeworm *Ligula intestinalis* (Linnaeus, 1758) (Cestoda: Ligulidae) in the Anadromous Far Eastern Redfin *Tribolodon hakonensis* (Gunther, 1880) (Teleostei: Cyprinidae) in Primorye  
*V. N. Ivankov, V. A. Kaplunenko, S. G. Bol'shakov, and L. V. Zheleznova* 211
- 

- Instructions to authors 214
- 
-

УДК 595.124

## НЕМЕРТИНЫ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ РОССИИ<sup>1</sup>

© 2020 г. А. В. Чернышев\*

Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия

\*e-mail: nemertea1969@gmail.com

Поступила в редакцию 01.11.2019 г.

После доработки 29.01.2020 г.

Принята к публикации 30.01.2020 г.

Приведен обзор видового состава типа Nemertea дальневосточных морей России. Список немертин насчитывает не менее 200 видов из классов Palaeonemertea, Pilidiophora и Hoplonemertea. Многие виды оказались новыми для науки, большинство из них еще не описано. В настоящее время использование генных маркеров часто является единственным методом для разграничения близких видов и их точной идентификации. Хорошо изученная фауна немертин зал. Петра Великого Японского моря (73 вида) стала основой для разноплановых исследований этих беспозвоночных в Национальном научном центре морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН.

**Ключевые слова:** немертины, Японское море, Охотское море, Берингово море, Курило-Камчатский желоб

DOI: 10.31857/S0134347520030043

Немертины – тип беспозвоночных, насчитывающий более 1300 в основном морских видов (Kajihara et al., 2008), которые относятся к трем классам: Palaeonemertea, Pilidiophora и Hoplonemertea (см.: Alfaya et al., 2019). Исследование немертин дальневосточных морей России началось в 1855 г. с описания *Ophiocephalus auripunctatus* Grube, 1855 (= *Lineus auripunctatus*) из Охотского моря (Grube, 1855). До 1955 г. были описаны только два новых вида немертин из Охотского и Японского морей (Сое, 1926; Uschakov, 1927). Планомерное изучение немертин дальневосточных морей России начала Вера Сергеевна Короткевич (см.: Schwartz, 2010), опубликовавшая несколько важных работ (Короткевич, 1955, 1971, 1977, 1980, 1982). Продолжением стали работы Варвары Игоревны Куликовой (Куликова, Кутишев, 1984; Куликова, 1987а, 1987б, 1988, 1989), проводившей исследования в зал. Восток Японского моря. Автором настоящего обзора получены сведения о видовом составе немертин Японского, Охотского и Берингова морей, а также прилегающих акваторий, включая Курило-Камчатский желоб (список работ см.: Gibson, 1995; Kajihara et al., 2008; Chernyshev, 2014). Наиболее полно изучена северо-западная часть Японского моря, для которой отмечено около 90 видов немертин (Chernyshev, 2014). Для сравнения, у япо-

номорского побережья Японских островов известно всего 24 вида немертин (см.: Kajihara, 2007; Kajihara, Tomioka, 2020). В настоящем обзоре обобщены литературные данные по немертинам дальневосточных морей России, в том числе полученные автором за период с 1985 г. по настоящее время.

### Класс Palaeonemertea

Palaeonemertea – базальный класс немертин, большинство представителей которого связано с мягкими грунтами, хотя, например, *Cephalothrix simula* (Iwata, 1952) и *Tubulanus punctatus* (Takakura, 1898) часто встречаются среди известковых водорослей, ризоидов ламинариевых водорослей и корневищ морских трав (Chernyshev, 2014). Существующее деление класса на отряды (Чернышев, 2011) требует пересмотра. В дальневосточных морях найдены представители четырех семейств. Архаичное семейство Carinomidae представлено по меньшей мере тремя видами. Вид *Carinoma sachalinica* (Korotkevitch, 1982) (ранее был выделен в самостоятельный род *Statolitonemertes* Korotkevitch, 1982, однако наличие статоцистов у этого вида нельзя считать доказанным) найден у побережья Сахалина (Короткевич, 1982) и в зал. Петра Великого (Chernyshev, 2014). Два вида рода *Carinoma* Oudemans, 1885 обнаружены у о-ва Симушир (Курильские острова) и в южной части Охотского моря. Виды семейства Carininidae из дальневосточных морей до сих пор не описаны. *Carinina littorea* Korotkevitch, 1982 из зал. Анива

<sup>1</sup> Публикуется в связи с 50-летием Института биологии моря (в настоящее время – ННЦМБ им. А.В. Жирмунского ДВО РАН).

(южный Сахалин), по-видимому, относится к роду *Tubulanus* Renier, 1804; систематическое положение данного вида неясно, так как его внутреннее строение было изучено только на срезах, сделанных безопасной бритвой (Chaban, Chernyshev, 2008). Новый для науки вид рода *Carinina* Hubrecht, 1885 обитает в зал. Петра Великого на глубинах 3–15 м в илу и илистом песке. Еще 5–6 видов Carininidae найдены в Курило-Камчатском желобе на глубинах 4553–9301 м (Chernyshev, Polyakova, 2019).

Семейство Cephalotrichidae представлено видами, обитающими на литорали и в верхней сублиторали, за исключением *Cephalothrix iwatai* Chernyshev, 2013, который является доминирующим видом немертин в Японском море на глубинах 1494–3334 м (Chernyshev, 2013b). Содержащий высокие концентрации тетродотоксина *C. simula* (см.: Vlasenko et al., 2018) обитает у берегов Приморья, южного Сахалина и у Южных Курил. Недавно *C. simula* был обнаружен у берегов Европы (Kajihara, Kuris, 2013), куда он попал, скорее всего, с балластными водами. В зал. Петра Великого и у южного Сахалина встречается также очень близкий симпатрический криптический вид (Network 8 – см.: Chen et al., 2010) (рис. 1а), за которым можно закрепить название описанного из зал. Анива *Cephalothrix mokievskii* (Korotkevitch, 1982). Генетические различия между *C. simula* и *C. mokievskii* небольшие, однако они вполне укладываются в видовые, поскольку *p*-дистанция по фрагменту гена COI между образцами обоих видов из Уссурийского залива (зал. Петра Великого) составляет 5.6% (GU726609 и GU726608 – см.: Chen et al., 2010). На литорали зал. Петра Великого найдены *Cephalothrix filiformis* sensu Iwata, 1954 (в статьях и списках этот вид фигурирует как *Procephalothrix* sp. и *Cephalothrix* cf. *spiralis* Coe, 1930 – см.: Reunov, Klepal, 1997; Chernyshev, 2013a, 2014) и два неописанных интерстициальных вида *Cephalothrix* (*Cephalothrix* sp. 1 и *Cephalothrix* sp. 2 – см.: Chernyshev, Kajihara, 2019). Первый вид на песчано-галечной литорали может образовывать скопления из нескольких десятков особей на 1 м<sup>2</sup>, два других вида найдены лишь несколько раз.

Родовая система семейства Tubulanidae на уровне родов не разработана, поскольку наиболее крупный род *Tubulanus* является парафилетическим (см.: Chernyshev, Polyakova, 2018, 2019). *Tubulanus punctatus* (рис. 1б) – приазиатский низкобореально-субтропический вид, нередкий на мелководье Приморья, южного Сахалина и Южных Курил (Короткевич, 1971; Chernyshev, 2014). Вид *Tubulanus* sp., ранее ошибочно определенный как *Tubulanus ezoensis* Yamaoka, 1940 (см.: Chernyshev, 2013a, 2014), известен по двум находкам в заливах Восток и Посыета (зал. Петра Великого). Для одной из них (*Tubulanus* sp. IZ-45552) получены сиквенсы четырех генных маркеров (Kvist

et al., 2015). Сиквенсы получены еще для пяти неописанных видов *Tubulanus* s.l.: для *Tubulanus* sp. IZ-45559 (Kvist et al., 2015), обнаруженного у охотоморского побережья о-ва Итуруп (глубина 70–400 м), для абиссального вида Tubulanidae 14DS и 43DS, найденного в Курильской котловине Охотского моря и к востоку от прол. Буссоль (Chernyshev, Polyakova, 2018), и для трех ультраабиссальных видов из Курило-Камчатского желоба: Tubulanidae KuramBio2 17, Tubulanidae KuramBio2 77 и Tubulanidae KuramBio2 90 (Chernyshev, Polyakova, 2019). Еще два неидентифицированных вида *Tubulanus* найдены на шельфе Охотского моря. Из трех видов рода *Callinera* Bergendal, 1900, известных из северо-западной части Японского моря, описан только *Callinera kasyanovi* Chernyshev, 2008, обитающий в зал. Петра Великого на глубинах 11–50 м (Chernyshev, 2008). Еще один вид рода *Callinera* (IZ-45635) (рис. 1г) обитает в зал. Петра Великого на глубинах 3–10 м, часто вместе с неописанной тубулянидой *Parahubrechtia* sp. IZ-45559 (рис. 1в) (Kvist et al., 2015). Собранный в Гамовском каньоне (зал. Петра Великого) на глубине около 300 м Tubulanidae sp. IZ-45651 занимает среди тубулянид базальное положение и, по-видимому, относится новому роду (Kvist et al., 2015).

В целом палеонемертин остаются наименее изученной группой немертин, многие их представители внешне очень плохо различимы и лишены специфической окраски, что затрудняет прижизненную идентификацию. В результате исследований илистых грунтов, проведенных нами в сублиторали зал. Петра Великого, выявлено не менее пяти новых видов Tubulanidae с беловатым нежным телом. Возможно, в сходных биотопах Охотского и Берингово морей будут найдены и другие новые виды немертин. Значительное количество неописанных видов, обнаруженных на глубинах свыше 3000 м, указывает на богатую фауну абиссальных и ультраабиссальных палеонемертин.

#### Класс Pilidiophora

Для большинства представителей класса Pilidiophora характерна личинка пилидий, которая может плавать в планктоне более месяца. Именно это обстоятельство стало причиной того, что среди Pilidiophora немало видов с более широким, чем у представителей класса Palaeonemertea, распространением. Несмотря на это, для дальневосточных морей России до сих пор отсутствуют генетически подтвержденные находки видов класса Pilidiophora, которые встречаются в Атлантическом океане, Арктике, а также широко распространены в субтропических и тропических водах.

В классе два отряда: Hubrechtiiiformes и Heteronemertea. Вид *Hubrechtella juliae* Chernyshev, 2003 из отряда Hubrechtiiiformes описан из зал. Петра Великого, где плотность его поселений на глубинах 5–22 м достигала 320 экз/м<sup>2</sup> (Чернышев,



**Рис. 1.** Палеонемертины и гетеронемертины дальневосточных морей России. а – *Cephalothrix mokievskii*, зал. Анива (GenBank GU726607); б – *Tubulanus punctatus*, о-в Шикотан; в – *Parahubrechtia* sp., зал. Восток; г – *Callinera* sp., зал. Восток; д – *Micrura* cf. *bella*, Японское море, бух. Спокойная; е – *Nipponomicrura uchidai*, зал. Восток; ж – *Maculaura* sp., зал. Восток; з – “*Valenciniidae*” gen. sp., зал. Восток; и – *Cerebratulus* ex gr. *marginatus*, зал. Восток; к – *Micrura magna*, о-в Шикотан; л – *Cerebratulus signatus*, зал. Петра Великого, Гамовский каньон. Масштаб: а, б, д–ж, и – 5; в, г – 1; з – 2 мм; к, л – 2 см.

2003б; Chernyshev, 2014). Пилидии этого вида обнаружены у побережья штата Орегон (США) (Maslakova, Hiebert, 2014), что указывает на его широкое распространение в бореальных водах Тихого океана.

Отряд Heteronemertea включает большое семейство Lineidae s.l., а также несколько небольших семейств, отношения между которыми еще предстоит выяснить. В Курильской котловине Охотского моря найдены виды Heteronemertea sp. 2DS и Heteronemertea sp. 5DS, которые, вероятно, являются представителями еще не описанного семейства (Chernyshev, Polyakova, 2018). Семейство Valenciiniidae, представленное в дальневосточных морях подсемействами Baseodiscinae и Охуполлелинае, содержит крупный род *Baseodiscus* Diesing, 1850, который в дальневосточных морях России представлен видом *Baseodiscus princeps* (Coe, 1901), обитающим здесь на глубинах 15–120 м от зал. Петра Великого до Северных Курил (Chernyshev, 2008). Этот вид – самая крупная гетеронемертина в дальневосточных морях России, достигающая 1 м в длину. В абиссали Охотского моря найден еще один вид из подсемейства Baseodiscinae (Chernyshev, Polyakova, 2018). Абиссальный представитель немертин из подсемейства Охуполлелинае *Sonnenemertes cantelli* Chernyshev, Abukawa et Kajihara, 2015 встречается в Курильской котловине Охотского моря и по обе стороны Курило-Камчатского желоба (Chernyshev et al., 2015; Chernyshev, Polyakova, 2018). Судя по фрагментам выделенной из кишечника ДНК, эта немертина питается сипункулидами (Chernyshev, Polyakova, 2018). Неописанный представитель Охуполлелинае, по-видимому, из рода *Охуполлелла* Bergendal, 1902, обнаружен на глубинах 5–7 м в зал. Восток (зал. Петра Великого).

Среди Lineidae наибольшее число видов входит в состав трех полифилетических родов: *Lineus* Sowerby, 1806; *Micrura* Ehrenberg, 1828 и *Cerebratulus* Renier, 1804. В узком понимании роды *Lineus* и *Micrura* включают виды, которые в дальневосточных морях России пока не найдены. Однако не исключено, что здесь может быть обнаружен широко распространенный *Lineus* (= *Ramphogordius*) *sanguineus* (Rathke, 1799), обитающий в том числе у побережья Китая и Японии (Kang et al., 2015). Один экземпляр, внешне похожий на *L. sanguineus*, был собран на литорали о-ва Кунашир, но из него не удалось выделить ДНК. В Японском море и у Южных Курил обнаружено несколько видов, которые отнесены к роду *Micrura* условно. Прежде всего это виды из “группы *Evelineus*”, образующие общую кладу с видами рода *Evelineus* Cognèa, 1954 (см.: Schwartz, 2009). У побережья Приморья (главным образом к северу от мыса Поворотный) и у о-ва Кунашир встречается вид *Micrura* cf. *bella* (рис. 1д), представленный двумя формами: лилово-коричневой и белой (у обеих форм головной

конец оранжевый). Генетический анализ показал конспецифичность этих форм, но не подтвердил их принадлежность к *Micrura bella* (Stimpson, 1857) из Китая или к близкому виду *M. verrilli* Coe, 1901 с тихоокеанского побережья США. В зал. Петра Великого вид *M. cf. bella* очень редок, здесь его замещает эндемик Японского моря *M. kulikovae* Chernyshev, 1992 (= *M. bella* по: Куликова, Кутишев, 1984) с оранжевой окраской тела. Для *M. kulikovae* описана инвертированная иватовская личинка (inverted Iwata's larva), у которой, в отличие от типичной иватовской личинки, передний конец ювенильного червя направлен в ту же сторону, что и апикальный орган личинки (Chernyshev, 2014). Сходные личинки выявлены у видов рода *Nipponomicrura* Chernyshev, 1995 (см.: Chernyshev, 2014), филогенетически близкого к группе *Evelineus*. В зал. Петра Великого этот род представлен двумя видами: *N. uchidai* (Yamaoka, 1940) (рис. 1е) и неописанным видом *Nipponomicrura* sp. (см.: Chernyshev, 2014). Настоящая иватовская личинка описана у *M. akkeshiensis* Yamaoka, 1940, изредка встречающегося у побережья южного Приморья.

В дальневосточных морях России *Micrura magna* Yamaoka, 1940 (рис. 1к) – один из наиболее крупных представителей семейства Lineidae, длина которого достигает 60 см. Обнаружен в зал. Петра Великого у и Южных Курил; филогенетически близок к субтропическо-тропическому роду *Notospermus* Huschke, 1829 и, возможно, относится к нему. Выделенный из состава *Micrura* род *Maculaura* Hiebert et Maslakova, 2015 представлен комплексом внешне очень похожих видов, из которых *Maculaura aquilonia* Hiebert et Maslakova, 2015 обнаружен на литорали Тауйской губы Охотского моря (Hiebert, Maslakova, 2015). Один экземпляр неописанного вида *Maculaura* sp. найден в зал. Восток (рис. 1ж). На илистых грунтах зал. Петра Великого на глубине 3–6 м обитает неописанная гетеронемертина без боковых головных щелей, фигурирующая в списках как Valenciiniidae gen. sp. (рис. 1з) (Chernyshev, 2014). Филогенетический анализ показал, что этот вид близок к роду *Maculaura*, т.е. является линеидой, утратившей головные щели.

Род *Cerebratulus* в дальневосточных морях России представлен не менее чем 7–8 видами. Точно идентифицирован лишь вид *Cerebratulus signatus* Coe, 1905 (рис. 1л), широко распространенный от зал. Петра Великого до Берингова моря на глубинах 15–200 м. Несколько раз фрагменты *C. signatus* находили в желудках камбал (Chernyshev, 2014). Указание об обнаружении *C. communis* Takakura, 1898 на литорали о-ва Парамушир (Takakura, 1933), скорее всего, ошибочно. В сублиторали дальневосточных морей на илистых грунтах на глубинах 6–65 м с плотностью поселений до 64 экз/м<sup>2</sup> встречаются виды из комплекса

*C. ex gr. marginatus* (см.: Chernyshev, 2008) (рис. 1и). Генетический анализ показал, что ни один из данных видов не соответствует сиквенсам *C. marginatus* Renier, 1804 и других видов рода *Cerebratulus* из Атлантического океана. Согласно последнему филогенетическому анализу (Chernyshev, Polyakova, 2019), к роду *Cerebratulus* следует отнести *Micrura bathyalis* Chernyshev, 2013, найденную в Японском море на глубинах 2693–3347 м (Chernyshev, 2013b). Еще несколько глубоководных Lineidae обнаружено в Охотском море и Курило-Камчатском желобе, однако их родовая принадлежность остается неясной (Chernyshev, Polyakova, 2018, 2019).

Представители недавно выделенного рода *Kulikovia* Chernyshev, Polyakova, Turanov et Kajihara, 2018 в дальневосточных морях России фактически замещают виды рода *Lineus*. На литорали и небольших глубинах в зал. Петра Великого и у Южных Курил часто встречается *Kulikovia alborostrata* (Takakura, 1898), особенно многочисленная среди ризоидов ламинариевых водорослей. В дальневосточных морях обитают виды-двойники *K. torquata* (Сое, 1901) и *K. manchenkoi* Chernyshev, Polyakova, Turanov et Kajihara, 2018. Первый вид широко распространен от зал. Петра Великого до Командорских островов, встречается на тихоокеанском побережье Северной Америки; второй вид обитает у берегов Приморья, Южных Курил и о-ва Хоккайдо (Chernyshev et al., 2018b). Однако в последние два десятилетия *K. torquata*, ранее известный как коричневая форма *Lineus torquatus*, практически не встречался в зал. Петра Великого; сходная ситуация отмечена и для зал. Аккешы (о-в Хоккайдо) (Chernyshev et al., 2018b). Четвертый вид этого рода *K. montgomeryi* (Сое, 1901) отмечен у Командорских островов (Чернышев, 1997а), но эта находка не подтверждена генетически. Находки данного вида в зал. Петра Великого (Куликова, Кутищев, 1984) относятся к красной форме *K. alborostrata* (см.: Chernyshev et al., 2018b), хотя здесь на глубине 40 м был найден крупный червь, внешне очень похожий на *K. montgomeryi* (см.: Chernyshev, 2008).

Следует особо отметить находки солоноватоводной немертины из рода *Hinumanemertes* Iwata, 1970 в устьях рек Гладкая и Суходол, а также на мелководье зал. Восток, прилегающем к устью реки Литовка. Мы отнесли ее к виду *H. kikuchii* Iwata, 1970 (см.: Чернышев, 2004), известному по единственной находке из солоноватого озера на о-ве Хоккайдо (Iwata, 1970). Пока не ясно, относятся ли особи из Приморья к тому же виду или их следует выделить в самостоятельный вид. Необычная находка была сделана В.И. Куликовой в заливах Посьета и Восток в 1980-х гг.: в друзьях *Modiolus kurilensis* были собраны немертины, которые были определены как *Lineus bicolor* Verrill, 1892 (см.: Куликова, Кутищев, 1984). Однако по

описанию и рисункам живых особей (Куликова, 1987в) данный вид очень похож на *Lineus bilineatus* sensu Iwata, 1954 (см.: Kajihara, 2017, fig. 16.3F). В дальнейшем этот вид в российских водах не находили, и его систематическое положение остается неясным.

Остается неясным и систематическое положение гетеронемертины *Micrurimorpha rhynchocoelomaperta* Korotkevitch, 1980, описанной по одному экземпляру из зал. Анива. У голотипа ринхоцель открывается в кишечник двумя отверстиями, с задним отверстием также соединяются кровеносные сосуды (Короткевич, 1980). По моему мнению, оба отверстия образовались в результате травмы и последующей неполной регенерации. Тем не менее внутреннее строение этого вида описано достаточно подробно и по совокупности других признаков он отличается от известных немертин данного региона.

В последние годы американские специалисты показали, что баркодинг пилидиев может выявить скрытое видовое разнообразие гетеронемертин (Hiebert et al., 2013; Hiebert, Maslakova, 2014). В планктоне зал. Петра Великого нередки личинки из группы *pididium recurvatum* (Чернышев, 2001), которых предложено называть *pididium prorecurvatum* (Чернышев и др., 2013). Анализ генных маркеров показал, что сходные пилидии из тихоокеанских вод США принадлежат к двум неописанным видам аберрантного рода *Riserius* Norenburg, 1993 (см.: Hiebert et al., 2013), а *pididium prorecurvatum* из зал. Восток (зал. Петра Великого) принадлежит к другому неизвестному виду *Riserius* (*Riserius* sp. 3 TCH-2015 isolate Vostok E5D1, GenBank NCBI – Hiebert, Maslakova, неопубликованные данные). Взрослых *Riserius* в дальневосточных морях не находили. Среди пилидиев из зал. Восток, переданных нами Dr. T. Hiebert для генетического анализа, был образец *Heteronemertea* gen. sp. 20 TCH-2015 isolate Vostok E5D4 (GenBank NCBI – Hiebert, Maslakova, неопубликованные данные), который оказался личинкой *Dendrorhynchus* cf. *zhanjiangensis* Yin and Zeng, 1984. Род *Dendrorhynchus* Yin et Zeng, 1985 принадлежит к гетеронемертинам с разветвленным хоботом, которые ранее не отмечались в российских водах. Обитает эта немертина в российских водах или же пилидий занесен из южной части Японского моря, пока неизвестно.

Класс Noplomemertea

Отряд Polystilifera

Вооруженные немертины (Noplomemertea) отряда Polystilifera представлены донными (Reptantia) и пелагическими (Pelagica) формами, которые часто рассматривают как отдельные подотряды. Недавний филогенетический анализ показал парафилию Reptantia, поэтому такое деление следует считать искусственным (Chernyshev, Polyakova,

2019). Тем не менее донные и пелагические Polys-tilifera имеют значительные морфологические и экологические различия и всегда рассматриваются раздельно.

Пелагические немертины — обитатели батипелагиали. В монографии Короткевич (1955) для дальневосточных морей приведено 16 видов *Pelagica*, 9 из них принадлежат к семейству *Armaueriidae*, к которому позже был добавлен еще один вид (Чернышев, 1992). Можно предположить, что большинство этих видов не являются валидными, а предложенная родовая систематика *Armaueriidae* (Чернышев, 1992) слишком дробная. Так, некоторые специфические признаки *Mesarmauria acoeca* Korotkevitch, 1955 из Берингова моря, на основании которых вид был выделен в монотипический род *Xenarmaueria* (Чернышев, 1992), скорее всего, являются результатом фиксации и последующей “жесткой” заливки в парафин. Два вида из семейства *Pelagonemertidae* — *Pelagonemertes laticauda* Korotkevitch, 1955 и *P. excisa* Korotkevitch, 1955, очевидно, являются младшими синонимами *P. oviporus* Korotkevitch, 1955 (см.: Chernyshev, Chaban, 2005). Однако ревизия пелагических немертин затруднена тем, что они редко встречаются в глубоководных планктонных пробах, а многие виды описаны по 1–2 экземплярам. *Nectonemertes* cf. *mirabilis* Verrill, 1892 — обычный вид в Охотском море и в районе Курило-Камчатского желоба, для которого пока не ясно, какое из двух видовых названий следует использовать: *N. mirabilis* или *N. pelagica* Cravens et Heath, 1906 (см.: Chernyshev, Polyakova, 2018).

До наших исследований представители группы *Reptantia* в дальневосточных морях России не были известны. Недавно описанная как рептантная немертина *Uniporus alisae* Chernyshev et Polyakova, 2018 из абиссали Охотского моря оказалась видом другой группы вооруженных немертин — подотряда *Cratenemertea* (Chernyshev, Polyakova, 2018). В настоящее время в дальневосточных морях России выявлено 6 видов безглазых *Reptantia*, которые еще не описаны, причем все виды должны быть отнесены к новым родам и, по-видимому, семействам. Три из них обнаружены в ультраабиссали Курило-Камчатского желоба; филогенетический анализ показал их близость к пелагическим немертинам (Chernyshev, Polyakova, 2019). К этим трем видам близка *Reptantia* IZ-45643 (Kvist et al., 2015); несколько особей, относящиеся к данному виду, собраны у о-ва Симушир на глубинах 220–550 м. Один вид (*Reptantia* SokhoBio 1-9) найден в абиссали Курильской котловины Охотского моря (Chernyshev, Polyakova, 2018). Наконец, в 2019 г. у восточного побережья о-ва Сахалин на глубине 261–282 м собрана еще одна неизвестная *Reptantia*.

### Отряд *Monostilifera*

*Monostilifera* — самый большой по числу описанных видов отряд немертин, который в дальневосточных морях России представлен не менее чем 100 видами. Отряд делят на подотряды *Cratenemertea* и *Eumonostilifera*. Система отряда нуждается в ревизии, поэтому мы не будем рассматривать таксоны ранга семейств.

Как отмечено выше, к *Cratenemertea* недавно отнесен рептантный род *Uniporus* Brinkmann, 1914–1915, один из видов которого — *U. alisae* Chernyshev et Polyakova, 2018, описан из абиссали Курильской котловины Охотского моря (Chernyshev, Polyakova, 2018). К этому роду филогенетически близок неописанный вид *Cratenemertea* sp. MCZ IZ 45644 (Kvist et al., 2015) из прибрежных вод о-ва Итуруп, собранный на глубинах 70–213 м. Плавающая ювенильная особь длиной 6–7 мм, принадлежащая к этому виду, обнаружена в планктоне (горизонт от 250 м до поверхности) в районе Курило-Камчатского желоба на значительном удалении от ближайших Курильских островов (Chernyshev, Polyakova, 2019). Это указывает на возможность широкого расселения некоторых гоппонемертин за счет плавающих ювенильных стадий, которые, судя по размерам, могут находиться в планктоне до месяца.

Остальные *Cratenemertea* из дальневосточных морей России могут быть отнесены к роду *Nipponnemertes* Friedrich, 1968, однако для этого названия изначально не был обозначен типовой вид (Friedrich, 1968) и вопрос о том, кто является автором данного рода, остается открытым. Другое родовое название, *Collarenemertes* Chernyshev, 1993, предложенное для *Amphiporus bimaculatus* Сое, 1905 (см.: Чернышев, 1993а), по непонятным причинам стало рассматриваться в качестве монотипического таксона с типовым видом *C. bimaculata* Chernyshev, 1993, который был сведен в младшие синонимы к несуществующему *Nipponnemertes bimaculata* Iwata, 1954 (см.: Norenburg et al., 2019). Наши предварительные исследования показали, что “*Amphiporus*” *bimaculatus* Сое, 1905 из побережья США и *C. bimaculata* sensu Chernyshev, 1993 из зал. Петра Великого — два генетически близких вида, и для последнего необходимо новое название. Кроме Японского моря *C. bimaculata* sensu Chernyshev, 1993 обитает на Южных Курилах. Находка *C. bimaculata* на Командорских островах (Чернышев, 1997а) может быть другим видом. В зал. Петра Великого на глубинах 15–62 м встречается *N. arenaria* (Uschakov, 1927) с плотностью поселений до 16 экз/м<sup>2</sup> (Chernyshev, 2008). Этот вид также обнаружен у Южных Курил. Не менее пяти неописанных видов *Nipponnemertes* s.l. из дальневосточных морей России обитают преимущественно в сублиторали, однако в Беринго-

вом море в районе вулкана Пийпа один из видов найден на глубине 600 м.

Подотряд Eumonostilifera объединяет формы с разнообразными экологическими особенностями, встречающиеся в разных прибрежных фитоценозах; особо многочисленны виды из родов *Tetrastemma* Ehrenberg, 1828 и *Oerstedia* Quatrefages, 1846. Род *Tetrastemma*, вероятно, самый большой по числу видов немертин в дальневосточных морях России, объединяющий не менее 15 видов. Из зал. Петра Великого описано 6 новых видов тетрастемм (Куликова, 1987а; Чернышев, 1998в; Chernyshev, 2003), среди которых наиболее распространены *T. pseudocoronatum* Chernyshev, 1998, встречающийся также у Южных Курил, о-ва Хоккайдо и в Желтом море. В зал. Петра Великого численность еще одного обычного вида — *T. phaeobasisae* Kulikova, 1987 — особенно высока на морских травах *Zostera* и *Phyllospadix*. К роду *Tetrastemma* близок (скорее всего, является его синонимом) род *Quasitetrastemma* Chernyshev, 2004, который в дальневосточных морях представлен тремя описанными и 3–4 неописанными видами. В зал. Петра Великого часто встречаются *Q. nigrifrons* (Coe, 1904) и *Q. stimpsoni* (Chernyshev, 1992), особенно многочисленные среди ризоидов ламинариевых водорослей. Самостоятельность этих двух видов была показана аллозимным методом (Zaslavskaya et al., 2010), но до сих пор не нашла подтверждения на уровне генных маркеров. Выделенный из *Tetrastemma* род *Protetrastemma* Chernyshev, 2004 включает только вид *P. viridis* (Kulikova, 1989), найденный в заливах Восток и Посыета (зал. Петра Великого) в сообществах *Zostera marina* и *Phyllospadix* spp. (Куликова, 1989). Однако последний раз этот вид был найден здесь в 2008 г. (Chernyshev, 2014).

Представители рода *Oerstedia*, отличающиеся меньшей подвижностью, чем таковые рода *Tetrastemma*, часто прикрепляются к субстрату при помощи слизистого чехла и особенно многочисленны на красных водорослях. Значительная вариабельность некоторых видов рода *Oerstedia* и наличие криптических видов затрудняют таксономическую ревизию данного рода. В.И. Куликова описала из зал. Петра Великого *O. oculata* (Kulikova, 1987) (рис. 1а) и *O. phoresiae* (Kulikova, 1987) (рис. 1б), которые различаются незначительными деталями окраски (Куликова, 1987б). Позже были описаны еще два вида — *O. zebra* (Chernyshev, 1993) и *O. valentinae* (Chernyshev, 1993) (Чернышев, 1993б). Аллозимный и молекулярно-генетический анализы подтвердили самостоятельность *O. oculata* и *O. phoresiae* (рис. 2а, 2б), но показали, что *O. zebra* и *O. valentinae* являются цветовыми формами *O. oculata* (Zaslavskaya, Chernyshev, 2008; Ахматова и др., 2012). Генетический анализ видов *Oerstedia* из дальневосточных морей с использованием консервативного генного маркера 28S

рРНК (Ахматова и др., 2012) привел к ошибочным выводам о конспецифичности *O. oculata* и *O. polyorbis* Iwata, 1954, обитающего у берегов Южных Курил и о-ва Хоккайдо. Анализ с использованием менее консервативных генных маркеров (COI и 16S) показал самостоятельность обоих видов. Выполненные нами генетические исследования подтвердили обнаружение *O. phoresiae* на литорали о-ва Чеджудо (Республика Корея), поэтому данный вид можно считать субтропическо-низкобореальным. По нашим сведениям в дальневосточных морях России обитает не менее восьми видов *Oerstedia*.

Виды рода *Antarctonemertes* Friedrich, 1955 внешне очень похожи на представителей рода *Tetrastemma*, но филогенетически близки к таковым *Oerstedia*. У берегов Приморья и Южных Курил на морских травах и водорослях обитает *A. delutibasisae* (Kulikova, 1987), младшим синонимом которого является *A. varvarae* Chernyshev, 1999. На Средних и Северных Курилах обычен другой вид — *A. papilliformis* (Korotkevitch, 1977) (рис. 2в); здесь же встречается неописанный вид рода *Antarctonemertes*. Филогенетический анализ показал, что виды рода *Antarctonemertes* из северной Пацифики, выделенные в отдельный подрод *Kurilonemertes* Chernyshev, 1993 (см.: Чернышев, 1999), не образуют единую кладу с *Antarctonemertes* из Антарктики, что позволяет повысить ранг *Kurilonemertes* до рода. Род *Pseudotetrastemma* Sun, 1993 при внешнем сходстве с *Tetrastemma* филогенетически также близок к *Oerstedia*. Единственный описанный вид *P. qingdaoensis* Sun, 1993 обитает в Желтом море (Sun, 1993); морфологически близкий вид обнаружен в зал. Петра Великого (рис. 2г), где изредка встречается на нижней стороне камней и среди ризоидов ламинариевых.

Род *Amphiporus* Ehrenberg, 1831 в дальневосточных морях России представлен 7–8 описанными видами (Короткевич, 1977; Чернышев, 1998б), однако филогенетический анализ последних лет показал, что в кладу *Amphiporus* попадают также виды из родов *Tortus* Korotkevitch, 1971; *Paranemertes* Coe, 1901 и *Neesia* Girard, 1893 (см.: Chernyshev, Polyakova, 2019), поэтому не исключено, что в дальнейшем объем рода будет расширен. У побережья Приморья и Южных Курил обычен вид, ранее приводимый в списках как *A. imparispinosus* Griffin, 1898 (см.: Chernyshev, 2013а, 2014), однако генетический анализ показал его самостоятельность. На литорали и в sublиторали Средних и Северных Курил, Берингова моря и северной части Охотского моря нередок холодноводный *A. angulatus* (Müller, 1774). На каменистой литорали дальневосточных морей России наиболее обычны *Paranemertes peregrina* Coe, 1901 и виды рода *Tortus*. Количество видов *Tortus* определить сложно: в списке немертин дальневосточных морей России приведено 4–5 описанных видов (Ко-



**Рис. 2.** Гоплонемертины дальневосточных морей России. а – *Oerstedtia oculata*, зал. Восток; б – *Oerstedtia phoresiae*, зал. Восток; в – *Antarctonemertes papilliformis*, о-в Симушир; г – *Pseudotetrastemma* sp., Уссурийский залив; д – *Nemertellina* cf. *yamaokai*, зал. Восток; е – *Eumonostilifera* gen. sp. 2 (базис стилета), зал. Петра Великого; ж – *Ototyphlonemertes valentinae* с вооружением, Уссурийский залив; з – *Annulonemertes* sp. с вооружением, зал. Петра Великого; и – *Malacobdella japonica*, зал. Анива; к – *Cryptonemertes* cf. *actinophila*, Охотское море. Масштаб: а–д, к – 1; е, з – 0.1; ж – 0.5; и – 5 мм.

роткевич, 1977; Чернышев, 1997б; Chernyshev, 2013а), однако их может быть меньше. На литорали южного Приморья *T. tokmakovae* Chernyshev, 1991 образует скопления плотностью до 400 экз/м<sup>2</sup>, питаясь амфиподами (Чернышев, 2000). В высокобореальных широтах *P. peregrina* также образует скопления на литорали. Еще в 1980-х годах этот вид не был редким и в зал. Петра Великого, но с середины 1990-х годов здесь не встречается (Chernyshev, 2014), хотя обитает севернее мыса Поворотный. В Авачинском заливе в друзах *Mytilus trossulus* вместе с *P. peregrina* встречается еще

один вид этого рода – *P. pallida* Сое, 1901 (см.: Чернышев, 1997а).

Род *Zygonemertes* Montgomery, 1897 в дальневосточных морях России представлен 6–7 видами, 4 из которых идентифицированы до вида. Все они обитают на литорали и в верхней sublitorали, главным образом под камнями, среди водорослей и морских трав. Наличие дополнительного нерва в боковых нервных стволах позволило отнести *Zygonemertes callainus* Korotkivitsch, 1977 к роду *Quequenina* Maretto, 1974 (см.: Чернышев, 1997б; Chernyshev, 2013а), однако этот род, вероятно, яв-

ляется младшим синонимом рода *Zygonemertes*. Род *Emplectonema* Stimpson, 1857 является сборным: виды *E. buergeri* Сое, 1901 и *E. rubea* Korotkevitch, 1977 необходимо перевести в род *Neesia*, а в роде *Emplectonema* s. str. следует оставить только *E. gracile* (Johnston, 1837) и близкие виды. В дальневосточных морях России обитает *E. viride* Stimpson, 1857 (см.: Sun et al., 2014). Род *Neoemplectonema* Korotkevitch, 1977 содержал два вида, описанных с литорали о-ва Парамушир (Короткевич, 1977), однако исследование типового материала показало, что *N. strabo* Korotkevitch, 1977 и *Tortus paramusirensis* Korotkevitch, 1977 являются младшими синонимами *N. campanoides* Korotkevitch, 1977 (см.: Chernyshev, 2013a). В зал. Восток в другах митилид обнаружен вид из рода *Nemertellina* Friedrich, 1935, чрезвычайно похожий на *N. yamaokai* Kajihara, Gibson et Mawatari, 2000 (см.: Чернышев, Тюрин, 2014) (рис. 2д), но для точной идентификации необходим анализ ДНК.

Тепловодный род *Poseidonemertes* Kirsteuer, 1967 в дальневосточных морях представлен видом *P. maslakovae* Chernyshev, 2002 из зал. Петра Великого (Чернышев, 2002). Неидентифицированные виды, похожие на *Poseidonemertes* (*Poseidonemertidae* — см.: Чернышев, 2005), были собраны в Японском и Охотском морях. Для вида из прибрежных вод о-ва Итуруп под названием “*Poseidonemertidae* 2011” было показано, что он не находится в близком родстве с *Poseidonemertes* (Krämer, von Döhren, 2015).

Монофилетическая группа видов, объединенная в семейство *Sacconemertidae*, в дальневосточных морях представлена по меньшей мере тремя родами: *Sacconemertopsis* Iwata, 1970; *Arctonemertes* Friedrich, 1957 и *Gurjanovella* Uschakov, 1926. *Sacconemertopsis belogurovi* Chernyshev, 1991 — единственная на Дальнем Востоке России солонатоводная гоплонемертина, обитающая в приустьевых участках и эстуариях рек, впадающих в зал. Петра Великого (Чернышев, 2004). В зал. Петра Великого на глубинах 16–54 м обитает *Arctonemertes ussuriensis* Chernyshev, 1998; не исключено, что этот вид в дальнейшем будет перемещен в род *Gurjanovella*. Свободноплавающая ювенильная особь *Gurjanovella* sp. обнаружена в планктоне Охотского моря (Chernyshev, Polyakova, 2018). Род *Gurjanovella* долгое время был известен только в Арктике, но недавно *G. littoralis* Uschakov, 1926 была найдена в зал. Аккеси (Хоккайдо) (Hookabe, Kajihara, 2020).

