
СОДЕРЖАНИЕ

Том 47, номер 5, 2021

Обзор

Личинки Rhizosephala с кентрогонидным типом развития и их роль в таксономии и филогении паразитических ракообразных

О. М. Корн, Д. Д. Голубинская

291

Оригинальные статьи

Состав и структура фитопланктона лагуны Буссе (юго-восточный Сахалин)

И. В. Мотылькова, Н. В. Коновалова

304

Эпифиты и эндофиты бурой водоросли *Punctaria plantaginea* (Roth) Greville 1830 (Ectocarpales: Chordariaceae) из залива Петра Великого Японского моря

О. С. Белоус, Т. В. Титлянова

313

Содержание металлов в тканях пурпурной асцидии *Halocynthia aurantium* Pallas, 1787 (Ascidiacea: Stolidobranchia) из прибрежных акваторий Японского моря

А. А. Косьяненко, Н. В. Иваненко, С. Б. Ярусова, В. А. Раков, Д. В. Косьяненко, А. Ф. Жуковская, И. Г. Жевтун

324

Влияние краткосрочной гипоксии на состояние антиоксидантного комплекса черноморского двустворчатого моллюска *Cerastoderma glaucum* (Bruguiere, 1789) (Cardiidae)

О. Л. Гостюхина

332

Содержание хлорофилла *a* в донных отложениях мелководной лагуны Буссе (остров Сахалин)

Т. Г. Коренева, Л. Е. Сигарева, Е. М. Латковская

339

Краткие сообщения

Первое обнаружение в водах России малого маслюка *Pholis nea* Peden et Hughes, 1984 (Pisces: Zoarcoidei: Pholidae)

В. В. Земнухов, А. А. Баланов, О. А. Радченко, А. В. Петровская

350

Морфология биссуса и прочность прикрепления к субстрату двустворчатого моллюска *Arca boucardi* Jousseaume, 1894 (Arcidae)

Н. И. Селин

355

Химический состав бурых водорослей *Laminaria digitata* (Hudson) J.V. Lamouroux, 1813 и *Fucus distichus* (Linnaeus, 1767) из заливов архипелага Новая Земля (Карское море)

Н. В. Лобус, А. А. Удалов

359

Хроника

К 100-летию со дня рождения Алексея Викторовича Жирмунского

365

Contents

Volume 47, No 5, 2021

Review

- Larvae of Rhizocephalans with a Kentrogonid Type of Development and Their Significance in the Taxonomy and Phylogeny of Parasitic Crustaceans
O. M. Korn and D. D. Golubinskaya 291
-

Original papers

- Composition and Structure of Phytoplankton in the Busse Lagoon, Southeastern Sakhalin Island
I. V. Motylkova and N. V. Konovalova 304
- Epiphytes and Endophytes of the Brown Alga *Punctaria plantaginea* (Roth) Greville 1830 (Ectocarpales: Chordariaceae) from Peter the Great Bay, Sea of Japan
O. S. Belous and T. V. Titlyanova 313
- Metal Content in Tissues of the Ascidian *Halocynthia aurantium* Pallas, 1787 (Ascidiacea: Stolidobranchia) from Coastal Waters of the Sea of Japan
A. A. Kosyanenko, N. V. Ivanenko, S. B. Yarusova, V. A. Rakov, D. V. Kosyanenko, A. F. Zhukovskaya, and I. G. Zhevtun 324
- Short-Term Hypoxia Effect on the State of the Antioxidant Complex in the Black Sea Bivalve Mollusk *Cerastoderma glaucum* (Bruguere, 1789)
O. L. Gostyukhina 332
- Chlorophyll *a* Content in Bottom Sediments of the Shallow Busse Lagoon, Sakhalin Island
T. G. Koreneva, L. E. Sigareva, and E. M. Latkovskaya 339
-

Short communications

- The First Record of the Lesser Gunnel, *Pholis nea* Peden et Hughes, 1984 (Pisces: Zoarcoidei: Pholidae), from Russian Waters
V. V. Zemnukhov, A. A. Balanov, O. A. Radchenko, and A. V. Petrovskaya 350
- Byssus Morphology and Strength of Attachment to Substrate in the Bivalve Mollusk *Arca boucardi* Jousseaume, 1894 (Arcidae)
N. I. Selin 355
- Chemical Composition of Brown Algae *Laminaria digitata* (Hudson) J.V. Lamouroux, 1813 and *Fucus distichus* (Linnaeus, 1767) from the Bays of the Novaya Zemlya Archipelago (the Kara Sea)
N. V. Lobus and A. A. Udalov 359
-

Chronicles

- Commemorating the 100th Anniversary of the Birth of A.V. Zhirmunsky 365
-
-

УДК 574.583:591.342.1

ЛИЧИНКИ RHIZOSERPHALA С КЕНТРОГОНИДНЫМ ТИПОМ РАЗВИТИЯ И ИХ РОЛЬ В ТАКСОНОМИИ И ФИЛОГЕНИИ ПАРАЗИТИЧЕСКИХ РАКООБРАЗНЫХ

© 2021 г. О. М. Корн¹, *, Д. Д. Голубинская¹

¹Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия

*e-mail: olgamkorn@mail.ru

Поступила в редакцию 23.11.2020 г.

После доработки 27.01.2021 г.

Принята к публикации 05.03.2021 г.

Обзор посвящен пелагическим личинкам корнеголовых ракообразных с кентрогонидным типом развития (Thecostraca: Cirripedia: Rhizosephala), претерпевших в связи с паразитическим образом жизни столь значительную редукцию взрослых стадий, что лишь наличие в их личиночном развитии науплиусов указывает на принадлежность этой уникальной группы к ракообразным. Основное внимание уделено морфологическим признакам личинок, которые могут использоваться в таксономии и филогении Rhizosephala. Показаны различия между личинками пельтогастридного и саккулинидного типов развития. Проанализирован половой диморфизм циприсов, связанный с разными функциями мужских и женских личинок.

Ключевые слова: корнеголовые ракообразные, Rhizosephala, науплиус, циприсовидная личинка, половой диморфизм

DOI: 10.31857/S0134347521050089

Корнеголовые ракообразные (Thecostraca: Cirripedia: Rhizosephala) являются паразитами других ракообразных, главным образом декапод, реже перакарид, стоматопод и усоногих раков. Это уникальный надотряд паразитических усоногих раков, которые претерпели значительную редукцию взрослых стадий и потеряли практически все признаки членистоногих, в том числе сегментацию, конечности и внутренние органы, кроме гонад. Лишь наличие в развитии корнеголовых науплиуса — типичной личинки ракообразных, указывает на их принадлежность к данной группе.