Особый интерес представляют интерстициальные гоплонемертины, представленные в дальневосточных морях родами *Ototyphlonemertes* Diesing, 1863 и *Annulonemertes* Berg, 1985. На каменисто-песчаной литорали зал. Петра Великого обитают по меньшей мере 4 вида *Ototyphlonemertes*, 3 из которых описаны как новые для науки

(Чернышев, 1993в, 1998а, 2003а). Виды *O. martynovi* Chernyshev, 1993 и *O. nikolaii* Chernyshev, 1998 найдены также у побережья Японии (см.: Kajihara, 2017), а вид *O. vatentinae* Chernyshev, 2003 (рис. 2ж) известен только из типового местонахождения. В зал. Восток в песке были обнаружены многочисленные личинки, возможно, принадлежавшие пятому виду *Ototyphlonemertes*, однако для окончательных выводов необходимы генетические исследования. *Annulonemertes* — род ложносегментированных немертин с одним описанным видом; три неописанных вида известны из арктических морей и тихоокеанского побережья США (см.: Чернышев, Миничев, 2004). Еще два неописанных вида обнаружены в дальневосточных морях России: один вид найден в зал. Петра Великого на глубине 60 м (рис. 2з), другой — в северной части Охотского моря на глубине 293 м.

В дальневосточных морях России обитает несколько видов симбиотических немертин. Представители рода *Malacobdella* Blainville, 1827 живут в двустворчатых моллюсках: *M. grossa* (Müller, 1776) найдена в зал. Петра Великого в *Mya uzensis* Nomura et Zinbo, 1937 (см.: Magarlamov, Chernyshev, 2010), а *M. japonica* Takakura, 1897 (рис. 2и) — в зал. Анива и у о-ва Кунашир в *Spisula sachalinensis* (Schrenck, 1862) (см.: Стекова, 2004). Находка *M. grossa* на значительном удалении от основного ареала (северная часть Атлантики и Арктика) подтверждена анализом ДНК. Представители рода *Asteronemertes* Chernyshev, 1991 найдены только в Японском и Охотском морях в амбулакральных бороздах морских звезд из семейств *Solasteridae* и *Pterasteridae* (Chernyshev, 2014). В более новых сборах они обнаружены ассоциированными с представителями других семейств морских звезд. Генетический анализ покажет, принадлежат эти находки одному или нескольким видам. Немертины-симбионты десятиногих раков в дальневосточных морях обнаружены в зал. Петра Великого: *Carcinonemertes* sp. на *Hemigrapsus takanoi* Asakura et Watanabe, 2005 (см.: Chernyshev, 2014), а также в Охотском море: *Ovicides paralithodis* Kajihara et Kuris, 2013 на *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) (см.: Kajihara, Kuris, 2013). С активностями ассоциированы ультраабиссальный *Galathenemertes giribeti* Chernyshev et Polyakova, 2019, найденный в Курило-Камчатском желобе в трубках *Galatheaenum* sp. (см.: Chernyshev, Polyakova, 2019), и *Cryptonemertes* cf. *actinophila* (Bürger, 1904) (рис. 2к), обнаруженный в северо-западной части Охотского моря на глубине 50 м под прикрепительным диском неизвестной актинии. Наконец, в Охотском море в перибранхиальной полости хищных асцидий из рода *Culeolus* обнаружено два вида немертин, которые ранее приводились как *Gononemertes* sp. (см.: Chernyshev, Polyakova, 2018, 2019), однако молекулярно-генетический анализ не подтвердил их родство с

*G. parasita* Bergendal, 1900 – типовым видом рода *Gononemertes* Bergendal, 1900.

В последние годы началось активное исследование абиссальных и ультраабиссальных гошло-немертин. Кроме симбиотических видов, о которых говорилось выше, из Курило-Камчатского желоба были описаны *Nemertovema norenburgi* Chernyshev et Polyakova, 2019 и *Proamphiporus cran-dalli* Chernyshev et Polyakova, 2019. Второй вид рода *Nemertovema* Chernyshev et Polyakova, 2018 – *N. hadalis* Chernyshev et Polyakova, 2018, описанный из Пуэрториканского желоба, генетически очень близок к *N. norenburgi*: *p*-дистанции по COI между данными видами составляют всего 8.1–8.7% (Chernyshev, Polyakova, 2019). Это может указывать на тесные связи глубоководной фауны немертин Тихого и Атлантического океанов. *P. cran-dalli* генетически близок к *Proamphiporus rectangulus* (см.: Strand et al., 2014) из прибрежных вод Норвегии, и это первый доказанный случай близкого родства абиссальных и сублиторальных немертин.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В списке немертин дальневосточных морей России приведено 172 вида (Chernyshev, 2013a), что позволяет говорить об этом регионе, как об одном из наиболее изученных в Тихом океане. С учетом опубликованных после 2014 г. работ и неопубликованных данных количество видов немертин составляет около 200 видов. Хорошо изучена северо-западная часть Японского моря, а именно зал. Петра Великого, где обнаружено 73 вида немертин (Chernyshev, 2014). Наименее изученными остаются Берингово море и континентальное побережье Охотского моря, для которых имеются лишь фрагментарные данные. В последние 6 лет получены богатые материалы по глубоководной фауне немертин дальневосточных морей и прилегающих акваторий, однако интервал глубин 300–1500 м еще недостаточно изучен. Следует отметить, что значительное количество видов немертин известно по 1–2 находкам, часто фиксированным в формалине, что делает их недоступными для генетических исследований. Так, в Амурском заливе зал. Петра Великого лишь однажды был собран фрагмент гошло-немертины (*Eumonostilifera* gen. sp. 2, см.: Chernyshev, 2013b), вооружение которой имеет крупный базис (рис. 2e), характерный для некоторых видов семейства *Prosorhochmidae*. Подобных находок много, и они указывают на то, что реальное видовое разнообразие немертин значительно выше даже в тех регионах, которые считаются хорошо изученными. Нельзя не учитывать и изменения, происходящие в фауне немертин таких акваторий, как зал. Петра Великого. Только этим можно объяснить отсутствие здесь (несмотря на тща-

тельные поиски) обычных в 1980-х гг. видов *Kulikovia torquata*, *Paranemertes peregrina* и *Protetras-temma viride*. Даже *Cephalothrix simula* в последние 5 лет встречается здесь намного реже, чем в 2005–2010 гг. Очевидно, что имеются и редкие виды, которые до сих пор не попали в поле зрения систематиков.

Многочисленные таксономические и фаунистические исследования немертин зал. Петра Великого послужили толчком для экологических, генетических, морфологических, эмбриологических, микробиологических и биохимических исследований этих червей на базе Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского (ННЦМБ) ДВО РАН. Получены наиболее полные данные о распределении немертин в донных биоценозах зал. Петра Великого (Куликова, 1988; Chernyshev, 2014). Активно ведутся исследования микробиома немертин, позволившие выделить штаммы, продуцирующие тетродотоксин (Magarlamov et al., 2014; Мельникова и др., 2017; Melnikova et al., 2019). *Qusitetrastemma stimpsoni* стала первой вооруженной немертиной, у которой описаны личиночный нейрогенез (Чернышев, Магарламов, 2010) и строение апикального органа (Magarlamov et al., 2020). Опубликовано несколько работ по ультрамикроскопии хобота (Magarlamov, Chernyshev, 2010; Chernyshev et al., 2013; Magarlamov et al., 2018) и иммуноцитохимии (Чернышев, Коцюба, 2014; Chernyshev et al., 2018a) немертин из зал. Петра Великого. Материал из Японского моря стал основой для сравнительно-морфологического анализа типа *Nemertea* (Chernyshev, 2010, 2015; Чернышев, 2011; Chernyshev, Kajihara, 2019). В рамках настоящего обзора невозможно уделить внимание всем работам по немертинам, опубликованным сотрудниками ННЦМБ. В ближайшее время предполагается опубликовать статьи по метагеному нескольких видов немертин, сравнительной морфологии псевдокнид и сенсорных структур хобота, а также продолжить таксономические исследования немертин дальневосточных морей России.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Настоящий обзор подготовлен при финансовой поддержке гранта РФФИ № 18-04-00704.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю благодарность коллегам за совместное исследование немертин дальневосточных морей России, а также за предоставленный мне собранный ими материал. Особенно признателен сотрудникам ННЦМБ ДВО РАН Т.Ю. Магарламову, А.С. Майоровой и Н.Е. Поляковой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ахматова А.Ф., Чернышев А.В., Заславская Н. И. Видовой состав немертин рода *Oerstedia* (Nemertea: Noplonemertea) в дальневосточных морях России // Биол. моря. 2012. Т. 38. № 6. С. 454–461.
- Короткевич В.С. Пелагические немертины дальневосточных морей СССР. Определитель по фауне СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1955. № 58. 131 с.
- Короткевич В.С. К экологии и систематике немертин залива Посыет Японского моря // Исслед. фауны морей. 1971. Т. 8. С. 29–41.
- Короткевич В.С. Немертины прибрежных вод Курильских островов // Фауна прибрежных зон Курильских островов. М.: Наука. 1977. С. 49–124.
- Короткевич В.С. О новом роде и виде Lineidae (Nemertini) и происхождении хоботной и кровеносной систем немертин // Исслед. фауны морей. 1980. Т. 33. С. 29–41.
- Короткевич В.С. Новые и редкие виды немертин (Nemertini) с южного шельфа острова Сахалин // Исслед. фауны морей. 1982. Т. 37. С. 12–26.
- Куликова В.И. Морфология двух новых видов рода *Tetrastemma* (Nemertini, Noplonemertini) из залива Восток Японского моря // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1987а. Вып. 3. С. 388–397.
- Куликова В.И. Новые виды рода *Oerstediella* (Nemertini, Noplonemertini) из залива Восток Японского моря // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1987б. Вып. 6. С. 828–836.
- Куликова В.И. Немертины Японского моря: Дис. ... канд. биол. наук. Москва. 1987в. 132 с.
- Куликова В.И. Распределение немертин в агрегациях двустворчатых моллюсков // Докл. АН СССР. 1988. Т. 302. № 4. С. 1013–1016.
- Куликова В.И. Новый вид рода *Tetrastemma* (Nemertini, Noplonemertini) из Японского моря // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1989. Вып. 4. С. 628–631.
- Куликова В.И., Кутищев А.А. Немертины друз митилид залива Восток Японского моря // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1984. Вып. 4. С. 615–620.
- Мельникова Д.И., Беленева И.А., Тюнин А.П., Магарламов Т.Ю. Таксономический состав, характеристика и нейротоксическая активность микрофлоры, ассоциированной с немертинами из Японского моря // Биол. моря. 2017. Т. 43. № 5. С. 349–357.
- Стексова В.В. Инвазия двустворчатого моллюска *Spirula sachalinensis* в зал. Анива о. Сахалин немертиной *Malacobdella japonica* (Takakura, 1897) // Тр. СахНИРО. 2004. Т. 6. С. 297–300.
- Чернышев А.В. Систематика и происхождение пелагических немертин семейства Armaueriidae (Nemertini, Polystilifera) // Вестн. зоологии. 1992. № 2. С. 3–10.
- Чернышев А.В. Новые сведения о систематике немертин семейства Cratenemertidae (Ecnopla, Monostilifera) // Вестн. зоологии. 1993а. № 1. С. 72–75.
- Чернышев А.В. Обзор родов немертин, близких к *Oerstedia* (Monostilifera, Tetrastemmatidae) с описанием четырех новых видов // Зоол. журн. 1993б. Т. 72. № 3. С. 11–20.
- Чернышев А.В. *Ototyphlonemertes martynovi* sp. n. (Ecnopla, Ototyphlonemertidae) – новая интерстициальная немертинина из Японского моря // Зоол. журн. 1993в. Т. 72. № 7. С. 5–8.
- Чернышев А.В. Предварительные данные о немертинах прибрежных вод Командорских островов // Донная флора и фауна шельфа Командорских островов. Владивосток: Дальнаука. 1997а. С. 109–116.
- Чернышев А.В. Phylum Nemertini // Кусакин О.Г., Иванова М.Б., Цурпало А.П. и др. Список видов животных, растений и грибов литорали дальневосточных морей России. Владивосток: Дальнаука. 1997б. С. 67–69.
- Чернышев А.В. Новые данные об интерстициальных немертинах семейства Ototyphlonemertidae (Ecnopla, Monostilifera) Японского моря // Зоол. журн. 1998а. Т. 77. № 3. С. 266–269.
- Чернышев А.В. Новые моностилиферные немертины (Ecnopla, Monostilifera) из Японского моря // Зоол. журн. 1998б. Т. 77. № 4. С. 397–403.
- Чернышев А.В. Немертины рода *Tetrastemma* (Ecnopla, Monostilifera) дальневосточных морей России // Зоол. журн. 1998в. Т. 77. № 9. С. 995–1002.
- Чернышев А.В. Немертины рода *Antarctonemertes* (Ecnopla, Monostilifera) // Зоол. журн. 1999. Т. 78. № 8. С. 939–948.
- Чернышев А.В. Питание и пищевое поведение немертины *Tortus tokmakovae* // Биол. моря. 2000. Т. 26. № 2. С. 118–121.
- Чернышев А.В. Личинки невооруженных немертин в заливе Петра Великого // Биол. моря. 2001. Т. 27. № 1. С. 67–70.
- Чернышев А.В. Описание нового вида рода *Poseidonemertes* (Nemertea, Monostilifera) с обоснованием семейства Poseidonemertidae // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 8. С. 909–916.
- Чернышев А.В. *Ototyphlonemertes valentinae* sp. n. (Ecnopla, Ototyphlonemertidae) – интерстициальная немертинина из Японского моря // Зоол. журн. 2003а. Т. 82(7). С. 868–871.
- Чернышев А.В. Новый вид рода *Hubrechtella* (Nemertea, Aenopla) из Японского моря и обоснование семейства Hubrechtellidae // Биол. моря. 2003б. Т. 29. № 5. С. 368–370.
- Чернышев А.В. Немертины (Nemertea) // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, полихеты, немертины. СПб.: Наука. 2004. С. 507–513.
- Чернышев А.В. Система семейств вооруженных немертин отряда Eumonostilifera (Nemertea: Ecnopla) // Биол. моря. 2005. Т. 31. № 3. С. 159–165.

- Чернышев А.В. Сравнительная морфология, систематика и филогения немертин. Владивосток: Дальнаука. 2011. 309 с.
- Чернышев А.В., Астахова А.А., Даутов С.Ш., Юшин В.В. Строение апикального органа и прилегающего эпителия у *pilidium prorecurvatum* — пелагической личинки неизвестной гетеронемертины (Nemertea) // Биол. моря. 2013. Т. 39. № 2. С. 106–114.
- Чернышев А.В., Коцюба Е.П. Цистатионин β-синтаза и цистатионин γ-лиаза в тканях немертины *Cerebratulus marginatus* Renier, 1804 (Nemertea) // Биол. моря. 2014. Т. 40. № 1. С. 57–62.
- Чернышев А.В., Магарламов Т.Ю. Первые данные о нервной системе личинок вооруженных немертин (Nemertea, Hoplonemertea) // Докл. АН. 2010. Т. 430. Т. 4. С. 571–573.
- Чернышев А.В., Миничев Ю.С. Первая находка сегментированных немертин рода *Annulonemertes* (Nemertea, Enopla) в Арктике // Биол. моря. 2004. Т. 30. № 2. С. 152–153.
- Чернышев А.В., Тюрин С.А. Немертины (Nemertea) залива Восток Японского моря // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. 2014. № 1. С. 49–52.
- Alfaya J.E., Fernández-Álvarez F.A., Andersson H.S. et al. Nemertean taxonomy—Implementing changes in the higher ranks, dismissing Anopla and Enopla // Zool. Scr. 2019. V. 48. № 1. P. 118–119.
- Chaban E.M., Chernyshev A.V. Type specimens of benthic nemerteans (Nemertea, Enopla) in the Zoological Institute (St. Petersburg) // Zoosyst. Ross. 2008. V. 17. № 2. P. 53–60.
- Chen H., Strand M., Norenburg J.L. et al. Statistical parsimony networks and species assemblages in cephalotrichid nemerteans (Nemertea) // PLoS One. 2010. V. 5. № 9. e12885.
- Chernyshev A.V. A new species of *Tetrastemma* from the Sea of Japan and redescription of *Tetrastemma laminariae* Uschakov, 1928 (Nemertea: Tetrastemmatidae) // Zoosyst. Ross. 2003. V. 12. № 1. P. 19–22.
- Chernyshev A.V. Fauna of nemerteans of Amursky Bay and the adjacent areas // Ecological studies and state of the ecosystem of Amursky Bay and estuarine zone of the Razdolnaya river. Vladivostok: Dal'nauka. 2008. P. 267–278.
- Chernyshev A.V. Confocal laser scanning microscopy analysis of the phalloidin-labelled musculature in nemerteans // J. Nat. Hist. 2010. V. 44. P. 2287–2302.
- Chernyshev A.V. Phylum Nemertea. Check-list of species of free-living invertebrates of the Russian Far Eastern seas // Issled. Fauny Morei. 2013a. T. 75. № 8. С. 49–53.
- Chernyshev A.V. Two new species of deep-sea nemerteans from the SoJaBio expedition in the Sea of Japan // Deep Sea Res., Part II. 2013b. V. 86–87. P. 148–155.
- Chernyshev A.V. Nemertean biodiversity in the Sea of Japan and adjacent areas // Marine Biodiversity and Ecosystem Dynamics of the North-Western Pacific Ocean. Beijing: Publishing House of Science. 2014. P. 119–135.
- Chernyshev A.V. CLSM analysis of the phalloidin-stained muscle system of the nemertean proboscis and rhynchocoel // Zool. Sci. 2015. V. 32. P. 547–560.
- Chernyshev A.V., Chaban E.M. Types of the pelagic nemerteans in the Zoological Institute, St. Petersburg (Nemertea: Enopla) // Zoosyst. Ross. 2005. V. 13. № 2. P. 151–156.
- Chernyshev A.V., Abukawa S., Kajihara H. *Sonnenemertes cantelli* gen. et sp. nov. (Heteronemertea) — A new *Oxy-polella*-like nemertean from the abyssal plain adjacent to the Kuril–Kamchatka trench // Deep Sea Res., Part II. 2015. V. 111. P. 119–127.
- Chernyshev A.V., Kotsyuba E.P., Okazaki R.K. Thermal induction of heat shock proteins Hsp70 and Hsp90 in tissues of the nemerteans *Lineus alborostratus* Takakura, 1898 and *Quasitetrastremma stimpsoni* (Chernyshev, 1992) // Invertebr. Zool. 2018a. V. 15. № 1. P. 51–70.
- Chernyshev A.V., Polyakova N.E. Nemerteans from deep-sea expedition SokhoBio with description of *Uniporus alissae* sp. nov. (Hoplonemertea: Reptantia s.l.) from the Sea of Okhotsk // Deep Sea Res., Part II. 2018. V. 154. P. 121–139.
- Chernyshev A.V., Polyakova N.E., Turanov S.V., Kajihara H. Taxonomy and phylogeny of *Lineus torquatus* and allies (Nemertea, Lineidae) with descriptions of a new genus and a new cryptic species // Syst. Biodiversity. 2018b. V. 16. № 1. P. 55–68.
- Chernyshev A.V., Kajihara H. Comparative muscular morphology in Archinemertea (Nemertea: Palaeonemertea) // Zoomorphology. 2019. V. 138. P. 193–207.
- Chernyshev A.V., Magarlamov T.Yu., Turbeville J.M. Morphology of the proboscis of *Hubrechtella juliae* (Nemertea, Pilidiophora): implications for pilidiophoran monophyly // J. Morphol. 2013. V. 274. P. 1397–1414.
- Chernyshev A.V., Polyakova N.E. Nemerteans from the deep-sea expedition KuramBio II with descriptions of three new hoplonemerteans from the Kuril–Kamchatka Trench // Prog. Oceanogr. 2019. V. 178. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.102148>
- Coe W.R. The pelagic nemerteans // Mem. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. 1926. V. 49. P. 1–244.
- Hookabe N., Kajihara H. New record of the monostiliferous hoplonemertean *Gurjanovella littoralis* Uschakov, 1926 from Japan (Nemertea, Hoplonemertea, Monostilifera) // CheckList. 2020. V. 16 (2). P. 265–269.
- Hiebert T.C., von Dassow G., Hiebert L.S., Maslakova S. The peculiar nemertean larva *pilidium recurvatum* belongs to *Riserius* sp., a basal heteronemertean that eats *Carcinonemertes errans*, a hoplonemertean parasite of Dungeness crab // Invertebr. Biol. 2013. V. 132. № 3. P. 207–225.
- Hiebert T.C., Maslakova S. Identifying nemertean larvae reveals previously hidden species-level diversity in the NE Pacific // The 8<sup>th</sup> International Conference on Nemertean Biology (Abstracts). Qingdao, China, June 23–26, 2014. P. 11.
- Hiebert T.C., Maslakova S. Integrative taxonomy of the *Micrura alaskensis* Coe, 1901 species complex (Nemertea: Heteronemertea), with descriptions of a new genus *Maculaura* gen. nov. and four new species from the NE Pacific // Zool. Sci. 2015. V. 32. P. 615–637.
- Iwata F. On the brackish water nemerteans from Japan, provided with special circulatory and nephridial organs useful for osmoregulation // Zool. Anz. 1970. Bd. 184. S. 133–154.

- Friedrich H. *Sagaminermertes*, eine bemerkenswerte neue Gattung der Hoplonemertinen und ihre systematische Stellung // Zool. Anz. 1968. V. 180. P. 33–36.
- Gibson R. Nemertean genera and species of the world: an annotated checklist of original names and description citations, synonyms, current taxonomic status, habitats and recorded zoogeographic distribution // J. Nat. Hist. 1995. V. 29. № 2. P. 271–561.
- Grube E. Bemerkungen über einige Helminthen und Meerwürmer // Arch. Naturgesch. 1855. V. 1. P. 137–158.
- Kajihara H. A taxonomic catalogue of Japanese nemerteans (phylum Nemertea) // Zool. Sci. 2007. V. 24. P. 287–326.
- Kajihara H. Species diversity of Japanese ribbon worms (Nemertea) // Motokawa M., Kajihara H. (eds.). Species Diversity of Animals in Japan. Springer Japan, Tokyo. 2017. P. 419–444.
- Kajihara H., Chernyshev A.V., Sun S. et al. Checklist of nemertean genera and species (Nemertea) published between 1995 and 2007 // Species Diversity. 2008. V. 13. P. 245–274.
- Kajihara H., Kuris A.M. *Ovicides paralithodis* (Nemertea, Carcinonemertidae), a new species of symbiotic egg predator of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) (Decapoda, Anomura) // ZooKeys. 2013. V. 258. P. 1–15.
- Kajihara H., Sun S.-C., Chernyshev A.V. et al. Taxonomic identity of a tetrodotoxin-accumulating ribbon-worm *Cephalothrix simula* (Nemertea: Palaeonemertea): a species artificially introduced from the Pacific to Europe // Zool. Sci. 2013. V. 30. P. 985–997.
- Kajihara H., Tomioka S. Record of the heteronemertean *Cerebratulus signatus* (Nemertea: Pilidiophora: Lineidae) from off Rishiri Island, Hokkaido // Rishiri Stud. 2020. V. 39. P. 19–21.
- Kang X.-X., Fernández-Álvarez F.Á., Alfaya J.E.F. et al. Species diversity of *Ramphogordius sanguineus*/*Lineus ruber*-like nemerteans (Nemertea: Heteronemertea) and geographic distribution of *R. sanguineus* // Zool. Sci. 2015. V. 32. P. 579–589.
- Krämer D., von Döhren J. *Arenogigas armoricus*, a new genus and species of a monostiliferous Hoplonemertean (Nemertea) from the north-west coast of France // Zool. Sci. 2015. V. 32. № 6. P. 605–614.
- Kvist S., Chernyshev A.V., Giribet G. Phylogeny of Nemertea with special interest in the placement of diversity from Far East Russia and northeast Asia // Hydrobiologia. 2015. V. 760. № 1. P. 105–119.
- Magarlamov T.Yu., Beleneva I.A., Chernyshev A.V., Kuhlevsky A.D. Tetrodotoxin-producing *Bacillus* sp. from the ribbon worm (Nemertea) *Cephalothrix simula* (Iwata, 1952) // Toxicon. 2014. V. 85. P. 46–51.
- Magarlamov T.Yu., Chernyshev A.V. Ultrastructural study of the proboscis of *Malacobdella grossa* (Nemertea: Hoplonemertea) // J. Nat. Hist. 2010. V. 44. P. 2349–2361.
- Magarlamov T.Yu., Chernyshev A.V., Turbeville J.M. Pseudocnidae of archinemerteans (Nemertea, Palaeonemertea) and their implications for nemertean systematics // J. Morphol. 2018. V. 279. № 10. P. 1444–1454.
- Magarlamov T.Yu., Dyachuk V., Chernyshev A.V. Does the frontal sensory organ in adults of the hoplonemertean *QuasitetraSTEMMA stimpsoni* originate from the larval apical organ? // Front. Zool. 2020. V. 17. № 2. P. 1–19.
- Maslakova S.A., Hiebert T.C. From trochophore to pilidium and back again – a larva’s journey // Int. J. Dev. Biol. 2014. V. 58. P. 585–591.
- Melnikova D.I., Vlasenko A.E., Magarlamov T.Yu. Stable tetrodotoxin production by *Bacillus* sp. strain 1839 // Mar. Drugs. 2019. V. 17. № 12. P. 1–6.
- Norenburg J., Gibson R., Herrera Bachiller A., Strand M. World Nemertea Database. *Collarenemertes bimaculata* Chernyshev, 1993. Accessed through: World Register of Marine Species. 2019. <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=156332> on 2020-01-11
- Reunov A.A., Klepal W. Ultrastructural investigation of spermatogenesis in the nemertine worm *Procephalothrix* sp. (Palaeonemertini, Anopla) // Helgol. Meeresunters. 1997. V. 51. P. 125–135.
- Schwartz M.L. Untying a Gordian knot of worms: systematics and taxonomy of the Pilidiophora (phylum Nemertea) from multiple data sets. Ph. D. thesis. Washington DC, USA: George Washington University. 2009. 425 p.
- Schwartz M.L. Women in nemertean biology // J. Nat. Hist. 2010. V. 44. P. 2379–2394.
- Strand M., Herrera-Bachiller A., Nygren A., Kånneby T. A new nemertean species: what are the useful characters for ribbon worm descriptions? // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 2014. V. 94 (2). P. 317–330.
- Sun S.-C. A new monostiliferous hoplonemertean: *PseudotetraSTEMMA qingdaoensis* gen. nov. sp. nov. // Advance in Natural Sciences of Shandong. Scientific and Technical Press of China: Beijing, China. 1993. P. 1035–1045.
- Sun W.-Y., Kajihara H., Okazaki R.K., Sun S.-C. Molecular analyses support *Emplectonema viride* Stimpson, 1857 to be a valid species // The 8th International Conference on Nemertean Biology (Abstracts). Qingdao, China, June 23–26, 2014. P. 12.
- Takakura U. Nemerteans of the Northern Kurile Islands // Bull. Biogeogr. Soc. Jpn. 1933. V. 4. P. 226–227.
- Ushakov P. Eine neue Nemertine des Japanischen Meeres // Zool. Anz. 1927. V. 72. P. 289–290.
- Vlasenko A.E., Velansky P.V., Chernyshev A.V. et al. Tetrodotoxin and its analogues profile in nemertean species from the Sea of Japan // Toxicon. 2018. V. 156. P. 48–51.
- Zaslavskaya N.I., Chernyshev A.V. Allozyme comparison of three nemertean species of the genus *Oerstedtia* (Nemertea: Monostilifera) from the Sea of Japan // Biochem. Syst. Ecol. 2008. V. 36. P. 554–558.
- Zaslavskaya N.I., Akhmatova A.F., Chernyshev A.V. Allozyme comparison of the species and colour morphs of the nemertean genus *QuasitetraSTEMMA* Chernyshev, 2004 (Hoplonemertea: TetraSTEMMATIDAE) from the Sea of Japan // J. Nat. Hist. 2010. V. 44. P. 2303–2320.

## Nemerteans from the Far Eastern Seas of Russia

A. V. Chernyshev

*Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences,  
Vladivostok 690041, Russia*

This article provides an overview of the species composition of the phylum Nemertea in the Far Eastern seas of Russia: at least 200 species from the classes Palaeonemertea, Pilidiophora, and Hoplonemertea were recorded. Many of the species proved to be new to science; most of them remain undescribed. Currently, the use of gene markers is often the only approach to discriminating between closely related species and identifying them accurately. The well-studied nemertean fauna of Peter the Great Bay (73 species), Sea of Japan, has become a basis for comprehensive studies of these invertebrates at the Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences.

*Keywords:* nemerteans, Sea of Japan, Sea of Okhotsk, Bering Sea, Kuril–Kamchatka Trench

УДК 582.232:574.58

## РОЛЬ ЦИАНОБАКТЕРИЙ В МОРСКИХ ЭКОСИСТЕМАХ

© 2020 г. Н. А. Андреева<sup>1</sup>, \*, В. В. Мельников<sup>2</sup>, \*\*, Д. Д. Снарская<sup>3</sup>, \*\*\*

<sup>1</sup>Институт природно-технических систем, Севастополь 299011, Россия

<sup>2</sup>Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь 299011, Россия

<sup>3</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург 198504, Россия

\*e-mail: andreeva.54@list.ru

\*\*e-mail: sevlin@rambler.ru

\*\*\*e-mail: dina.snarskaya@spbu.ru

Поступила в редакцию 08.04.2019 г.

После доработки 23.12.2019 г.

Принята к публикации 30.01.2020 г.

Проанализированы современные данные об особенностях биологии цианобактерий, их роли как фотосинтетиков, азотфиксаторов и продуцентов биологически активных веществ, а также сведения о распространении этих микроорганизмов в различных морских экосистемах. Обсуждается существование в морской среде симбиозов цианобактерий с широким спектром эукариотических организмов.

*Ключевые слова:* цианобактерии, морские экосистемы, симбиозы с цианобактериями

**DOI:** 10.31857/S013434752003002X

Цианобактерии (ЦБ), ранее называвшиеся сине-зелеными водорослями, сине-зелеными бактериями или Cyanophyta, – это тип бактерий, получающих энергию посредством фотосинтеза. В эволюции жизни на Земле ЦБ сыграли особую роль как первичные продуценты атмосферного кислорода. Полагают, что первые на Земле (докембрийские) экосистемы состояли только из прокариотических организмов, в том числе ЦБ. Вероятно, благодаря их интенсивному развитию в этот период произошло так называемое Великое кислородное событие (или кислородная катастрофа), которое имело огромное значение для эволюции живых организмов (Schopf, 2012; Lyons et al., 2014). В это же время ЦБ активно участвовали в создании известковых пород (строматолитов). В результате деятельности ЦБ, а в дальнейшем и эукариотических фотосинтетиков сформировалась современная система океан–атмосфера (Butterfield, 2015). Как показали исследования, эта группа микроорганизмов является предшественником хлоропластов, присутствующих у всех представителей растительного царства. Предполагается, что до позднего неопротерозоя хлоропласты были самостоятельными фикобионтами (Butterfield, 2015). В настоящее время ЦБ активно влияют на жизнь на Земле как производители кислорода на планете, эффективные фиксаторы атмосферного азота и основные производители органического вещества в экосистемах (Gaysina et al., 2019). Бла-

годаря широким адаптивным возможностям они распространены практически во всех экологических нишах и формируют разнообразные эндофитные и симбиотические ассоциации (Cyanobacteria ..., 2003). В морских экосистемах ЦБ составляют значительную часть океанического фитопланктона, образуют пленки на камнях в литоральной зоне (Lee, 2008), обнаружены также в донных отложениях и в симбиозе с другими гидробионтами (Cyanobacteria ..., 2003; Gaysina et al., 2019), являясь неотъемлемой частью биотопов Мирового океана. Однако, несмотря на экологическое значение, ЦБ недостаточно учитываются или вовсе игнорируются во многих исследованиях по биоразнообразию (Rejmánková et al., 2004).

Цель настоящего обзора – обобщить опубликованные данные о распространении и биологическом разнообразии ЦБ в морских экосистемах (в том числе полуискусственных) и симбиотических ассоциациях, а также отметить особенности биологии и физиологии этих организмов, определяющие характер их взаимодействия с отдельными компонентами экосистем и роль в экосистемах в целом. Данная информация позволит привлечь более пристальное внимание к ЦБ как к одной из основных и важнейших составляющих морской биоты.

*Происхождение, систематика и особенности биологии цианобактерий*

ЦБ представляют собой группу чрезвычайно разнообразных грамотрицательных прокариот, появившихся на Земле в архейскую эру предположительно 2.7–3.5 млрд лет назад, а возможно, и в более ранний период (Саут, Уиттик, 1990; Schopf, 2012). Таксономические критерии для ЦБ были существенно изменены с появлением электронной микроскопии и молекулярного анализа. В настоящее время предлагается называть ЦБ цианопрокариотами (Komárek, 2018) и для понимания их классификации использовать “полифазный подход”, включающий все критерии, полученные в результате морфологических, биохимических, молекулярных и филогенетических исследований. Микроорганизмы, входящие в группу цианопрокариот, отнесены к восьми порядкам: Gloeobacterales, Synechococcales, Oscillatoriales, Chroococcales, Pleurocapsales, Spirulinales, Chroococcidiopsidales и Nostocales (Komárek et al., 2014). К концу прошлого века было известно около 2000 видов ЦБ (Вассер и др., 1989; Громов, 1996), а за последние десятилетия описано более 50 новых родов (Komárek et al., 2014).

ЦБ характеризуются рядом уникальных особенностей. Это прокариоты, не имеющие клеточных органелл и способные размножаться бинарным делением; их клеточная стенка состоит из пептидогликана (муреина); многие виды имеют слизистую капсулу вокруг клеточной стенки; содержат хлорофилл *a*, по строению сходный с хлорофиллом эукариотических растений, а также фикобилиновые пигменты (голубой – фикоцианин и красный – фикоэритрин) и каротиноиды; выделяют кислород при фотосинтезе. Многие представители этой группы при освещении ближним инфракрасным светом могут синтезировать хлорофиллы *d* и *f* (Chen et al., 2010; Аллахвердиев и др., 2016). В сублитеральной зоне морей ЦБ находили на глубине нескольких десятков метров, где они существовали благодаря способности к хроматической адаптации (Ефимова и др., 2018). В качестве источника углерода для синтеза необходимых углеводов ЦБ могут использовать CO<sub>2</sub>, запасая его в виде гликопротеида, сходного с гликогеном. Фототрофный тип питания является для ЦБ основным, но не единственным. Кроме настоящего фотосинтеза ЦБ способны к фоторедукции, фотогетеротрофии, автогетеротрофии, гетероавтотрофии и даже к полной гетеротрофии (Cohen, Gurevitz, 2006; Пиневиц, 2006). При наличии в среде органических веществ ЦБ используют их в качестве дополнительных источников энергии. Считается, что практически все виды ЦБ – потенциальные миксотрофы (Сиваш и др., 2004; Абдуллин и др., 2016). Благодаря способности к смешанному питанию они могут жить и

быть активными в экстремальных для фотоавтотрофной жизни условиях, например, в строго анаэробных условиях и в атмосфере сероводорода (сероводородный слой Черного моря). В таких экологических нишах почти отсутствует конкуренция, что позволяет им доминировать (Zubkov, 2009; Hess et al., 2016). Некоторые ЦБ могут фиксировать атмосферный азот, включать его в биомолекулы протеинов и нуклеиновых кислот. Данные микроорганизмы способствуют накоплению азота: до 10% от общего баланса в мезотрофных водоемах и до 80% – в эвтрофных. Фиксация азота характерна для всех гетероцистных форм, а также отмечена у не имеющих гетероцисты планктонных видов, образующих большие колонии, например, у *Trichodesmium* Ehrenberg ex Gomont 1892 и некоторых других колониальных ЦБ с очень мелкими одиночными клетками (Carpenter, Price, 1976; Bryceson, Fay, 1981). Для Атлантического океана биологическая фиксация азота оценивается в 14 Тг (1 тераграмм, Тг = 10<sup>12</sup> г или 1 млн тонн) за год (Großkopf et al., 2012). Известно, что клетки ЦБ могут быстро поглощать фосфор (как минеральный, так и органический). Это имеет значение при переносе в эвфотическую зону запасов фосфора, аккумулированных в донных отложениях или поступающих из других источников (Pentecost, Witton, 2012). ЦБ способны активно развиваться даже в таких неблагоприятных условиях, как, например, морские донные осадки из мест захоронения токсических веществ. Исследование образцов морских грунтов, отобранных в местах захоронения химического оружия в Керченском проливе, показало, что здесь доминировали ЦБ из порядков Oscillatoriales и Nostocales, включающих несколько родов: *Lyngbya* Agardh ex Gomont 1892, *Gloeothrichia* Agardh ex Bornet et Flahault 1886, *Microcystis* Kützing 1833, *Phormidium* Kützing ex Gomont 1892, *Calothrix* Bornet et Flahault 1886, *Tolypothrix* Kützing ex Bornet et Flahault 1888, *Nostoc* Vaucher ex Bornet et Flahault 1888 и *Anabaena* Bory de Saint-Vincent ex Bornet et Flahault 1886 (Андреева, 2007; Андреева и др., 2008). В то же время в условно чистых морских грунтах ЦБ отсутствовали, что указывает на возможность их использования в качестве индикаторов загрязнения морских донных отложений (Смирнова, 2013).

В процессе жизнедеятельности ЦБ выделяют в окружающую среду до 40% ассимилированного ими углерода в виде аминокислот и их амидов, а также большое количество разнообразных вторичных метаболитов, относящихся к биологически активным соединениям (белковые вещества, углеводы, липиды, органические кислоты, стероиды, изопреноиды, фитогормоны, экомоны, фенольные соединения, витамины). У некоторых метаболитов обнаружены потенциально полезные фармацевтические свойства, такие как про-

тивоопухолевого, антибактериального (антибиотического широкого спектра действия), противовирусного и др. (Сиренко, Козицкая, 1988; Nagarkar, 2002; Yadav et al., 2012; Гольдин, 2013). Некоторые представители этой группы обладают фунгицидным и антигельминтным свойствами (Gupta et al., 2013). Благодаря образованию разных химических соединений ЦБ могут вступать в разнообразные аллелопатические взаимоотношения в альгоценозах. Причем в морской среде аллелопатический эффект имеет более специфический характер, чем в пресной. Это связано с высоким фоном галогенов в морской воде и с их включением в синтез биологически активных соединений водорослей (Suikkanen, 2008; Žak et al., 2012; Гольдин, 2013). Особой группой веществ, образуемой многими видами ЦБ, являются токсические метаболиты (Сиренко, Козицкая, 1988; Поляк, Сухаревич, 2017), которые не только определяют качество воды, но и формируют водные биоценозы в результате подавления и отмирания отдельных их компонентов.

#### *Распространение и экологическая роль цианобактерий в морских экосистемах*

ЦБ обнаружены во всех океанах и представлены разными морфологическими формами, способными варьировать в зависимости от сезона и географической локализации. Они входят в состав планктона и бентоса пресных вод и морей. Находясь в начале большей части пищевых цепей, ЦБ производят биологически активные вещества и значимую долю кислорода, поступающего в атмосферу. Большинство видов ЦБ являются убиквистами и космополитами, т.е. формами, приуроченными к широкому спектру экологических ниш. Особый интерес представляют морские ЦБ. В океаническом фитопланктоне они немногочисленны, но в акваториях внутренних морей с повышенной степенью эвтрофикации количество одновременно встречающихся видов может быть больше 20. Особенно многочисленны ЦБ порядка Oscillatoriales (см.: Paerl, 2012).