Биология и жизненные циклы Rhizosephala хорошо изучены и подробно описаны в ряде обзоров (Høeg, Lützen, 1985, 1995, 1996; Høeg, 1992, 1995; Walker, 2001). Взрослый организм самки корнеголового ракообразного представлен внутренней интерной — корневой системой в теле хозяина, обеспечивающей паразита трофическими ресурсами, и наружной экстерной — его репродуктивным телом. В мантийной полости экстерны располагается висцеральный мешок, в котором находятся развивающийся яичник и рецептакулы с крипточескими карликовыми самцами, редуцированными до сперматогенной ткани. Таким образом, у корнеголовых ракообразных наблюдается криптогонохоризм — экстремальная

форма полового диморфизма, когда карликовые самцы претерпевают редукцию всех тканей, кроме сперматогенной.

Зрелые ооциты выходят в мантийную полость экстерны, где происходят оплодотворение и развитие эмбрионов до стадии науплиуса (рис. 1). У большинства ризоцефал личинки на этой стадии появляются в планктоне и после нескольких науплиальных линек превращаются в циприсовидную личинку, которая служит для поиска нового хозяина или ювенильной экстерны. У настоящих пресноводных, полуназемных и глубоководных видов, а также у всех видов с акентрогонидным типом развития науплиальные стадии выпадают, и во внешнюю среду выходит циприсовидная личинка (Andersen et al., 1990; Høeg, Lützen, 1995).

Личинки корнеголовых ракообразных разнополые. У видов с кентрогонидным типом развития женские циприсы оседают на нового хозяина и после линьки превращаются в высокоспециализированную стадию — кентрогон, который с помощью кутикулярного стилета инъецирует через покровы следующую стадию — вермигон. Червеобразный вермигон формирует интерну в полости тела хозяина. Интерна растет, через некоторое время появляется экстерна, которая прорывает покровы и выходит наружу. Мужские личин-

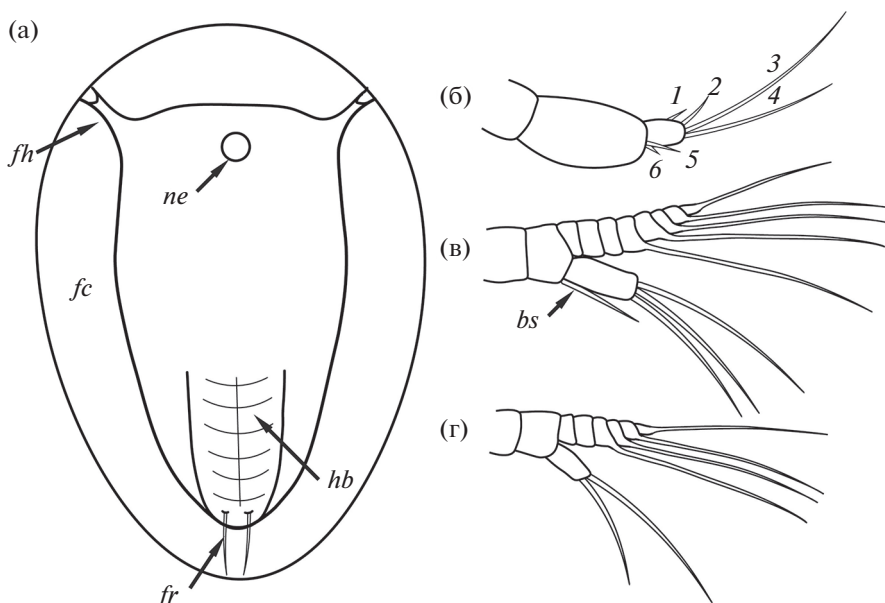


Рис. 1. Строение науплиуса *Rhizocephala*: общий вид (а), антеннула (б), антенна (в) и мандибула (г). Обозначения: *bs* – щетинка на базе антенны; *fc* – плавательный воротничок; *fh* – фронтолатеральные рожки; *fr* – фурка; *hb* – задняя часть тела; *ne* – науплиальный глаз; 1–6 – щетинки на антеннуле.

ки оседают на мантийное отверстие ювенильной экстерны, метаморфизируют в стадию трихогона, сходного с вермигоном, который проникает в рецептакулы и имплантирует в них сперматогенную ткань (Нøег, 1985, 1987; Glenner, Нøег, 1994, 1995; Glenner et al., 2000). При акентрогонидном типе развития стадии кентрогона, вермигона и трихогона отсутствуют, а проникновение женских личинок в организм хозяина и мужских личинок в ювенильную экстерну происходит с помощью антеннул циприсовидной личинки (Нøег, 1990).

За сезон размножения экстерна продуцирует множество поколений личинок. Кроме того, паразит способен к бесполому размножению с образованием колоний, в результате чего на теле хозяина появляются множественные экстерны. Возможно также повторное заражение новыми личинками. Чередование полового и бесполого размножения приводит к появлению огромного количества личинок в планктоне и, следовательно, к заражению значительной части популяции хозяина (Isaeva et al., 2001, 2004).

Количество структурных признаков экстерны – видимой части корнеголового ракообразного, ограничено, поэтому исследование личинок представляется необходимым при изучении таксономии и филогении этой уникальной группы паразитов. До подключения молекулярной систематики родство между группами класса Thecostraca подтверждалось исключительно морфологией личинок (Нøег, 1992; Нøег, Møller, 2006; Нøег et al., 2004a, 2009). Присутствие в цикле развития всех подклассов Thecostraca ципри-

совидной личинки подтверждает монофилию этого класса. Наличие фронтолатеральных рожек у науплиусов всех трех надотрядов Cirripedia подтверждает монофилию этого подкласса (Нøег et al., 2014a).