**Фитопланктон.** Считается, что с открытием в конце 1970-х и 1980-х гг. одноклеточных цианобактерий в составе морской микробиоты радикально изменился взгляд на функционирование и структуру морских экосистем. Основные представители этой экологической группы — коккоидные цианобактерии родов *Synechococcus* Nägeli 1849, *Synechocystis* Sauvageau 1892 и *Prochlorococcus* Chisholm et al., 1992 (см.: Ferris, Palenik, 1998; Scanlan, 2001). Фотоавтотрофный пикопланктон доминирует на обширном пространстве Мирового океана и занимает ключевое положение в начале морских пищевых цепей, являясь потенциальным поставщиком углерода. Доминирование очень мелкого (диаметр 0.6 мкм) *Prochlorococcus*

*ococcus* в центральной части Тихого океана (район Гавайских островов) может привносить 40% хлорофилла и 30% живого углерода, при этом образуется “микробиальная петля”, которая очень эффективна при рециркуляции минеральных элементов. Продукция более крупного *Synechococcus* в Саргассовом море оценивается в 5–30%; его доминирование может приводить к образованию относительно крупных гранул, способствующих эффективному экспорту углерода на более высокие трофические уровни. Подсчитано, что 20% фотосинтетической продукции океанов производят планктонные ЦБ (Белякова и др., 2006). Предполагается, что наряду с бактериями они играют ключевую роль в “микробиальной петле” (Голубков, 2013). В Тихом океане в массовом количестве развивается нитчатая азотфиксирующая форма *Trichodesmium* (см.: Lee, 2008). В поверхностных водах южной части океана между Австралией и Антарктидой в летнее время 1985–1986 гг. в большом количестве обнаружены фикоэритрин-содержащие хроококкоидные ЦБ (Marchant et al., 1987). Основной детерминантой их численности была температура, с которой было экспоненциально связано число клеток. Иногда потенциальным барьером для роста и распространения ЦБ являлось повышение солёности. Однако некоторые аборигенные формы проявляют толерантность к колебаниям этого показателя, поэтому чувствительность или адаптивность к повышенной солёности может быть использована в качестве одного из таксономических критериев для ЦБ (Paerl, 2012). Из образцов воды, отобранных в северной части Ионического моря (Caroppo et al., 2006), выделены ЦБ, принадлежащие к родам *Staniaeria* Komárek et Anagnostidis 1986, *Geitlerinema* (Anagnostidis et Komárek) Anagnostidis 1989, *Leibleinia* (Gomont) Hoffmann 1985, *Leptolyngbya* Anagnostidis et Komárek 1988, *Oscillatoria* Vaucher ex Gomont 1822, *Pseudanabaena* Lauterborn 1915 и *Spirulina* Turpin ex Gomont 1892. Отмечены высокая пространственная изменчивость численности и биомассы фитопланктона и его развитие в зависимости от температуры и наличия в среде биогенов. В образцах, собранных у побережья Северного Кипра (Ulcaý et al., 2015), выявлено 47 таксонов ЦБ: Chroococcales — 15, Oscillatoriales — 20 и Nostocales — 12. Из них в Средиземном море впервые обнаружены *Aphanocapsa litoralis* (Hansgirg) Komárek et Anagnostidis 1890, *Coelosphaerium minutissimum* Lemmermann, 1900, *Chroococcus* cf. *turicensis* (Nägeli) Hansgirg 1887, *Chroococcus varius* A. Braun in Rabenhorst 1876, *Spirulina tenerima* Kützing ex Gomont 1892, *Calothrix fuscoviolacea* P. Crouan et H. Crouan ex Bornet et Flahault 1886, *Rivularia nitida* C. Agardh ex Bornet et Flahault 1886 и *Scytonematopsis pilosa* (Harvey ex Bornet et Flahault) I. Umezaki et M. Watanabe 1994. В прибрежных водах Индии зарегистрировано 240 видов морских ЦБ из 50 родов, принад-

лежащих к 14 семействам, из которых только 34 вида были гетероцистными (Thajuddin, Subramanian, 1992; Thajuddin et al., 2000). Отмечено, что в 1991–2003 гг. в этом регионе наблюдалось сокращение биоразнообразия ЦБ на 30 видов (Thajuddin et al., 2000). В фитопланктоне Балтийского моря (Stal et al., 2003), характеризующегося низкой соленостью, распространены виды *Synechococcus* spp., *Nodularia spumigena* Mertens ex Bornet et Flahault 1886, *Aphanizomenon flos-aquae* (Linnaeus) Ralfs ex Bornet et Flahault 1888, *Microcystis* и *Anabaena* spp. (см.: Mazur-Marzec, Pliński, 2009). В Прибалтике *N. spumigena* является основным токсичным видом, продуцирующим гепатотоксин нодуларин. Здесь же обнаружена *Anabaena* sp., продуцирующая гепатотоксин микроцистин (O’Neil et al., 2012). В разных районах Балтийского моря значения биомассы азотфиксирующих родов ЦБ *Aphanizomenon* A. Morren ex Bornet et Flahault 1888, *Nodularia* Mertens 1822 и *Dolichospermum* (Ralfs ex Bornet et Flahault) Wacklin, Hoffmann et Komárek 2009 заметно различались (Wasmund et al., 2017). Род *Nodularia*, образующий поверхностные скопления, чаще встречался в центральной и южной частях Балтийского моря, в северной части доминировал род *Aphanizomenon*. По данным Ковалевой (2006), в планктоне прибрежной части Азовского моря встречались виды ЦБ из порядков Chroococcales (роды *Merismopedia* Meyen 1839, *Synechocystis*, *Gomphosphaeria* Kützing 1836, *Coelosphaerium* Nägeli 1849, *Microcystis*) и Oscillatoriales (*Planktolynghya* Anagnostidis et Komárek 1988, *Planktothrix* Anagnostidis et Komárek 1988, *Phormidium*, *Lyngbya*). В летний сезон *Aphanizomenon flos-aquae*, *Nodularia spumigena* (Nostocales) и *Microcystis aeruginosa* Kützing 1846 (Chroococcales) часто вызывали “цветение” в Таганрогском заливе. Обширная сероводородная зона в Черном море, вероятно, определяет своеобразие черноморских альгоценозов.

При исследовании пространственного распределения одноклеточных ЦБ рода *Synechococcus* в Черном, Мраморном, Эгейском и Средиземном морях выявлены значительные различия в количестве клеток как по вертикали, так и по горизонтали (Uysal, 2006). В поверхностном слое Черного моря на неоднородность распределения клеток основное влияние оказывала соленость. При этом наблюдалось уменьшение размеров клеток от поверхности к глубине (Uysal, 2006). С помощью спектрометрии, эпифлуоресцентной микроскопии и проточной цитометрии были определены пигментный состав, размер, а также количество фикоэритринсодержащих одноклеточных ЦБ *Synechococcus* spp. в зависимости от глубины и выявлена значительная корреляция между численностью клеток и физико-химическими параметрами окружающей среды (Uysal, 2001). В подповерхностном слое, содержащем максимальное

количество хлорофилла, клетки флуоресцировали ярче и дольше, чем клетки с поверхностного слоя и с большей глубины; они также были крупнее, чем клетки из глубинных слоев. В связи с разной интенсивностью флуоресценции изоляты значительно различались по скорости роста при их акклиматизации к разной глубине. Четко выраженный пик обилия этих организмов, приходящийся на горизонты 25–35 м, выявлен на глубоководных станциях Черного моря (Шалапенко, 1991), здесь количество ЦБ было максимальным для Мирового океана. Максимумы обилия были приурочены к градиентным температурным зонам. На станциях в северо-западной части Черного моря распределение ЦБ носило иной характер. По данным Гольдина (2012), в Азово-Черноморском бассейне в последние годы увеличивается число массовых видов из родов *Lyngbya*, *Microcystis*, *Aphanizomenon*, *Limnothrix* Meffert 1987, *Anabaena* и *Gloeocapsa* Kützing 1843. Предполагается, что рост видового разнообразия могли вызвать эвтрофикация и повышенная температура. Так, в Одесском заливе Черного моря при аномальном температурном режиме летом 2010 г. впервые отмечено массовое развитие нитчатой гетероцистной ЦБ *Nodularia spumigena* и в составе фитопланктона обнаружены скопления ЦБ *Anabaena flos-aquae* (Lyngbye) Brebisson ex Bornet et Flahault 1886 (Александров и др., 2012), вызвавшие “цветение” воды в данном регионе. В фитопланктоне акватории прибрежной зоны четырех различающихся по степени антропогенного воздействия бухт Севастополя (Мартынова, Карантинная, Артиллерийская и Южная) среди ЦБ доминировали представители осциляториевых и порядка Nostocales, относящиеся к родам *Spirulina*, *Oscillatoria*, *Lyngbya* (порядок Oscillatoriales), а также *Anabaena*, *Calothrix*, *Tolypothrix* (порядок Nostocales) и род *Microcystis* (порядок Chroococcales) (см.: Андреева, 2017а).

В литературе рассматриваются разные аспекты экологических последствий глобального потепления и его влияние на развитие ЦБ, а также других представителей фитопланктона в пресноводной, эстуарной и морской среде (Paerl, Paul, 2012). ЦБ обычно “предпочитают” теплую воду и высокую освещенность, поэтому в субтропических эстуариях они доминируют в теплое время года. Предполагается, что изменение температуры воздуха и количества осадков в результате глобального потепления, колебания уровня Тихого океана, происходящие каждые 10 лет, и южное изменение Эль-Ниньо могут повлиять на первичную продуктивность в планктонных сообществах, например, способствовать размножению токсичных ЦБ, которые заметно изменяют химию окружающей среды (Глобальное потепление..., 2012). Однако потепление океанических вод может значительно ограничить рост и разнообразие видов микро-

дорослей и ЦБ, что, в свою очередь, повлияет на глобальный углеродный цикл (Маленькие организмы..., 2012). Канадские ученые установили, что в результате потепления океана количество фитопланктона снижается на 1% в год (Температура..., 2010). Показано, что морской фитопланктон также может регулировать температуру атмосферы (Большая Энциклопедия..., 2016).

**Перифитон.** Данных о встречаемости ЦБ в морских сообществах в качестве обрастателей сравнительно немного. Исследование численности пикоцианобактерий в перифитонных микроценозах Кольского залива Баренцева моря показало, что их количество было на один-три порядка ниже, чем в умеренных и тропических районах Мирового океана, и настолько же выше, чем в открытых водах Баренцева моря и некоторых других северных морей (Мирошниченко, 2016). В перифитоне Кольского залива обнаружено от 55 до 65 видов цианопрокариот, относящихся к семействам *Pseudanabaenaceae*, *Phormidiaceae* и *Xenocossaceae* (Луценко и др., 2013; Мирошниченко, 2016). Здесь доминировали *Leibleinia nordgaardii* Anagnostidis et Komárek 1988, *L. epiphytica* (Hieronymus) Compère 1985, *Gloeocapsopsis crepidinum* (Thuret) Geitler ex Komárek 1993, *Calothrix scopulorum* J. Agardh ex Bornet et Flahault 1886, *Pseudophormidium battersii* (Gomont) Anagnostidis 2001 и *Lep- tolyngbya fragilis* (Gomont) Anagnostidis et Komárek 1988. Большинство перифитонных видов были обрастателями неживых субстратов, эпифитами или аллохтонными формами. В донных осадках сероводородной зоны Черного моря обнаружено 17 видов водорослей, относящихся к шести отделам, причем наибольшим разнообразием (6 видов) характеризовались ЦБ *Anabaena spiroides* Klebahn 1895, *Gloeocapsa* sp. и другие (Нестерова, Теренько, 2012). Авторы высказали предположение, что в глубоководных осадках сероводородной зоны могут сохраняться чистые и споры некоторых видов планктонных водорослей. В литоральной зоне у побережья Шотландии ЦБ были представлены видами родов *Calothrix*, *Phormidium*, *Nodularia*, *Gloeotheca* Nägeli 1849 и *Rivularia* C. Agardh ex Bornet et Flahault 1886 (Little, 1973), которые встречались в виде черной пленки, покрывающей камни у верхнего предела прилива. Большинство ЦБ, обнаруженных в литоральной зоне, являются фиксаторами азота и вносят значительный вклад в продуктивность скалистых берегов и коралловых рифов (Mague, Holm-Hansen, 1975). ЦБ часто доминируют в океанах после массового вымирания других гидробионтов. Данные организмы эволюционировали в условиях древней Земли, когда наряду с повышенным ультрафиолетовым (УФ) облучением на них влияли такие факторы, как гипоксия, высокая температура, высокие концентрации железа, сульфидов и метана. Это позволило ЦБ выработать ряд адаптаций к “жест-

ким” условиям окружающей среды. Именно поэтому ЦБ способны развиваться даже в условиях экологического стресса, вытесняя или заменяя другие организмы. В качестве защиты от неблагоприятных факторов многие ЦБ обладают УФ-поглощающими пигментами. Другие механизмы защиты от УФ-стресса включают антиоксидательные ферменты супероксиддисмутазу, каталазу и глутатионпероксидазу, а также антиоксидантные вещества аскорбат, каротиноиды и токоферолы (Paerl, 2012; Pathak et al., 2019).

**“Цветение” воды,** вызываемое ЦБ, представляет большую опасность для других гидробионтов, ограничивая им доступ к свету и усиливая гипоксию среды обитания, что в дальнейшем приводит к изменению пищевых цепей (Paerl, 2012; Seroi, 2019). Однако особо опасно токсическое “цветение” воды. По сравнению с другими таксономическими группами организмов, среди ЦБ обнаружено наибольшее число видов, продуцирующих токсины (Биргер, 1979; Поляк, Сухаревич, 2017), преимущественно гепатотоксины, нейротоксины и раздражающие токсины, которые относятся к алкалоидам, фенольным соединениям и пептидам, а также к веществам неизвестной природы (Metcalf, Codd, 2009). Некоторые очищенные цианотоксины классифицируются как химическое оружие наряду с наиболее токсичными природными соединениями, известными в настоящее время. Метаболиты, обладающие токсичным действием, способны продуцировать такие морские ЦБ, как *Nodularia*, *Lyngbya* и *Trichodesmium*. У животных и человека, соприкоснувшихся с этими организмами, существенно изменяются и нарушаются жизненно важные внутриклеточные процессы (Сиренко, Козицкая, 1988; Mazur-Mazzeo, 2006). У *Lyngbya majuscula* Harvey ex Gomont 1892, распространенной в морских тропических районах, выявлено наибольшее количество токсинов, вызывающих поражение кожи, глаз и верхних дыхательных путей у купающихся людей (Oceans and health..., 2005). В солоноватых водах (Балтийское море, водоемы Австралии, Новой Зеландии) опасность для животных и человека связана с токсинами, образуемыми *Nodularia spumigena* (см.: Pattanaik et al., 2010).

**Полуискусственные экосистемы.** ЦБ широко распространены в полуискусственных экосистемах, например, в морских прибрежных вольерах для содержания дельфинов, где наблюдается повышенная эвтрофикация. Наиболее разнообразен фитопланктон в местах, плотно населенных морскими животными (Смирнова и др., 1999). В прибрежных вольерах с дельфинами выявлено более 20 родов ЦБ из порядков Chroococcales, Pleurocapsales, Oscillatoriales, Nostocales и Stigonematales (Андреева, 2015; Андреева и др., 2015). Самыми многочисленными были представители порядков Oscillatoriales (*Oscillatoria*, *Phormidium*,

*Lyngbya*, *Leptolyngbya*, *Spirulina* и др.) и Chroococcales (*Aphanocapsa* Nägeli 1849, *Cyanothece* Komárek 1976, *Microcystis*, *Gloeocapsa*). В микроальгоценозах перифитона (обрастаний) вольеров также присутствовали ЦБ, принадлежавшие к пяти порядкам, среди которых доминировали представители осцилляториевых и порядка Nostocales (более 26 родов) (Андреева, 2017а, 2017б; 2018). В перифитоне также часто встречались представители родов *Microcystis* (порядок Chroococcales), *Spirulina* (порядок Oscillatoriales) и *Calothrix* (порядок Nostocales). В донных отложениях прибрежных вольеров с дельфинами обнаружено несколько родов осцилляториевых, нитчатые гетероцистные (*Anabaena*), которые не были найдены в фитопланктоне, и некоторые другие формы ЦБ (*Microcystis*, *Gloeocapsa*, *Chroococcopsis* Geitler 1925) (Андреева, 2015).

Особое место занимают ЦБ, поселяющиеся на кожных покровах млекопитающих (Гольдин, 2010, 2013; Андреева и др., 2015). На кожных покровах дельфинов, содержащихся в дельфинариях, обнаружено 24 вида микроводорослей (в том числе ЦБ). Отмечено, что их видовое разнообразие возрастало при ухудшении здоровья животных, однако не удалось проследить какую-либо взаимосвязь между частотой встречаемости конкретных видов-эпифитов на коже животных и в окружающей среде (Гольдин, 2009). Нами в альгоценозах кожных покровов дельфинов обнаружено от 1 до 5 видов ЦБ, в основном представителей порядка Oscillatoriales (родов *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Lyngbya*, *Leptolyngbya*, *Spirulina*), а также родов *Chroococcus*, *Microcystis*, *Merismopedia*, *Cyanosarcina* Kováčik 1988, *Myxosarcina* Printz 1921, *Gloeocapsa*, *Pleurocapsa* Thuret 1885 и *Chroococcopsis* (см.: Андреева и др., 2015). Роль ЦБ, обитающих на коже дельфинов, как непосредственных возбудителей заболеваний в литературе практически не освещена, хотя указывается на их возможное участие в патологических процессах у животных (Биркун, Гольдин, 1997). Предполагают, что, находясь в сообществе с бактериями, грибами и простейшими в местах кожных поражений, они могут способствовать внедрению патогенных микроорганизмов и препятствовать репаративным процессам (Гольдин, 2013). Микроводоросли и ЦБ, составляющие фитопланктон, выявлены также в аквакультурах морских моллюсков, креветок и рыб, где в качестве корма используются ЦБ рода *Arthrospira* (см.: Muller-Feuga et al., 2003). При культивировании моллюсков в содержимом их желудков и в псевдофекалиях наряду с эукариотическими водорослями присутствуют ЦБ (Попелова, 2015). Однако вторичные метаболиты ЦБ могут придавать продукции аквакультуры нежелательный вкус и запах, ухудшая ее питательный статус. Кроме этого, цианотоксины некоторых видов являются причиной гибели культивируемых

гидробионтов или накапливаются в продукте, что опасно для потребителя (Smith et al., 2008). В то же время количество питательных веществ в ЦБ может быть выше, чем в эукариотических водорослях; ЦБ способны развиваться при низком содержании в среде кислорода и более эффективно фотосинтезировать при слабом освещении. Цианобактерии меньше реагируют на мутность, высокую концентрацию аммиака и повышенную температуру, поэтому не исключена возможность использования их в эвтрофных условиях аквакультуры (Rodgers, 2008).

**Симбиоз.** В литературе имеются сведения о широком распространении симбиоза ЦБ и различных морских гидробионтов, причем наиболее часто симбиоз встречается в олиготрофных зонах (Carpenter, Foster, 2003). Формирование подобных симбиотических ассоциаций может иметь большое значение при химической защите, а также обеспечении партнеров энергией и органическими продуктами фиксации углерода или азота. Между симбионтами существует тесная метаболическая связь. Симбиотические ассоциации между диатомовыми водорослями и нитчатыми азотфиксирующими ЦБ отмечены в тропических и субтропических водах (Marine Pelagic..., 1992). В планктоне теплых морей нитчатая ЦБ *Richelia intracellularis* J. Schmidt 1901 часто встречалась как свободноживущая и в симбиозе с диатомеями *Rhizosolenia* Brightwell 1858 и *Chaetoceros* Ehrenberg 1844 (см.: Киселев, 1969). Здесь были обнаружены и цианобактерии-эпифиты, которые поселялись в слизи других планктонных ЦБ, например, *Phormidium muscicola* Naumann et Huber-Pestalozzi 1929 и *Lyngbya endophytica* Elenkin et Hollerbach 1938. Азотфиксирующая ассоциация *Rhizosolenia*–*Richelia* была распространена преимущественно в центральной части Тихого океана; в олиготрофных морях встречались симбиозы ЦБ и диатомовых *Hemiaulus* spp. (Marine Pelagic..., 1992). В морской среде образуются симбиозы ЦБ и других эукариотических организмов, включая растения, грибы, губки и протисты (Adams, 2000; Rai et al., 2000; Carpenter, 2002; Carpenter, Foster, 2003; Bergman et al., 2007). Эти симбиозы могут иметь значение в биогеохимических процессах прибрежных и открытых океанических районов. Являясь фотоавтотрофами, а в большинстве случаев факультативными гетеротрофами и фиксаторами азота, ЦБ могут обеспечивать нефотосинтезирующих хозяев необходимыми элементами питания. В свою очередь, хозяева защищают их от хищничества и таких экстремальных условий окружающей среды, как высокая интенсивность света и высушивание (The Prokaryotes, V. 1..., 2006). Симбиозы азотфиксирующих ЦБ и фотосинтезирующих эукариот особенно важны в лимитированной по азоту среде. Недавно было обнаружено, что широко распространённая планктонная азот-

фиксирующая ЦБ образует ассоциацию с одноклеточным представителем Rhynchospora, близкородственным к таксону, выявленному в окаменелостях (Thompson et al., 2012). Предполагается, что это партнерство носит взаимовыгодный характер. При изучении нескольких родов динофлагеллят было выявлено как минимум 3 (возможно, 4) формы симбиотических ЦБ и 2 вида симбиотических отношений этих организмов. В качестве эктосимбионтов ЦБ обнаружены у динофитовых из родов *Ornithocercus* Stein 1883, *Histoneis* и *Citharistes* Stein 1883. При этом ЦБ располагались в районе клеточного пояса (Carpenter, Foster, 2003; Not et al., 2016). У рода *Amphisolenia* Stein 1883 цианобактериальные клетки находились в цитоплазме хозяина (Carpenter, Foster, 2003). В симбиозе с динофлагеллятами ЦБ могли осуществлять азотфиксацию, но теряли эту способность после выделения из хозяев в культуру.

В морской среде широко распространены эпифитные ЦБ, обитающие на макроводорослях. Так, у зеленой сифоновой водоросли *Codium* Stackhouse 1797, встречающейся в европейских и американских прибрежных водах, на концах тонких переплетенных нитей образуется слой крупных продолговатых пузырей, содержащих хлоропласты. Между этими пузырями концентрация кислорода понижена, поэтому присутствующие там ЦБ способны к фиксации азота (Carpenter, Foster, 2003). Эпифитные ЦБ, обитающие на бурой водоросли *Fucus vesiculosus* Linnaeus 1753, в загрязненной нефтепродуктами акватории Кольского залива представлены одиночными клетками, а также нитчатыми и колониальными формами с мелкими клетками (*Lyngbya*, *Plectonema* Thuret ex Gomont 1892, *Phormidium*) (см.: Пуговкин и др., 2018). В прибрежных районах Пакистана зарегистрировано 66 видов ЦБ, прикрепленных к поверхности семи видов красных водорослей. ЦБ относились к порядкам Nostocales (41 вид), Chroococcales (17 видов), Chamaesiphonales (6 видов) и Pleurocapsales (2 вида). С водорослью *Hypnea pannosa* J. Agardh 1847 было связано наибольшее число видов ЦБ (23), а с *Calliblepharis fimbriata* (Greville) Kützing 1843 – наименьшее (6) (Bano, Siddiqui, 2017). В западной части Индийского океана исследованы биоразнообразие и диазототрофная способность различных цианобактериальных эпифитов, колонизирующих морские травы вида *Syrtodoclea rotundata* Ascherson et Schweinfurth 1870. Высказано предположение, что ЦБ могут быть полезными партнерами морских трав в истощенных азотом водах (Hamisi et al., 2013).

Исследование эпифитов, обитающих на пневмофоре *Avicennia marina* (Forssk.) Vierh. (мангровое дерево), позволило выявить 9 родов ЦБ: *Chroococcus* Nägeli 1849, *Aphanothece* Nägeli 1849, *Aphanocapsa*, *Myxosarcina*, *Oscillatoria*, *Microcoleus* Desmazières ex Gomont 1892, *Lyngbya*, *Phormidium* и *Calothrix*. Они

принадлежали к трем порядкам негетероцистных форм: Chroococcales, Pleurocapsales и Oscillatoriales, а также к порядку Nostocales, включающему гетероцистные ЦБ (Fatimahsari et al., 2014). Интересные данные получены при изучении симбиозов грибов и ЦБ: в морской среде грибы и микроскопические водоросли могут образовывать примитивные морские лишайники и лишайникоподобные симбиозы, встречающиеся на литорали многих морей. У морских лишайников видов *Lichina confinis* (O.F. Müller) C. Agardh 1821 и *L. pygmaea* (Lightfoot) C. Agardh 1820 в качестве цианобактериальных фотобионтов чаще всего выступали штаммы рода *Rivularia* (см.: West et al., 2018). Карпентер и Фостер (Carpenter, Foster, 2003) указывают на существование, по меньшей мере, семи видов действительно водных лишайников, и некоторые из них имели такие цианобактериальные симбионты, как *Chroococcus* sp. и *Hyella caespitosa* Bornet et Flahault 1888. В олиготрофных водах открытого океана обнаружена диатомовая водоросль *Leptocylindrus mediterraneus* (H. Peragallo) Hasle 1975, формирующая цепочки клеток, на поверхности которых обитает гетеротрофный жгутиконосец *Solenicola setigera* Pavillard 1916. Внутри него находятся одноклеточные ЦБ рода *Synechococcus* sp., и хотя о природе их симбиоза практически ничего неизвестно, считают, что ЦБ могут участвовать в фиксации азота (Carpenter, Foster, 2003). В тропических олиготрофных водах обитает радиолярия *Dictyocoryne truncatum* (Ehrenberg) Nigrini et Moore 1979, предполагается, что в цитоплазме ее клеток присутствуют кокковидные ЦБ. Об их высокой плотности свидетельствует значительное количество фикобилипротеинов, определяемое флуоресцентным методом (Carpenter, Foster, 2003).

Симбиотические отношения ЦБ с морскими губками привлекают исследовательский интерес экологов, эволюционистов и биотехнологов. В ходе изучения симбиозов ЦБ и губок (18 видов) из ранее не исследованного восточного средиземноморского экорегиона Эгейского моря было обнаружено, что изолированные ЦБ представляли собой новые таксоны рода *Synechococcus*, а также семейств Leptolyngbyaceae, Pseudanabaenaceae и Schizotrichaceae, причем симбиоз Schizotrichaceae и губок отмечен впервые (Konstantinou et al., 2018). К настоящему времени известно около 320 видов губок с ЦБ в качестве симбионта, однако сведений о биоразнообразии ЦБ недостаточно (Konstantinou et al., 2018). Симбиотические ЦБ часто обнаруживают у губок, обитающих в Индо-Тихоокеанском регионе, причем биомасса ЦБ может равняться биомассе губки-хозяина (Carpenter, Foster, 2003). Здесь обнаружены симбиозы ЦБ родов *Aphanocapsa*, *Synechocystis*, *Oscillatoria* и *Phormidium*, включающих 12 видов, и 38 родов губок, относящихся к классам Calcarea и Desmospongia. ЦБ, как правило, встречались внеклеточно.

Отмечено, что губки, в которых обнаружены фототрофные симбионты, обычно имели сплюснутую форму, которая позволяла ЦБ максимально поглощать солнечный свет. В этих условиях ЦБ снабжали губок азотом (Li, 2009). Исследование цианобактериальных симбионтов губки *Diacarnus erythraenus* из Красного моря с помощью секвенирования 16S рДНК показало, что ЦБ присутствовали как у взрослых особей, так и у личинок (Open et al., 2005). Использование молекулярных методов позволило получить интересные данные о распределении цианобионтов у губки *Hymeniacidon perlevis*, широко распространенной в морской литорали вдоль Атлантического побережья Португалии. Описаны новые *Xenococcus*-подобные морфотипы ЦБ, выявлены ЦБ *Acaryochloris* sp. и *Synechococcus* sp., а также некультивируемые морские формы ЦБ. Отмечено, что количество цианобионтов в сообществе с губками варьирует независимо от географического положения и, вероятно, связано с сезонными колебаниями (Alex et al., 2012). Симбиотические ЦБ могут участвовать в синтезе токсичных вторичных метаболитов губок, тем самым защищая их от выедания рыбами (Белякова и др., 2006). Опубликована информация о присутствии ЦБ в клетках субэпидермальной соединительной ткани морских червей *Ikedosoma gogoshimense* Ikeda 1904 и *Bonellia fuliginosa* Roland 1822 (Carpenter, Foster, 2003), однако о систематическом положении этих микроорганизмов и симбиотических отношениях авторы не сообщают.

Цианобактерии играют важную роль в современных экосистемах коралловых рифов, являясь основным компонентом эпифитных, эпилитических и эндолитических сообществ, а также микробных матов. Они служат пищей для рифовых организмов и обеспечивают азотом экосистему кораллового рифа. Кроме этого, ЦБ принимают участие в процессах кальцификации и декальцификации (Charpy et al., 2012). В условиях рифов наиболее распространенными хозяевами цианобактериальных симбионтов являются губки и асцидии. Образую ассоциации с асцидиями из семейства Didemnidae, ЦБ, возможно, снабжают их углеродом и азотом (Carpenter, Foster, 2003). На живых тканях кораллов ЦБ могут входить в патогенные микробные консорциумы, которые в сочетании с другими микроорганизмами вызывают лизис и смерть кораллов, нанося значительный вред сообществам коралловых рифов (Charpy et al., 2012). Установлено, что ЦБ *Phormidium corallyticum* Rützler et Santavy 1983 в микробной ассоциации с серобактерией *Beggiatoa* Trevisan 1842 вызывает заболевание (болезнь “черная подвязка”), что приводит к гибели кораллов в результате создания анаэробных условий и образования сероводорода (Белякова и др., 2006). На коралловых рифах Мирового океана распространены цианобактериальные маты — сложные сообщества

микроорганизмов, в которых доминируют ЦБ. Они выглядят как слоистые пленки толщиной от нескольких миллиметров до двух сантиметров, покрывающие субстрат. ЦБ обычно образуют верхний слой таких сообществ. В морской среде цианобактериальные маты состоят в основном из нитчатых ЦБ *Microcoleus chthonoplastes* Thuret ex Gomont 1892, *Oscillatoria limnetica* Lemmermann 1900, видов родов *Phormidium*, *Oscillatoria*, *Lyngbia*, *Calothrix*, *Spirulina* и *Scytonema* C. Agardh ex Bornet et Flahault 1886, а также из одноклеточных ЦБ, принадлежащих к родам *Synechococcus*, *Synechocystis*, *Pleurocapsa* и *Dermocarpa* P. Crouan et H. Crouan 1858 (The Prokaryotes, V. 4..., 2006). В состав цианобактериальных матов могут входить различные азотфиксирующие ЦБ. Исследования матов в мелководных системах коралловых рифов, расположенных в юго-западной и в северо-западной частях Тихого океана, показали, что таксономический состав сообществ этих регионов практически не различается (Charpy et al., 2010). В микробных матах обоих регионов присутствовали гетероцистная *Anabaena* sp., а также негетероцистные виды *Hydrocoleum majus* Holden 1899 и *Symploca hydronoides* (Harvey) Kützing 1849. Только в северо-западном регионе обнаружены *Oscillatoria bonnemaisonii* Crouan ex Gomont 1892 и *Leptolyngbya* spp., тогда как вид *Hydrocoleum coccineum* Gomont 1892 доминировал на юго-западе. Реже встречались маты, в которых преобладали *H. lyngbyaceum* Kützing 1849, *Phormidium laysanense* Lemmermann 1905 и *Trichocoleus tenerrimus* (Gomont) Anagnostidis 2001. Значительное количество бентических цианобактериальных матов обнаружено на рифах, расположенных вблизи крупных городских районов карибского о-ва Кюрасао (Brocke et al., 2015). Предполагается, что сток питательных веществ из этих районов, повышающий концентрацию органических веществ, стимулировал развитие фототрофов на рифе. Цианобактериальные маты часто встречаются в загрязненной нефтью литоральной зоне о-ва Абу Али у восточного побережья Саудовской Аравии, для которой характерны высокая соленость и температура, а также периодическое высыхание. Здесь доминировали ЦБ родов *Phormidium*, *Microcoleus* и *Schizothrix* Kützing ex Gomont 1892, в меньшей степени — *Oscillatoria* и *Halothece* Margheri, Ventura, Kaštovský et Komárek 2008 (см.: Al-Thukair et al., 2007).

В результате жизнедеятельности сообщества микроорганизмов, называемого цианобактериальным матом, образуются строматолиты, которые чаще всего бывают известковыми или доломитовыми и до сих пор встречаются в самых разных уголках земного шара. Возникновение строматолитов датируется приблизительно периодом раннего докембрия. Это самые древние экосистемы на Земле, продолжающие существовать и в настоящее время. Обнаруженные в окаменевших строматолитах

отпечатки микроорганизмов имеют сходство с современными цианобактериями (Lee, 2008).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Цианобактерии (синезеленые водоросли, цианеи, цианوفиты, цианеллы, цианопрокариоты) — одна из древнейших групп организмов, существующих на Земле. Б.В. Громов (1996) считал, что их следует рассматривать как важнейший элемент биосферы. Это космополиты, встречающиеся практически во всех экологических нишах. Данные микроорганизмы — единственный пример прокариотических многоклеточных организмов, у которых наблюдается функциональная специализация клеток. Биологическое разнообразие ЦБ в морских экосистемах достаточно велико, при этом они сумели приспособиться к самым разным, в том числе экстремальным, местообитаниям. Благодаря особенностям метаболизма ЦБ являются одной из важнейших составляющих трофических цепей, а в ряде случаев непосредственно определяют структуру сообщества. ЦБ вносят огромный вклад в баланс биогенных элементов, в первую очередь углерода и азота морских экосистем, а также продуцируют биологически активные соединения (аминокислоты, ферменты, нуклеотиды, нуклеозиды, витамины, антибиотики), посредством которых осуществляют взаимодействие с другими организмами в экосистемах. Особенно велика их роль в аэрации Мирового океана. В то же время массовое развитие ЦБ, в первую очередь видов, продуцирующих токсины, может оказывать негативное влияние на сообщества морских организмов. Токсические “цветения”, приводящие к деградации природных экосистем, способны нанести значительный вред хозяйственной деятельности человека и его здоровью. Необходимо учитывать возможные последствия развития ЦБ и в полуконтинентальных экосистемах, например, морских океанариумах и аквакультуре. В последние годы все более очевидной становится значительная роль ЦБ как партнеров в симбиотических ассоциациях с разнообразными одно- и многоклеточными эукариотными организмами. Особенности биологии ЦБ представляют исключительный интерес для понимания процесса эволюции жизни на Земле, а также для восстановления современных экосистем после природных и антропогенных катастроф. ЦБ могут служить достаточно эффективным показателем при мониторинге качества окружающей среды. Таким образом, информацию о разнообразии ЦБ, безусловно, необходимо учитывать при изучении морских экосистем, для понимания механизмов их формирования и изменения.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУ ИПТС № АААА-А19-119031490078-9 и ФИЦ ИнБЮМ РАН № АААА-А18-118021490093-4.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдуллин Ш.Р., Багмет В.Б. Миксотрофия цианобактерий и водорослей в условиях пещер // Журн. общ. биол. 2016. Т. 77. № 1. С. 54–62.
- Александров Б.Г., Теренько Л.М., Нестерова Д.А. Первый случай “цветения” воды в Черном море водорослью *Nodularia spumigena* Mert. ex Bornet et Flahault (*Cyanoprokaryota*) // Альгология. 2012. Т. 22. № 2. С. 152–165.
- Аллахвердиев С.И., Креслаевский В.Д., Жармухамедов С.К. и др. Хлорофиллы d и f и их роль в первичных процессах фотосинтеза цианобактерий (Обзор) // Биохимия. 2016. Т. 81. № 3. С. 315–328.
- Андреева Н.А. Развитие цианобактерий в морских грунтах, загрязненных токсикантами // Збір. наук. статей міжнар. наук.-практ. конф. “Екологічні проблеми Чорного моря”. Одеса: ІНВАЦ. 2007. С. 8–11.
- Андреева Н.А. Цианобактерии в экосистеме прибрежных вольеров с дельфинами (Черное море) // Водоросли и цианобактерии в природных и сельскохозяйственных экосистемах: Материалы II Международ. науч.-практ. конф., посвящ. 105-летию со дня рождения проф. Э.А. Штиной. Киров: ФГБОУ ВО “Вятская ГСХА”. 2015. С. 18–22.
- Андреева Н.А. Альгологические сообщества прибрежной зоны бухт Севастополя // Материалы I Международ. экол. форума “Крым — эколого-экономический регион. Пространство ноосферного развития” 2017 года. Севастополь: Филиал МГУ им. М.В. Ломоносова в г. Севастополе. 2017а. С. 135–139.
- Андреева Н.А. Микробиота и альгофлора среды обитания дельфинов в условиях неволи // Монография. LAP LAMBERT Acad. Publ. 2017б. 80 с.
- Андреева Н.А. Микроводоросли и цианобактерии перифитонных сообществ бухт акватории Севастополя // Материалы докл. IV Всерос. науч. конф. с международ. участием “Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге”. СПб.: Реноме. 2018. С. 11–15.
- Андреева Н.А., Смирнова Л.Л., Антонова Л.С. Альгофлора морских донных отложений, загрязненных химическими токсикантами (Керченский пролив, Черное море) // Материалы международ. науч. конф. и VII Школы по морской биологии “Совре-

- менные проблемы альгологии”. Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН. 2008. С. 14–16.
- Андреева Н.А., Остапчук Т.В., Коновалова Г.С. Цианобактерии в микроэкоценозах кожных покровов дельфинов (*Tursiops truncatus*) и мест их содержания // Сб. науч. тр. по материалам VIII Международ. конф. “Морские млекопитающие Голарктики”. М.: РОО “Совет по морским млекопитающим”. 2015. С. 34–40.
- Белякова Г.А., Дьяков Ю.Т., Тарасов К.Л. Ботаника: в 4 т. Т. 1. Водоросли и грибы: учебник для студентов высш. учеб. заведений. М.: Изд. центр “Академия”. 2006. 320 с.
- Биргер Т.И. Метаболизм водных беспозвоночных в токсической среде. Киев: Наукова думка. 1979. 190 с.
- Биркун А.А., Гольдин Е.Б. Микроскопические водоросли в патологии китообразных // Микробиол. журн. 1997. Т. 59. № 2. С. 96–105.
- Большая Энциклопедия Нефти и Газа // 2016. <http://www.ngpedia.ru/id563524p1.html>. (дата обращения: 09.11.2016)
- Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Масюк Н.П. и др. Водоросли. Справочник. Киев: Наукова думка. 1989. 608 с.
- Глобальное потепление способствует размножению токсичных цианобактерий // Вебмединфо.ру. 2012. <http://www.webmedinfo.ru/globalnoe-poteplenie-sposobstvuet-razmnozheniyu-toksichnyh-cianobakterij.html>
- Гольдин Е.Б. Микроскопические водоросли как биоиндикаторы состояния окружающей среды в местах содержания морских млекопитающих // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. 2009. Вып. 20. С. 105–113.
- Гольдин Е.Б. Эпибионтная альгофлора афалин в черноморских дельфинариях // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2010. Вып. 2. С. 21–29.
- Гольдин Е.Б. Массовые виды цианобактерий и микроводорослей в экосистемах: межвидовые взаимоотношения и ко-эволюционный процесс // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2012. Вып. 7. С. 114–125.
- Гольдин Е.Б. Биологическая активность микроводорослей и ее значение в межвидовых взаимоотношениях // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2013. Вып. 9. С. 49–76.
- Голубков С.М. Роль консументов в динамике пищевых цепей и функционировании водных экосистем // J. Sib. Fed. Univ. Biol. 2013. V. 4. P. 335–353.
- Громов Б.В. Цианобактерии в биосфере // Сорос. образов. журн. Биология. 1996. № 9. С. 33–39.
- Ефимова Т.В., Чурилова Т.Я., Муханов В.С., Сахонь Е.Г. Хроматическая адаптация с-фикоэритрин-содержащих черноморских цианобактерий *Synechococcus* sp. // Вода: химия и экология. 2018. № 4–6. С. 106–115.
- Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1. Вводные и общие вопросы планктологии. Л.: Наука. Ленингр. отд. 1969. 658 с.
- Ковалева Г.В. Микроводоросли бентоса, перифитона и планктона прибрежной части Азовского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 2006. 19 с.
- Луценко Е.С., Шалыгин С.С., Давыдов Д.А. Перифитонные цианобактерии литорали Кольского залива Баренцева моря // Вестн. МГТУ. 2013. Т. 16. № 3. С. 472–477.
- Маленькие организмы оказывают сильное воздействие на мировой климат // GeoMan.ru: библиотека по географии. 2012. <http://geoman.ru/news/item/f00/s04/n0000449/index.shtml> (дата обращения: 09.11.2016)
- Мирошниченко Е.С. Бактериоценозы эпилитона литорали южного и среднего колен Кольского залива Баренцева моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 2016. 23 с.
- Нестерова Д.А., Теренько Л.М. Видовой состав планктонных водорослей глубоководных осадков Черного и Адриатического морей // Тез. докл. IV Международ. конф. “Актуальные проблемы современной альгологии”. Киев. 2012. С. 207–208.
- Пиневиц А.В. Микробиология. Биология прокариотов: Учебник. В 3 т. Том 1. 2-е изд. СПб.: Изд-во СПб. ун-та. 2006. 352 с.
- Поляк Ю.М., Сухаревич В.И. Токсигенные цианобактерии: распространение, регуляция синтеза токсинов, способы их деструкции // Вода: химия и экология. 2017. № 11–12. С. 125–139.
- Поспелова Н.В. Формирование кормовой базы моллюсков, культивируемых на морской ферме (Кацивели, Крым, Черное море) // Материалы международ. науч. конф. “Актуальные проблемы аквакультуры в современный период”. Ростов-на-Дону. 2015. С. 135–138.
- Пуговкин Д.В., Мирошниченко Е.С., Воскобойников Г.М. и др. Об устойчивости эпифитных цианобактерий Кольского залива к воздействию нефтяных углеводородов в водной среде // Вестн. МГТУ. 2018. Т. 21. № 2. С. 221–227.
- Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии. М.: Мир. 1990. 595 с.
- Сиваш А.А., Лось С.И., Фомишина Р.Н., Золотарева Е.К. Регуляторная роль глюкозы в метаболизме некоторых представителей Суанophyta // Альгология. 2004. Т. 14. № 1. С. 39–47.
- Сиренко Л.А., Козицкая В.Н. Биологически активные вещества водорослей и качество воды. Киев: Наукова думка. 1988. 256 с.
- Смирнова Л.Л. Микробиологические методы при экологическом мониторинге донных отложений черноморского шельфа // Экологическая безопасность прибреж. и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. 2013. № 27. С. 422–430.
- Смирнова Л.Л., Рябушко В.И., Рябушко Л.И., Бабич И.И. Влияние концентрации биогенных элементов на сообщества микроводорослей прибрежного мелководья Черного моря // Альгология. 1999. Вып. 9. № 3. С. 32–42.
- Температура Мирового океана и фитопланктон // NHN.ru 2010. <http://www.hnh.ru/health/> (дата обращения: 09.11.2016)
- Шалапенко Л.С. Пикоцианобактерии как компонент планктонных сообществ Черного моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь. 1991. 18 с.

- Adams D.G.* Symbiotic interactions // Ecology of Cyanobacteria: Their diversity in time and space. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers. 2000. P. 523–561.
- Alex A., Vasconcelos V., Tamagnini P. et al.* Unusual symbiotic cyanobacteria association in the genetically diverse intertidal marine sponge *Hymeniacidon perlevis* (Demospongiae, Halichondrida) // PLoS One. 2012. V. 7. e51834.
- Al-Thukair A.A., Abed R.M.M., Mohamed L.* Microbial community of cyanobacteria mats in the intertidal zone of oil-polluted coast of Saudi Arabia // Mar. Pollut. Bull. 2007. V. 54. № 2. P. 173–179.
- Bano A., Siddiqui P.J.A.* Distribution of epiphytic cyanobacteria on red macroalgal species occurring at a rocky shore (Buleji), Karachi, Pakistan // FUUAST J. Biol. 2017. V. 7. № 2. P. 231–239.
- Bergman B., Rai A.N., Rasmussen U.* Cyanobacterial associations // Associative and endophytic nitrogen-fixing bacteria and cyanobacterial associations. / Dordrecht: Springer. 2007. P. 257–301.
- Brocke H.J., Polerecky L., de Beer D. et al.* Organic matter degradation drives benthic cyanobacterial mat abundance on Caribbean coral reefs // PLoS One. 2015. V. 10. № 5. e0125445.
- Bryceson I., Fay P.* Nitrogen fixation in *Oscillatoria (Trichodesmium) erythraea* in relation to bundle formation and trichome differentiation // Mar. Biol. 1981. V. 61. P. 159–166.
- Butterfield N.J.* Proterozoic photosynthesis – a critical review // Palaeontology. 2015. V. 58. P. 953–972.
- Caroppo C., Turicchia S., Margheri M.C.* Phytoplankton assemblages in coastal waters of the northern Ionian Sea (eastern Mediterranean), with special reference to cyanobacteria // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 2006. V. 86. P. 927–937.
- Carpenter E.J.* Marine cyanobacterial symbioses // Biol. Environ.: Proc. R. Irish Acad. 2002. V. 102. № 1. P. 15–18.
- Carpenter E.J., Foster R.A.* Marine cyanobacterial symbioses // Cyanobacteria in symbiosis. New York et al.: Kluwer Academic Publishers. 2003. P. 11–17.
- Carpenter E.J., Price C.C. IV.* Marine *Oscillatoria (Trichodesmium)*: explanation for aerobic nitrogen fixation without heterocysts // Science. 1976. V. 191. P. 1278–1280.
- Cepoi L.* Environmental and technological stresses and their Management in cyanobacteria // Cyanobacteria: From basic science to applications: 1st ed. Academic Press. 2019. Ch. 11. P. 217–244.
- Charpy L., Casareto B.E., Langlade M.J., Suzuki Y.* Cyanobacteria in coral reef ecosystems: a review // J. Mar. Biol. 2012. V. 2012. ID 259571.
- Charpy L., Palinska K.A., Casareto B. et al.* Dinitrogen-fixing cyanobacteria in microbial mats of two shallow coral reef ecosystems // Microb. Ecol. 2010. V. 59. № 1. P. 174–186.
- Chen M., Schliep M., Willow R.D. et al.* A red-shifted chlorophyll // Science. 2010. V. 329. № 5997. P. 1318–1319.
- Cohen Y., Gurevitz M.* The cyanobacteria – ecology, physiology and molecular genetics // The prokaryotes. V. 4: Bacteria: firmicutes, cyanobacteria. Springer Science + Business Media. 2006. P. 1074–1098.
- Cyanobacteria in symbiosis / Eds Rai A.N., Bergman B., Rasmussen U. New York et al.: Kluwer Academic Publishers. 2003. 368 p.
- Fatimahsari T.K., Fitri S.G.S., Khastini R.O.* Epiphytic cyanobacteria on *Avicennia marina* pneumatophore in mangrove ecosystem of Cagar Alam Pulau Dua (CAPD) Serang, Banten // Proc. Int. Conf. on Research, Implementation and Education of Mathematics and Sciences. Yogyakarta State Univ. 2014. P. 177–182.
- Ferris M.J., Palenik B.* Niche adaptation in ocean cyanobacteria // Nature. 1998. V. 396. P. 226–228.
- Gaysina L.A., Saraf A., Singh P.* Cyanobacteria in diverse habitats // Cyanobacteria: From basic science to applications. Acad. Press. 2019. P. 1–28.
- Großkopf T., Mohr W., Baustian T. et al.* Doubling of marine dinitrogen-fixation rates based on direct measurements // Nature. 2012. V. 488. P. 361–364.
- Gupta V., Prasanna R., Cameotra S.S. et al.* Enhancing the production of an antifungal compound from *Anabaena laxa* through modulation of environmental conditions and its characterization // Process Biochem. (Oxford, U.K.). 2013. V. 48. № 5–6. P. 768–774.
- Hamisi M., Díez B., Lyimo T. et al.* Epiphytic cyanobacteria of the seagrass *Cymodocea rotundata*: diversity, diel nifH expression and nitrogenase activity // Environ. Microbiol. Rep. 2013. V. 5. P. 367–376.
- Hess W.R., Garczarek L., Pfreundt U., Partensky F.* Phototrophic microorganisms: the basis of the marine food web // The marine microbiome. Springer. 2016. P. 57–97.
- Komárek J.* Several problems of the polyphasic approach in the modern cyanobacterial system // Hydrobiologia. 2018. V. 811. № 1. P. 7–17.
- Komárek J., Kaštovský J., Mareš J., Johansen J.R.* Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacterial genera) 2014, using a polyphasic approach // Preslia. 2014. № 86. P. 295–335.
- Konstantinou D., Gerovasileiou V., Voultsiadou E., Gkelis S.* Sponges-cyanobacteria associations: global diversity overview and new data from the eastern Mediterranean // PLoS One. 2018. V. 13. e0195001.
- Lee R.E.* Phycology. Cambridge University Press. 2008. 547 p.
- Li Z.* Advances in marine symbiotic cyanobacteria // Handbook on Cyanobacteria: Applications. Nova Science Publishers. 2009. P. 463–472.
- Little M.G.* The zonation of marine supralittoral blue-green algae // Br. Phycol. J. 1973. V. 8. P. 47–50.
- Lyons T.W., Reinhard C.T., Planavsky N.J.* The rise of oxygen in Earth's early ocean and atmosphere // Nature. 2014. V. 506. P. 307–315.
- Mague T.H., Holm-Hansen O.* Nitrogen fixation on a coral reef // Phycologia. 1975. Vol. 14. P. 87–92.
- Marchant H.J., Davidson A.T., Wright S.W.* The distribution and abundance of chroococcoid cyanobacteria in the Southern Ocean // Proc. NIPR Symp. Polar Biol. 1987. V. 1. P. 1–9.
- Marine pelagic cyanobacteria: *Trichodesmium* and other diazotrophs / Eds Carpenter E.J., Capone D.G.,

- Rueter J.G. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 1992. P. 163–175.
- Mazur-Marzec H. Characterization of phycotoxins produced by cyanobacteria // *Int. J. Oceanogr. Hydrobiol.* 2006. V. 35. P. 85–109.
- Mazur-Marzec H., Pliński M. Do toxic cyanobacteria blooms pose a threat to the Baltic ecosystem? // *Oceanologia.* 2009. V. 51. P. 293–319.
- Metcalf J.S., Codd G.A. The status and potential of cyanobacteria and their toxins as agents of bioterrorism // *Handbook on cyanobacteria.* Nova Science Publishers. 2009. Ch. 8. P. 259–281.
- Muller-Feuga A., Moal J., Kaas R. The microalgae of aquaculture // *Live feeds in marine aquaculture.* Blackwell Science. 2003. Ch. 6. P. 206–252.
- Nagarkar S. Cyanobacteria culture collection: a unique resource for ecology and biotechnology research // *Porcupine! Newsl. Dep. Ecol. Biodiversity. Univ. Hong Kong.* 2002. № 25. P. 22–23.
- Not F., Probert I., Ribeiro C.G. et al. Photosymbiosis in marine pelagic environments // *The marine microbiome.* Springer. 2016. P. 305–332.
- Oceans and health: pathogens in the marine environment / Eds Belkin S., Colwell R.R. Springer Science + Business Media. 2005. 464 p.
- O'Neil J.M., Davis T.W., Burford M.A., Gobler C.J. The rise of harmful cyanobacteria blooms: the potential roles of eutrophication and climate change // *Harmful Algae.* 2012. V. 14. P. 313–334.
- Oren M., Steindler L., Ilan M. Transmission, plasticity and the molecular identification of cyanobacterial symbionts in the Red Sea sponge *Diacarnus erythraenus* // *Mar. Biol.* 2005. V. 148. P. 35–41.
- Paerl H.W. Marine plankton // *Ecology of cyanobacteria II: Their diversity in space and time.* Springer Science + Business Media B.V. 2012. P. 127–153.
- Paerl H.W., Paul V.J. Climate change: links to global expansion of harmful cyanobacteria // *Water Res.* 2012. V. 46. P. 1349–1363.
- Pathak J., Ahmed H., Singh P.R. et al. Mechanisms of photoprotection in cyanobacteria // *Cyanobacteria: From basic science to applications.* Academic Press. 2019. P. 145–171.
- Pattanaik B., Wulff A., Roleda M.Y. et al. Production of the cyanotoxin nodularin – a multifactorial approach // *Harmful Algae.* 2010. V. 10. P. 30–38.
- Pentecost A., Witton B.A. Subaerial cyanobacteria // *Ecology of cyanobacteria II: Their diversity in space and time.* Springer Science + Business Media B.V. 2012. P. 291–316.
- Rai A.N., Söderbäck E., Bergman B. Tansley Review No. 116, cyanobacterium-plant symbioses // *New Phytol.* 2000. V. 147. P. 449–481.
- Rejmánková E., Komárek J., Komárková J. Cyanobacteria – a neglected component of biodiversity: patterns of species diversity in inland marshes of northern Belize (Central America) // *Diversity Distrib.* 2004. № 10. P. 189–199.
- Rodgers J.H. Jr. Algal toxins in pond aquaculture // *SRAC Publication.* Stoneville, Miss.: Southern Regional Aquaculture Center. 2008. № 4605. P. 1–8.
- Scanlan D. Cyanobacteria: ecology, niche adaptation and genomics // *Microbiol. Today.* 2001. V. 28. P. 128–130.
- Schopf J.W. The fossil record of cyanobacteria // *Ecology of cyanobacteria II.* Springer Science + Business Media B.V. 2012. P. 15–36.
- Smith J.L., Boyer G.L., Zimba P.V. A review of cyanobacterial odorous and bioactive metabolites: impacts and management alternatives in aquaculture // *Aquaculture.* 2008. V. 280. № 1–4. P. 5–20.
- Stal L.J., Albertano P., Bergman B. et al. BASIC: Baltic Sea cyanobacteria. An investigation of the structure and dynamics of water blooms of cyanobacteria in the Baltic Sea – responses to a changing environment // *Cont. Shelf Res.* 2003. V. 23. P. 1695–1714.
- Suikkanen S. Allelopathic effects of filamentous cyanobacteria on phytoplankton in the Baltic Sea // *Finn. Inst. Mar. Res. – Contrib.* 2008. № 15. P. 9–41.
- Thajuddin N., Subramanian G. Survey of cyanobacterial flora of the southern east coast of India // *Bot. Mar.* 1992. V. 35. P. 305–314.
- Thajuddin N., Subramanian G., Nagarkar S. Marine cyanobacterial biodiversity from Andaman Islands, India // *Abstr. 4th Asia-Pacific Conf. on Algal Biotechnol. Univ. of Hong Kong.* 2000. P. 6.
- The prokaryotes. A handbook on the biology of bacteria: 3rd ed. V. 1: Symbiotic associations, biotechnology, applied microbiology / Eds Dworkin M., Falkow S., Rosenberg E., Schleifer K.-H., Stackebrandt E. Springer Science + Business Media. 2006. 949 p.
- The prokaryotes. A handbook on the biology of bacteria. V. 4: Bacteria: firmicutes, cyanobacteria / Eds Dworkin M., Falkow S., Rosenberg E., Schleifer K.-H., Stackebrandt E. Springer Science + Business Media. 2006. 1140 p.
- Thompson A.W., Foster R.A., Krupke A. et al. Unicellular cyanobacterium symbiotic with a single-celled eukaryotic alga // *Science.* 2012. V. 337. P. 1546–1550.
- Ulçay S., Taşkın E., Kurt O., Öztürk M. Marine benthic cyanobacteria in Northern Cyprus (Eastern Mediterranean Sea) // *Turk. J. Bot.* 2015. V. 39. P. 173–188.
- Uysal Z. Chroococcoid cyanobacteria *Synechococcus* spp. in the Black Sea: pigments, size, distribution, growth and diurnal variability // *J. Plankton Res.* 2001. V. 23. № 2. P. 175–190.
- Uysal Z. Vertical distribution of marine cyanobacteria *Synechococcus* spp. in the Black, Marmara, Aegean, and eastern Mediterranean seas // *Deep-Sea Res. Part II.* 2006. V. 53. P. 1976–1987.
- Wasmund N., Busch S., Göbel J. et al. Cyanobacteria biomass, 1990–2016 // *HELCOM Baltic Sea Environment Fact Sheet.* 2017. <http://www.helcom.fi/baltic-sea-trends/environment-fact-sheets/eutrophication/cyanobacteria-biomass> (дата обращения: 17.02.2019).
- West N.J., Parrot D., Fayet C. et al. Marine cyanolichens from different littoral zones are associated with distinct bacterial communities // *PeerJ.* 2018. V. 6. e5208. <https://doi.org/10.7717/peerj.5208>
- Yadav S., Sinha R.P., Tyagi M. Antimicrobial activity of some cyanobacteria // *Int. J. Pharm. Pharm. Sci.* 2012. № 4. P. 631–635.
- Żak A., Musiewicz K., Kosakowska A. Allelopathic activity of the Baltic cyanobacteria against microalgae // *Estuarine, Coastal Shelf Sci.* 2012. V. 112. P. 4–10.
- Zubkov M.V. Photoheterotrophy in marine prokaryotes // *J. Plankton Res.* 2009. V. 31. № 9. P. 933–938.

## The Role of Cyanobacteria in Marine Ecosystems

N. A. Andreeva<sup>a</sup>, V. V. Melnikov<sup>b</sup>, and D. D. Snarskaya<sup>c</sup>

<sup>a</sup>*Institute of Natural and Technical Systems, Sevastopol 299011, Russia*

<sup>b</sup>*Kovalevsky Institute of Biology of Southern Seas, Sevastopol 299011, Russia*

<sup>c</sup>*Saint Petersburg State University, St. Petersburg 198504, Russia*

This review paper considers the features of the biology of cyanobacteria, their role as photosynthetics, nitrogen fixers, and producers of biologically active substances, as well as the distribution of these microorganisms in various marine ecosystems. The symbioses of marine cyanobacteria with a wide range of eukaryotic organisms are discussed.

*Keywords:* cyanobacteria, marine ecosystems, symbiosis with cyanobacteria

УДК 594.3:574.3

## ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ СРЕДЫ НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И РАЗМЕРНЫЙ СОСТАВ БРЮХОНОГОГО МОЛЛЮСКА *BOREOTROPHON CANDELABRUM* (REEVE, 1848) (MURICIDAE) В ЗАЛИВЕ ВОСТОК ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2020 г. Н. И. Селин\*

Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского (ННЦМБ) ДВО РАН,  
Владивосток 690041, Россия

\*e-mail: nikselin@yandex.ru

Поступила в редакцию 28.08.2019 г.

После доработки 01.10.2019 г.

Принята к публикации 03.10.2019 г.

Исследованы особенности распределения и размерный состав брюхоногого моллюска *Boreotrophon candelabrum* в зал. Восток Японского моря в 2014–2019 гг. Установлено, что моллюски обитают на разных грунтах и биогенных субстратах, исключая чистые промытые пески открытых бухт и прибойные скально-валунные побережья. Наиболее обильными животными были в кустовой части залива, где плотность поселения достигала 5 экз/м<sup>2</sup>, а биомасса составляла около 30 г/м<sup>2</sup>. Эти значения соответствуют величинам, полученным при первой количественной оценке макробентоса зал. Восток в 1971–1975 гг. (Погребов, Кашенко, 1976). Показано, что летом в заливе встречались моллюски с высотой раковины от 10 до 62 мм. Размерный состав *B. candelabrum* в разных районах залива значительно различался: в кустовой части на заиленном дне и на прибойном участке он характеризовался сравнительно узким диапазоном, низкой численностью или отсутствием особей крупнее 44–50 мм. С 2014 по 2017 г. в поселениях *B. candelabrum* наблюдалась тенденция к увеличению доли крупных особей с высотой раковины более 40 мм, а в последующие годы – к снижению. Причины отмеченных колебаний состава поселения обсуждаются.

**Ключевые слова:** брюхоногие моллюски, *Boreotrophon candelabrum*, пространственное распределение, размерный состав, условия обитания

**DOI:** 10.31857/S0134347520030109

Брюхоногие моллюски-мурициды рода *Boreotrophon* составляют многочисленную группу морских донных обитателей Северного полушария, видовое богатство которой постоянно растет за счет обнаружения новых видов (Egorov, 1993; Houart et al., 2019). Они заселяют значительную площадь дна от прибрежных мелководий до абиссали и как хищники играют важную роль в трансформации органических веществ. К данной группе относится *Boreotrophon candelabrum* (Reeve, 1848) – тихоокеанский приазиатский низкобореальный вид, распространенный в Японском море у берегов Кореи, России, Японии (о-ва Хонсю и Хоккайдо, включая тихоокеанское побережье), на Южно-Курильском мелководье и у южного Сахалина (Голиков, Кусакин, 1978; Higo et al., 1999; Min, 2004; Кантор, Сысоев, 2005; Gulbin, 2009). Биология этого вида, как и большинства других представителей рода, почти не изучена. Сведения по экологии *B. candelabrum* ограничены краткой информацией в разделах по распространению и описанию представителей рода (Голиков, Кусакин, 1978; Egorov, 1992, 1993), а также в результа-

тах исследований биоты зал. Посыта Японского моря сотрудниками ЗИН РАН в 1962 г. (Голиков, Скарлато, 1967; Скарлато и др., 1967). Отсутствуют какие-либо данные о популяционной структуре моллюска, позволяющие судить об особенностях его воспроизводства и жизнедеятельности в изменчивых условиях среды обитания. В связи с этим цель настоящей работы заключалась в изучении пространственно-временной изменчивости обилия и состава населения *B. candelabrum* в зал. Восток – одном из типичных районов зал. Петра Великого Японского моря.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для данного исследования послужил брюхоногий моллюск *Boreotrophon candelabrum*, обитающий в зал. Восток Японского моря. При изучении пространственной изменчивости обилия и состава локальных скоплений этого моллюска в июне 2014 г. оценивали плотность поселений на трех участках дна, которые различались удаленностью от открытой части моря, при-

бойностью, типом грунта и составом донного населения. Первый участок (станция 1) располагался в кутовой части зал. Восток в закрытой бухте Тихая Заводь. Он характеризуется мелководностью (глубина не более 6 м), сильным заилением грунта и типичным для удаленных от открытого моря частей зал. Петра Великого составом населения, доминирующей формой которого обычно является двустворчатый моллюск *Arca boucardi* (см.: Голиков, Скарлато, 1967; Скарлато и др., 1967; Скарлато, 1981).

Второй участок (станция 2) находился в районе биостанции “Восток” ННЦМБ на удалении около 1 км от первого участка и представлял собой подводный склон, простиравшийся до глубины 11–12 м. Как и кут залива, этот участок защищен от открытого моря, но подвержен периодическому воздействию отраженных волн, существенному во время прохождения тайфунов. Население склона характеризуется высоким видовым разнообразием и обилием, что в значительной мере обусловлено пышным развитием агрегаций мидии Грея *Crenomytilus grayanus* и модиолуса *Modiolus kurilensis* (см.: Погребов, Кашенко, 1967; Селин, 2011, 2014, 2018, и др.).

Третий участок (станция 3) располагался в средней части зал. Восток, не защищенной от волн открытой части зал. Петра Великого, которые из-за мелководности прилегающей акватории докатываются до прибрежного участка (глубина менее 2 м) сильно ослабленными. Здесь на гравийно-галечном с окатанными валунами и скалами дне встречаются щетки двустворчатого моллюска септифера *Septifer keenae*, а также небольшие дружки модиолуса и мидии Грея (Селин, 1999). Для учета численности (плотности поселения) *B. candelabrum* использовали рамку площадью 1 м<sup>2</sup>, которую на каждой станции 30 раз случайным образом помещали на дно.

При изучении временной изменчивости обилия и состава населения *B. candelabrum* исследования проводили в районе станции 2 в июле 2015–2019 гг. В этом случае по изобате 9 м располагали размеченную через 1 м трансекту длиной 70 м. На следующий день вдоль трансекты собирали всех моллюсков в полосе шириной 2 м на глубине 8–10 м с площади 140 м<sup>2</sup>. Выбор изобаты 9 м для мониторинга межгодовых флуктуаций размерного состава бореотрофона обусловлен тем, что на глубине 8–10 м в 2014 г. была зарегистрирована наибольшая регулярность попадания моллюсков в учетную рамку.

У моллюсков, собранных из рамок, а иногда безвыборочно с прилегающих участков дна (для массовости материала), штангенциркулем с точностью до 0.1 мм измеряли высоту раковины (Н) и с точностью до 0.01 г оценивали прижизненную массу тела (W). После измерения и взвешивания

животных возвращали в море. Результаты измерений использовали для построения гистограмм размерного состава скоплений, сведения о массе тела – для оценки биомассы.

Статистическая обработка данных включала расчет средней плотности поселения, биомассы моллюсков и стандартного отклонения средней, а также процедуру множественного сравнения размерных распределений с использованием стандартных параметрических и непараметрических критериев. В случаях, когда данные не соответствовали характеристикам нормального распределения признака (скопления *B. candelabrum* из разных районов залива), при сравнительном анализе размерного состава рассчитывали Н-критерий Крускала–Уоллиса (ANCOVA), в частных случаях – U-критерий Манна–Уитни. О достоверности различий судили с учетом поправки Бонферрони. Множественное сравнение размерного состава моллюсков за 2015–2019 гг. проводили с помощью дисперсионного анализа (ANOVA); в качестве апостериорного критерия использовали критерий Дункана. Все расчеты выполнены на ПК по алгоритмам прикладных программ пакета SPSS17.

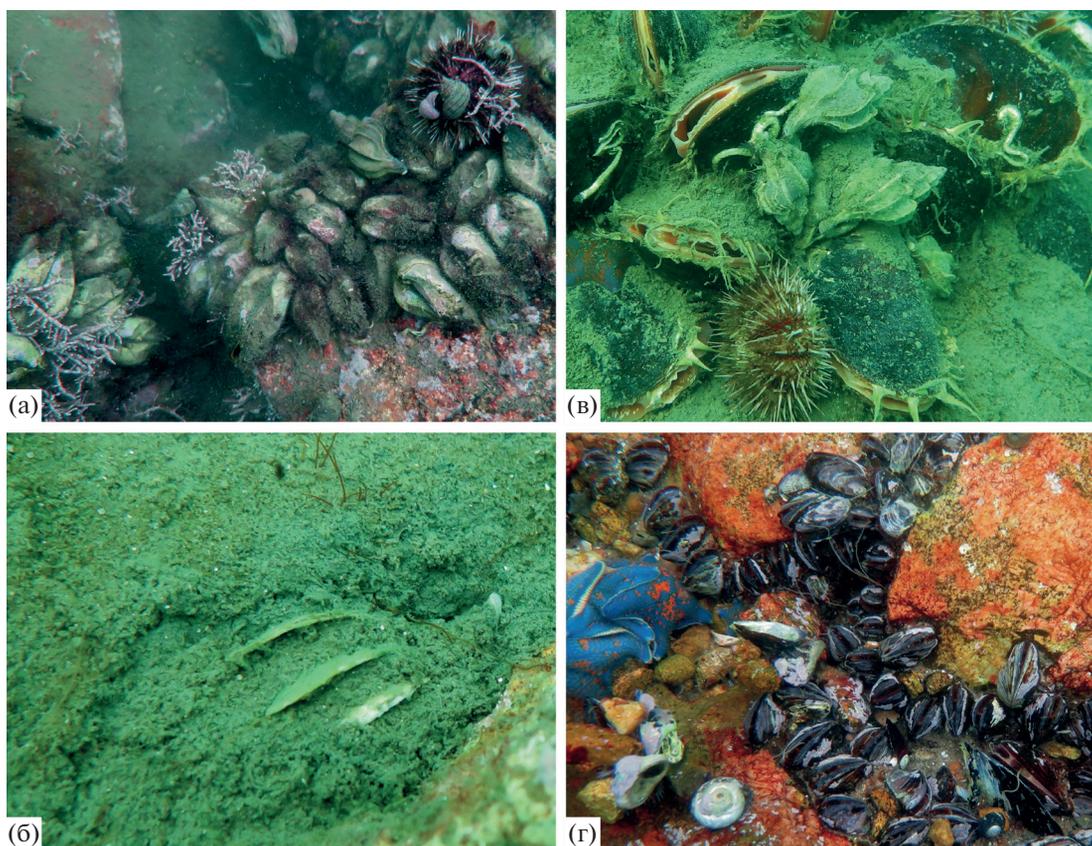
При обсуждении результатов исследования использовали неопубликованные данные автора, полученные в 1980–2019 гг. при изучении распределения, обилия и биологии морских беспозвоночных в зал. Восток Японского моря.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### *Пространственное распределение и обилие моллюсков*

В кутовой части зал. Восток (станция 1) в летнее время *Boreotrophon candelabrum* встречался на глубине от 0.5–0.7 м до максимальной для этой части залива глубины 6 м. Недалеко от береговой черты в поясе макрофитов на мелком гравии с песком и ракушей были отмечены единичные особи бореотрофона. На горизонте 1.5–3.0 м на заиленных валунах, на щетках двустворчатого моллюска *Arca boucardi* и небольших дружках мидии Грея и модиолуса бореотрофон встречался регулярно, иногда группами из 3–5 животных (рис. 1а). Довольно часто особи *B. candelabrum* были почти полностью погружены в мягкий осадок (рис. 1б), под которым находился твердый субстрат. Плотность поселения бореотрофона составляла  $1.8 \pm 1.8$  экз/м<sup>2</sup>, биомасса –  $5.99 \pm 6.98$  г/м<sup>2</sup> (максимальные величины – соответственно 5 экз/м<sup>2</sup> и около 30 г/м<sup>2</sup>).

На склоне в районе станции 2 бореотрофон также встречался почти от уреза воды и до максимальных глубин. На не припорошенном илистым осадком гравийно-галечном с ракушей и валунами прибрежном участке до глубины 3–4 м моллюски сначала попадались эпизодически, затем с



**Рис. 1.** Внешний вид поселений *Boreotrophon candelabrum* в зал. Восток Японского моря: а – кутовая часть залива, скопления *Arca boucardi* (станция 1); б – одно из обычных состояний *B. candelabrum*, моллюск почти полностью погружен в мягкий осадок; в – моллюски на другах мидии Грея и модиолуса (станция 2); г – прибойный участок дна, скопления *Septifer keenae* (станция 3).

заметно большей регулярностью встречались на многочисленных другах митилид, в той или иной степени погруженных в ил; изредка животных находили на поверхности заиленного дна между другами (рис. 1в). Плотность поселения бореотрофона составляла  $0.9 \pm 0.8$  экз/м<sup>2</sup>, биомасса –  $2.94 \pm 3.61$  г/м<sup>2</sup>. На горизонте 8–10 м в течение периода исследований (2014–2019 гг.) эти показатели значимо не изменялись и в среднем составляли соответственно  $0.8–1.1$  экз/м<sup>2</sup> и  $2.72–3.66$  г/м<sup>2</sup>; наибольшие величины биомассы отмечены в 2017 г.

На участке дна в районе станции 3 плотность поселения и биомасса *B. candelabrum* в 2014 г. характеризовались наименьшими величинами –  $0.4 \pm 0.2$  экз/м<sup>2</sup> и  $1.53 \pm 1.12$  г/м<sup>2</sup> соответственно. Моллюски обнаружены на глубине 0.5–2.0 м на щетках *Septifer keenae*, модиолуса и мидии Грея, в расщелинах и с подветренной стороны валунов; часто они были припорошены мелкообломочным материалом из материковых пород и раковин как местных, так и привнесенных волновым течением моллюсков (рис. 1г).

#### Пространственная изменчивость состава населения

В 2014 г. в кутовой части залива на станции 1 скопление *B. candelabrum* было представлено моллюсками с высотой раковины от 24.5 до 44.5 мм (рис. 2) (среднее значение –  $34.6 \pm 4.1$  мм). Основная часть населения (87.5%) была представлена моллюсками размером 30–40 мм. В скоплении на станции 3 зарегистрированы особи с высотой раковины от 28.2 до 50.0 мм (среднее значение –  $38.1 \pm 3.6$  мм). Основную часть населения (62.5%) составляли моллюски размером 37–43 мм. В районе станции 2 отмечены особи с высотой раковины от 22.5 до 60.2 мм (среднее значение –  $37.8 \pm 8.5$  мм). Преимущественно (72.4%) здесь обитали моллюски размером 28–44 мм.

При множественном сравнении выборок моллюсков из разных районов залива с использованием критерия Крускала–Уоллиса зарегистрировано значимое различие размерного состава населения ( $\chi^2 = 38.3$ ;  $P < 0.001$ ). Парное сравнение выборок с привлечением критерия Манна–Уитни и учетом поправки Бонферрони ( $P = 0.017$ ) свидетельствовало об отсутствии значимого раз-

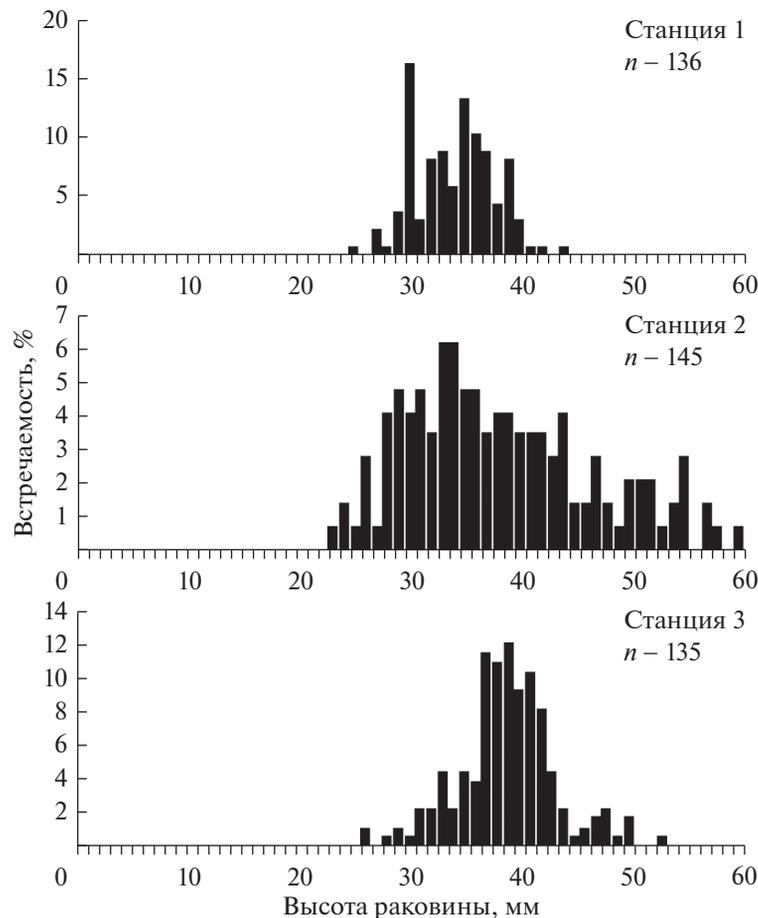


Рис. 2. Размерный состав поселений *Boreotrophon candelabrum* в разных частях зал. Восток в июне 2014 г.

личия размерного состава моллюсков в районе станций 2 и 3 при групповой вероятности ошибки менее 0.05.

#### Временная изменчивость состава населения

Размерный состав *B. candelabrum* в районе станции 2 в 2014–2019 гг. характеризовался наличием моллюсков с высотой раковины от 10 до 62 мм, относительно высокой численностью особей среднего размера и низкой численностью самых крупных и наиболее мелких особей (рис. 2, 3). От года к году он изменялся, колебались размерный диапазон, минимальные и максимальные размеры особей, соотношение численности особей разных размеров. Показательно, что с 2014 по 2017 г. прослеживалась тенденция к увеличению в скоплении доли относительно крупных моллюсков с высотой раковины более 40 мм, а в последующие годы наблюдалось ее снижение:

Год:	2014	2015	2016	2017	2018	2019
Доля, %	39.1	52.9	54.6	74.4	43.3	38.7

Множественное сравнение выборок моллюсков с использованием апостериорного критерия Дункана выявило три однородных подмножества ( $P = 0.05$ ), позволяющих сделать вывод об отсутствии значимых различий между размерным составом *B. candelabrum* в 2015 и 2016 гг., в 2018 и 2019 гг., а также о наличии таковых между размерным составом 2017 г. и всех других лет исследования.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Многолетние наблюдения за распределением донных животных показали, что в зал. Восток *Boreotrophon candelabrum* обитает на разных грунтах и биогенных субстратах (металлических сваях и бетонных конструкциях пирсов, установках маркикультуры, заборниках воды для аквариального зала и т.д.). Исключением являются чистые пески прибойных бухт и ил, характерный для некоторых глубинных участков дна залива. Не обнаружены моллюски и на обширных участках дна в устьевой зоне рек Волчанка и Литовка, хотя известно, что этот вид переносит весеннее опреснение воды до 15‰ (Голиков, Кусакин, 1978). Со-

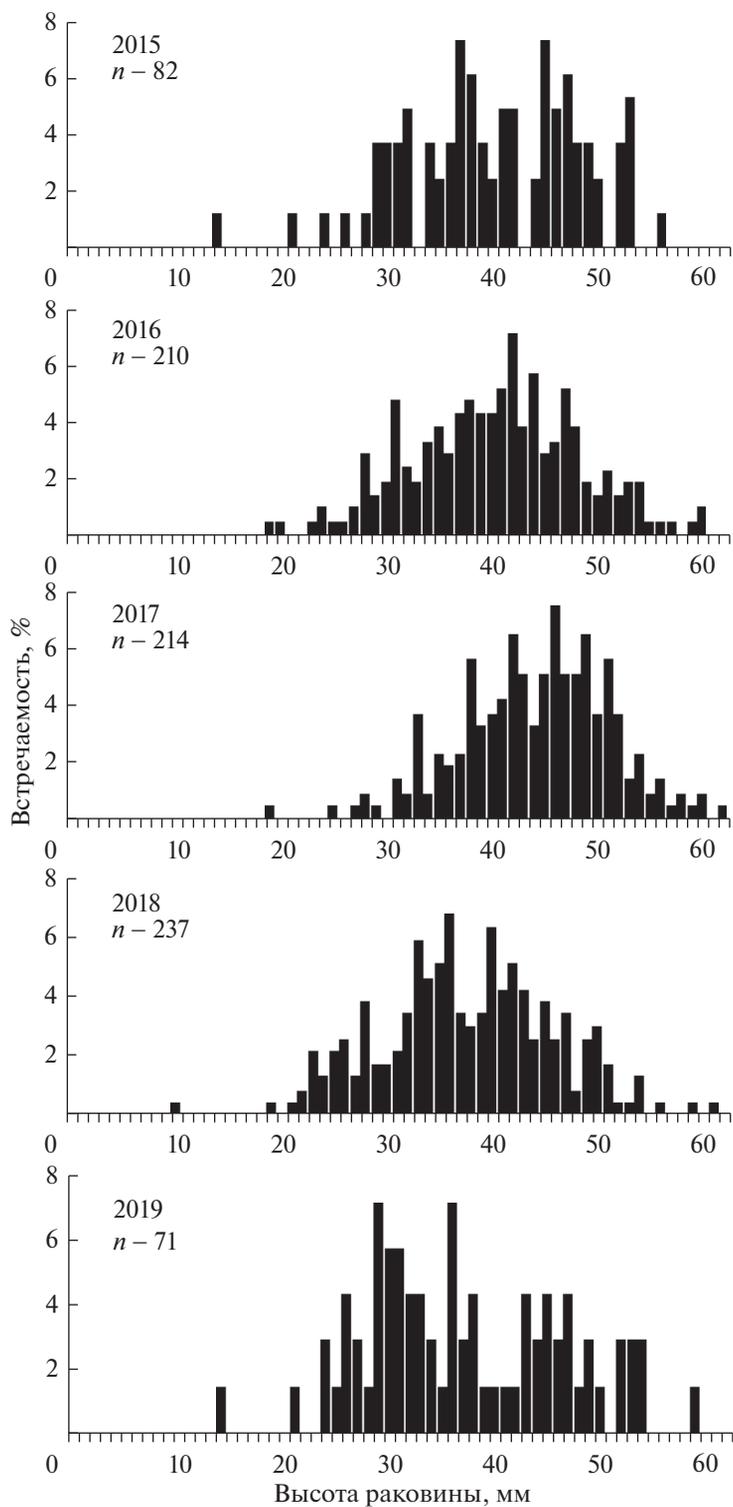


Рис. 3. Изменение размерного состава поселения *Boreotrophon candelabrum* в зал. Восток на горизонте 8–10 м.