Хорошо развитых планктотрофных личинок свободноживущих усногих ракообразных многие годы изучали с применением только световой микроскопии (Moyses, 1987; Korn, 1995), в то же время редуцированных лецитотрофных личинок корнеголовых ракообразных практически с самого начала исследовали с применением сканирующего электронного микроскопа, чтобы максимально увеличить количество таксономических признаков. В настоящее время группа *Rhizocephala* включает 250–300 известных видов (Нøег et al., 2014b, 2020), однако полное личиночное развитие исследовано не более чем у 10 из них (Hawkes et al., 1985; Walker, 1988; Collis, Walker, 1994; Walossek et al., 1996; Rybakov et al., 2002; Chan et al., 2005; Ponomarenko et al., 2005; Tu et al., 2009; Trédez et al., 2016; Korn et al., 2020a, 2020b). У ряда видов изучены или проиллюстрированы отдельные личиночные стадии или отдельные структуры личинок (Walker, 1985, 1999; Glenner et al., 1989; Jensen et al., 1994; Moyses et al., 1995; Rybakov et al., 2003; Нøег et al., 2004b; Нøег, Rybakov, 2007; Yoshida et al., 2011, 2013, 2015; Рыбаков, Хёг, 2013; Kobayashi et al., 2018).

Таксономия *Rhizocephala*

Класс Thecostraca объединяет три подкласса ракообразных: Cirripedia, Ascothoracida и Facetotecta

(Martin et al., 2014), которые в ходе приспособления к условиям существования — паразитизму, сидячему или сверлящему образу жизни — приобрели уникальные морфологические адаптации и необычные жизненные циклы (Høeg et al., 2014a).

Надотряд корнеголовых ракообразных (Cirripedia: Rhizocephala) традиционно разделяли на два отряда: Kentrogonida, имеющие в своём развитии стадию кентрогона, и Akentrogonida, утратившие эту стадию жизненного цикла (Høeg, Lützen, 1985, 1995; Høeg, 1995; Martin, Davis, 2001; Martin et al., 2014). Однако последние данные молекулярной систематики показали, что эти таксоны являются парафилетическими (Høeg et al., 2020). В настоящее время Kentrogonida и Akentrogonida можно рассматривать лишь как жизненные формы или типы развития корнеголовых ракообразных.

Генетические исследования позволили внести и другие существенные изменения в систематику Rhizocephala (Glenner, Hebsgaard, 2006; Glennen et al., 2010, 2021; Lützen et al., 2016; Høeg et al., 2019). Наиболее важным является слияние семейства Peltogastridae и парафилетического семейства Lernaediscidae с сохранением монофилетического рода *Lernaediscus* (Høeg et al., 2020). Корнеголовые ракообразные семейства Lernaediscidae паразитируют в основном на крабах, а пельтогастриды на раках-отшельниках, поэтому морфология взрослых паразитов из этих семейств существенно различается. Однако науплиусы и циприсы имеют много общих черт, что позволяет рассматривать их как личинки пельтогастридного типа и подтверждает корректность объединения семейств Peltogastridae и Lernaediscidae на основании молекулярных данных. Род *Peltogasterella* был выведен из семейства Peltogastridae в отдельное семейство Peltogasterellidae, объединяющее пельтогастрид с колониальной экстерной, что, по-видимому, является их апоморфным признаком (Høeg et al., 2020). Тем не менее, личинки этих двух семейств имеют много общих признаков, поэтому науплиусы и циприсы Peltogasterellidae также могут быть отнесены к личинкам пельтогастридного типа.

Саккулины из парафилетического семейства Sacculinidae на основании молекулярного анализа были разделены между двумя семействами — Sacculinidae и Polyascidae (Høeg et al., 2020). Три вида рода *Sacculina* остались в семействе Sacculinidae вместе с родами *Heterosaccus*, *Loxothylacus*, *Ptychascus* и *Sesarmaxenos*. В семейство Polyascidae включены монофилетический род *Polyascus* и пять других видов из рода *Sacculina*, образовавших род *Parasacculina*. По умолчанию в семействе Sacculinidae остались 164 вида, для которых генетические данные пока отсутствуют. Взрослые особи и личинки саккулин и парасаккулин сходны по строению. Морфологические подтверждения новой системы ещё предстоит проанализировать. Личинки семейств Sacculinidae и Polyascidae

в отличие от науплиусов и циприсов семейств Peltogastridae и Peltogasterellidae могут рассматриваться как личинки саккулинидного типа.

Количество науплиальных стадий и длительность личиночного развития

Первоначально у корнеголовых ракообразных с кентрогонидным типом развития были описаны лишь 4 науплиальные стадии, одна из которых (третья либо четвертая), вероятно, была пропущена (Hawkes et al., 1985; Walker, 1988; Collis, Walker, 1994; Walker, Clare, 1994; Walker, Lester, 1998). Это можно объяснить тем, что личинок из культуры фиксировали один раз в сутки (что правомерно для науплиусов Thoracica), в то время как личинка науплиусов Rhizocephala происходит чаще — при оптимальных условиях через 5–16 ч. Впервые 5 науплиальных стадий были зарегистрированы у *Briarosaccus tenellus* (Walossek et al., 1996). Позже точное количество стадий у ряда видов определили подсчетом личиночных экзубиев при каждой линьке. В результате 5 науплиальных стадий было обнаружено у родов *Peltogasterella* (Корн и др., 1999; Rybakov et al., 2002), *Peltogaster* (Кашенко, Корн, 2003), *Sacculina* (Корн, Рыбаков, 2001), *Polyascus* (Корн и др., 2000) и *Heterosaccus* (Ponomarenko et al., 2005). Тщательный мониторинг культуры с фиксацией личинок каждые четыре часа показал, что пелагический период хорошо изученного вида *Sacculina carcini* также включает 5 науплиальных стадий (Trédez et al., 2016), а не 4, как предполагали ранее (Walker, 1988; Collis, Walker, 1994). Однако у *Parasacculina sinensis* (Chan et al., 2005) и *Polyascus planus* (Tu et al., 2009) обнаружены только 4 науплиальные стадии, несмотря на то, что личинок последнего вида фиксировали каждые шесть часов.