гласно нашим наблюдениям, при градиенте глубин даже в пределах сравнительно небольших участков дна грунт существенно изменяется. Часто участки скально-валунного грунта с линзами мелкообломочного материала и крупного песка

переходят в гравийно-галечные с прогрессирующим увеличением мягкого осадка. *B. candelabrum* встречался на всех этих грунтах, но с разной плотностью. Наиболее обильные его скопления отмечены на смешанных грунтах в местах развития

поселений крупных двустворчатых моллюсков модиолуса, мидии Грея и арки Боукарда, которые приурочены к защищенным от волнобоя участкам залива на сравнительно небольшой глубине 2–5 м. Здесь плотность поселения бореотрофона достигала 5 экз/м<sup>2</sup>, а биомасса составляла около 30 г/м<sup>2</sup>.

При увеличении глубины и с продвижением от внутренней части залива к открытому морю сокращались площадь субстрата, благоприятного для обитания *B. candelabrum*, а также обилие предпочитаемых им объектов питания – закапывающихся двустворчатых моллюсков и беспозвоночных, приуроченных к друзьям митилид и скоплениям арки Боукарда (Погребов, Кашенко, 1976; Голиков, Кусакин, 1978; Селин и др., 1986; Селин, 2009, и др.). В результате снижалась численность бореотрофона. Следует отметить, что за долгие годы работы автору изредка встречались единичные особи *B. candelabrum* вблизи выходных мысов на глубине более 20 м на мелком гравийно-галечном грунте, но никогда не встречались на скалах и валунах у уреза воды в зоне волнобоя. Крупная высокая и тяжелая раковина бореотрофона с многочисленными волнистыми выростами создает большую парусность и чрезмерное сопротивление потокам воды. Как и у других подобных видов гастропод (Boulding et al., 1999; Preston, Roberts, 2007, и др.), в периоды повышенной волновой активности это приводит к смыву моллюсков и селекции видового состава литорального населения прибойных участков морских побережий.

Наши данные согласуются с количественными оценками, полученными в 1971–1975 гг., когда в кутовой части зал. Восток на глубине 2–4 м в сообществе модиолуса и арки Боукарда плотность поселения бореотрофона составляла 2.5 экз/м<sup>2</sup>, а биомасса – 28 г/м<sup>2</sup> (Погребов, Кашенко, 1976). Литературные данные свидетельствуют о том, что такое пространственное распределение *B. candelabrum* характерно не только для зал. Восток, но и для других частей ареала этого вида, в частности, для зал. Посыета и побережья о-ва Сахалин (Скарлато и др., 1967; Голиков и др., 1985). Известно, что плотность поселения бореотрофона в зал. Посыета достигала 3–20 экз/м<sup>2</sup>, а биомасса – 3.2–15.0 г/м<sup>2</sup> (Голиков, Скарлато, 1967; Скарлато и др., 1967).

Вместе с тем необходимо отметить, что за все время исследований в литоральной зоне зал. Восток найдены лишь единичные особи *B. candelabrum*. В более ранних целенаправленных исследованиях литорали залива данный вид не обнаружен (Костина и др., 1996). Эти сведения не совпадают с литературными данными, в соответствии с которыми литораль – обычное место обитания бореотрофона (Голиков, Скарлато, 1967; Скарлато

и др., 1967; Голиков, Кусакин, 1978). Отмечено, что в июле в зал. Посыета бореотрофон обитает на каменисто-галечном грунте не только у нижней границы литорали, но и в верхнем ее горизонте, где, не образуя больших скоплений со значительной биомассой, является обычной формой в доминирующей группе брюхоногих моллюсков (Скарлато и др., 1967).

Результаты проведенного исследования и литературные данные свидетельствуют о том, что *B. candelabrum* – эвритопный организм. Это проявляется и при исследовании состава локальных поселений, отражающего процессы пополнения донного населения молодью и убыль животных. Анализ размерного состава трех рассматриваемых скоплений показал, что их пополнение молодью происходило регулярно. Однако выживаемость моллюсков в условиях сильного заиления грунта в кутовой части залива и при периодическом воздействии даже небольшого прибоя была довольно низкой. Это выразилось в незначительном содержании в поселениях на станциях 1 и 3 крупных особей с высотой раковины более 40 мм (5.1 и 15.0% соответственно), довольно многочисленных (26%) на станции 2. Полученные данные позволяют заключить, что в районе станции 2 моллюски обитают в благоприятных для их жизнедеятельности условиях. Они достигают значительно больших размеров и, по-видимому, имеют большую, чем в других районах, продолжительность жизни, которая у крупных особей зал. Посыета составляет 10–12 лет (Голиков, Скарлато, 1967). Это заключение подтверждают и результаты анализа состояния раковин моллюсков из разных локальных местообитаний: на станции 2 раковины имели хорошую сохранность, на станции 1 в куту залива они были в большей или меньшей степени эродированы, а на станции 3 часто покрыты известковыми водорослями.

Результаты исследования межгодовой изменчивости размерного состава *B. candelabrum* свидетельствуют о том, что в поселении происходят изменения. Они не всегда заметны при сравнении состава двух смежных лет исследования, но в большем масштабе времени проявляются в виде определенных тенденций. Установлено, что с 2014 по 2017 г. в поселении при регулярном поступлении молодежи, росте животных и относительно низкой их смертности происходило накопление крупных особей с высотой раковины более 40 мм, т.е. поселение “старело”. В последующие годы наблюдалась обратная тенденция: доля наиболее крупных (старых) особей постепенно уменьшалась из-за их отмирания. Поселение *B. candelabrum* приурочено к прилюбому участку берега с довольно стабильными условиями среды, характеризующимися отсутствием резких значительных перепадов гидродинамической активности, температуры, солености и других факторов

(Степанов, 1976). Благодаря сбалансированности процесса возникновения новых агрегаций митилид и их отмирания (Селин, 2018), за последние годы здесь не наблюдалось сколько-нибудь заметного сокращения или увеличения площади субстрата, благоприятного для обитания *V. candelabrum*. Следовательно, неизменным или почти неизменным оставался и его пищевой ресурс. Таким образом, можно заключить, что в данном случае изменение состава населения этого вида связано не столько с локальными условиями, сколько с медленно текущими глобальными климатическими колебаниями физико-химических факторов среды.

Таким образом, в зал. Восток *V. candelabrum* представлен почти повсеместно, что отражает хорошую адаптацию моллюска к условиям, характерным для этой части ареала вида. Обилие животных и их размерный состав изменяются от биотопа к биотопу и с течением времени в пределах одного биотопа демонстрируют изменчивость интенсивности процессов пополнения и убыли населения, контролируемых локальными колебаниями условий среды и изменением климата.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голиков А.Н., Кусакин О.Г. Раковинные брюхоногие моллюски литорали морей СССР. Л.: Наука. 1978. 292 с.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А. Моллюски залива Посыет (Японское море) и их экология // Тр. ЗИН АН СССР. 1967. Т. 42. С. 5–152.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А., Табунков В.Д. Состав биоценозов верхних отделов шельфа южного Сахалина (приложение к статье) // Биоценозы и фауна шельфа южного Сахалина: Исслед. фауны морей. 1985. Т. 30 (38). 64 с.
- Кантор Ю.И., Сыроев А.В. Каталог моллюсков России и сопредельных стран. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 2005. 627 с.
- Костина Е.Е., Спирина И.С., Янкина Т.А. Распределение макробентоса на литорали залива Восток Японского моря // Биол. моря. 1996. Т. 22. № 2. С. 81–88.
- Погребов В.Б., Кашенко В.П. Донные сообщества твердых грунтов залива Восток Японского моря // Биологические исследования залива Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1976. С. 63–82.
- Селин Н.И. Распределение, состав поселений и рост двустворчатого моллюска *Septifer keenae* у северной границы ареала // Биол. моря. 1999. Т. 25. № 4. С. 321–323.
- Селин Н.И. Влияние условий среды на распределение, рост и продолжительность жизни *Protothaca euglypta* (Mollusca: Bivalvia) // Биол. моря. 2009. Т. 35. № 1. С. 9–13.
- Селин Н.И. Использование фотометода в исследованиях состава и обилия гидробионтов, обитающих на мягких грунтах // Биол. моря. 2011. Т. 37. № 3. С. 222–228.
- Селин Н.И. Некоторые черты биологии рака-крота *Upogebia issaeffi* (Balss, 1913) (Decapoda: Upogebiidae) из сублиторали залива Восток Японского моря // Биол. моря. 2014. Т. 40. № 1. С. 26–31.
- Селин Н.И. Состав и структура смешанных поселений *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) и *Modiolus kurilensis* F.R. Bernard, 1983 (Bivalvia: Mytilidae) в заливе Петра Великого Японского моря // Биол. моря. 2018. Т. 44. № 5. С. 307–316.
- Селин Н.И., Понуровский С.К., Черняев М.Ж. Влияние хищной гастроподы *Cryptonatica janthostoma* на структуру популяции двустворчатого моллюска *Ruditapes philippinarum* // Биол. моря. 1986. № 5. С. 72–74.
- Скарлато О.А. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Л.: Наука. 1981. 479 с.
- Скарлато О.А., Голиков А.Н., Василенко С.В. и др. Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах залива Посыет (Японское море) // Исслед. фауны морей. 1967. Т. 5(13). С. 5–61.
- Степанов В.В. Характеристика температуры и солёности вод залива Восток Японского моря // Биологические исследования залива Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1976. С. 12–22.
- Boulding E.G., Holst M., Pilon V. Changes in selection on gastropod shell size and thickness with wave-exposure on northeastern Pacific shores // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1999. V. 232. P. 217–239.
- Egorov R.V. Guide to Recent molluscs of northern Eurasia. 1. Gastropods of the families Muricidae and Thaididae from the seas of Russia // Ruthenica. 1992. V. 2. № 1. P. 63–75.
- Egorov R.V. Trophoninae (Muricidae) of Russian and adjacent waters // Ruthenica. 1993. Suppl. 1. 48 p.
- Gulbin V.V. Review of the shell-bearing gastropods in the Russian waters of the East Sea (Sea of Japan). III. Caenogastropoda: Neogastropoda // Korean J. Malacol. 2009. V. 25. № 1. P. 51–70.
- Higo S., Callomon P., Goto Y. Catalogue and bibliography of the marine shell-bearing Mollusca of Japan. Gastropoda. Bivalvia. Polyplacophora. Scaphopoda. Elle Sci. Publ. 1999. 748 p.
- Houart R., Vermeij G., Wiedrick S. New taxa and new synonymy in Muricidae (Neogastropoda: Pagodulinae, Trophoninae, Ocenebrinae) from the Northeast Pacific // Zoosymposia. 2019. V. 13. P. 184–241.
- Min D.-K. Mollusks in Korea. Seoul: Min Molluscan Research Institute. 2004. 566 p.
- Preston S.J., Roberts D. Variation in shell morphology of *Calliostoma zizyphinum* (Gastropoda: Trochidae) // J. Molluscan Stud. 2007. V. 73. P. 101–104.

## **Influence of Environmental Conditions on the Distribution and Size Composition of the Gastropod *Boreotrophon candelabrum* (Reeve, 1848) (Muricidae) in Vostok Bay, Sea of Japan**

**N. I. Selin**

*Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia*

The distribution and size composition of the gastropod *Boreotrophon candelabrum* in Vostok Bay of the Sea of Japan were investigated in 2014–2019. Mollusks occurred on different bottom types and biogenic substrates, except clean washed sands of open coves and wave-exposed rocky-boulder shores. The highest abundance of *B. candelabrum* was observed at the head of the bay, where the density and biomass were up to 5 ind./m<sup>2</sup> and about 30 g/m<sup>2</sup>, respectively. This is in agreement with the density and biomass estimates obtained in the first quantitative survey of macrobenthos of Vostok Bay in 1971–1975 (Pogrebov, Kashenko, 1976). In summer, mollusks with a shell height of 10 to 62 mm were found in the bay. The size composition of *B. candelabrum* significantly varied in different areas of the bay. A relatively narrow range of shell sizes and low number or absence of individuals larger than 44–50 mm were observed at the head of the bay on a silty bottom and in a wave-exposed area. In the *B. candelabrum* population, there was a tendency for the proportion of large mollusks with a shell height of more than 40 mm to increase between 2014 and 2017 and to decrease in subsequent years. The reasons for the variations in population composition are discussed.

*Keywords:* gastropods, *Boreotrophon candelabrum*, spatial distribution, size composition, environmental conditions

УДК 599.535.6

## ОБНАРУЖЕНИЕ НОВОГО ВИДА КИТООБРАЗНЫХ РОДА *BERARDIUS* В РОССИЙСКИХ ВОДАХ

© 2020 г. И. Д. Федутин<sup>1</sup>, \*, И. Г. Мещерский<sup>2</sup>, О. А. Филатова<sup>1,3</sup>, О. В. Титова<sup>2</sup>, И. Г. Бобырь<sup>3</sup>, А. М. Бурдин<sup>4</sup>, Э. Хойт<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва 119234, Россия

<sup>2</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия

<sup>3</sup>Национальный парк “Берингия”, Чукотский АО, пос. Провидения 689251, Россия

<sup>4</sup>Камчатский филиал Тихоокеанского института географии (КФ ТИГ) ДВО РАН, Петропавловск-Камчатский 683000, Россия

<sup>5</sup>Whale and Dolphin Conservation, Bridport, Dorset DT65DD, United Kingdom

\*e-mail: fedutin@gmail.com

Поступила в редакцию 10.04.2019 г.

После доработки 11.09.2019 г.

Принята к публикации 03.10.2019 г.

До недавнего времени считали, что в северной части Тихого океана обитает единственный представитель китообразных рода *Berardius* – северный плавун *Berardius bairdii* Stejneger, 1883. Однако результаты генетического анализа образцов тканей и морфометрические данные свидетельствуют о существовании здесь не описанного ранее вида рода *Berardius*, симпатричного с северным плавунцом, так называемого малого плавунца. В настоящем исследовании установлен факт высокой вероятности обитания малого плавунца в российских водах и описан его возможный ареал. Проведен генетический анализ контрольного региона митохондриальной ДНК 28 новых образцов рода *Berardius* из четырех районов Дальнего Востока. Образцы с Командорских островов и из Камчатского залива были отнесены к филогруппе северного плавунца. Среди мертвых животных, найденных на побережье о-ва Кунашир, обнаружено по одной особи северного и малого плавунца. Еще две особи малого плавунца были найдены на восточном побережье о-ва Сахалин. Это первые подтвержденные генетическим анализом находки нового вида рода *Berardius* на российской территории.

**Ключевые слова:** китообразные, клюворылые, плавун, северный плавун, малый плавун, митохондриальная ДНК, Cetacea, Ziphiidae, *Berardius*, *Berardius minimus*, *Berardius bairdii*

**DOI:** 10.31857/S0134347520030055

До недавнего времени считали, что в северной части Тихого океана обитает единственный представитель китообразных рода *Berardius* – северный плавун *Berardius bairdii* Stejneger, 1883. Однако результаты генетического анализа образцов тканей и морфометрические данные (Kitamura et al., 2013; Morin et al., 2017) продемонстрировали убедительные доказательства существования здесь не описанного ранее вида рода *Berardius*, симпатричного с северным плавунцом. По немногочисленным находкам выброшенных китов и сообщениям японских китобоев установлено, что у так называемого черного, или малого плавунца относительно более темная окраска кожи и меньшие размеры: длина тела взрослых особей составляет 6.3–7.3 м (Kitamura et al., 2013; Morin et al., 2017), тогда как у северного плавунца она варьирует от 9.1 до 11.1 м (Kasuya, 2002), в редких случаях достигая 12.3–12.5 м (True, 1910; Томилин, 1952; Omura et al.,

1955). В результате анализа контрольного региона митохондриальной ДНК обнаружено 5 гаплотипов у малого плавунца и 8 – у северного плавунца, а расхождение между нуклеотидными последовательностями северного и малого плавунца оказалось больше (4.4%), чем между таковыми северного и южного плавунца (*B. arnouxii*) – 3.2%, *dA* дистанции Нея (Morin et al., 2017). В работе Морина с соавторами (Morin et al., 2017) среди 178 образцов, в число которых вошли 64 образца, исследованные ранее (Kitamura et al., 2013), было выявлено 8 образцов, принадлежавших представителям отдельного вида. Все выявленные образцы малого плавунца принадлежали разным особям и были взяты от погибших животных. Их географическое распределение оказалось неоднородным: 3 образца малого плавунца были получены с северной части о-ва Хоккайдо, а 5 образцов из района Восточных Алеутских островов и прилегающей части Берин-

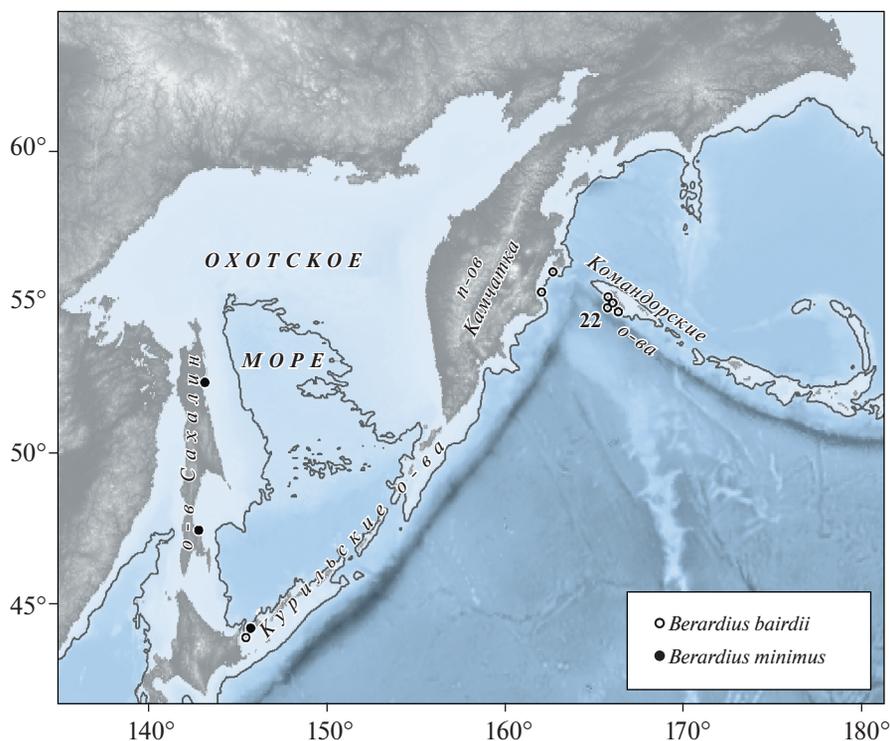


Рис. 1. Карта сбора образцов. Число на карте – количество образцов с Командорских островов. Сплошной линией обозначена изобата 1000 м.

гова моря. Среди пяти обнаруженных гаплотипов малого плавуна (Kitamura et al., 2013; Morin et al., 2017) гаплотип “b2” был уникален для японских образцов, гаплотипы “b4” и “b5” – только для образцов из района Восточных Алеутских островов, а гаплотипы “b1” и “b3” получены в результате анализа образцов из обоих районов сбора. Среди использованных в анализе 14 образцов плавуна, собранных на российской территории (13 образцов с Командорских островов и один образец из Охотского моря), ни одного образца малого плавуна не обнаружено.

Японские исследователи (Yamada et al., 2019) обобщили данные по внешней морфологии и остеометрии черепа, полученные при изучении четырех особей малого плавуна (три особи с Хоккайдо и одна особь из коллекции Национального музея Естественной истории США), и привели описание нового вида плавуна под видовым названием *Berardius minimus* sp. nov.

В настоящем исследовании обсуждаются высокая вероятность обитания малого плавуна в российских водах и его возможный ареал. Особое внимание уделено сбору образцов плавуна из разных районов потенциального местообитания и генетическому анализу этих образцов для установления видовой принадлежности. Информация о малом плавуне крайне скудна и фрагментарна. Известно немногим более 10 его подтвержденных находок,

и любые дополнительные сведения вносят существенный вклад в описание разных аспектов биологии данного вида китообразных.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Проведен генетический анализ контрольного региона митохондриальной ДНК 28 новых образцов рода *Berardius* из четырех районов Дальнего Востока (рис. 1). Образцы получены нами от живых и мертвых китов: 22 образца с о-ва Беринга, Командорские острова (среди них 2 образца от мертвых китов), 2 образца от живых особей из Камчатского залива (Восточная Камчатка), а также по 2 образца от мертвых китов с о-ва Кунашир (Южные Курилы) и о-ва Сахалин (табл. 1).

Образцы кожи живых особей брали методом дистанционной биопсии, используя арбалет и плавающую стрелу. В ходе работы каждого кита фотографировали для дальнейшей идентификации, сопоставления с каталогом северных плавунов и для избегания повторного отбора пробы. Образцы тканей мертвых китов отделяли стерильным инструментом. Все образцы тканей от живых и мертвых животных сохраняли в 96% этаноле.

Генетический анализ выполнен в кабинете методов молекулярной диагностики Института проблем экологии и эволюции им А.Н. Северцова

**Таблица 1.** Образцы плавунов, использованные в данном исследовании

Маркировка в коллекции	Гаплотип	Широта, N	Долгота, E	Место сбора	Метод сбора	Тип ткани	Рег. номер Генбанка	ID
Bbw1503*	g1	55.906	162.640	Камчатский залив	Б	К	—	Ka017
Bbw1504	g5	55.114	162.069	Камчатский залив	Б	К	—	Ka005
<b>Bsp1505</b>	<b>b1</b>	<b>43.976</b>	<b>145.612</b>	<b>о. Кунашир</b>	<b>Н</b>	<b>К</b>	<b>МК605247</b>	<b>No ID</b>
Bbw1601	g1	54.922	166.149	о. Беринга	Б	К	—	Co105
Bbw1602	g1	54.921	166.148	о. Беринга	Б	К	—	Co071
Bbw1604	g1	43.653	145.539	о. Кунашир	Н	К	—	No ID
Bbw1701	g5	54.991	166.042	о. Беринга	Б	К	—	No ID
Bbw1703	g1	54.975	166.078	о. Беринга	Б	К	—	Co154
Bbw1704	g1	54.926	166.153	о. Беринга	Б	К	—	Co108
Bbw1705	g5	54.926	166.152	о. Беринга	Б	К	—	Co120
Bbw1706	g1	54.919	166.161	о. Беринга	Б	К	—	No ID
Bbw1707	g1	54.911	166.173	о. Беринга	Б	К	—	Co056
Bbw1708	g1	54.899	166.177	о. Беринга	Б	К	—	Co173
Bbw1709	g1	54.867	166.217	о. Беринга	Б	К	—	Co176
Bbw1710	g5	54.869	166.248	о. Беринга	Б	К	—	Co029
Bbw1712	g1	54.992	166.051	о. Беринга	Б	К	—	Co100
Bbw1713	g1	54.989	166.040	о. Беринга	Б	К	—	Co008
Bbw1714	g1	54.978	166.051	о. Беринга	Б	К	—	Co128
Bbw1715	g1	54.967	166.103	о. Беринга	Б	К	—	Co026
Bbw1716	g1	55.227	166.248	о. Беринга	Н	К	—	No ID
Bbw1717	g1	55.195	166.244	о. Беринга	Н	К	—	No ID
Bbw1801	g1	54.789	166.343	о. Беринга	Б	К	—	Co027
Bbw1802	g1	54.848	166.243	о. Беринга	Б	К	—	No ID
Bbw1803	g1	54.961	166.069	о. Беринга	Б	К	—	No ID
Bbw1804	g1	54.981	166.084	о. Беринга	Б	К	—	Co099
Bbw1805	g1	54.985	166.071	о. Беринга	Б	К	—	Co177
<b>Bsp1806</b>	<b>b2</b>	<b>47.384</b>	<b>142.879</b>	<b>о. Сахалин</b>	<b>Н</b>	<b>К</b>	<b>МК605248</b>	<b>No ID</b>
<b>Bsp1807</b>	<b>b2</b>	<b>52.426</b>	<b>143.264</b>	<b>о. Сахалин</b>	<b>Н</b>	<b>М</b>	<b>МК605249</b>	<b>No ID</b>

\*У данной особи отмечена гетероплазмия A/G в сайте 248 контрольного региона, соответствующем позиции 263 последовательности гаплотипа g1 (GenBank KT936582), что подтверждено повторными анализами.

Примечание. Гаплотип по: Morin et al., 2017; метод сбора: Б – биопсия, Н – некропсия; тип ткани, из которой выделяли ДНК: К – кожа, М – мышца; регистрационный номер Генбанка – только для последовательностей малого плавуна; ID – код особи по каталогу северного плавуна. Строки, соответствующие образцам малого плавуна, выделены полужирным шрифтом.

РАН. ДНК выделяли с использованием набора Diatom DNA Prep (Лаборатория Изоген, Россия). В одном случае (образец Bsp1807) из-за сильного разложения тканей для выделения ДНК применяли набор QIAamp DNA Investigator Kit (Qiagen, Germany). Для амплификации контрольного региона использовали праймеры L15829 + H497 (Martien et al., 2014), ограничивающие участок мтДНК длиной 1052 п.н., либо пары L15829 + H16498 (Rosel et al., 1994) и DL3C (Morin et al., 2017) + H497, ограничивающие два более коротких перекрывающихся между собой участка. Праймер L15829 применен в модификации Ж.-Л. Юнга [5'-ССТССТААГАСТСАРGG-3']

(Ж.-Л. Юнг, устное сообщение). Терминирующую реакцию ставили с использованием набора BigDye Terminator v.3.1 с каждым из четырех указанных праймеров для каждого образца. Определение нуклеотидных последовательностей проводили на автоматическом анализаторе 3500 Genetic Analyzer. Выравнивание и совмещение индивидуальных последовательностей, сопоставление результирующих последовательностей с вариантами, представленными в Генбанке, выполнены в программе BioEdit 7.0.5.3 (Hall, 1999) с визуальным контролем. При дальнейшем анализе полученные последовательности были усечены до 931 п.н. в соответствии с ранее опубликованными последова-



Фото: И. Бобырь

Фото: И. Бобырь

**Рис. 2.** Самец малого плавунa (Bsp1505), найденный в мае 2015 г. на охотоморском побережье о-ва Кунашир в окрестностях кордона Алехинский Курильского заповедника.

тельностью GenBank AB571999.2-AB572008.2 (Kitamura et al., 2013).

Поскольку все обнаруженные последовательности были идентичны известным ранее, повторного филогенетического анализа не проводили.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Последовательности 25 особей с Командорских островов, Камчатского залива и о-ва Кунашир относились к филогруппе северного плавунa (идентичны гаплотипам “g1” и “g5” по: Morin et al., 2017). Особь, обнаруженная в мае 2015 г. работником Курильского заповедника на охотоморском

побережье о-ва Кунашир, оказалась малым плавуном (образец Bsp1505, последовательность идентична гаплотипу “b1” по: Morin et al., 2017). Это был взрослый самец (рис. 2), длина тела которого от конца рострума до выемки хвостового плавника составляла 7.11 м. Вторая особь малого плавунa (рис. 3) была обнаружена на восточном побережье о-ва Сахалин в июле 2018 г. (образец Bsp1806, гаплотип “b2” по: Morin et al., 2017). Это была самка, по-видимому, молодая, длина тела которой составляла 7.49 м. Подробные промеры этих двух особей приведены согласно схеме типовых промеров (табл. 2; рис. 4). Третья особь малого плавунa (образец Bsp1807) была найдена в июле 2018 г. также на восточном побережье Сахалина (рис. 5). Точную длину тела измерить не удалось из-за его значительного разложения к моменту осмотра квалифицированными специалистами (П. Ван дер Вольф, устное сообщение). Приблизительная длина тела составляла 7.5 м, а степень зарастания межкостных швов черепа (рис. 5в, 5г) указывала на то, что это было взрослое животное. Нуклеотидная последовательность контрольного региона соответствовала гаплотипу “b2” (Morin et al., 2017). Полученные последовательности малых плавунa помещены в Генбанк с регистрационными номерами МК605247–МК605249.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Максимальные усилия при сборе материала пришлось на район Командорских островов, где мы проводим многолетний комплексный мониторинг китообразных и особое внимание уделяем изучению социальной структуры и экологии местной группировки северного плавунa. Включенные в этот анализ 20 особей северного плавунa



Фото: Ю. Полтев

**Рис. 3.** Самка малого плавунa, найденная на юго-востоке о-ва Сахалин у с. Стародубское в июле 2018 г. (Фото опубликовано в открытом доступе на сайте СахНИРО, <http://www.sakhniro.ru/news/582/>).

**Таблица 2.** Промеры тела (в см) двух особей малого плавун и аналогичные морфометрические характеристики северного плавун из Охотского моря по опубликованным данным (Kishiro, 2007)

Индекс	Измерение	Малый плавун		<i>B. bairdii</i> , Охотское море					
		самец	самка	самцы			самки		
		Bsp1505	Bsp1806*	<i>n</i>	mean	SD	<i>n</i>	mean	SD
V1	Длина тела: от конца рострума до выемки хвостового плавника	711	749	34	999.8	78.82	19	1008.1	55.34
V2	от конца рострума до вершины спинного плавника	501	555	22	703.5	68.89	14	728.8	41.84
V3	от конца рострума до дыхательного отверстия	—	91	28	107.4	11.10	17	114.4	8.58
V4	от конца рострума до мелона	—	—	29	58.0	8.02	18	63.2	5.24
	Выступление нижней челюсти:								
V5	за конец рострума	9	4	23	7.2	2.72	15	7.5	2.28
V6	от конца рострума до угла рта	42	48	27	62.2	6.78	18	66.2	5.51
V7	от конца рострума до центра глаза	77	—	23	93.5	11.04	17	98.9	8.44
V8	от конца рострума до начала грудного плавника	—	133	24	160.4	20.19	14	162.1	12.94
V9	от конца рострума до центра пупка	—	—	24	438.0	33.50	15	445.7	30.86
V10	от конца рострума до центра полового отверстия (или пениса)	478	—	23	641.8	57.23	16	694.2	45.37
V11	от конца рострума до анального отверстия	—	—	24	711.4	61.06	16	734.9	40.31
V12	от центра глаза до центра ушного отверстия	—	—	22	21.7	1.79	16	21.3	1.95
V13	Продольный размер основания лопасти хвостового плавника	—	—	20	81.5	10.30	12	78.2	8.26
V14	Размах хвостового плавника	168	208	10	271.9	15.44	3	276.3	23.18
V15	Длина основания спинного плавника	45	65	19	58.2	9.35	12	64.7	7.04
V16	Высота спинного плавника	21	—	20	25.1	2.92	14	26.4	3.05
V17	Максимальная ширина грудного плавника	39	—	19	40.8	3.55	13	40.7	2.95
V18	Длина грудного плавника от конца до переднего отхождения	91	94	16	123.6	7.56	9	120.6	8.50

\* В исходных промерах этой особи, опубликованных на сайте СахНИРО (<http://www.sakhniro.ru/news/582/>), индексы V1, V2, V3, V5 и V8 измерены от конца нижней челюсти, а не от конца рострума. Эти значения были пересчитаны нами, чтобы привести их в соответствие с использованными в ранних публикациях (Kishiro, 2007) для возможности сравнения с промерами северного плавун.

из района Командорских островов, а также 12 особей из этой же акватории, исследованные ранее (Morin et al., 2017), были встречены в составе групп сородичей, сходных по размеру и внешнему виду. Многие из них зарегистрированы нами многократно в разные полевые сезоны и входят в состав долговременных стабильных альянсов (Fedutin et al., 2015). За 12-летний период ежегодных исследований командорской группировки плавун нами не отмечены особи, визу-

альная оценка размеров которых, особенности окраски или иные признаки указывали бы на их принадлежность к другому виду. Не зарегистрированы малые плавун и среди мертвых китов, выброшенных морем на Командорских островах. По-видимому, если малый плавун и посещает эту акваторию, то очень редко и, возможно, вне периода проведения нами целенаправленных работ по изучению северного плавун в данном районе (конец мая – начало сентября). На узкую сезон-

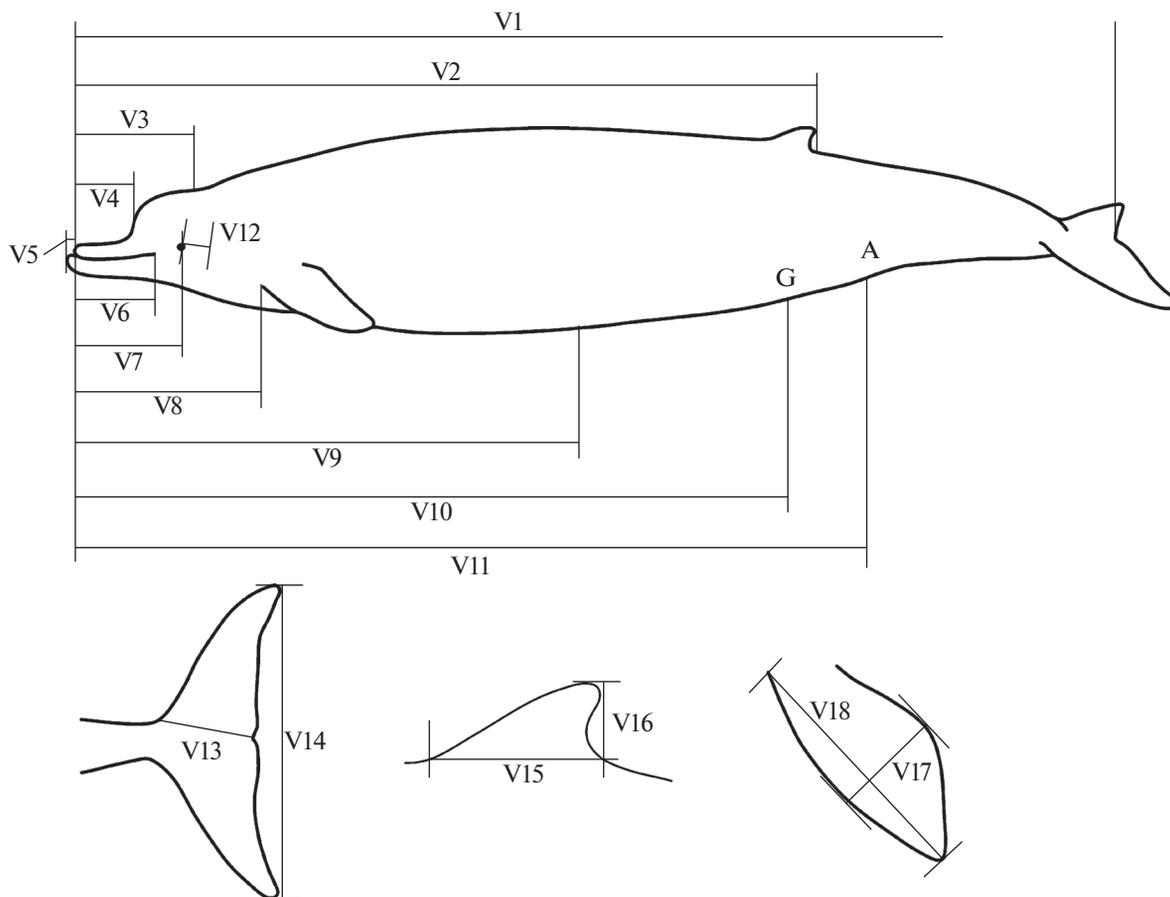


Рис. 4. Схема промеров тела северного плавуна по: Kishiro, 2007 (см. табл. 2).

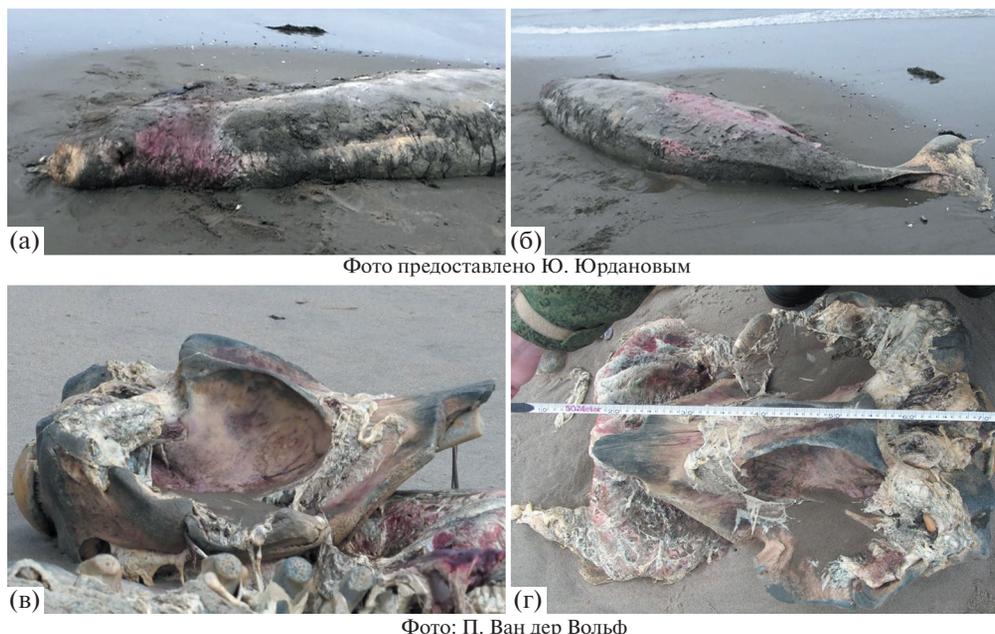


Фото предоставлено Ю. Юрдановым

Фото: П. Ван дер Вольф

Рис. 5. Малый плавун, найденный в июле 2018 г. на северо-востоке о-ва Сахалин в окрестностях входа в зал. Чайво. а – часть роострума отсутствует; б – спинной плавник отъеден медведем; в, г – череп этой же особи спустя месяц после первого обнаружения (череп лежит вентральной стороной вверх).



Фото: А. Севальнев

**Рис. 6.** Предположительно малый плавун, найденный в августе 2018 г. на охотоморском побережье о-ва Кунашир в окрестностях дачного поселка “13-й километр”. а – общий вид: туловище более плотно сбитое, чем у северного плавун; б – относительно более короткий рострум; в – наличие пары зубов на конце нижней челюсти свидетельствует о том, что животное было взрослым.

ность присутствия малого плавун у о-ва Хоккайдо, например, указывают японские авторы (Omura et al., 1955; Kitamura et al., 2013). Если северный плавун встречается там круглогодично, чаще всего в сентябре–октябре, то малого плавун наблюдали только в апреле–июне.

Все три образца малого плавун, обсуждаемые в настоящей работе, получены из южной части Охотского моря. Это были выброшенные морем туши разной сохранности, поэтому действительное место гибели животных установить проблематично. Однако с высокой уверенностью можно утверждать, что они относятся к району обитания малых плавун, упоминаемых японскими авторами. Отдельно стоит рассмотреть третью находку (Bsp1807) – мертвую особь, обнаруженную на восточном побережье Сахалина в северной части острова у входа в зал. Чайво. По состоянию туши при ее обнаружении было понятно, что между моментом гибели животного и выбросом прошло довольно много времени и тело могло дрейфовать из достаточно удаленного района Охотского моря. У восточного побережья Сахалина проходит устойчивое Восточно-Сахалинское течение, которое перемещает поверхностные массы воды в южном направлении (Морошкин, 1966). В связи с этим правдоподобно предположение, что тело малого плавун было принесено из вероятного

летнего нагульного района данного вида, расположенного к востоку или к северо-востоку от места находки. Поскольку представители рода *Berardius*, как и все кловорьлые, являются специализированными теутофагами и кормятся на больших глубинах, такими летними местообитаниями могут быть глубоководные участки центральной части Охотского моря, а также свалы у северо-восточного побережья Сахалина и котловины Дерюгина. Таким образом, эта наиболее северная находка малого плавун в западной части Тихого океана и информация о выраженной весенней сезонности присутствия данных китов в южной части Охотского моря у берегов о-ва Хоккайдо могут служить первой иллюстрацией предполагаемых широтных миграций малого плавун к летним нагульным местообитаниям.

Еще одна особь выброшенного морем китообразного, которое с большой вероятностью являлось малым плавун, была найдена в августе 2018 г. на охотоморском побережье о-ва Кунашир (рис. 6). В этом случае видовая принадлежность не была подтверждена генетическим анализом, поскольку труп животного был смыт штормами до его осмотра квалифицированными специалистами. На фотографиях, сделанных местным жителем, различимы зубы на нижней челюсти плавун, что для видов рода *Berardius* является свидетель-

ством достижения животным половой зрелости (Kasuya, 2002) и размерных характеристик взрослой особи. Приблизительные размеры тела данного животного (около 5 м, согласно устному сообщению А. Севальнева) в 2 раза меньше средних значений длины тела взрослых особей северного плавуна (см. табл. 2, по: Kishiro, 2007). Относительно короткий рострум и более плотно сбитое туловище, чем у северного плавуна, также указывают на принадлежность этой особи к новому виду (В. Бачара, устное сообщение).

В приведенных нами случаях обнаружения малых плавунов, к сожалению, не сохранился никакой морфологический материал (череп, скелеты и т.п.), так как туши животных были смыты штормами. Все находки были сделаны в труднодоступных местах, и информация о них поступала со значительной задержкой. Редкие находки малого плавуна косвенно указывают на его малочисленность в российских водах. Так как потенциальные летние нагульные местообитания данного вида предположительно находятся в исключительной экономической зоне Российской Федерации, целесообразным представляется включение этого вида в Красную книгу РФ после его официального признания Таксономическим комитетом и подтверждения факта присутствия живых особей малого плавуна в российских водах. На дальневосточных особо охраняемых природных территориях, имеющих морскую акваторию, которая может быть частью района обитания малого плавуна, особое внимание рекомендуем уделять мониторингу встреч и выбросов плавунов для прояснения режима присутствия нового вида в акватории.

Таким образом, находки нового вида рода *Berardius* в российских водах подтверждены генетическим анализом. Обнаруженный в более ранних исследованиях разрыв вероятного ареала малого плавуна подтвержден, но до сих пор не объяснен. С одной стороны, это может быть связано с относительно небольшим размером выборки и более низкой абсолютной численностью малого плавуна по сравнению с таковой северного плавуна. С другой стороны, возможно, между этими симпатричными видами существуют различия в биотопическом, географическом и сезонном распределении.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены. Прижизненное взятие проб кожи и подкожного жира методом дистанционной биопсии не наносило вреда здоровью север-

ных плавунов, так как все манипуляции осуществляли квалифицированные специалисты по стандартной апробированной многолетними исследованиями методике. В ходе работ особое внимание уделяли минимизации беспокойства животных. Данные исследования выполнены по согласованной программе совместных научных исследований ФГБУ ГПБЗ “Командорский” и КФ ТИГ ДВО РАН под контролем сотрудников заповедника.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа была выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 18-04-00462).

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность работникам Курильского заповедника Е. Козловскому, Е. Линник, участникам Южно-Сахалинского клуба “Бумеранг”, сотруднику СахНИРО О. Мухаметовой, руководителю региональной общественной организации “Экологическая вахта Сахалина” Д. Лисицыну, а также С. Фомину, Г. Жихоревой, В. Вертянкину и П. Ван дер Вольфу за содействие в получении образцов и за предоставленную информацию; жителю Южно-Курильска А. Севальневу и жителю Сахалина Ю. Юрданову, которые любезно предоставили информацию и фотографии; Ж.-Л. Юнгу (J.-L. Jung) за рекомендации по использованию праймеров; В. Бачара (W. Bachara) за информационную поддержку по выбросам плавунов и за консультации по видовой идентификации; М. Гузееву и волонтерам П. Чукмасову, П. Новайкину, И. Ваге, А. Резникову и О. Власовой, принимавшим участие в полевых работах на о-ве Беринга; руководству и сотрудникам заповедника “Командорский”, на территории которого производились полевые исследования по совместной научной программе.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Морошкин К.В.* Водные массы Охотского моря. М.: Наука. 1966. 68 с.
- Томилин А.Г.* О северном берардиусе и так называемом дальневосточном “бутылконосе” // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. 1952. № 52 (2). С. 71–78.
- Fedutin I.D., Filatova O.A., Mamaev E.G. et al.* Occurrence and social structure of Baird’s beaked whales, *Berardius bairdii*, in the Commander Islands, Russia // Mar. Mammal Sci. 2015. V. 31. № 3. P. 853–865.
- Hall T.A.* BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucleic Acids Symp. Ser. 1999. V. 41. P. 95–98.
- Kasuya T.* Giant beaked whales // Encyclopedia of marine mammals. San Diego, CA: Academic Press. 2002. P. 519–522.
- Kitamura S., Matsuishi T., Yamada T.K. et al.* Two genetically distinct stocks in Baird’s beaked whale (Cetacea:

- Ziphiidae) // Mar. Mammal Sci. 2013. V. 29. № 4. P. 755–766.
- Kishiro T. Geographical variations in the external body proportions of Baird's beaked whales (*Berardius bairdii*) off Japan // J. Cetacean Res. Manage. 2007. V. 9. P. 89–93.
- Martien K.K., Chivers S.J., Baird R.W. et al. Nuclear and mitochondrial patterns of population structure in North Pacific false killer whales (*Pseudorca crassidens*) // J. Hered. 2014. V. 105. P. 611–626.
- Morin P.A., Baker C.S., Brewer R.S. et al. Genetic structure of the beaked whale genus *Berardius* in the North Pacific, with genetic evidence for a new species // Mar. Mammal Sci. 2017. V. 33. № 1. P. 96–111.
- Omura H., Fujino K., Kimura S. Beaked whale *Berardius bairdi* of Japan, with notes on *Ziphius cavirostris* // Sci. Rep. Whales Res. Inst. 1955. V. 10. P. 89–132.
- Rosel P.E., Dizon A.E., Heyning J.E. Genetic-analysis of sympatric morphotypes of common dolphins (Genus *Delphinus*) // Mar. Biol. 1994. V. 119. P. 159–167.
- True F.W. An account of the beaked whales of the family Ziphiidae in the collection of the United States National Museum, with remarks on some specimens in other American museums // Bull. US Nat. Mus. № 73. Washington: Government Printing Office. 1910. 192 p.
- Yamada T.K., Kitamura S., Abe S. et al. Description of a new species of beaked whale (*Berardius*) found in the North Pacific // Sci. Rep. 2019. V. 9. № 12723. P. 1–14.

## Records of a New Cetacean Species of the Genus *Berardius* from Russian Waters

I. D. Fedutin<sup>a</sup>, I. G. Meschersky<sup>b</sup>, O. A. Filatova<sup>a, c</sup>, O. V. Titova<sup>b</sup>, I. G. Bobyr<sup>c</sup>,  
A. M. Burdin<sup>d</sup>, and E. Hoyt<sup>e</sup>

<sup>a</sup>Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow 119234, Russia

<sup>b</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia

<sup>c</sup>Beringia National Park, Provideniya 689251, Russia

<sup>d</sup>Kamchatka Branch, Pacific Geographical Institute, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Petropavlovsk-Kamchatsky 683000, Russia

<sup>e</sup>Whale and Dolphin Conservation, Bridport, Dorset DT65DD, United Kingdom

Until recently, it has been believed that only one cetacean species of the genus *Berardius*, the Baird's beaked whale (*Berardius bairdii* Stejneger, 1883), inhabits the northern Pacific Ocean. However, a genetic analysis of tissue samples and morphometric data provide convincing evidence for the existence of a previously undescribed *Berardius* species sympatric to Baird's beaked whale, which is referred to as "black" beaked whale. In the present study, the high probability of occurrence of the black beaked whale in Russian waters is established and its possible range described. A genetic analysis of the mitochondrial DNA control region was carried out for 28 new specimens of the genus *Berardius* from four Far Eastern regions. According to the results, all specimens from the Commander Islands and Kamchatka Bay belonged to the phylogroup of Baird's beaked whale. Of the two dead animals stranded on the Kunashir Island coast, one was identified as Baird's beaked whale and the other as black beaked whale. Another two black beaked whales were found on the eastern coast of Sakhalin Island. These are the first records of the new *Berardius* species from the Russian territory confirmed by genetic analysis.

**Keywords:** cetaceans, ziphiids, beaked whale, Baird's beaked whale, black beaked whale, mitochondrial DNA, Cetacea, Ziphiidae, *Berardius*, *Berardius minimus*, *Berardius bairdii*

УДК 574.63(26)

## ОЦЕНКА ДОЛГОВРЕМЕННЫХ ПОСЛЕДСТВИЙ ЗАГРЯЗНЕНИЯ МАЗУТОМ ПРИБРЕЖНЫХ СООБЩЕСТВ В ОНЕЖСКОМ ЗАЛИВЕ БЕЛОГО МОРЯ

© 2020 г. Т. Я. Воробьева<sup>1</sup>, \*, Н. В. Неверова<sup>1</sup>, В. В. Андрианов<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова РАН,  
Архангельск 163000, Россия

\*e-mail: vtais@yandex.ru

Поступила в редакцию 15.04.2019 г.

После доработки 17.09.2019 г.

Принята к публикации 04.10.2019 г.

Для оценки экологического состояния юго-восточной части Онежского залива Белого моря, пострадавшей от разлива мазутного топлива в 2003 г., проведен анализ современного содержания нефтяных углеводородов в разных компонентах экосистемы. Показан относительно низкий уровень их концентраций: в донных осадках — от 0.34 до 4.55 мг/кг, медиана 1.41 мг/кг; в тканях бентосных организмов — от 9.41 до 14.25 мг/кг, медиана 12.30 мг/кг; в воде — ниже 1 ПДК<sub>рыб.хоз.</sub> Отмечена низкая численность бактерий, утилизирующих нефтяные углеводороды (мазут), что позволяет говорить о состоянии данной экосистемы как близком к естественному.

**Ключевые слова:** Белое море, разлив мазута, субарктические прибрежные экосистемы, бентосные организмы, гетеротрофные бактерии, нефтеокисляющие бактерии, нефтяные углеводороды

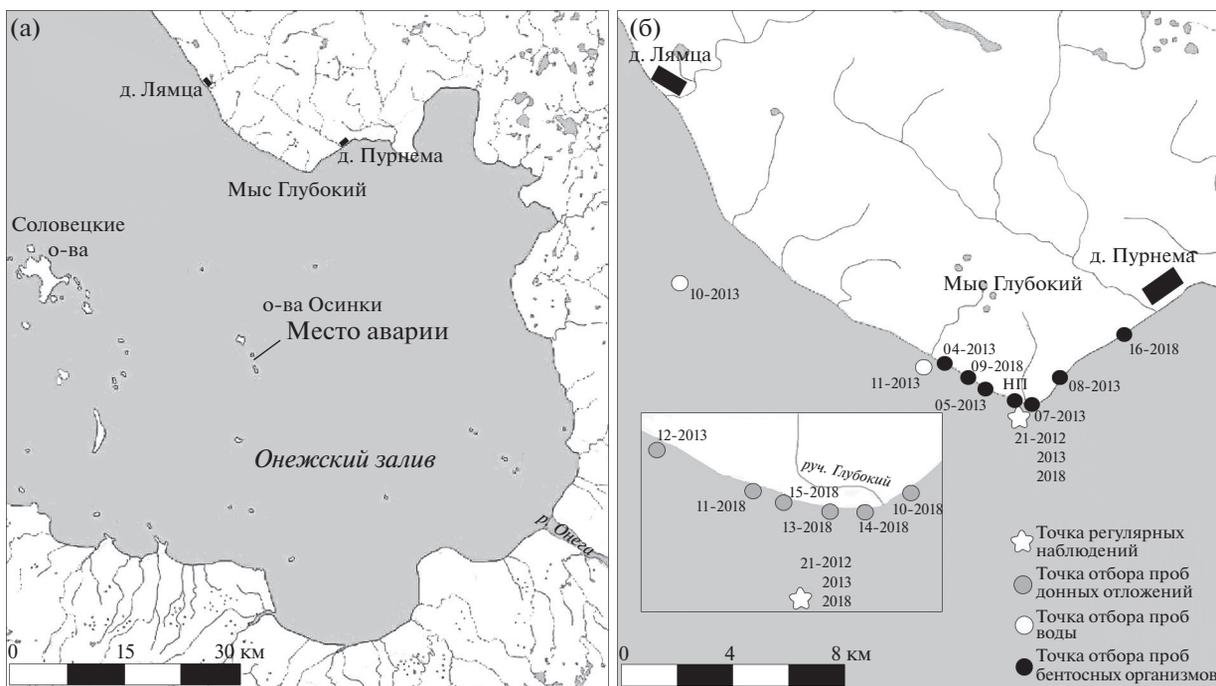
**DOI:** 10.31857/S0134347520030122

В природных условиях тяжелые разновидности нефти и мазута с повышенной вязкостью и низкой текучестью весьма устойчивы, практически не растворимы в воде и очень медленно деградируют за счет процессов выветривания. В морской воде они могут длительное время дрейфовать ниже поверхности моря или опускаться на дно (Kornilios et al., 1998; Ansell et al., 2001; Немировская, 2013; Патин, 2017, и др.). Разлив нефтепродуктов в море обычно приводит к серьезным и долговременным экологическим последствиям, а очистка берегов в этом случае сопряжена с максимальными трудностями (Патин, 2008). В силу быстрого самоочищения акватории экологические последствия разлива нефти и нефтепродуктов прослеживаются, как правило, от одного года до трех лет после возникновения аварийной ситуации (Немировская, 2013; Warnock et al., 2015, и др.). Вместе с тем известны примеры крайне медленного процесса их деградации в морских условиях, преимущественно на побережье. Прежде всего это относится к тяжелым видам нефти и нефтяным остаткам, вынесенным на берег и аккумулярованным в толще илистых отложений, где они могут сохраняться многие годы. Так, спустя 20 лет после разлива тяжелого мазута и его вы-

носа в прибрежные марши на атлантическом побережье США (штат Массачусетс) на горизонтах 5–15 см от поверхности осадков были обнаружены нефтяные остатки в виде высокомолекулярных ПАУ и циклоалканов (Teal, 1993).

Из-за особенностей биологии и экологии донные беспозвоночные (зообентос) являются основным индикатором долговременных, многолетних изменений условий среды, вызванных как естественными причинами, так и антропогенным воздействием (Миронов, 1985, 2006; Lehtonen et al., 2006; Патин, 2017, и др.). Наиболее удобными объектами для проведения экотоксикологических исследований признаны мидии (род *Mytilus*), отвечающие основным критериям организма-монитора: их колонии занимают обширные пространства; они легки в сборе и дают достаточное количество материала для анализа; будучи организмами-фильтраторами, мидии накапливают в тканях загрязняющие вещества в количестве, достаточном для прямого анализа без предварительного концентрирования (Алимов, 1981; Миронов, 1985, 2006; Патин, 2017).

Решающим фактором, определяющим самоочищение моря от нефти и нефтепродуктов, является их биodeградация, т.е. разрушение в ре-



**Рис. 1.** Район аварийного разлива топочного мазута в сентябре 2003 г. (а); карта-схема отбора проб воды, донных отложений и бентосных организмов в 2012–2013 и 2018 гг. (б).

зультате жизнедеятельности микроорганизмов. Наибольший вклад в окисление нефти и ее производных вносят гетеротрофные микроорганизмы (деструкторы органического вещества), которые способны использовать нефтяные углеводороды (НУ) в качестве основного источника энергии и углерода (Миронов, 1985, 2006; Atlas, 1993). Нефтеокисляющие бактерии (НОБ) – обычные представители гетеротрофных микроорганизмов, популяция которых формируется из эвтрофных (ЭБ) и олиготрофных (ОБ) бактерий (Ильинский, 2000). Значительная часть видов микробиоценоза способна разлагать углеводороды даже при низкой концентрации углеводородов в окружающей среде, не подвергавшейся сильному нефтяному загрязнению, поэтому численность НОБ  $10^3$  кл/мл не может служить показателем загрязнения (Руководство..., 1992; Atlas, 1993; Ильинский, 2000).

В условиях шторма 1 сентября 2003 г. в южной части Онежского залива Белого моря в районе архипелага Осинки (рис. 1а) в результате аварийной швартовки двух танкеров произошел разлив 54 т мазута марки М-100. Большая часть попавшего в морскую воду мазута в силу его физических свойств и погодных условий опустилась на дно залива и впоследствии придонными течениями была разнесена в северо-восточную и южную ча-

сти залива в виде мазутно-песчаных агрегатов (МПА). По официальным данным в ходе очистных мероприятий было собрано около 9 т мазута. В районе аварии были найдены мертвые утки, тюлени, а также отмечены выбросы мертвой рыбы (Бамбуляк, Францен, 2005). В июне–июле 2004 г. большое количество сгустков мазута обнаружено в зоне прибрежного мелководья на песке и камнях в районе мыса Глубокий (Онежский берег) и у о-ва Лесные Осинки. Еще через год на прибрежных камнях мазут находился в битумизированном состоянии, а на мелководье в виде отдельных полузамытых песком вязких комков и пластин разной величины. Результаты исследований, проведенных в 2005–2012 гг. в прибрежной зоне юго-восточной части этого района, показали, что, несмотря на прошедшие 10 лет, на дне залива еще оставались мазутные агрегаты, осевшие на дно и замытые песком (Андрианов и др., 2016; Лебедев и др., 2016).

Для оценки современного состояния экосистемы Онежского залива Белого моря, пострадавшего в 2003 г. от разлива топочного мазута марки М-100, проведены комплексные исследования, включавшие гидрохимические и гидробиологические анализы.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалы для оценки уровня накопления нефтяных углеводородов в гидробионтах юго-восточной части Онежского залива Белого моря и для количественного определения гетеротрофных бактерий, в том числе эвтрофных, олиготрофных и нефтеокисляющих (Кузнецов, Дубинина, 1989), были собраны во время комплексных экспедиций, проведенных в летний период (конец июня—начало июля) 2012–2013 и 2018 гг. В пробах донных осадков и воды в 2018 г. была определена массовая доля углеводородов (УВ). Выполнен сравнительный анализ полученных результатов и данных за 2012 и 2013 гг. (Андрианов и др., 2016). Отбор донных животных, проб воды и донных отложений проводили согласно карте-схеме (рис. 1б).

Объектами исследования для оценки содержания НУ в тканях гидробионтов послужили двусторчатые моллюски *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758), *Mytilus edulis* (Linnaeus, 1758), брюхоногий моллюск *Littorina littorea* (Linnaeus, 1758) и многощетинковый червь *Arenicola marina* (Linnaeus, 1758) из семейства Arenicolidae. Данные виды гидробионтов различаются по типу питания: макомы — собирающие детритофаги; мидии — фильтрующие сестенофаги; литторины питаются растительной пищей и детритом, соскребая их с субстрата при помощи радулы; пескожил — грунтоед.

Донные организмы собирали с глубины до 1 м вручную и при помощи гидробиологического скребка. Для очистки кишечника животных сразу после сбора помещали в морскую воду на 24 ч. После доставки в лабораторию моллюсков препарировали, целиком отделяя мягкие ткани и замораживая их до определения загрязнений. Род и вид животного уточняли с помощью атласа (Иллюстрированный атлас..., 2006). Для экотоксикологических исследований на мидиевых банках отбирали мелких (3–4 года) и крупных (6–7 лет) мидий.

Микробиологические анализы проводили в соответствии с общепринятыми методами исследований (Кузнецов, Дубинина, 1989; Руководство..., 1992). Пробы воды для анализа отбирали в стерильные склянки батометром Нискина с соблюдением всех асептических правил отбора проб; время их хранения в переносном холодильнике не превышало 4 ч. Асептические условия при проведении полевых микробиологических исследований создавали за счет стерилизации помещения переносной УФО лампой.

Численность эколого-трофических групп с разными пищевыми потребностями в составе ге-

теротрофного бактериопланктона определяли на агаризованных средах с добавлением морской соли до 20‰. Группу ЭБ определяли при посеве глубинным способом на стандартный мясопептонный питательный агар, группу ОБ — на голодный агар (отстоянная водопроводная вода с добавлением 2% агара). Воду из исследуемого водоема засеивали в чашки Петри по 1 мл без разведения и в разведении  $10^{-1}$  в двух или трех повторностях каждого разведения.

Для определения численности НОБ использовали метод предельных разведений проб воды на жидкой минеральной питательной среде Диановой–Ворошиловой (Руководство..., 1992) с добавлением морской соли до 20‰. По 9 мл стерилизованной минеральной среды разливали в пробирки, затем в первую пробирку вносили 1 мл испытуемой пробы воды и далее проводили разведение до  $10^{-5}$ . Посевы выполняли в трех повторностях, затем в каждую пробирку дозатором добавляли 0.05 мл нефтепродукта (мазут марки М-100), простерилизованного в запаянных ампулах. Посевы инкубировали при температуре 25°C, наблюдая за изменением среды на 3-и, 7-, 14- и 30-е сут и через 3 мес. Для сравнения при тех же условиях ставили контрольную пробирку со стерильной средой и нефтепродуктом. Численность с определением наиболее вероятного количества клеток рассчитывали в 1 мл по таблице Мак–Креди (Большой практикум..., 1962; Руководство..., 1992).

Содержание массовой доли нефтяных углеводородов в пробах донных осадков и воды, отобранных на станциях, определяли флуориметрическим методом по стандартным методикам ПНД Ф 16.1:2.21-98 и ПНД Ф 14.1:2.4.128-98 соответственно (ПНД Ф, 1998а, 1998б). Для оценки степени загрязнения донных отложений в исследуемом районе использовали критерий экологической оценки загрязненности грунтов по “Голландским листам” (Warmer, Dokkum, 2002), оценивающим допустимый уровень концентрации НУ в донных отложениях до 50 мг/кг.

Нефтяные углеводороды в тканях собранных гидробионтов определяли по НДИ 05.17-2009 (НДИ, 2009). Данный метод основан на экстракции неполярной фракции углеводородов из проб гомогенизированных тканей, предварительно омыленных путем щелочного гидролиза, и на последующей очистке от полярных соединений на оксиде алюминия с измерением интенсивности флуоресценции экстракта.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

*Содержание нефтяных УВ в пробах воды и донных отложений*

Летом 2012 г. на большей части исследованной акватории содержание УВ в придонном слое воды не превышало ПДК<sub>рыб. хоз</sub> для морских вод (менее 0.05 мг/дм<sup>3</sup>). Однако в западной части акватории в точке, находящейся у северо-восточного края Песчано-Наволоцкой мели, в 2012 г. концентрация УВ достигала 39 ПДК<sub>рыб. хоз</sub> (1.95 мг/дм<sup>3</sup>). В летний сезон 2013 г. ситуация повторилась: в одной из точек западнее этой мели концентрация УВ в придонном слое воды составляла 22 ПДК<sub>рыб. хоз</sub> (1.12 мг/дм<sup>3</sup>), тогда как на большей части исследованной акватории не превышала ПДК<sub>рыб. хоз</sub> (0.012–0.021 мг/дм<sup>3</sup>). В 2018 г. содержание массовой доли НУ во всех пробах воды не превышало ПДК<sub>рыб. хоз</sub> и составляло 0.017 мг/дм<sup>3</sup> в период полной воды и 0.019 мг/дм<sup>3</sup> в период малой воды.

Донные отложения на горизонтах 0–10 и 10–20 см, отобранные по одной схеме на изучаемом участке в 2013 и 2018 гг. (рис. 16), представляли собой псаммиты (крупные, средние и мелкие пески). Во время водолазного обследования дна на прилегающей акватории летом 2017 и 2018 гг. видимые нефтяные остатки не были обнаружены. Концентрация НУ в донных отложениях, собранных в 2018 г., изменялась от 0.34 до 4.55 мг/кг (медиана 1.41 мг/кг) и, как и в 2013 г., не превышала допустимых значений (50 мг/кг).

*Содержание нефтяных УВ в бентосных организмах*

Среди исследованных гидробионтов самым высоким содержание НУ (38.98 ± 7.6 мг/кг) было в тканях двусторчатого моллюска *Macoma balthica* летом 2012 г. (табл. 1). В 2013 и 2018 гг. концентрация НУ в тканях данного моллюска из этой же точки отбора снизилась до 10.88 ± 1.52 и 12.33 ± 1.73 мг/кг соответственно. У *Arenicola marina* из одной точки отбора содержание НУ в тканях за период исследования практически не изменилось и составляло 12.88 ± 1.80 мг/кг в 2012 г. и 14.25 ± 1.99 мг/кг в 2018 г. (табл. 1). Содержание НУ в тканях брюхоногого моллюска *Littorina littorea* составляло 18.34 ± 2.56 и 12.30 ± 2.00 мг/кг в 2012 и 2018 гг. соответственно (табл. 1).

*Содержание НУ в мидиях*

В нашем исследовании наиболее представленными в изучаемом районе во все периоды отбора оказались мидии. Мидиевые банки располага-

лись в основном на поверхности прибрежных камней средней и нижней литорали, на которые в 2003 г. был выброшен мазут. В тканях мидий, собранных летом 2018 г., концентрация НУ не превышала 12.37 ± 1.73 мг/кг (табл. 1).

*Количественное определение эколого-трофических групп гетеротрофных бактерий*

В 2012 г. численность эвтрофных и олиготрофных бактерий в прибрежной акватории юго-восточной части Онежского залива Белого моря в поверхностном и придонном горизонтах воды различалась на порядок (табл. 2). В придонном горизонте достаточно высокими были количественные показатели гетеротрофных бактерий: ЭБ – 2056 ± 10.96 КОЕ/мл, ОБ – 7215 ± 130.82 КОЕ/мл. Летом 2013 и 2018 гг. максимум численности ЭБ и ОБ в прибрежной акватории у мыса Глубокий составил 205 КОЕ/мл (табл. 2). Численность НОБ, утилизирующих мазут, в поверхностном и придонном горизонтах летом 2012, 2013 и 2018 гг. не превышала 110 кл/мл.

## ОБСУЖДЕНИЕ

После разлива тяжелого мазута в Онежском заливе Белого моря происходила его постепенная трансформация. В летний сезон 2005 г. в придонном слое воды концентрация нефтяных УВ изменялась от 0.33 мг/дм<sup>3</sup> в точке, расположенной в северо-восточной части залива, до 0.49 мг/дм<sup>3</sup> в самой глубоководной точке, находящейся в трех милях к востоку от о-ва Лесные Осинки (Андрянов и др., 2016). К июлю–августу 2012 г. на большей части исследованной акватории содержание УВ в придонном слое воды снизилось до ПДК<sub>рыб. хоз</sub> и ниже, но в западной части акватории в точке, находящейся у северо-восточного края Песчано-Наволоцкой мели, оно достигало 39 ПДК<sub>рыб. хоз</sub>, что указывало на наличие поблизости пластов нефтяных остатков. Высокая численность эвтрофных и олиготрофных бактерий в придонных горизонтах, не характерная для субарктических и арктических естественных морских вод (Ильинский, 2000), также подтверждает существование локальных источников вторичного загрязнения. В это же время зарегистрировано максимальное содержание НУ в тканях *Macoma balthica* в районе исследований, связанное с особенностями местобитания. Моллюски данного вида живут в песчано-илистых и илистых грунтах сублиторальной зоны, постоянно подвергаясь воздействию загрязняющих веществ, осаждающихся на частицах донных осадков (Lehtonen et al., 2006).

**Таблица 1.** Содержание массовой доли нефтяных углеводородов (НУ) в пробах гидробионтов, отобранных на литорали мыса Глубокий Онежского залива в разные годы

Год	Вид животного, возраст	Место отбора	Содержание НУ, мг/кг влажной массы
2012	<i>Macoma balthica</i>	НП	38.98 ± 5.46
	<i>Arenicola marina</i>	НП	12.88 ± 1.80
	<i>Littorina littorea</i>	НП	18.34 ± 2.57
	<i>Mytilus edulis</i> , 3–4 года	НП	22.73 ± 3.18
	<i>M. edulis</i> , 6–7 лет	НП	15.93 ± 2.23
2013	<i>Macoma balthica</i>	04-2013	9.53 ± 1.33
	<i>M. balthica</i>	05-2013	10.88 ± 1.52
	<i>Mytilus edulis</i> , 3–4 года	04-2013	13.39 ± 1.87
	<i>M. edulis</i> , 6–7 лет	05-2013	11.88 ± 1.66
	<i>M. edulis</i> , 6–7 лет	07-2013	23.37 ± 1.93
	<i>M. edulis</i> , 6–7 лет	08-2013	19.94 ± 1.68
2018	<i>Macoma balthica</i>	НП	12.30 ± 1.72
	<i>Arenicola marina</i>	НП	14.25 ± 1.99
	<i>Littorina littorea</i>	НП	12.30 ± 1.72
	<i>Mytilus edulis</i>	09-2018	11.46 ± 1.60
	<i>M. edulis</i> , 6–7 лет	НП	9.41 ± 1.32
	<i>Arenicola marina</i>	НП	14.25 ± 1.99
	<i>Mytilus edulis</i> , 6–7 лет	10-2018	6.96 ± 0.97
	<i>M. edulis</i> , 6–7 лет	16-2018	12.37 ± 1.73

Примечание. Места отбора проб указаны на рис. 1а; НП – наблюдательный пункт.

В летний сезон 2013 г. в одной из точек западнее этой мели концентрация УВ в придонном слое воды составляла 22 ПДК<sub>рыб.хоз.</sub>, тогда как на большей части акватории не превышала допустимых значений (Андрианов и др., 2016). К 2018 г. концентрация УВ на исследованной акватории была ниже ПДК<sub>рыб.хоз.</sub>

Летом 2013 и 2018 гг. максимум численности ЭБ и ОБ не превышал средние значения, характерные для незагрязненных морских экосистем (Ильинский, 2000).

Концентрация НУ в тканях мидий летом 2018 г. была сопоставима с содержанием НУ в гидробионтах из районов, напрямую не подверженных нефтяному загрязнению. Так, по результатам соб-

ственных исследований, в мидиях, собранных на Летнем берегу в районе д. Лопшеньга (N 64°57.62', E 37°42.27') и в прол. Железные ворота зал. Сухое море (N 64°58.65', E 40°12.09') Двинского залива Белого моря, содержание углеводородов в тканях составляло 9.53 ± 1.33 и 9.48 мг/кг соответственно (Неверова и др., 2019).

Проведенный непараметрический тест Манна–Уитни показал статистически значимые различия между уровнями накопления НУ тканями мидии в 2013 и 2018 гг. при уровне значимости ≥0.05, что позволяет говорить о достоверном снижении содержания НУ в тканях моллюсков за этот период и об улучшении экологической ситуации в исследуемом районе.

**Таблица 2.** Содержание нефтяных углеводородов (НУ) и эколого-трофических групп бактериопланктона в воде юго-восточной части Онежского залива Белого моря в районе мыса Глубокий в разные годы

Дата	Станция	Горизонт	ЭБ, КОЕ/мл	ОБ, КОЕ/мл	НОБ, кл/мл	Содержание НУ, мг/м <sup>3</sup>
2012 г.						
29.06	21–2012, п.в.	Поверхностный	180 ± 41.01	170 ± 21.21	13	Менее 0.05
		Придонный	2056 ± 10.96	7215 ± 130.82	110	Менее 0.05
2013 г.						
26.06	21–2013, п.в.	Поверхностный	113 ± 2.10	54 ± 0.71	3	–
		Придонный	89 ± 16.97	101 ± 8.48	60	0.012
03.07	21–2013, п.в.	Поверхностный	28 ± 1.77	16 ± 5.30	–	0.019
		Придонный	52 ± 1.06	50 ± 6.72	–	0.018
03.07	21–2013, м.в.	Поверхностный	192 ± 17.68	–	60	0.033
26.06	11–2013, п.в.	Поверхностный	17 ± 1.77	6 ± 0.35	–	–
		Придонный	20 ± 0	6 ± 0.71	–	0.004
26.06	10–2013, п.в.	Поверхностный	27 ± 2.12	42 ± 1.41	–	–
		Придонный	11 ± 0.35	13 ± 0	–	0.020
2018 г.						
3.07	21–2018, п.в.	Поверхностный	106 ± 3.54	104 ± 3.18	10	0.017
3.07	21–2018, м.в.	Поверхностный	27 ± 3.89	55 ± 1.41	25	0.020

Примечание. ЭБ – эвтрофные бактерии, ОБ – олиготрофные бактерии, НОБ – нефтеокисляющие бактерии; п.в. – полная вода; м.в. – малая вода, “–” – данные отсутствуют.

Последствия аварийного разлива относительно небольшого объема (54 т) топочного мазута в Онежском заливе Белого моря по сравнению с более масштабными разливами (Teal, 1993; Немировская, 2013; Warnock et al., 2015, и др.) оказались существенными для субарктической морской прибрежной экосистемы. Локальности и долговременности загрязнения способствовал ряд обстоятельств, связанных с метеорологическими и гидрологическими условиями района, с типом береговой линии, а также со свойствами самого нефтепродукта.

Экосистема Белого моря характеризуется как прибрежная зона из-за сильного влияния на динамику вод значительного объема речного стока и береговых эффектов. Онежский залив Белого моря представляет собой эстуарий с более сложной, чем в других заливах моря, мозаичной структурой рельефа дна, берегов, расположения остро-

вов, динамикой и стратификацией вод (Система Белого моря, 2012). Вынос нефтяного пятна в первые дни после разлива мазута в прибрежную зону островных и материковых акваторий и берегов в юго-восточной части залива существенно усугубил последствия аварии. Значительному загрязнению подверглись районы островов архипелага Осинки и о-ва Пурлуда, а также акватории у сел Лямцы и Пурнема (рис. 1). Район прибрежной акватории у мыса Глубокий рядом с с. Пурнема характеризуется широкими площадями осушки от 0.2 до 2.2 км с песчано-гравийными отложениями, перемежающимися с галечно-валунными участками (Долотов и др., 2008). Подобные береговые линии наиболее подвержены воздействию нефти и нефтепродуктов, которые быстро проникают в отложения и сохраняются годами, а при сильном загрязнении могут превращаться в асфальтовые корки (Патин, 2017). В Онежском заливе

наблюдался именно такой характер воздействия загрязнения на прибрежные зоны.

В субарктических и арктических морских экосистемах отрицательные биологические эффекты углеводородного загрязнения наиболее ощутимы в фотическом слое моря, так как низкая температура воды и воздуха тормозит естественные процессы фотохимического, биохимического и микробиологического окисления углеводородов даже летом (Миронов, 2006; Патин, 2017). В сентябре 2003 г. в момент аварии температура воды в Онежском заливе составляла 10–11°C. Топочный мазут марки М-100, температура застывания которого 25°C (ГОСТ 10585-2013), попадая в морскую воду, застывал и опускался в основном на дно, а часть его была выброшена на берег. Несмотря на штормовые условия, из-за низкой температуры не произошло эмульгирования и растворения нефтепродуктов в толще воды, что способствовало бы быстрому восстановлению экосистемы за счет биологических процессов (биодеструкции) (Патин, 2008, 2017; Немировская, 2013). С физическими свойствами попавшего в воду мазута и с низкой температурой воды в Онежском заливе связана и долговременность очищения экосистемы от нефтяного загрязнения. Устойчивый переход температуры воздуха через 0°C к отрицательным значениям по средним многолетним данным происходит обычно в конце ноября. С весенним повышением температуры воздуха вода в заливе постепенно прогревается и летом в июле ее температура достигает 12–13°C (Гидрометеорология ..., 1991; Долотов и др., 2008, 2011). Летом на исследованной части акватории Онежского залива верхний 5-метровый слой занимают опресненные воды. Максимальные значения температуры поверхностного слоя воды (20–22°C) наблюдаются в июле – в начале августа при солености 21.2–23.7‰ (Долотов и др., 2008, 2011; Андрианов и др., 2016).

Осевшие на дно мазутно-песчаные агрегаты почти половину года находятся на дне моря в условиях низкой температуры воды (минус 0.8–0.9°C), что значительно снижает скорость процессов их трансформации. С весенне-летним повышением температуры воды данные процессы активизируются и достигают максимальных значений в июле–августе, а затем вновь замедляются. Трансформация МПА происходила постепенно с неравномерной скоростью и длительный период времени служила источником вторичного загрязнения вод залива нефтяными углеводородами (Андрианов и др., 2016; Лебедев и др., 2016). Однако известно, что нефтяные остатки, особенно после разлива тяжелых нефтепродуктов, в резуль-

тате биодеградаци, испарения/выветривания и т.д. теряют свою токсичность и не подвергают экосистему постоянному экологическому риску, что характерно для свежего загрязнения (Warnock et al., 2015). Проведенные нами ранее исследования остаточного содержания НУ в МПА, выброшенных на литораль летом 2013 г. (Лебедев и др., 2016), свидетельствуют о снижении количества НУ в 18–22 раза по сравнению с таковым в контрольном образце (топочный мазут марки М-100). В мазутно-песчаном агрегате, который находился на берегу незначительное время, углеводородный состав в наибольшей степени был изменен в низкомолекулярной области  $C_8$ – $C_{19}$ , уменьшение составило от 20 до 215 раз. Процентное соотношение высокомолекулярных гомологов ( $C_{22}$ – $C_{40}$ ) изменилось незначительно как во внешней части агрегата, так и во внутренней. При более длительном нахождении агрегата на берегу отмечены значительные изменения и в высокомолекулярных областях. Во внешней части агрегата преобладали алканы  $C_{27}$ – $C_{37}$ , что может свидетельствовать о высокой степени выветривания углеводородов (Немировская, 2011). Всего на литорали в 2013 г. собрано около 38 кг МПА с максимальной массой до 7 кг, а в 2018 г. – не более 2 кг МПА с массой каждого не более 0.4 кг.