Длительность развития в планктоне у личинок разных видов различается и, вероятно, определяется температурой. У тепловодных видов циприсовидная личинка появляется на третьи–четвертые сутки (Корн и др., 1999, 2000; Корн, Рыбаков, 2001; Кашенко, Корн, 2002, 2003; Kashenko, Korn, 2002; Kashenko et al., 2002; Rybakov et al., 2002; Chan et al., 2005; Ponomarenko et al., 2005; Tu et al., 2009; Trédez et al., 2016; Korn et al., 2020a, 2020b). У холодноводных видов, таких как *Briarosaccus callosus* (Hawkes et al., 1985) и *B. tenellus* (Walossek et al., 1996), развитие занимает около месяца. У видов, личинки которых длительное время находятся в планктоне и мало изучены, не исключено наличие большего числа науплиальных стадий. Например, первая стадия *B. tenellus* (Walossek et al., 1996) морфологически соответствует второй стадии, так что у этого вида, вероятно, 6 науплиальных стадий (Rybakov et al., 2002). Недавно было обнаружено, что науплиусы холодноводной фасетотекты *Hansenocaris itoi* в Белом море имеют 7 науплиальных стадий (Kolbasov et al., 2021), в то

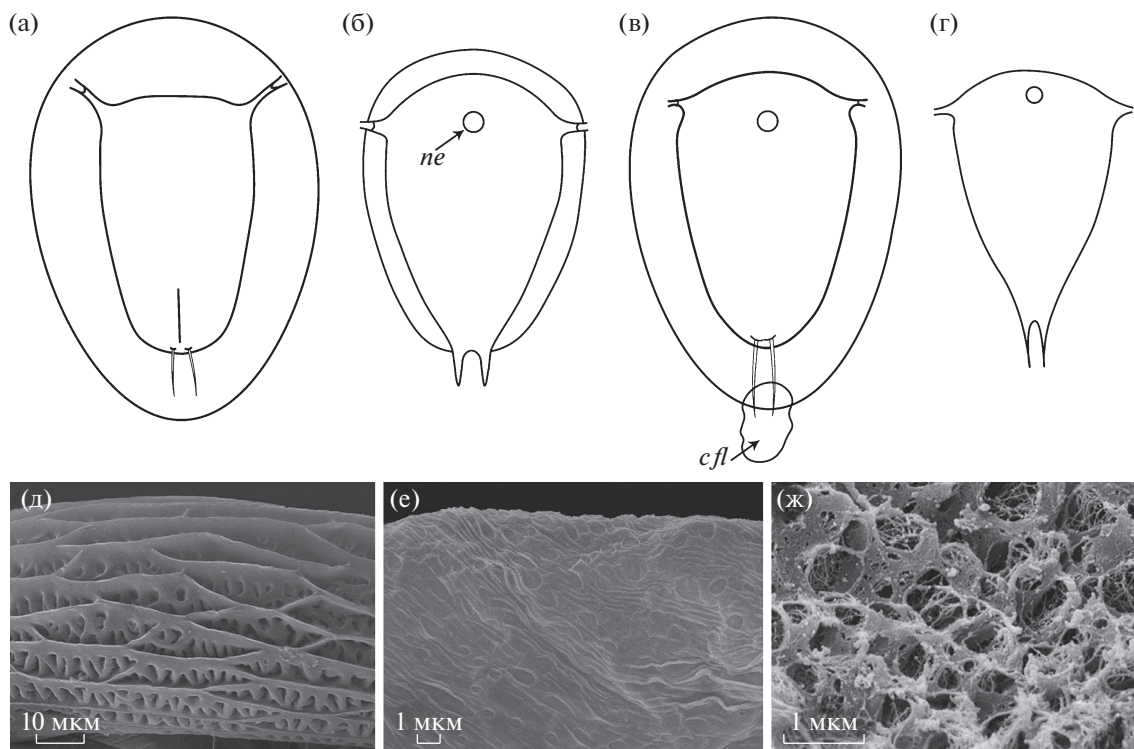


Рис. 2. Внешний вид (а–г) и структура (д–ж) плавательного воротничка науплиусов *Peltogaster* (а, д), *Lernaediscus* (б, е), *Parthenopea* (в, ж) (по: Рыбаков, Хёг, 2013, рис. 3г) и *Sacculina* (г). Обозначения: *cfl* – каудальный отросток плавательного воротничка; *ne* – науплиальный глаз.

время как для тепловодного вида *H. furcifera* описаны только 5 науплиальных стадий (Itô, 1990). Возможно, что количество науплиальных стадий у *Rhizosiphala* варьирует от 4 до 6 при базовом значении 5 (Høeg et al., 2014b).

Лецитотрофия личинок

И науплиусы, и циприсовидные личинки *Rhizosiphala* не питаются. Благодаря лецитотрофии у науплиусов корнеголовых ракообразных произошла редукция структур, связанных с питанием (Walker, 1988). Лабрум по сравнению с довольно крупной верхней губой базовых планктотрофных личинок *Cirripedia* представляет собой маленький отросток. Перистые щетинки на конечностях, которые у планктотрофных науплиусов образуют фильтрующий аппарат для ловли фитопланктона, у личинок *Rhizosiphala* редуцированы. Полностью отсутствуют гнатобазы. Плавательные щетинки также менее развиты, поскольку личинки *Rhizosiphala* по сравнению с науплиусами свободноживущих циприпедий проводят в планктоне короткое время и не переносятся на большие расстояния.

Плавательный воротничок (рис. 2)

У науплиусов некоторых видов *Rhizosiphala* формируется уникальная структура – плавательный воротничок, позволяющий личинке парить в толще воды (Høeg et al., 2004b). В других группах ракообразных подобная структура не обнаружена (Høeg et al., 2014b). Плавательный воротничок имеется у науплиусов родов *Peltogaster*, *Briarosaccus*, *Septosaccus*, *Ommatogaster*, *Lernaediscus*, *Peltogasterella*, *Cyphosaccus* и *Parthenopea*. У представителей первых двух родов воротничок большой, хорошо заметный, его кутикула имеет отчетливую сетчатую структуру (рис. 2а, 2д) (Hawkes et al., 1985; Høeg, Lützen, 1985; Walossek et al., 1996; Korn et al., 2020b). У остальных родов, кроме *Parthenopea*, плавательный воротничок тонкий, малозаметный, легко теряется, а в световом микроскопе выглядит гладким и прозрачным. На фотографиях, полученных с помощью сканирующего электронного микроскопа, виден сетчатый орнамент (рис. 2б, 2е), наличие которого в значительной степени может быть обусловлено процессом высушивания (Rybakov et al., 2002; Høeg et al., 2004b; Yoshida et al., 2011; Korn et al., 2020a). У науплиусов единственного в семействе *Parthenopeidae* рода *Parthenopea* плавательный воротничок третьего типа (рис. 2в, ж). Он имеет пористую структуру и каудальный отросток, не обнаруженный

ни у одного из исследованных видов *Rhizocephala* (рис. 2в) (Рыбаков, Хёг, 2013). У личинок *Sacculina*, *Parasacculina*, *Heterosaccus* и *Polyascus* плавательный воротничок отсутствует (рис. 2г).

Как правило, плавательный воротничок появляется на второй стадии, но узкий прозрачный ободок вокруг тела науплиуса первой стадии свидетельствует о том, что формирование воротничка начинается раньше (Yoshida et al., 2011; Korn et al., 2020b). Плавательный воротничок фиксируется на прикрепительном гребне; если воротничок отрывается, вдоль гребня заметны поры. Поры найдены на разных участках прикрепительного гребня у науплиусов *B. tenellus*, *Peltogaster paguri* и *P. reticulata* (Walossek et al., 1996; Нюег et al., 2004b; Korn et al., 2020b), у личинок *Peltogasterella* поры не обнаружены (Rybakov et al., 2002).

Плавательный воротничок, вероятно, представляет собой плезиоморфный признак (Нюег et al., 2004b). Его наличие улучшает гидродинамические свойства науплиуса и способствует большему распространению личинок. Ранее наличие плавательного воротничка считалось синапоморфией семейств *Peltogastridae* и *Lernaeodiscidae*, образующих монофилетическую кладу (Нюег et al., 2004b). В настоящее время наличие воротничка подтверждает объединение этих двух семейств, однако не является их синапоморфией, поскольку воротничок имеется и у видов новых семейств *Peltogasterellidae* и *Parthenopeidae* (Rybakov et al., 2002; Рыбаков, Хёг, 2013).

Глаза (рис. 2)

Пигментированный медиальный глаз, обеспечивающий положительный фототаксис, присутствует у науплиусов и циприсов большинства описанных видов *Rhizocephala*. Интересно, что личинки родов *Peltogaster* и *Briarosaccus* с наиболее развитым плавательным воротничком не имеют науплиального глаза и фототаксис у них отсутствует (рис. 2а) (Hawkes et al., 1985; Нюег, Lützen, 1985; Walossek et al., 1996; Korn et al., 2020b). У видов с тонким воротничком, т.е. при частичной редукции этой структуры, науплиальный глаз появляется, и личинки положительно реагируют на свет (рис. 2б).

Сложные глаза, которые характерны для ципривидных личинок свободноживущих усоногих раков и появляются у них уже на последней науплиальной стадии, среди корнеголовых обнаружены только у *Parthenopea subterranea*. Наличие сложных глаз рассматривается как плезиоморфный признак (Рыбаков, Хёг, 2013). Уникальные признаки личинок *P. subterranea*, особенно необычный плавательный воротничок у науплиусов и сложные глаза у циприсов, подтверждают выделение рода *Parthenopea* в отдельное семейство *Parthenopeidae* (Рыбаков, Хёг, 2013; Нюег et al., 2020).

Дорсальные щетинки карапакса (рис. 3)

На карапаксе науплиусов находятся дорсальные щетинки, которые, вероятно, являются предшественниками решетчатых органов ципривидных личинок (Jensen et al., 1994; Rybakov et al., 2003). У науплиусов с пельтогастридным типом развития обычно 6 пар дорсальных щетинок – 3 пары передних и 3 пары задних, причем крупные щетинки второй пары имеют U-образную форму, более изогнутую у родов *Briarosaccus* и *Peltogaster* (Walossek et al., 1996; Korn et al., 2020b) (рис. 3а, в). U-образная форма щетинок – еще один признак, подтверждающий объединение семейств *Peltogastridae* и *Lernaeodiscidae*. У циприсов пельтогастридного типа сходную серповидную форму имеют решетчатые органы второй пары, что подтверждает гомологию этих структур (Rybakov et al., 2002, 2003; Korn et al., 2020a, 2020b) (рис. 3б). Маленькие щетинки 2а, возможно, являются предшественниками поровых полей, всегда расположенных около второй пары решетчатых органов (Rybakov et al., 2003). Щетинки второй пары появляются, как правило, на второй науплиальной стадии, однако у *Peltogasterella gracilis* они видны уже на первой стадии (Rybakov et al., 2002).

У некоторых науплиусов саккулинидного типа обнаружено меньшее количество щетинок – 2 пары у *Parasacculina sinensis* (Chan et al., 2005), 4 пары у *Polyascus polygeneus* (Rybakov et al., 2003), но 6 пар у *Heterosaccus papillosus* (Ponomarenko et al., 2005). Дорсальные щетинки обычно заканчиваются терминальной порой, возможно, гомологичной крупной концевой поре решетчатых органов.

Фронтолатеральные рожки (рис. 4)

Фронтолатеральные рожки науплиусов являются синапоморфией всех *Cirripedia* (Walossek et al., 1996; Нюег et al., 2014а). На концах у каждого рожка открываются поры крупных одноклеточных желез. На первой науплиальной стадии личинки имеют одну субтерминальную щетинку (рис. 4а). Начиная со второй стадии, отверстия на концах рожек обрамлены кутикулярной бахромой (рис. 4б–4д); у личинок *Peltogaster*, *Briarosaccus* и *Lernaeodiscus* (рис. 4б, 4в) на рожках присутствуют 2 субтерминальные щетинки – наружная и внутренняя (Hawkes et al., 1985; Walossek et al., 1996; Korn et al., 2020a, 2020b), у науплиусов *Peltogasterella* (рис. 4г) субтерминальная щетинка одна (Rybakov et al., 2002).