На литорали в районах осушки, в местах первичного выброса загрязнения и штормовых выносов МПА создаются благоприятные условия для дальнейшей трансформации нефтепродуктов. Метеорологические условия в Онежском заливе по сравнению с таковыми в других заливах Белого моря являются наиболее благоприятными. Если температура воды в Онежском заливе Белого моря не превышает 20–22°C, то воздух в летние месяцы может прогреваться до 30–34°C. По данным ГМС “Онега” летняя средняя температура воздуха за период с 2004 по 2018 г. изменялась от 13.6 до 17.0°C; за эти 15 лет было 289 дней с температурой воздуха выше 25°C; максимальная температура (34.6°C) зарегистрирована в июле (Погода и климат).

Таким образом, достаточно низкое содержание нефтяных углеводородов в воде, донных отложениях и тканях гидробионтов, а также невысокая численность гетеротрофных бактерий свидетельствуют о том, что состояние экосистемы Онежского залива Белого моря, подвергнувшегося 15 лет назад аварийному разливу мазута, в настоящее время близко к естественному. Незначительное поступление нефтяных углеводородов из мазутно-песчаных агрегатов, находящихся на дне и периодически выбрасываемых на литораль в зоны осушки, не

вносит существенного загрязнения в экосистему Онежского залива Белого моря.

Авторы благодарны научным сотрудникам лаборатории пресноводных и морских экосистем ФИЦКИА РАН С.И. Климову и А.В. Чупакову за ценные советы, обсуждение и помощь в работе.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта УрО РАН № 18-9-5-29. Автор В.В. Андрианов поддержан грантом р\_а № 17-45-290114. Авторы Т.Я. Воробьева и Н.В. Неверова поддержаны грантом РФФИ № 18-05-01041.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андрианов В.В., Лебедев А.А., Неверова Н.В. и др.* Долгосрочные последствия аварийного разлива нефтепродуктов в южной части Онежского залива Белого моря // Биол. моря. 2016. Т. 42. № 3. С. 169–178.
- Бамбуляк А., Францен Б.* Транспортировка нефти из российской части Баренцева региона. Сванховд: Сванховд экологический центр. 2005. 91 с.
- Большой практикум по микробиологии. М.: Высшая школа. 1962. 482 с.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 2. Вып. 1. Белое море. Гидрометеорологические условия. Л.: Гидрометеиздат. 1991. 240 с.
- ГОСТ 10585-2013. Топливо нефтяное. Мазут. Технические условия. М.: Стандартинформ. 2004. С. 10.
- Долотов Ю.С., Филатов Н.Н., Римский-Корсаков Н.А. и др.* О проявлении морского и речного факторов в фазы прилива и отлива на береговых участках разной конфигурации Белого моря // Океанология. 2011. Т. 51. № 1. С. 110–122.
- Долотов Ю.С., Филатов Н.Н., Шевченко В.П. и др.* Комплексные исследования в Онежском заливе Белого моря и эстуарии реки Онега в летний период // Океанология. 2008. Т. 48. № 2. С. 276–289.
- Иллюстрированный атлас беспозвоночных Белого моря. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 2006. 312 с.
- Ильинский В.В.* Гетеротрофный бактериопланктон: экология и роль в процессах естественного очищения среды от нефтяных загрязнений: Автореф. дис. д-ра биол. наук. М.: МГУ. 2000. 53 с.
- Кузнецов С.И., Дубинина Г.А.* Методы изучения водных микроорганизмов. М.: Наука. 1989. 285 с.
- Лебедев А.А., Лукин Л.Р., Андрианов В.В. и др.* Результаты изучения процесса самоочищения от нефтепродуктов вод Онежского залива Белого моря // Природные ресурсы и комплексное освоение прибрежных районов Арктической зоны. Архангельск: ООО “Издательские проекты”. 2016. С. 271–277.
- Миронов О.Г.* Взаимодействие морских организмов с нефтяными углеводородами. Л.: Гидрометеиздат. 1985. 176 с.
- Миронов О.Г.* Потоки нефтяных углеводородов через морские организмы // Мор. экол. журн. 2006. № 2. Т. 5. С. 5–14.
- НДИ 05.17-2009 МВИ массовой доли нефтяных углеводородов в пробах гидробионтов пресных и морских водных объектов, аттестованная ГУ Гидрохимический институт. Ростов-на-Дону. 2009. 24 с.
- Неверова Н.В., Воробьева Т.Я., Чупаков А.В.* Оценка накопления нефтяных углеводородов гидробионтами юго-восточной части Онежского залива Белого моря // Пробл. Арктики и Антарктики. 2019. Т. 65. № 4. С. 462–474.
- Немировская И.А.* Нефтяные агрегаты на пляжах Балтийского моря // Вод. ресурсы. 2011. Т. 38. № 3. С. 315–324.
- Немировская И.А.* Нефть в океане (загрязнение и природные потоки). М.: Науч. мир. 2013. 432 с.
- Патин С.А.* Нефтяные разливы и их воздействие на морскую среду и биоресурсы. М.: ВНИРО. 2008. 510 с.
- Патин С.А.* Нефть и экология континентального шельфа. Т. 1: Морской нефтегазовый комплекс: состояние, перспективы, факторы воздействия. М.: ВНИРО. 2017. 326 с.
- ПНД Ф 16.1:2.21-98. Количественный химический анализ почв. Методика выполнения измерений массовой доли нефтепродуктов в пробах почв и грунтов флуориметрическим методом с использованием анализатора жидкости “Флюорат-02”. М. 1998а. 19 с.
- ПНД Ф 14.1:2:4.128-98. Количественный химический анализ вод. Методика выполнения измерений массовой концентрации нефтепродуктов в пробах природных, питьевых, сточных вод флуориметрическим методом на анализаторе жидкости “Флюорат-02”. М. 1998б. 19 с.
- Погода и климат. Архангельская область. Онега [сайт]. URL: <http://www.pogodaiklimat.ru/weather.php?id=22641>
- Руководство по гидробиологическому анализу природных вод. СПб.: Гидрометеиздат. 1992. 318 с.
- Система Белого моря. Т. 2: Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера. М.: Науч. мир. 2012. 784 с.
- Ansell D.V., Dicks B., Guenette C.C. et al.* A review of the problems posed by spills of heavy fuel oils // Proc. of the 2001 Intern. Oil Spill Conf. Tampa. Florida. 2001. 16 p.

- Atlas R.M.* Bacteria and bioremediation of marine oil spills // *Oceanus*. 1993. V. 36. № 2. P. 71.
- Kornilios S., Drakopoulos P.G., Dounas C.* Pelagic tar, dissolved/dispersed petroleum hydrocarbons and plastic distribution in the Cretan Sea, Greece // *Mar. Pol. Bul.* 1998. V. 36. № 12. P. 989–993.
- Lehtonen K.K., Leonid S., Schneider R., Leivuori M.* Bio-markers of pollution effects on bivalves *Macoma balthica* collected on the southern coast of Finland (Baltic Sea) // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2006. V. 322. P. 155–168.
- Teal J.M.* A local oil-spill revisited // *Oceanus*. 1993. V. 36. P. 65–70.
- Warmer H., Dokkum R.* Water pollution control in the Netherlands. Policy and practice 2001. RIZA report 2002.009. Lelystad. 2002. 77 p. (NeueNiederlandische Liste. Altlasten Spektrum 3/95).
- Warnock A.M., Hagen S.C., Passeri D.L.* Marine tar residues: a Review // *Water, Air, Soil Pollut.* 2015. V. 226. P. 68.  
<https://doi.org/10.1007/s11270-015-2298-5>

## Long-Term Effects of Contamination by Fuel Oil on the Coastal Ecosystem in the Onega Bay of the White Sea

T. Ya. Vorobyeva<sup>a</sup>, N. V. Neverova<sup>a</sup>, and V. V. Andrianov<sup>a</sup>

<sup>a</sup>*Laverov Federal Research Center for Integrated Arctic Research, Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk 163000, Russia*

To assess the ecological state of the southeastern part of the Onega Bay (White Sea), which suffered from a spill of fuel oil in 2003, a comparative analysis of the current content of petroleum hydrocarbons in various components of the ecosystem was performed. The analysis showed relatively low levels of petroleum hydrocarbon concentrations: in bottom sediments (from 0.34 to 4.55 mg/kg, median 1.41 mg/kg), in tissues of benthic organisms (from 9.41 to 14.25 mg/kg, median 12.30 mg/kg) and in water (below 1 MPC<sub>fishery</sub> – the maximum permissible concentration). The low concentrations of bacteria utilizing petroleum hydrocarbons (fuel oil) were recorded; this allows us to conclude that the state of the examined ecosystem is close to the natural condition.

**Keywords:** White Sea, fuel oil spill, subarctic coastal ecosystems, benthic organisms, heterotrophic bacteria, oil-oxidizing bacteria, petroleum hydrocarbons

УДК 574.24:595.3

## ВЛИЯНИЕ ЦИНКА НА ВЫЖИВАЕМОСТЬ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ МИЗИД, ДЕСЯТИНОГИХ И ВЕСЛОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ ИЗ ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2020 г. С. А. Черкашин\*

Тихоокеанский филиал ФГБНУ ВНИРО (ТИНРО), Владивосток 690091, Россия

\*e-mail: sergey.cherkashin@tinro-center.ru

Поступила в редакцию 02.04.2019 г.

После доработки 18.06.2019 г.

Принята к публикации 03.10.2019 г.

Исследовано влияние Zn на два вида мизид, два вида веслоногих ракообразных и на один вид десятиногих ракообразных из зал. Петра Великого. Экспериментально показано, что медианные летальные концентрации (ЛК<sub>50</sub>) минимальны для молоди мизид и максимальны для молоди креветок и при 48-часовой экспозиции составили 221 и 11309 мкг Zn<sup>2+</sup>/л соответственно. Подтверждена зависимость токсикорезистентности от видовых особенностей, размеров и этапов онтогенеза тест-организмов, а также от условий проведения экспериментов, в том числе от температуры.

**Ключевые слова:** мизиды, веслоногие ракообразные, креветка, онтогенез, Zn, медианные летальные концентрации, температура

**DOI:** 10.31857/S0134347520030031

Цинк, как и подавляющее большинство других металлов, необходим для нормальной жизнедеятельности организмов. Спектр его биологической активности очень широк (Челомина и др., 2005). Цинксодержащие ферменты встречаются среди полимераз, дегидрогеназ, фосфатаз, протеаз и др. (Христофорова и др., 1993). Однако присутствующие в избытке соединения Zn могут оказывать негативное действие на водные организмы. В прибрежных акваториях дальневосточных морей России, подверженных значительному антропогенному воздействию, концентрация Zn в воде неоднократно превышала ПДК для морских вод рыбохозяйственных водоемов (Наумов, 2007).

Токсичность Zn для гидробионтов значительно варьирует в зависимости от их таксономического положения, видовых и половых особенностей, стадий онтогенеза, физиологического состояния организма, особенностей экологии, а также от физико-химических условий среды (McLusky, Hagerman, 1987; Черкашин и др., 2004; Voie, Mariussen, 2010; Henry et al., 2012; Barbieri et al., 2013; Damasceno et al., 2017, и др.). По мнению ряда исследователей, среди морских беспозвоночных именно ракообразные наименее устойчивы к воздействию металлов (Мур, Рамамурти, 1987; Wang et al., 2014). Анализ 24–98-часовых летальных концентраций ЛК<sub>50</sub> (вызывающих гибель 50% подопытных организмов), полученных для морских животных семи разных таксономических групп,

показал, что в умеренных и тропических водах при воздействии ионов Zn также наиболее уязвимы ракообразные (Wang et al., 2014). Сведения о влиянии Zn на ракообразных приведены в многочисленных публикациях, в том числе в обзорах (Eisler, 1993; Nipper, Williams, 1997; Voie, Mariussen, 2010, и др.), однако устойчивость разных групп морских ракообразных к Zn и ее зависимость от абиотических факторов остаются дискуссионными. Недостаточно исследовано влияние Zn и на представителей ракообразных из зал. Петра Великого Японского моря (Черкашин, Блинова, 2010). В связи с этим цель настоящей работы – экспериментальная оценка влияния Zn на выживаемость массовых в прибрежных водах залива представителей Copepoda, Mysidacea и Decapoda.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Опыты проводили на научно-экспериментальной базе ТИНРО-Центра на о-ве Рейнеке в зал. Петра Великого Японского моря в соответствии с методикой, описанной ранее (Черкашин и др., 2004; Методические указания ..., 2011). Объектами исследования служили мизиды *Neomysis mirabilis* (Czerniavsky, 1882) и *Paracanthomysis shikhotaniensis* (Petryashov, 1983), веслоногие ракообразные *Calanus glacialis* (Jaschnov, 1955) и *Neocalanus plumchrus* (Murakawa, 1921), а также каридная

**Таблица 1.** Изменение устойчивости ракообразных к цинку в зависимости от особенностей тест-объекта и условий проведения опыта

Тест-объект	Условия проведения опыта	Уравнение регрессии	$R^2$	ЛК <sub>50</sub> , мкг/л
<i>Neomysis mirabilis</i> , молодь, 2 мм	48 ч, 15°C, 33‰	$Y = 2.21x - 0.18$	0.95	221 ± 96
<i>N. mirabilis</i> , самки, 15–16 мм	48 ч, 15°C, 32–33‰	$Y = 0.63x + 2.84$	0.91	2683 ± 410
<i>N. mirabilis</i> , самки, 13–15 мм	48 ч, 18°C, 32–33‰	$Y = 1.52x + 0.24$	0.97	1354 ± 122
<i>Paracanthomysis shikhotaniensis</i> , самки, 15–16 мм	48 ч, 18°C, 32–33‰	$Y = 1.14x + 1.52$	0.99	1129 ± 98
<i>Calanus glacialis</i> , копеподиты, 3–4 мм	24 ч, 14°C, 33‰	$Y = 4.75x + 2.46$	0.96	3426 ± 290
<i>C. glacialis</i> , копеподиты, 3–4 мм	48 ч, 14°C, 33‰	$Y = 2.35x - 2.01$	0.90	962 ± 670
<i>Neocalanus plumchrus</i> , копеподиты, 4–6 мм	24 ч, 12°C, 33‰	$Y = 7.09x - 0.51$	0.98	5986 ± 344
<i>N. plumchrus</i> , копеподиты, 4–6 мм	48 ч, 12°C, 33‰	$Y = 6.92x + 0.56$	0.92	4381 ± 332
<i>Pandalus kessleri</i> , личинки, 9–11 мм	48 ч, 12°C, 33‰	$Y = 1.65x + 0.13$	0.89	894 ± 99
<i>P. kessleri</i> , молодь, 30–32 мм	48 ч, 17°C, 33‰	$Y = 1.31x - 0.31$	0.98	11309 ± 198

Примечание.  $x$  – концентрация изучаемого вещества;  $Y$  – эффект (% гибели животных в пробитках), производимый данной концентрацией;  $R^2$  – коэффициент корреляции.

креветка *Pandalus kessleri* (Czerniavsky, 1878). Эти виды имеют большое значение как звенья пищевых цепей в прибрежных экосистемах Японского моря (Пушина, 2005; Долганова, 2010).

Мизид ловили в июне–июле 1995 г. на глубине 0.1–1.5 м гидробиологическим сачком из мельничного сита в прибрежной акватории о-ва Рейнеке (условно-фоновый район) и содержали в адаптационных аквариумах в течение 48–72 ч. В опытах использовали яйценосных самок мизид *N. mirabilis* (длина 13–16 мм) и *P. shikhotaniensis* (15–16 мм), а также молодь *N. mirabilis* длиной 2 мм, выметанную самками в специальных емкостях. Копепод отбирали в мае 1996 г. из вертикального улова (0–20 м) большой сетью Джеди. Поскольку для снижения дисперсии результатов необходимо, чтобы тест-объекты принадлежали к одной возрастной и размерной группе, использовали копеподитов *C. glacialis* и *N. plumchrus* на 4–5-й стадии длиной 3–4 и 4–6 мм соответственно. Время пребывания в акклимационном аквариуме составляло 24–48 ч. Личинок (9–11 мм) и молодь (30–32 мм) креветки *P. kessleri* отлавливали в июне и августе 1997 г. на глубине до 3 м с помощью гидробиологического сачка и комбинированной мальковой волокуши. Акклимацию личинок и молоди креветки к лабораторным условиям проводили в течение 2 и 10 сут соответственно.

В стеклянные стаканы объемом 0.5 л с чистой отстоянной и фильтрованной морской водой помещали по 5 экз. самок мизид, копеподитов или личинок креветки. Молодь мизид рассаживали по 6 экз. в 0.2 л воды, а молодь креветок – по 5 экз. в 1 л воды. Всего в экспериментах использовали 108 неполовозрелых особей и 180 самок *N. mirabilis*, 90 самок *P. shikhotaniensis*, по 90 копеподитов *C. glacialis* и *N. plumchrus*, а также по 90 личинок и

неполовозрелых особей *P. kessleri*. Концентрации ионов  $Zn^{2+}$ , использованные в экспериментах, получали, добавляя в емкости с тест-организмами необходимое количество маточного раствора, приготовленного на бидистиллированной воде, в которую в качестве токсиканта вносили  $ZnCl_2$ . В опытах использовали пять концентраций  $Zn^{2+}$ : на мизидах *N. mirabilis* – от 60 до 3000 мкг/л, на *P. shikhotaniensis* – 100–10000 мкг/л; на веслоногих ракообразных – 2100–10000 мкг/л; на личинках и молоди креветки – 100–3000 и 600–15000 мкг/л соответственно. Концентрацию  $Zn^{2+}$  в растворах определяли в начале и в конце экспериментов на атомно-адсорбционном спектрофотометре Nippon Jarrell Ash AA–855. В расчетах использовали средние концентрации катионов.

Все концентрации металла тестировали в трех повторностях. Одновременно также в трех повторностях и с организмами из этой же партии ставили контрольный опыт, однако в контрольные сосуды с морской водой маточный раствор  $ZnCl_2$  не вносили. В течение эксперимента животных не кормили. Гибель тест-объектов регистрировали каждые 24 ч; погибших животных удаляли.

Соленость тестируемых растворов и контрольной воды составляла 32–33‰. Температура при проведении опытов для разных тест-объектов варьировала от 12 до 18°C (табл. 1). Содержание кислорода составляло > 80% насыщения.

Для количественной оценки токсичности Zn использовали пробит-анализ (Методические указания..., 2011), реализованный в MS Excel (Черкашин и др., 2004). Используя регрессионные уравнения зависимости “концентрация – эффект (% гибели в пробитках)”, определяли величины ЛК<sub>50</sub>.

Ошибку ЛК<sub>50</sub> вычисляли по формуле (Черкашин и др., 2008):

$$m = \frac{\sigma}{\sqrt{N}},$$

где  $\sigma$  – стандартное отклонение;  $N$  – общее число животных в группах, летальность в которых составляла не менее 6.7% (пробит 3.5) и не более 93.3% (пробит 6.5).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Исследование влияния растворов Zn на мизид, веслоногих ракообразных и креветок из зал. Петра Великого показало, что мизиды, особенно стеногалинная *Paracanthomysis shikhotaniensis*, наименее устойчивы к Zn (табл. 1). Токсикорезистентность молоди эвригалинной мизиды *Neomysis mirabilis* в возрасте менее суток была ниже, чем у яйценосных самок; величины 48 ч ЛК<sub>50</sub> Zn<sup>2+</sup> составляли соответственно 221 и 2683 мкг/л. Токсикорезистентность молоди мизиды *N. mirabilis* была ниже, чем личинок креветки *Pandalus kessleri* и тем более копеподитов веслоногих ракообразных. Наиболее устойчивой к цинку была молодь креветки, для которой величина 48 ч ЛК<sub>50</sub> Zn<sup>2+</sup> составляла 11730 мкг/л. Несмотря на то, что опыты с личинками *P. kessleri* проводили при более низкой температуре, их устойчивость была почти в 13 раз ниже, чем у молоди этого же вида (табл. 1).

При увеличении длительности экспозиции, как правило, увеличивалось количество погибших животных в каждой тестируемой концентрации и, соответственно, снижались значения ЛК<sub>50</sub> (табл. 1). Для *Calanus glacialis* величины 24 и 48 ч ЛК<sub>50</sub> Zn<sup>2+</sup> составляли 3426 и 962 мкг/л соответственно. При температуре растворов 15°C величина 48 ч ЛК<sub>50</sub> Zn<sup>2+</sup> для самок *N. mirabilis* была в 2 раза выше, чем при температуре 18°C.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что у морских беспозвоночных значения ЛК<sub>50</sub> Zn<sup>2+</sup> в 96-часовых опытах варьировали от 200 до 32000 мкг/л (Eisler, 1993). Близкие величины ЛК<sub>50</sub> (200–35000 мкг/л) этого металла, полученные в кратковременных опытах, приведены и в другом обзоре (Мур, Рамамурти, 1987). Анализ литературных данных показал, что в 48–168-часовых опытах минимальные значения ЛК<sub>50</sub> Zn<sup>2+</sup> для морских ракообразных составляли 44–70 мкг/л (табл. 2). Вероятно, многие токсикологические эксперименты были выполнены с целью выявления наиболее уязвимых тест-организмов и минимальных токсичных концентраций Zn<sup>2+</sup>. Такие тест-организмы, как мелкоразмерная (<2 мм) молодь мизид *Holmesimysis costata*, *Mysidopsis juniae* и *Americamysis bahia* в возрасте 24–72 ч

(табл. 2), были столь же уязвимы (чувствительны) к воздействию Zn<sup>2+</sup>, как и послеличинки креветки *Xiphopenaeus kroyeri* размером 32 мм (табл. 2). Еще меньшей токсикорезистентностью обладали половозрелые особи веслоногого ракообразного *Te-mora stylifera* (табл. 2) с длиной тела 1–2 мм. Выловленные в прибрежных акваториях Бразилии *T. stylifera* были акклиматизированы к экспериментальным условиям всего за 24 ч. Этим обстоятельством авторы объясняют их пониженную устойчивость к Zn по сравнению с таковой у других копепод, культивируемых в лабораториях (Nipper et al., 1993). Небольшие размеры, а следовательно, большая удельная поверхность контакта с окружающей средой и повышенная абсорбция поллютантов – причины пониженной устойчивости гидробионтов к неблагоприятным воздействиям (табл. 1). В опытах с более крупными веслоногими ракообразными из зал. Петра Великого нами было показано, что величина 24 ч ЛК<sub>50</sub> Zn<sup>2+</sup> для копеподитов *Calanus glacialis* (размер 3–4 мм) составляла 3426 мкг/л, а для *Neocalanus plumchrus* (4–6 мм) – 5986 мкг/л. Копеподы других видов оказались еще устойчивее к Zn<sup>2+</sup> (табл. 2).

Среди эстуарных и морских мизид наиболее уязвима к воздействию цинка *H. costata*, для молоди которой значение 168 ч ЛК<sub>50</sub> Zn<sup>2+</sup> составляло лишь 47 мкг/л (Hunt et al., 1991). Исследованные нами бореальные виды *Neocalanus mirabilis* и *Paracanthomysis shikhotaniensis* по устойчивости к Zn<sup>2+</sup> занимают промежуточное положение среди других видов мизид (см. табл. 1, 2). Наиболее токсикорезистентны половозрелые особи мизиды *Praunus flexuosus*, которые обычны в мелководных прибрежных и эстуарных акваториях северной Европы и обитают при солёности от 2 до 33‰ (McLusky, Hagerman, 1987).

Токсикорезистентность животных, очевидно, связана с видовой спецификой физиологических и биохимических процессов и с интенсивностью протекания метаболизма. Стеногалинные организмы отличаются повышенной уязвимостью к токсикантам, в том числе к повышенной концентрации Zn. Согласно нашим данным, для самок мизиды *P. shikhotaniensis* 48 ч ЛК<sub>50</sub> Zn<sup>2+</sup> составляла 1129 мкг/л, а для самок эвригалинной *N. mirabilis* – 1354 мкг/л (табл. 1), несмотря на меньшие размеры последних. Максимальных значений (209000 мкг/л) величина 24 ч ЛК<sub>50</sub> Zn<sup>2+</sup> достигала у науплиев гипергалинной *Artemia* sp. (Damasceno et al., 2017).

Известные для десятиногих ракообразных величины 48–168 ч ЛК<sub>50</sub> Zn<sup>2+</sup> варьируют в пределах 70–44000 мкг/л (табл. 2). В нашем исследовании для личинок и молоди креветки *Pandalus kessleri* они составляли 894 и 11309 мкг/л соответственно (табл. 1), подтвердив известную тенденцию к возрастанию устойчивости ракообразных к дей-

Таблица 2. Величина ЛК<sub>50</sub> Zn<sup>2+</sup> для мизид, десятиногих и веслоногих ракообразных

Тест-объект	Условия проведения опыта	ЛК <sub>50</sub> , мкг/л	Литературный источник
Mysidacea			
<i>Holmesimysis costata</i> , молодь	168 ч, 11–13°C, 31–33‰	47	Hunt et al., 1991
<i>Mysidopsis juniae</i> , молодь	168 ч, 24°C, 35‰	159	de Figuerêdo et al., 2016
<i>M. juniae</i> , молодь	96 ч, 25°C, 32–35‰	360	Nipper et al., 1993
<i>Neomysis japonica</i> , половозрелые особи	96 ч, 20°C, 30‰	646	Min et al., 2009
<i>Tenagomysis novae-zealandiae</i> , молодь	96 ч, 20°C, 34‰	680	Nipper, Williams, 1997
<i>Neomysis integer</i> , молодь	96 ч, 20°C, 5‰	540	Verslycke et al., 2003
	96 ч, 20°C, 25‰	1037	
<i>Praunus flexuosus</i> , половозрелые	96 ч, 5°C, 9‰	14000	McLusky, Hagerman, 1987
	96 ч, 5°C, 18‰	23000	
	96 ч, 5°C, 27‰	23000	
	96 ч, 15°C, 18‰	16000	
Decapoda			
<i>Xiphopenaeus kroyeri</i> , послеличинки	48 ч, 25°C, 36‰	460	Barbieri et al., 2013
	96 ч, 15°C, 36‰	210	
	96 ч, 25°C, 36‰	70	
<i>Litopenaeus vannamei</i> , послеличинки	48 ч, 25°C, 15‰	2140	Wu, Chen, 2004
	96 ч, 25°C, 25‰	1350	
<i>Callinassa australiensis</i> , самцы	96 ч, 19°C, 34.1–37.5‰	10200	Ahsanullah et al., 1981
	336 ч, 19°C, 34.1–37.5‰	1200	
<i>Exopalaemon carinicauda</i> , молодь	48 ч, 25°C, 33‰	44000	Zhang et al., 2017
	96 ч, 25°C, 33‰	17200	
Copepoda			
<i>Temora stylifera</i> , половозрелые	48 ч, 25°C, 35.5‰	44	Nipper et al., 1993
<i>Acartia lilljeborgi</i> , половозрелые	То же	370	
<i>Acartia simplex</i> , половозрелые или поздние копеподиты	24 ч, 17°C, 35‰	1090	Arnott, Ahsanullah, 1979
<i>Paracalanus parvus</i> , половозрелые или поздние копеподиты	То же	1380	
<i>Scutellidium</i> sp., половозрелые или поздние копеподиты	То же	1860	
<i>Artemia</i> sp., науплии	24 ч, 24 ± 2°C, 17‰	134000	Damasceno et al., 2017
	24 ч, 24 ± 2°C, 35‰	209000	

ствию тяжелых металлов (ТМ) с увеличением возраста (Aquatic..., 2003; Черкашин, Блинова, 2010). Величина токсикорезистентности *N. mirabilis* на раннем этапе онтогенеза примерно на порядок меньше, чем у яйценосных самок (табл. 1). Известно, что эмбрионы некоторых видов беспозвоночных менее уязвимы к воздействию Zn<sup>2+</sup>, чем личинки, молодь или половозрелые особи (Aquatic..., 2003).

Большое значение в проявлении токсичности ТМ для ракообразных имеют условия экспериментов. С увеличением длительности экспозиции увеличивается количество погибших животных в

каждой тестируемой концентрации и, соответственно, снижаются величины ЛК<sub>50</sub>. Потому для каждой величины ЛК<sub>50</sub> указывают время экспозиции. Известно, что такие абиотические факторы, как температура, соленость, рН воды, содержание растворенного кислорода и др., определяют, с одной стороны, устойчивость гидробионтов, с другой – форму и физико-химические свойства соединений ТМ. Для ракообразных важную роль в проявлении токсичности ТМ играет температура среды (McLusky, Hagerman, 1987; Черкашин, Блинова, 2010; Holmstrup et al., 2010; Henry et al., 2012). При повышении температуры растворов

значительно увеличивается негативное влияние токсиканта. Так, при повышении температуры с 15 до 18°C величина 48 ч ЛК<sub>50</sub> Zn<sup>2+</sup> для самок мизиды *N. mirabilis* снижалась приблизительно в 2 раза (табл. 1). Этот эффект обычно связывают с увеличением поглощения и накопления металла организмом (Holmstrup et al., 2010; Henry et al., 2012). Биодоступные формы металлов действуют на клеточные ферменты, участвующие в метаболизме. При повышении температуры воды увеличивается скорость поглощения металлов и усиливается их негативное действие на ракообразных. Однако и разнонаправленные значительные изменения температуры, как и других абиотических факторов, за пределами определенного диапазона, благоприятного для тест-организмов, уменьшают их токсикорезистентность, оказывая влияние на функциональное состояние животных (Черкашин, Блинова, 2010). В токсикологических опытах можно наблюдать универсальное правило оптимума в экологии, т.е. вне оптимума жизненно необходимых условий организмы становятся наиболее уязвимыми к действию неблагоприятных экологических факторов.

Известно, что, воздействуя на форму и физико-химические свойства соединений металлов и, как следствие, на их биодоступность, соленость существенно влияет на проявление токсичности ТМ для ракообразных. Повышение солености воды, как правило, приводит к снижению токсичности Zn (McLusky, Hagerman, 1987; Мур, Рамамурти, 1987; Verslycke et al., 2003; Barbieri et al., 2013; Damasceno et al., 2017, и др.). При увеличении солености от 5 до 25‰ отмечено уменьшение токсичности ТМ по отношению к мизиде *Neomysis integer*, вероятно, из-за образования комплексов с ионами Cl<sup>-</sup>, приводящего к снижению концентрации свободных ионов в растворах (Verslycke et al., 2003). При этом комплексные соединения в основном менее токсичны, чем “свободные” ионы металла (Wright, 1995). В то же время в данных работах не обсуждается влияние жесткости воды на биодоступность соединений металлов. Известно, что карбонаты ТМ образуют практически не растворимые комплексы, становясь малодоступными для гидробионтов. Показано, что при низкой солености доля биодоступной формы Zn<sup>2+</sup> выше, но не настолько, чтобы быть причиной увеличения токсичности для *Artemia* sp. (Damasceno et al., 2017). Еще одной причиной снижения наблюдаемой токсичности при повышении солености считают конкуренцию металла с другими катионами, такими как Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup> и Na<sup>+</sup>, что подтверждается моделью биотических лигандов (Janssen et al., 2003). Конкуренция между Zn<sup>2+</sup> и другими катионами приводит к снижению связывания ионов металла с биотическим лигандом и, следовательно, к снижению токсичности. В то же время при

изучении влияния солености на токсичность Zn<sup>2+</sup> для эстуарной мизиды *Tenagomysis novae-zealandiae* (см.: Nipper, Williams, 1997) не выявлено значительной изменчивости величин 96 ч ЛК<sub>50</sub>, но показана максимальная токсикорезистентность этого ракообразного при солености 20‰ и меньшая – при минимальной и повышенной солености (5 и 34‰). Вероятно, при оптимальном для каждого вида ракообразных интервале солености токсичность Zn<sup>2+</sup> минимальна.

Снижение доли биодоступных соединений металлов в воде с увеличением ее солености, жесткости и при воздействии других факторов существенно влияет на токсикорезистентность организмов. Поэтому при интерпретации результатов опытов важно учитывать концентрации металлов, доступных для животных. Так, для оценки величины ЛК<sub>50</sub> Zn<sup>2+</sup> для копеподы *T. stylifera* использовали расчетные значения концентраций металла в растворах соленостью 35.5‰ (Nipper et al., 1993). Биодоступные концентрации Zn значительно ниже, следовательно, значение ЛК<sub>50</sub> должно быть меньше, т.е. мелкоразмерные веслоногие ракообразные этого вида действительно наименее устойчивы к воздействию Zn по сравнению с другими тест-организмами.

Таким образом, среди изученных ракообразных зал. Петра Великого наименее устойчивой к воздействию Zn оказалась молодь эвригалинной мизиды *N. mirabilis* (длина 2 мм). Несмотря на большие размеры, самки стеногалинной мизиды *P. shikhotaniensis* отличались повышенной уязвимостью к действию Zn по сравнению с таковой самок *N. mirabilis*. Наиболее устойчивой к цинку была молодь креветки *P. kessleri* (длина 30–32 мм). Копеподиты веслоногих ракообразных длиной 3–6 мм по устойчивости к Zn были близки к самкам мизид. Следовательно, токсикорезистентность ракообразных в большей степени зависела от их видовых особенностей, чем от размеров и этапов развития тест-организмов. При увеличении температуры растворов увеличивалась смертность ракообразных.

Сопоставление межгрупповых различий величин ЛК<sub>50</sub> не выявило какого-либо закономерного изменения устойчивости животных в зависимости от их положения в филогенетическом ряду. Однако обращает на себя внимание повышенная уязвимость некоторых видов веслоногих ракообразных и мизид.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую признательность д. б. н. Л.Т. Ковековдой и зав. аналитическим центром ТИПРО-Центра к. б. н. М.В. Симоконю за определение  $Zn^{2+}$  в тестируемых растворах.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Долганова Н.Т. Зоопланктон Японского моря как потенциальная кормовая база для пастбищного выращивания лососевых // Изв. ТИПРО. 2010. Т. 163. С. 311–337.
- Методические указания по разработке нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения. М.: Изд-во ВНИРО. 2011. 201 с.
- Мур Дж., Рамамурти С. Тяжелые металлы в природных водах: Контроль и оценка влияния: Перевод с англ. М.: Мир. 1987. 288 с.
- Наумов Ю.А. Антропогенное воздействие на прибрежно-шельфовую зону дальневосточных морей России (на примере залива Петра Великого) // География и природные ресурсы. 2007. № 1. С. 106–114.
- Пущина О.И. Питание и пищевые взаимоотношения массовых видов донных рыб в водах Приморья в весенний период // Изв. ТИПРО. 2005. Т. 142. С. 246–269.
- Христофорова Н.К., Шулькин В.М., Кавун В.Я., Чернова Е.Н. Тяжелые металлы в промысловых и культивируемых моллюсках залива Петра Великого. Владивосток: Дальнаука. 1993. 296 с.
- Челомин В.П., Бельчева Н.Н., Слинко Е.Н., Силина А.В. Характеристика микроэлементного состава донных беспозвоночных, находящихся под воздействием терригенного стока и антропогенным влиянием // Состояние морских экосистем, находящихся под влиянием речного стока. Владивосток: Дальнаука. 2005. С. 228–245.
- Черкашин С.А., Никифоров М.В., Шелехов В.А. Использование показателей смертности предличинок морских рыб для оценки токсичности цинка и свинца // Биол. моря. 2004. Т. 34. № 3. С. 247–252.
- Черкашин С.А., Пряжевская Т.С., Ковековдова Л.Т., Симоконь М.В. Влияние меди на выживаемость предличинок японского анчоуса *Engraulis japonicus* (Temminck et Schlegel, 1846) // Биол. моря. 2008. Т. 34. № 5. С. 377–380.
- Черкашин С.А., Блинова Н.К. Влияние тяжелых металлов на выживаемость ракообразных (обзор) // Гидробиол. журн. 2010. Т. 46. № 4. С. 84–97.
- Ahsanullah M., Negilski D.S., Mobley M.C. Toxicity of zinc, cadmium and copper, to the shrimp *Callinassa australiensis*. I. Effects of individual metals // Mar. Biol. 1981. V. 64. P. 299–304.
- Aquatic Hazard Assessment II Databases // ECETOC Technical Report № 91. Brussels: European Centre for Ecotoxicology and Toxicology of Chemicals. 2003. 170 p.
- Arnott G.H., Ahsanullah M. Acute toxicity of copper, cadmium and zinc to three species of marine copepod // Aust. J. Mar. Freshwater Res. 1979. V. 30. № 1. P. 63–71.
- Barbieri E., Branco J.O., Santos M.C.F., Hidalgo K.R. Effects of cadmium and zinc on oxygen consumption and ammonia excretion of the sea-bob shrimp, according to the temperature // Bol. Inst. Pesca. 2013. V. 39. № 3. P. 299–309.
- Damasceno É.P., de Figueiredo L.P., Pimentel M.F. et al. Prediction of toxicity of zinc and nickel mixtures to *Artemia* sp. at various salinities: From additivity to antagonism // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2017. V. 142. P. 322–329.
- de Figueiredo L.P., Nilin J., da Silva A.Q. et al. Development of a short-term chronic toxicity test with a tropical mysid // Mar. Pollut. Bull. 2016. V. 106. № 1–2. P. 104–108.
- Eisler R. Zinc hazards to fish, wildlife, and invertebrates: a synoptic review // Contaminant Hazard Reviews. Report № 26. Laurel, MD: U.S. Department of the Interior, Fish and Wildlife Service. 1993. № 10. P. 5–106.
- Henry R.P., Lucu Č., Onken H., Weihrauch D. Multiple functions of the crustacean gill: osmotic/ionic regulation, acid-base balance, ammonia excretion, and bioaccumulation of toxic metals // Front. Physiol. 2012. V. 3. P. 431.
- Holmstrup M., Bindesbøl A.-M., Oostingh G.J. et al. Interactions between effects of environmental chemicals and natural stressors: A review // Sci. Total Environ. 2010. V. 408. № 18. P. 3746–3762.
- Hunt J.W., Anderson B.S., Turpen S.L. et al. Interlaboratory comparisons and protocol development with four marine species // Marine Bioassay Project, Sixth Report. Sacramento, California: State Water Resource Control Board. 1991. 204 p.
- Janssen C.R., Heijerick D.G., De Schamphelaere K.A.C., Allen H.E. Environmental risk assessment of metals: tools for incorporating bioavailability // Environ. Int. 2003. V. 28. № 8. P. 793–800.
- Min E.Y., Kim Y.S., Kim S.S. et al. Acute toxicity of various heavy metals on mysid, *Neomysis japonica* // Korean J. Fish. Aquat. Sci. 2009. V. 42. № 6. P. 628–632.
- McLusky D.S., Hagerman L. The toxicity of chromium, nickel and zinc: effects of salinity and temperature, and the osmoregulatory consequences in the mysid *Praunus flexuosus* // Aquat. Toxicol. 1987. V. 10. № 4. P. 225–238.
- Nipper M.G., Badaró-Pedroso C., José V.F., Melo S.L.R. Toxicity testing with coastal species of Southeastern Brazil. Mysids and copepods // Bull. Environ. Contam. Toxicol. 1993. V. 51. P. 99–106.
- Nipper M.G., Williams E.K. Culturing and toxicity testing with the New Zealand mysid *Tenagomysis novae-zealandiae*, with a summary of toxicological research in this group // Australas. J. Ecotoxicol. 1997. V. 3. P. 117–129.
- Verslycke T., Vangheluwe M., Heijerick D. et al. The toxicity of metal mixtures to the estuarine mysid *Neomysis inte-*

- ger* (Crustacea: Mysidacea) under changing salinity // *Aquat. Toxicol.* 2003. V. 64. № 3. P. 307–315.
- Voie Ø., Mariussen E.* Effects of heavy metals from outdoor shooting ranges on aquatic organisms // FFI-Rapport 2010/00680. Kjeller: Norway: Norwegian Defence Research Establishment. 2010. V. 680. 45 p.
- Wang Z., Kwok K.W.H., Lui G.C.S. et al.* The difference between temperate and tropical saltwater species' acute sensitivity to chemicals is relatively small // *Chemosphere.* 2014. V. 105. P. 31–43.
- Wright D.A.* Trace metal and major ion interactions in aquatic animals // *Mar. Pollut. Bull.* 1995. V. 31. P. 8–18.
- Wu J.P., Chen H.-C.* Effects of cadmium and zinc on oxygen consumption, ammonium excretion, and osmoregulation of white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) // *Chemosphere.* 2004. V. 57. № 11. P. 1591–1598.
- Zhang C., Yu K., Li F., Xiang J.* Acute toxic effects of zinc and mercury on survival, standard metabolism, and metal accumulation in juvenile ridgetail white prawn, *Exopalaemon carinicauda* // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2017. V. 145. P. 549–556.