У науплиусов *Peltogasterella* и *Lernaeodiscus* фронтолатеральные рожки разделены бороздами (швами) на 3 части, или “сегмента” (рис. 4в, 4г) (Rybakov et al., 2002; Korn et al., 2020a). У личинок *Peltogaster* и *Briarosaccus* рожки длиннее, дистальная часть разделена пополам менее отчетливой бороздой. На более поздних стадиях количество борозд в проксимальной части рожек увеличива-

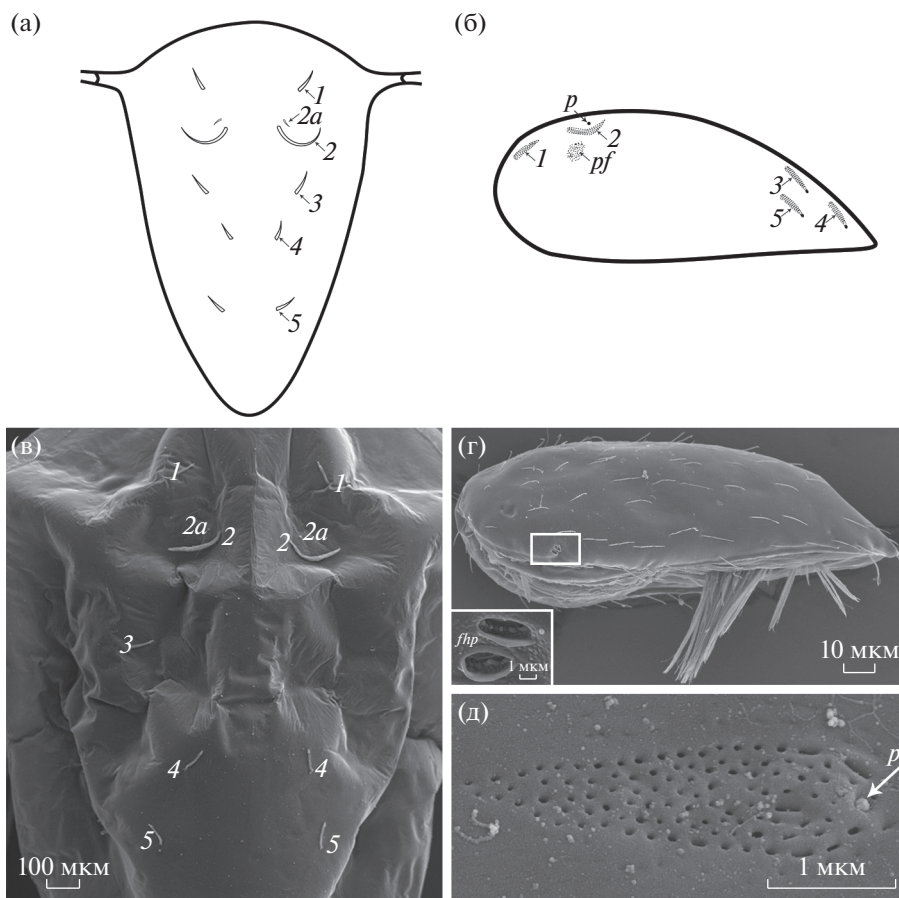


Рис. 3. Карапакс науплиуса пельтогастридного типа (а, в), ципривидная личинка (б, г) и решетчатый орган пятой пары (д). Обозначения: *fhp* – поры желез фронтальных рожек (врезка); *p* – терминальная пора решетчатого органа; *pf* – поровое поле; *1–5* – дорсальные щетинки (а, в) и соответствующие им решетчатые органы (б). Рис. 3в по: Korn et al., 2020a, fig. 13C, с разрешения правообладателя.

ется и количество “сегментов” может достигать 5 (рис. 4б) (Walossek et al., 1996; Korn et al., 2020b).

Ранее считали, что у личинок саккулинидного типа рожки короткие и несегментированные (Collis, Walker, 1994; Ponomarenko et al., 2005), но фотографии в статьях свидетельствуют о том, что эти рожки также имеют проксимальную борозду и, соответственно, разделяются на два “сегмента” (рис. 4д). Дистальная борозда у них не выражена (Chan et al., 2005; Ponomarenko et al., 2005; Tu et al., 2009; Trédez et al., 2016). Субтерминальные щетинки на фронтолатеральных рожках у науплиусов саккулинидного типа отсутствуют, однако рожки заканчиваются двумя терминальными выростами (шипиками) (рис. 4д). Пока неясно, являются ли данные образования гомологичными. Либо это разные структуры, либо дистальные сегменты у рожек личинок саккулинидного типа редуцируются, а субтерминальные щетинки становятся терминальными выростами. В этом случае вооружение фронтолатеральных рожек у науплиусов пельтогастридного типа является плезиоморфным состоянием.

Задняя часть науплиуса (рис. 5)

Задняя часть науплиуса постепенно приобретает сегментацию, по характеру которой можно различать науплиальные стадии (рис. 5а). Сегментация отражает формирование торакальных сегментов будущей ципривидной личинки. На пятой стадии под покровами науплиуса отчетливо видны торакальные конечности циприса. В сканирующем электронном микроскопе заметны мелкие зубчики, маркирующие ориентацию торакальных сегментов – продольная полоса на третьей науплиальной стадии и косые полосы на четвертой и пятой стадиях (рис. 5б, 5в). Время появления такой сегментации у разных видов слегка варьирует (Walossek et al., 1996; Корн и др., 2000; Корн, Рыбаков, 2001; Rybakov et al., 2002; Ponomarenko et al., 2005; Korn et al., 2020a, 2020b).

Задняя часть тела науплиуса заканчивается фуркой с мелкими зубчиками (шипиками) по бокам на поздних науплиальных стадиях (рис. 5г). У науплиусов саккулинидного типа зубчики менее выражены, в то же время между ветвями фур-

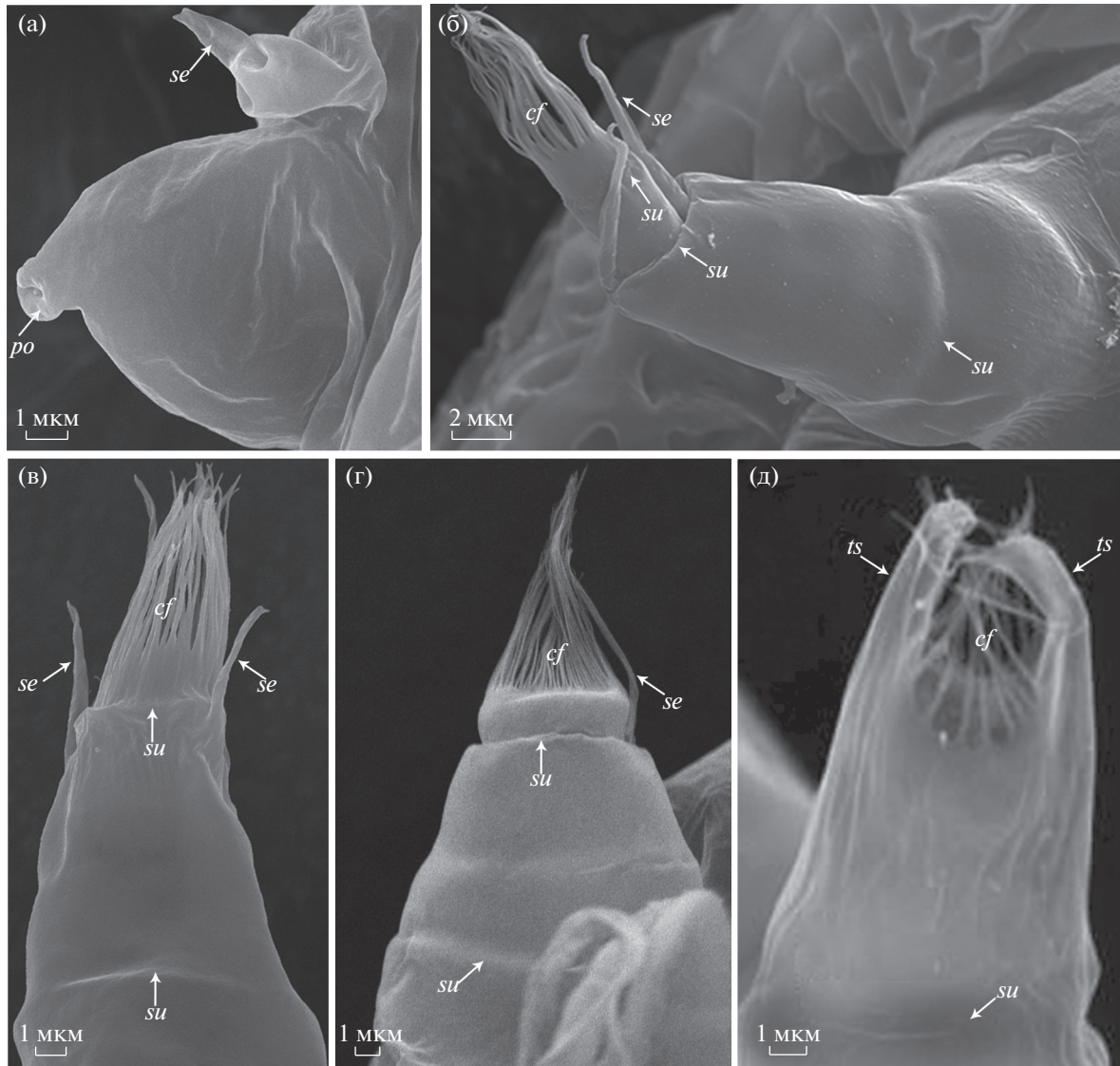


Рис. 4. Фронтолатеральные рожки науплиусов *Lernaediscus rybakovi* (а, в) (по: Korn et al., 2020a, fig. 8C, 10D, с разрешения правообладателя); *Peltogaster reticulata* (б) (по: Korn et al., 2020b, fig. 9H, с разрешения правообладателя); *Peltogasterella gracilis* (г) и *Heterosaccus papillosus* (д) (по: Ponomarenko et al., 2005, fig. 5C, с разрешения правообладателя). Обозначения: *cf* – кутикулярная бахрома; *po* – пора; *se* – субтерминальные щетинки; *su* – борозда (шов); *ts* – терминальные выросты (шипы).

ки имеется небольшой бугорок, не характерный для личинок пельтогастринного типа (Корн и др., 2000; Chan et al., 2005; Ponomarenko et al., 2005; Tu et al., 2009; Trédez et al., 2016).

Конечности

Науплиус корнеголового ракообразного, как и всех Cigripedia, имеет три пары конечностей – одноветвистые антеннулы, двухветвистые антенны и мандибулы (рис. 1б–г). Антеннулы несут пять щетинок. На четвертой стадии первая щетинка редуцируется. У поздних науплиусов ряда видов около пятой щетинки обнаружен маленький шип

(Walossek et al., 1996; Rybakov et al., 2002; Ponomarenko et al., 2005; Korn et al., 2020a, 2020b). Высказано предположение, что это шестая рудиментарная щетинка (Rybakov et al., 2002). У *Sacculina carcini* подобный шип встречался не у всех исследованных особей, поэтому авторы полагают, что его нельзя рассматривать как истинную рудиментарную щетинку (Trédez et al., 2016). У *Lernaediscus rybakovi*, *S. carcini* и *Heterosaccus papillosus* пятая антеннулярная щетинка на ранних стадиях находится на среднем сегменте, позже она сдвигается на дистальный сегмент (Ponomarenko et al., 2005; Trédez et al., 2016). Подобный “прыжок” щетинки был ранее описан у личинок баянусов (Grygier,