## Effect of Zinc on Survivability of Some Mysid, Decapod, and Copepod Species from Peter the Great Bay, Sea of Japan

S. A. Cherkashin

*Pacific Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (TINRO), Vladivostok 690091, Russia*

Effects of Zn on two mysid, two copepod, and one decapod crustacean species from Peter the Great Bay are studied. Experiments have shown the lowest median lethal concentrations (LC<sub>50</sub>) in case of a 48-h exposure for juvenile mysids (221 µg Zn<sup>2+</sup>/L) and the highest concentrations for juvenile grass shrimp (11309 µg Zn<sup>2+</sup>/L). The relationship of toxicoresistance with species-specific features, body size, and ontogeny stage of test organisms, as well as with experimental conditions including water temperature, has been confirmed.

*Keywords:* mysids, copepods, shrimp, ontogeny, Zn, median lethal concentrations, temperature

УДК 594.1:591.341:591.49

## МОРФОЛОГИЯ ЛИЧИНОЧНОЙ РАКОВИНЫ И НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ *GLYCYMERIS YESSOENSIS* G.B. SOWERBY III, 1889 (BIVALVIA: GLYCYMERIDAE) В ЗАЛИВЕ ВОСТОК ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2020 г. Н. К. Колотухина<sup>1</sup>, А. В. Радовец<sup>1,2, \*</sup>

<sup>1</sup>Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского (ННЦМБ) ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия

<sup>2</sup>Дальневосточный федеральный университет  
Владивосток 690600, Россия

\*e-mail: radovets@list.ru

Поступила в редакцию 05.09.2019 г.

После доработки 10.12.2019 г.

Принята к публикации 30.01.2020 г.

Приведены отличительные особенности морфологии раковины личинки двустворчатого моллюска *Glycymeris yessoensis* (семейство Glycymeridae) из зал. Восток зал. Петра Великого Японского моря, в том числе строение замковой системы, размерные параметры раковины и их соотношение. Указаны сроки нахождения личинок в планктоне.

**Ключевые слова:** двустворчатые моллюски, великонх, педивелигер, раковина, личиночный замок, провинкулюм

**DOI:** 10.31857/S0134347520030080

В прибрежных водах Японского моря двустворчатые моллюски семейства Glycymeridae представлены шестью видами. В зал. Восток (зал. Петра Великого) обитает лишь один в настоящее время довольно малочисленный вид *Glycymeris yessoensis* G.B. Sowerby III, 1889, биология которого описана ранее (Скарлато, 1981; Явнов, 2000; Евсеев, Яковлев, 2006; Лутаенко, Волвенко, 2017). *G. yessoensis* встречается также в южной части Охотского моря и на Южно-Курильском мелководье. Этот вид обитает на ракушечно-песчаных грунтах на глубине от 4–5 до 15 м, зарываясь в грунт на небольшую глубину; расселяется при помощи пелагической личинки. Опубликованные данные о личинках моллюсков семейства Glycymeridae ограничены контурными рисунками личинок *G. glycymeris* (см.: Rees, 1950), а также схематичным рисунком общего вида и замка личинки глицимериса (Nayashi, Terai, 1964), которую авторы называют личинкой “type 3”, не идентифицируя до вида.

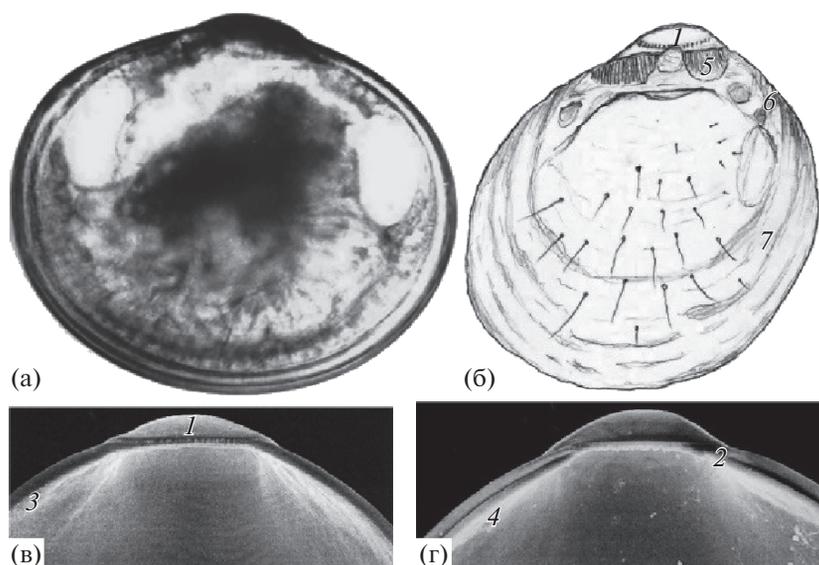
Задачи настоящей работы – описать морфологию раковины и строение замковой системы у личинки *G. yessoensis*, а также уточнить сроки и особенности нереста этого вида в зал. Восток Японского моря.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили пробы планктона и бентоса из зал. Восток (зал. Петра Великого Японского моря), взятые в летние периоды 2014–2018 гг. В июне–августе 2018 г. для определения пола, степени зрелости гонад и уточнения сроков нереста были отобраны 20 взрослых особей *Glycymeris yessoensis* (размер раковины 3–5 см). Пол и степень зрелости гонад определяли при вскрытии моллюсков, изготавливая мазки и изучая их под микроскопом.

Поздние личиночные стадии великонха и педивелигера отбирали из планктонных проб, руководствуясь рисунками из работы Риса (Rees, 1950). Осевшую молодь из бентосных проб, взятых в местах обитания взрослых животных, определяли по сходству со взрослыми моллюсками. Личинок и молодь фиксировали 96% этанолом.

Морфологию раковин изучали с помощью световой и электронной микроскопии. Для этого створки очищали от мягких тканей, помещая моллюсков в 5–10% раствор гипохлорита натрия (Rees, 1950). После растворения мягких тканей створки раковины личинок промывали в дистиллированной воде. Временные препараты раковин просматривали под световым микроскопом. Более детально раковины исследовали на сканиру-



**Рис. 1.** Личиночное и послеличиночное развитие *Glycymeris yessoensis*: а – общий вид личинки, 252 мкм; б – общий вид ювенильной особи, 590 мкм; в – левая створка раковины личинки с внутренней стороны, 284 мкм; г – правая створка раковины личинки с внутренней стороны, 332 мкм. Условные обозначения: 1 – зубы личиночного провинкулюма; 2 – лигамент; 3 – гребни; 4 – фланцы; 5 – ювенильные зубы; 6 – зачатки взрослых зубов; 7 – поры с каналцами.

ошем электронном микроскопе (СЭМ). Материал для СЭМ подготавливали по методике, описанной ранее (Колотухина, Куликова, 2016).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Личинки *Glycymeris yessoensis* на стадии великонха и педивелигера встречались в планктоне зал. Восток в конце июня – в начале августа при температуре воды на поверхности 16–20°C. На стадии великонха (размер более 250 мкм) раковина имеет форму почти правильного круга ( $k = 1$ ). Макушка маленькая, узкая, слегка выступающая над дорзальным краем раковины (рис. 1). Отчетливо видна паллиальная линия, расположенная параллельно вентральному краю раковины. Провинкулюм (личиночный замок) представлен рядом из 14–18 мелких зубчиков почти одинакового размера. Длина замкового ряда в среднем составляет 63.6 мкм. Латеральная замковая система у личинок на этой стадии представлена гребнями на левой створке и фланцами на правой. Лигамент задний. Педивелигеры – самая поздняя личиночная стадия двустворчатых моллюсков, отличаются от великонхов большим размером раковины и наличием хорошо развитой ноги. На стадии педивелигера личинки опускаются ближе ко дну. Размер личинок *G. yessoensis*, обнаруженных в планктоне, не превышал 405 мкм.

У ювенильных и взрослых глицимерисов замок раковины практически не различается и представлен тремя типами зубов. У осевших особей размером более 450 мкм с каждой стороны от центрального лигамента виден ряд из восьми зу-

бов, которые располагаются на прямой линии провинкулюма на месте личиночных зубов замка раковины. По мере роста раковины расположение зубов изменяется: правый и левый ряды располагаются под углом к центральной части провинкулюма. У ювенильных моллюсков размером около 600 мкм на раковине видны поры с каналцами, которые у взрослых моллюсков зарастают периостракумом раковины.

## ОБСУЖДЕНИЕ

При идентификации личинок *Bivalvia* главными морфологическими признаками служат очертания личиночной раковины, ее размерные соотношения, скульптура, цвет, форма и размер макушки, а также строение замковой системы (Yoshida, 1953; Loosanoff et al., 1966; Chanley, Andrews, 1971; Le Pennec, 1980; Куликова, Колотухина, 1989; Sakai, Sekiguchi, 1992; Колотухина, Куликова, 2016, и др.). Очертания личиночной раковины двустворчатых моллюсков рода *Glycymeris* на стадии великонха – это почти правильный круг с маленькой шишковидной макушкой. По форме и крупным размерам личинки *G. yessoensis* хорошо отличаются от планктонных личинок других видов *Bivalvia*, что значительно облегчает их идентификацию.

Необходимо отметить, что в планктонных пробах из зал. Восток мы не нашли личинок глицимериса размером менее 260 мкм. Не обнаружены они и в пробах планктона из других районов зал. Петра Великого – зал. Посыета и бухт Подъяпольского и Соколовская (собственные неопубликованные данные). Отсутствие в планктоне ли-

чинок начальных стадий, отмеченное ранее для *G. glycymeris* (см.: Rees, 1950), позволило предположить, что эти стадии развития могут проходить в мантийной полости моллюска. Однако при вскрытии взрослых глицимерисов в сезон нереста ни на жабрах, ни в мантийной полости моллюсков личинок мы не обнаружили.

Гистологические исследования *G. nummaria* показали (Crnčević et al., 2013), что в отличие от других *Bivalvia* в репродуктивных тканях данного вида ооциты даже на стадии зрелости были неплотно упакованы. Предполагается, что ооциты высвобождаются по мере созревания до заполнения фолликул гаметами. В результате моллюски выметывают зрелые гаметы небольшими порциями. Этим, вероятно, можно объяснить растянутый нерест у глицимериса в зал. Восток.

Зрелые яйцеклетки *G. yessoensis* довольно крупные, в момент нереста их размер составляет около 130 мкм. Это среднее значение для яйцеклеток рода *Glycymeris*, размеры которых у разных видов варьируют от 80 до 170 мкм (Crnčević et al., 2013). Мы предполагаем, что благодаря своим размерам оплодотворенные яйцеклетки *G. yessoensis* остаются вблизи родительских поселений и не поднимаются в толщу воды. Поэтому в планктоне не встречаются ранние велигеры глицимериса, а более поздние стадии присутствуют в небольшом количестве.

На раковинах ювенильных особей обнаружены поры с каналами. Такие поры описаны у моллюды семейства Arcidae (*Arca broucardi*), к которому ранее относили и род *Glycymeris* (Rees, 1950; Kobayashi, 1976).

Подавляющее большинство видов двустворчатых моллюсков строго гонохорические, но некоторые виды являются одновременными гермафродитами, у *Bivalvia* известны также виды со сменой пола (Breton et al., 2018). Среди представителей рода *Glycymeris* встречаются как раздельнополые (Crnčević et al., 2013), так и гермафродитные виды (Lucas, 1975; Villalejo-Fuerte et al., 1995). Для *G. glycymeris* показано, что на ювенильной стадии у всех особей происходила закладка гонад мужского типа (Lucas, 1975), на основе этого было высказано предположение, что для данного вида характерен протандрический гермафродитизм. У исследованного нами *G. yessoensis* подавляющее большинство особей оказались успешными гермафродитами. Возможно, и для *G. yessoensis* характерна протандрия, однако для подтверждения или опровержения этого предположения необходимы дополнительные исследования моллюсков на ювенильной и ранней взрослой стадиях.

В результате проведенной работы установлено, что в пробах планктона личинок *G. yessoensis* довольно легко идентифицировать по форме и размерам раковины; замковый аппарат ювениль-

ных особей представлен тремя типами зубов; в зал. Восток нерест у этого вида растянутый и, очевидно, порционный; среди взрослых особей встречается большое количество гермафродитов.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность ст. н. с. лаборатории эмбриологии ННЦМБ ДВО РАН Е.С. Корниенко за ценные замечания и советы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Евсеев Г.А., Яковлев Ю.М. Двустворчатые моллюски дальневосточных морей России. Владивосток: Поликон. 2006. 120 с.
- Колотухина Н.К., Куликова В.А. Морфология пелагических личинок двустворчатых моллюсков семейства Mactridae залива Петра Великого Японского моря // Бюл. дальневост. малакол. о-ва. 2016. Вып. 20. № 1. С. 35–43.
- Куликова В.А., Колотухина Н.К. Пелагические личинки двустворчатых моллюсков Японского моря. Методы, морфология, идентификация. Препринт № 21. Владивосток: ДВО АН СССР. 1989. 60 с.
- Лутаенко К.А., Волвенко И.Е. Малый атлас двустворчатых моллюсков залива Петра Великого (Японское море). Владивосток: ДВФУ. 2017. 139 с.
- Скарлато О.А. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Л.: Наука. 1981. 480 с.
- Явнов С.В. Атлас двустворчатых моллюсков дальневосточных морей России. Владивосток: Дюма. 2000. 167 с.
- Breton S., Capt C., Guerra D., Stewart D. Sex-determining mechanisms in Bivalves // Transitions between sexual systems. 2018. Springer, Cham. P. 165–192.
- Chanley P.E., Andrews J.D. Aids for identification of bivalve larvae of Virginia // Malacologia. 1971. V. 11. P. 45–119.
- Crnčević M., Peharda M., Ezgeta-Balić D., Pećarević M. Reproductive cycle of *Glycymeris nummaria* (Mollusca: Bivalvia) from Mali Ston Bay, Adriatic Sea, Croatia // Sci. Mar. 2013. V. 77. № 2. P. 293–300.
- Hayashi T., Terai K. Study on the larvae and young of Japanese surf clam, *Spisula (S.) sachalinensis* (Schrenck), at Shikuzu Muroran City. 1. Taxonomy of the Pelecypodas veliger larvae in plankton // Sci. Rep. Hokkaido Fisher. Exp. Station. 1964. № 2. P. 7–38.

- Kobayashi J.* Internal structure of the outer shell layer of *Anadara broughtoni* (Schrenck) // *Venus*. 1976. V. 35. № 2. P. 63–72.
- Le Pennec M.* The larval and postlarval hinge of some families of bivalve molluscs // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 1980. V. 60. P. 601–617.
- Loosanoff V.L., Davis H.C., Chanley P.E.* Dimensions and shapes of larvae of some marina bivalve molluscs // *Malacologia*. 1966. V. 4. № 2. P. 351–435.
- Lucas A.* Sex differentiation and juvenile sexuality in bivalves molluscs // *Publ. Staz. Zool. Napoli*. 1975. V. 39. P. 532–541.
- Rees C.B.* The identification and classification of lamellibranch larvae // *Hull Bull. Mar. Ecol.* 1950. V. 3. P. 73–104.
- Sakai A., Sekiguchi H.* Identification of planktonic late-stage larval and settled bivalves in tidal flat // *Bull. Jap. Soc. Fish. Oceanogr.* 1992. V. 56. № 4. P. 410–425.
- Villalejo-Fuerte M., Garcia-Dominguez F., Isabel Ochoa-Beaz R.* Reproductive Cycle of *Glycymeris gigantea* (Reeve, 1843) (Bivalvia: Glycymeridae) in Bahia Concepcion, Baja California Sur, Mexico // *The Veliger*. 1995. V. 38. № 2. P. 126–132.
- Yoshida H.* Studies on larvae and young shells of industrial bivalves in Japan // *J. Shimonoseki Coll. Fish.* 1953. V. 3. № 1. P. 1–106.

## Morphology of the Pelagic Larvae and Reproduction Peculiarities of *Glycymeris yessoensis* G. B. Sowerby III, 1889 (Bivalvia: Glycymeridae) from the Vostok Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan)

N. K. Kolotukhina<sup>a</sup> and A. V. Radovets<sup>a, b</sup>

<sup>a</sup>National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia

<sup>b</sup>Far Eastern Federal University, Vladivostok 690090, Russia

The paper described the pelagic larvae of the bittersweet clam *Glycymeris yessoensis* G. B. Sowerby III, 1889 (Bivalvia: Glycymeridae) from the Vostok Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan). Distinctive features of the morphology of the larval shell, including structure of the hinge system, as well as size parameters of the larval shell and their ratio are presented. The period of occurrence of *Glycymeris yessoensis* larvae in plankton of the Vostok Bay is indicated.

**Keywords:** bivalve mollusks, larvae, veliconch, pediveliger, larval hinge, provinculum

УДК 597.554.3

## ПЕРВЫЕ СЛУЧАИ ОБНАРУЖЕНИЯ РЕМНЕЦА *LIGULA INTESTINALIS* (LINNAEUS, 1758) (CESTODA: LIGULIDAE) У АНАДРОМНОЙ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ КРАСНОПЕРКИ *TRIBOLODON HAKONENSIS* (GUNTHER, 1880) (TELEOSTEI: CYPRINIDAE) В ПРИМОРЬЕ

© 2020 г. В. Н. Иванков<sup>1, \*</sup>, В. А. Каплуненко<sup>1, 2</sup>, С. Г. Большаков<sup>2</sup>, Л. В. Железнова<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Дальневосточный федеральный университет (ДВФУ),  
Владивосток 690095, Россия

<sup>2</sup>Тихоокеанский филиал ФГБНУ ВНИРО (ТИНРО), Владивосток 690091, Россия

\*e-mail: ivankov-bio@mail.ru

Поступила в редакцию 18.02.2019 г.

После доработки 19.10.2019 г.

Принята к публикации 28.11.2019 г.

Впервые отмечено заражение анадромных карповых рыб рода *Tribolodon* представителем паразитических червей – обыкновенным ремнецом *Ligula intestinalis* (Linnaeus, 1758). Осенью 2017 г. и летом 2018 г. плероцеркоиды ремнеца были обнаружены в полости тела двух экземпляров дальневосточной красноперки *Tribolodon hakonensis* (Gunther, 1880), пойманных в р. Раздольная Приморского края.

**Ключевые слова:** дальневосточные красноперки, *Tribolodon hakonensis*, паразитические черви, *Ligula intestinalis*, Приморский край

**DOI:** 10.31857/S0134347520030079

Представитель паразитических плоских червей обыкновенный ремнец *Ligula intestinalis* (Linnaeus, 1758) – один из распространенных паразитов рыб (Дубинина, 1966). Носители взрослых лигул – рыбоядные птицы (утки, поганки, чайки, бакланы) являются окончательными хозяевами паразитирующих в их кишечнике ремнецов. Птицы рассеивают над водоемами большое количество яиц паразита, из которых выходят личинки – корацидии. Этих личинок заглатывают веслоногие рачки, в их теле корацидий переходит на стадию процеркоида. В рыбе, заглатившей рачка, процеркоид превращается в последнюю личиночную стадию (плероцеркоид), которая растет и развивается в полости тела рыбы (Ляйман, 1963; Дубинина, 1966) и может достигать довольно крупных размеров – 50–80 см в длину (Дубинина, 1966).

При заражении ремнецом ухудшается питание и существенно задерживается рост рыб, что иногда приводит к их гибели (Извекова, 2010; Дугаров, Ринчино, 2016). Распространены ремнецы на всех континентах. Заражаются *L. intestinalis* пресноводные представители ряда семейств костистых рыб: Cyprinidae, Cobitidae, Percidae и Gobiidae (Дубинина, 1966), но чаще всего – рыбы семейства Cyprinidae. Например, из 14 видов рыб разных семейств, обитающих в оз. Тана (Эфио-

пия), ремнецы обнаружены только у рыб из родов *Labeobarbus* и *Barbus* (семейство Cyprinidae) (Жохов, Пугачева, 2012). В Турции *L. intestinalis* обнаружен у многих видов карповых рыб, у щуки *Esox lucius* и сома *Silurus glanis*, а также у камбалы *Platichthys flesus*, обитающей в прибрежной лагуне (Innal et al., 2007).

Лигулез известен и у карповых рыб рода *Tribolodon* (Дубинина, 1966; Ермоленко, 1992; Nagasawa, Katahira, 2013). В Приморском крае у красноперки *Tribolodon* (ранее *Leuciscus*) *brandti* был обнаружен паразит *Digramma interrupta* (см.: Ермоленко, 1992), в настоящее время известный как *Ligula interrupta* (см.: Kuchta et al., 2008). Исследование зараженности дальневосточных красноперок *Tribolodon hakonensis* и *T. sachalinensis* в некоторых озерах и реках Японии позволило выяснить, что они также заражены ремнецом *L. interrupta* (Awakura, 1994; Nagasawa, Katahira, 2013). Вид *L. intestinalis* у рыб рода *Tribolodon* в водоемах Японии и южной части Приморья до последнего времени не встречался. Однако 20.11.2017 г. в теле дальневосточной красноперки *T. hakonensis* был обнаружен плероцеркоид *L. intestinalis* (рис. 1, 2). Это первый случай обнаружения заражения ремнецом *L. intestinalis* представителя анадромных рыб рода *Tribolodon*. Длина тела рыбы (по Смитту) –



Рис. 1. Плероцеркоид ремнеца *Ligula intestinalis* в теле дальневосточной красноперки *Tribolodon hakonensis*.



Рис. 2. Плероцеркоид ремнеца *Ligula intestinalis*, извлеченный из тела *Tribolodon hakonensis*.

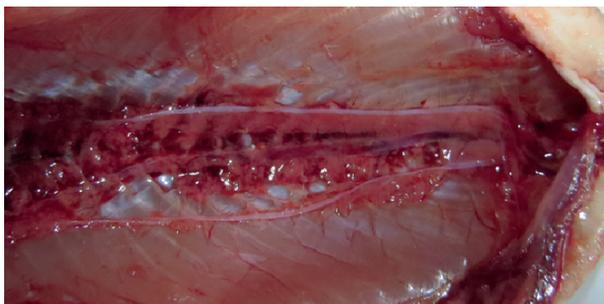


Рис. 3. Неразвитые гонады самца *Tribolodon hakonensis* (по обе стороны позвоночника).

32.8 см, масса тела – 406 г, возраст – 7 лет (6+). Рыба была поймана жаберной сетью в 5 км от устья в р. Раздольная (Приморский край). Вторым экземпляром *T. hakonensis*, зараженный *L. intestinalis*, был пойман недалеко от этого места 7.07.2018 г. Длина этой красноперки – 34.0 см, масса тела – 438 г, возраст – 6+. Оба экземпляра были самцами; их неразвитые гонады представляли собой нити толщиной около 1 мм (рис. 3). Длина обнаруженных в рыбах ремнецов *L. intestinalis* составляла соответственно 60 и 59 см. Передний конец ремнецов был закруглен и имел две (дорзальную и вентральную) присасывательные щели – ботрии.

Таким образом, лигулез у дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* может вызывать не только *L. interrupta*, но и *L. intestinalis* – вид, обнаруженный у анадромных популяций крупнотелой дальневосточной красноперки *T. hakonensis*. Среди нескольких сотен проанализированных красноперок найдены две особи, зараженные ремнецом *L. intestinalis*.

Фиксации обнаруженных личинок ремнеца хранятся на Кафедре биоразнообразия и морских биоресурсов ДВФУ.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дубинина М.В. Ремнецы (Cestoda, Ligulidae) фауны СССР. Монографическое исследование. М.; Л.: Наука. 1966. 268 с.
- Дугаров Ж.Н., Ринчино З.А. Линейный рост плотвы при заражении плероцеркоидами *L. intestinalis* в Чибуркуйском заливе озера Байкал // Рос. паразитол. журн. 2016. Т. 37. Вып. 3. С. 312–318.
- Ермоленко А.В. Паразиты рыб пресноводных водоемов континентальной части бассейна Японского моря. Владивосток: ДВО РАН. 1992. 238 с.
- Жохов А.Е., Пугачева М.Н. Распределение и встречаемость плероцеркоидов *Ligula intestinalis* (Cestoda: Ligulidae) у рыб озера Тана, Эфиопия // Биол. внутренних вод. 2012. № 3. С. 71–76.
- Извекова Г.И. Влияние плероцеркоида *Ligula intestinalis* (L.) (Cestoda, Pseudophyllidae) на промежуточных хозяев – рыб // Успехи соврем. биол. 2010. Т. 130. № 6. С. 610–621.
- Ляйман Э.М. Болезни рыб. М.: Пищепромиздат. 1963. С. 244–247.
- Awakura T. Cestodes of freshwater fishes of Hokkaido // Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery. 1994. № 48. P. 79–82.
- Innal D., Keskin N., Erk'akan F. Distribution of *Ligula intestinalis* (L.) in Turkey // Turkish J. Fish. Aquatic Sci. 2007. № 7. P. 19–22.
- Nagasawa K., Katahira H. A synopsis of the parasites from cyprinid fishes of the genus *Tribolodon* in Japan (1908–2013) // Biosphere Sci. 2013. № 52. P. 87–115.
- Kuchta R., Scholz T., Brabec J., Bray R.A. Suppression of the tapeworm order Pseudophyllidae (Platyhelminthes: Eucestoda) and the proposal of two new orders, Bothriocephalidea and Diphylobothriidea // Int. J. Parasitol. 2008. V. 38. P. 49–55.

**First Detections of the Tapeworm *Ligula intestinalis* (Linnaeus, 1758)  
(Cestoda: Ligulidae) in the Anadromous Far Eastern Redfin *Tribolodon hakonensis*  
(Gunther, 1880) (Teleostei: Cyprinidae) in Primorye**

**V. N. Ivankov<sup>a</sup>, V. A. Kaplunenko<sup>a, b</sup>, S. G. Bol'shakov<sup>b</sup>, and L. V. Zheleznova<sup>a</sup>**

<sup>a</sup>*Far Eastern Federal University (FEFU), Vladivostok 690095, Russia*

<sup>b</sup>*Pacific Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (TINRO),  
Vladivostok 690091, Russia*

The paper reports the first occurrences of anadromous fish of the cyprinid genus *Tribolodon* infected with the common parasitic tapeworm *Ligula intestinalis*. In the autumn of 2017 and in the summer of 2018, the plerocercoids of *Ligula intestinalis* were found in the body cavity of two specimens of the Far Eastern redfin *Tribolodon hakonensis* (Gunther, 1880), caught in the Razdolnaya River in Primorsky Krai.

*Keywords:* Far Eastern redfines, *Tribolodon hakonensis*, parasitic worms, *Ligula intestinalis*, Primorsky Krai

## ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ ЖУРНАЛА “БИОЛОГИЯ МОРЯ”

Журнал “Биология моря” печатает статьи по фундаментальным и прикладным проблемам морской биологии. В журнале публикуются обзоры, оригинальные исследования, краткие сообщения, а также хроника, рецензии, книжные обзоры, материалы по истории морской биологии и деятельности морских биологических учреждений и ученых. Предпочтение отдается статьям, имеющим общебиологическое значение.

Статья, поступившая в редакцию, проходит двойное независимое рецензирование. Решение о публикации или отклонении статьи принимает редколлегия. Редакция вправе не вступать в переписку с автором относительно причин отказа в публикации. Очередность публикации статей определяется их научной значимостью. Право на внеочередную публикацию распространяется на обзорные статьи, краткие сообщения и на статьи аспирантов (на основании письма, заверенного научным секретарем учреждения).

Редакция принимает рукописи на русском и английском языках (последнее – от иностранных авторов). Статьи, переведенные на английский язык, и оригинальные статьи иностранных авторов публикуются в англоязычной версии журнала (“Russian Journal of Marine Biology”) по отдельным правилам (см.: <http://pleiades.online/en/authors/guidlines/prepare-electronic-version/text/>).

Во избежание таксономической путаницы статья, содержащая описание новых для науки таксонов, публикуется один раз: либо в русскоязычной версии журнала (если статья написана на русском языке), либо в англоязычной версии (если статья написана на английском языке). В первом случае диагноз таксона необходимо привести и на английском языке. Описание новых для науки таксонов должно быть оформлено в соответствии с правилами международных кодексов зоологической (МКЗН) или ботанической (МКБН) номенклатуры.

Текст статьи следует печатать через 1.5 интервала, размер шрифта – 14. Объем обзора не должен превышать 30 страниц формата А4, статьи – 18, краткого сообщения – 9, прочих материалов (рецензия, хроника и т.д.) – 5 страниц, включая список литературы и таблицы. После переработки статьи ее объем не должен превышать установленного. Строки и страницы необходимо пронумеровать. Статью можно принести в редакцию или прислать электронной почтой по адресу: [biolm@imb.dvo.ru](mailto:biolm@imb.dvo.ru)

Вместе со статьей авторы обязаны предоставить в редакцию в электронном виде “Договор о

передаче авторского права” для компании “Pleiades Publishing” и “Лицензионный договор о предоставлении права использования статьи в научном журнале на русском языке, учредителем (соучредителем) которого является РАН”. Договоры должны подписать все авторы статьи. Тексты договоров можно взять в редакции, на сайте журнала [www.bm.dvo.ru](http://www.bm.dvo.ru) в разделе “Правила для авторов” или на сайте Pleiades Publishing <https://www.pleiades.online/ru/authors/guidlines/>. Договоры вступают в силу с момента утверждения статьи к печати.

Редколлегия журнала предлагает авторам назвать 3–5 возможных рецензентов своей статьи (фамилия, имя, отчество, ученая степень, место работы, электронный адрес). Рецензенты не должны работать в одном учреждении с авторами статьи.

Статья, направленная автору на доработку или переработку, должна быть возвращена в редакцию в исправленном виде в течение двух месяцев. По истечении этого срока она будет снята с учета как не возвращенная в срок. К доработанной (переработанной) рукописи необходимо приложить письмо автора с описанием исправлений и с подробными ответами на все замечания рецензентов. После утверждения статьи к печати автор не может вносить существенных изменений и доработок.

### РУКОПИСЬ ОРИГИНАЛЬНОЙ СТАТЬИ ДОЛЖНА СОДЕРЖАТЬ СЛЕДУЮЩИЕ СТРУКТУРНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ (ДЛЯ КРАТКИХ СООБЩЕНИЙ РАЗДЕЛЕНИЕ НЕОБЯЗАТЕЛЬНО):

1. Название статьи, инициалы и фамилия автора, название научного учреждения с указанием города и почтового индекса, адрес электронной почты. Принадлежность авторов к разным учреждениям следует обозначить цифрами. Над названием статьи слева – рубрикация статьи по УДК.

При написании латинского названия вида в названии статьи следует указать автора и год опубликования (в тексте статьи эти сведения можно привести только при первом упоминании таксона). Фамилию автора таксона необходимо писать полностью, без сокращений. Если перед латинским названием объекта исследования не указывается его принадлежность к таксону более высокого ранга (например, “... форонида *Phoronopsis harmeri*”), то после латинского названия вида или рода в скобках следует указать названия более

высоких таксонов, к которым относится объект исследования и ранг которых определяет автор. Это могут быть либо тип и класс (например, *Tardigrada: Heterotardigrada*), либо класс и отряд (*Polychaeta: Phyllodocida*), либо отряд и семейство (*Decapoda: Lithodidae*).

**2. Краткая аннотация** (не более 1/2 страницы) и ключевые слова.

**3. Введение** (не более двух страниц) должно содержать историю вопроса (желательно ограничиться краткой характеристикой его современного состояния), цели, задачи исследования и его актуальность.

**4. Материал и методика.** Оригинальные или малоизвестные методы необходимо подробно описать. При использовании стандартных методик достаточно дать ссылки. В таксономических и флоро-фаунистических статьях необходимо указать место хранения изученного материала.

**5. Результаты.** Приводить результаты, полученные в процессе исследования.

**6. Обсуждение результатов** следует отделять от “результатов”.

7. Благодарности.

**8. Список литературы** должен быть составлен в алфавитном порядке – сначала на кириллице, затем на латинице. Библиографическое описание работ, опубликованных на японском, китайском и других восточных языках, необходимо приводить в английском переводе с указанием языка оригинала. Работы одного автора располагаются в хронологическом порядке, при наличии пяти и более авторов приводятся фамилии первых трех с последующим указанием “и др.” или “et al.”. Для книг: после фамилии и инициалов автора необходимо указать название книги, место издания, издательство, год издания и количество страниц. Для статей: после фамилии и инициалов автора указать название статьи, через две косые линии – название журнала или сборника (место издания и издательство приводятся только при ссылке на составную часть книги), год издания, том, номер или выпуск, страницы. Примеры:

*Виноградов М.Е.* Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М.: Наука. 1968. 320 с.

*Гуреева М.А., Иванов А.В.* О формировании цемолической мезодермы у эмбрионов *Oligobrachia mashikoi* (Pogonophora) // Зоол. журн. 1986. Т. 65. Вып. 6. С. 780–788.

*Иванов А.В.* Погонофоры // Фауна СССР. Нов. сер. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1960. № 75. 271 с.

*Burdon-Jones C.* Development and biology of the larva of *Saccoglossus horsti* // Phil. Trans. Roy. Soc. London. В. 1952. V. 236. P. 553–590.

**9. Таблицы** должны быть напечатаны на отдельных страницах.

**10. Иллюстрации** должны быть напечатаны на отдельных страницах. Иллюстрации следует обозначать как “рис.” и нумеровать в порядке упоминания в тексте. Электронные версии иллюстраций предоставляются в виде отдельных файлов. Штриховые рисунки, карты и графики должны быть выполнены с использованием пространственных графических редакторов и воспроизведены с разрешением не менее 300 точек на дюйм. Если рисунок (фотография) состоит из нескольких частей, их следует обозначить русскими буквами в скобках, например: (а), (б), (в) и т.д.

При использовании опубликованных ранее рисунков автору следует получить разрешение издателя.

11. Подписи к рисункам.

12. Английский перевод основных научных терминов.

**13. Английский перевод аннотации**, включая название статьи, фамилию автора и учреждение, электронный адрес.

## ОФОРМЛЕНИЕ РУКОПИСИ

Все строки рукописи должны быть пронумерованы. При ссылке на литературный источник в тексте статьи в круглых скобках приводятся фамилия автора (или двух авторов) и год издания. Если авторов больше двух, то приводится фамилия первого с пометкой “и др.” – для русских или “et al.” – для иностранных авторов. При ссылке одновременно на несколько работ одного автора они располагаются в хронологическом порядке.

Если после латинского названия организма не приводятся автор таксона и год, но далее следует библиографическая ссылка, то перед ссылкой необходимо использовать “см.”. Например: “...эмбрионального развития *Phoronopsis harmeri* (см.: Temereva, 1999)”, но не “... эмбрионального развития *Phoronopsis harmeri* (Temereva, 1999)”.

Латинские названия видового и родового ранга следует выделять курсивом.

Синонимию приводить в хронологическом порядке, начиная с названия вида, затем указать авторов, год опубликования, страницы и номера рисунков. Например:

*Velutina coriacea* (Pallas, 1788)

*Helix coriacea* Pallas, 1788: 234, pl. VII, fig. 31, 32.

*Velutina spongiosa* Middendorff, 1851: 108, fig. 1–4.

*Velutina coriacea*: Tryon, 1886: 67, pl. 28, fig. 49, 50; Kuroda, Kinoshita, 1951: 15; Голиков, Кусакин, 1962: 297, табл. I, рис. 5; Голиков, Гульбин, 1990: 119; Gulbin, Golikov, 1999: 235–236, fig. 9.

*Velutina pellucida* Derjugin: Дерюгин, 1950: 17–18, рис. 13, табл. II, 13; V, 13; Голиков, Гульбин, Сиренко, 1987: 38, табл. II, рис. 15.

*Velutina glabrata* Golikov et Kussakin: Голиков, Кусакин, 1962: 301, рис. 8, табл. I, фиг. 7; 1978: 146, рис. 102.

**ПРИ НАБОРЕ ТЕКСТА СТАТЬИ  
НЕОБХОДИМО ПРИДЕРЖИВАТЬСЯ  
СЛЕДУЮЩИХ ПРАВИЛ:**

1. Файлы статьи должны быть идентичны печатному варианту рукописи.

2. При наборе пользуйтесь стандартным Windows TrueType шрифтом Times New Roman. Размер шрифта – 14; не делайте более одного пробела.

3. Для набора формул используйте редактор формул.

4. В десятичных дробях ставится точка: 0.25 вместо 0,25.

5. Используются только “кавычки”.

6. В тексте все даты в виде “число.месяц.год” набираются следующим образом: 02.05.2014 г.

7. Точка не ставится после: УДК, названия статьи, фамилии автора, адреса, заголовков и подзаголовков, названия таблицы, размерностей (ч – час, с – секунда, г – грамм, мин – минута, сут – сутки, град – градус, м – метр), а также в подстрочных индексах ( $C_{орг}$ ).

8. Точка ставится после: сносок, примечания, подписи к рисунку, краткой аннотации, сокращений (мес. – месяц, нед. – неделя, г. – год).

9. Размерности отделяются от цифры пробелом (760 мм рт. ст., 100 кПа, 77 К, 58 Дж/моль), кроме градусов, процентов, промилле: 90°, 20°C, 50%, 20‰; для написания сложных размерностей используются скобки: Дж/(моль К). Размерности переменных приводятся через запятую (Е, кДж/моль), подлогарифмических величин – в квадратных скобках, без запятой:  $\ln \tau$  [мин].

10. При перечислении, а также в числовых интервалах размерность приводится лишь для последнего числа (18–20°C), за исключением угловых градусов: 5°–10°.

11. Числа с буквами в обозначениях необходимо набирать без пробелов: рис. 1а.

12. В географических координатах широты отделяются пробелами: 56.5° N, 85.0° E.

13. Год, том, номер, страницы в списке литературы разделяются пробелами: 2010. Т. 36. № 2. С. 95–100.

14. Основные часто используемые сокращения: б. – бухта, зал. – залив, о-в – остров, п-в – полуостров, оз. – озеро.