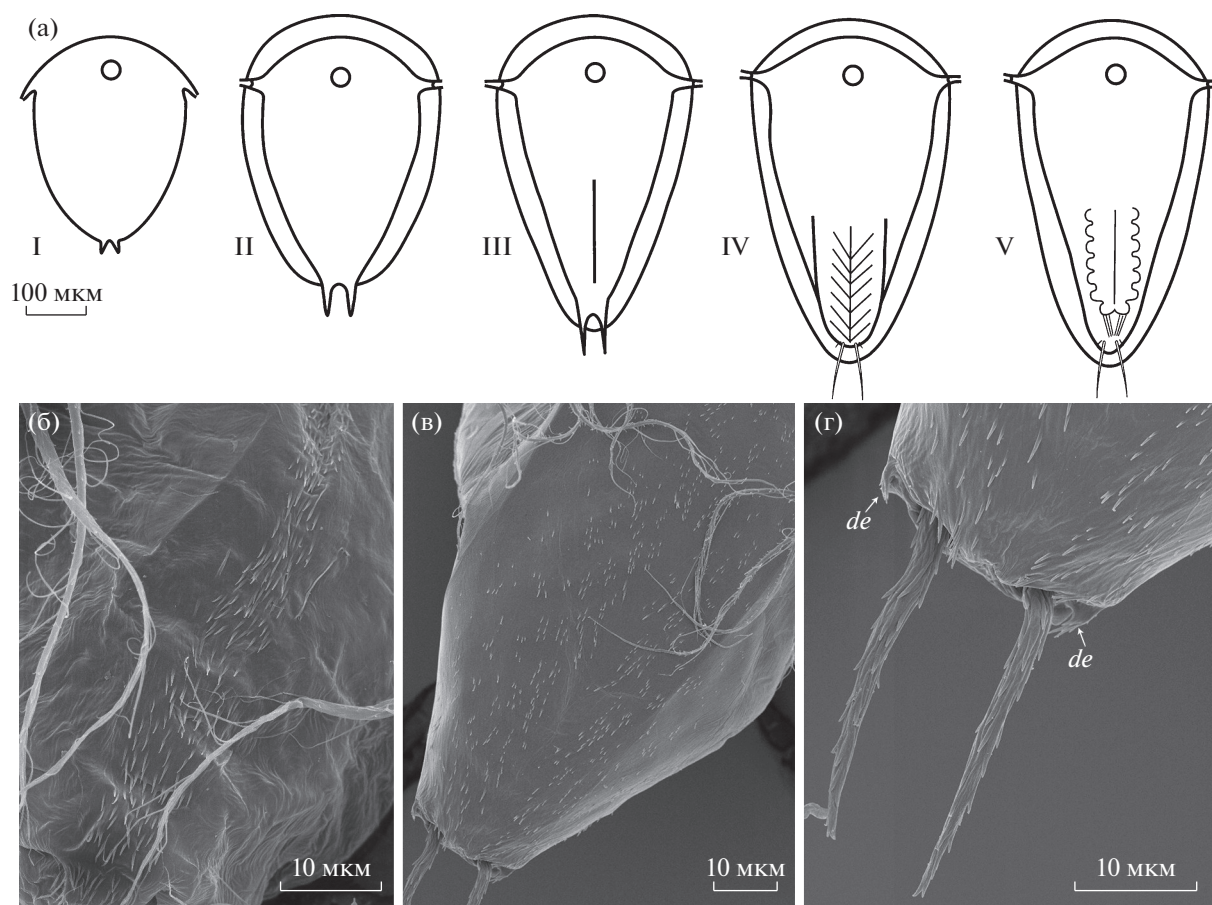


Рис. 5. Науплиальные стадии I–V (a); зубчики, маркирующие ориентацию торакальных сегментов науплиуса III (б), IV (в) и фурка (г). Обозначение: *de* – зубчики по бокам фурки.

1994). На последних стадиях внутри среднего сегмента антеннулы развивается прикрепительный диск будущей циприсовидной личинки, поэтому сегмент становится вздутым.

Антенна науплиусов корнеголовых ракообразных имеет 8-сегментный экзоподит, а не 7-сегментный, как считали ранее (Korn et al., 2020b). Одни исследователи не учитывали маленький дистальный сегмент (Rybakov et al., 2002), другие пропускали последний проксимальный сегмент, который постепенно увеличивается в ходе развития личинки (Ponomarenko et al., 2005). У всех известных видов на экзоподите антенны 5 щетинок, а на эндоподите – 3 щетинки; исключением является вид *Parthenopea subterranea*, науплиус которого на антеннальном эндоподите несет лишь 2 щетинки (Рыбаков, Хёг, 2013).

Щетинка на базе антенны длинная у науплиусов *Peltogaster*, *Briarosaccus* и *Lernaeodiscus* (Hawkes et al., 1985; Walossek et al., 1996; Korn et al., 2020a, 2020b) и значительно короче у личинок *Peltogasterella* (Rybakov et al., 2002). У личинок саккулинидного типа и у науплиусов *P. subterranea* базис антенны не вооружен. Эта щетинка, возможно,

представляет собой рудимент гнатобазы, присутствующей у планктотрофных науплиусов. Её наличие, по-видимому, является плезиоморфным признаком (Rybakov et al., 2002). Мандибула науплиуса имеет 4 щетинки на экзоподите и 2 – на эндоподите.

Пол личинок

Корнеголовые с кентрогонидным типом развития, по-видимому, являются единственной группой ракообразных, у которых существует половой диморфизм личинок. Науплиусы различаются главным образом по размеру – мужские личинки, как правило, крупнее женских. Обычно их размеры слегка перекрываются (Chan et al., 2005; Korn et al., 2020a), хотя точно установить это можно лишь при наличии однополюх генераций личинок. Иногда наблюдаются небольшие морфологические различия. Так, у *Heterosaccus papillosus* передний край у мужских науплиусов III–V более выпуклый, чем у женских (Ponomarenko et al., 2005). Задняя часть тела у женских науплиусов *Polyascus planus* более узкая, чем у самцов. Первая щетинка и головной щиток мужских науплиусов

имеет поры, отсутствующие у женских личинок (Tu et al., 2009).

Мужские циприсы паразитов с кентрогонидным типом развития также крупнее женских, но их размеры тоже могут перекрываться, поэтому размер не является единственным критерием при определении пола циприсовидных личинок. Примеры неперекрывающихся размеров можно объяснить недостаточным количеством измерений либо неверным определением пола личинок (Ritchie, Høeg, 1981; Korn, Rybakov, 2001; Ponomarenko et al., 2005; Tu et al., 2009).

Как упоминалось выше, в течение сезона размножения каждая экстерна производит несколько (иногда много) генераций личинок. Соотношение мужских и женских личинок в одной генерации варьирует в зависимости от сезона и определяется стадией репродуктивного цикла паразита. В сезон размножения, когда доля ювенильных экстерн в популяции высока, преобладают мужские или смешанные генерации с большим количеством мужских личинок, что приводит к многократному оплодотворению, появлению все новых эмбрионов и личинок. В зал. Петра Великого Японского моря это обычно происходит летом. При завершении сезона размножения (осенью) в популяциях *Polyascus polygeneus*, *Lernaeodiscus rybakovi* и *Peltogaster reticulata* начинают преобладать женские личинки, способные заражать новых хозяев (Корн и др., 2004; Korn et al., 2020a, 2020b). В Гонконге в летний период встречаются исключительно мужские личинки *Parasacculina sinensis*, а зимой преобладают женские (Chan et al., 2005). В то же время на Тайване летом встречаются преимущественно женские личинки *Polyascus planus*, а зимой мужские (Tu et al., 2009). В Калифорнии мужские личинки *L. porcellanae* преобладают в зимние месяцы, а женские летом (Ritchie, Høeg, 1981). У *Sacculina carcini* из прол. Ла-Манш мужские личинки преобладают поздней весной и ранним летом, когда встречаются ювенильные экстерны, а женские личинки более многочисленны в начале осени (Høeg, 1985; Høeg, Lützen, 1995).

Строение мужских и женских циприсовидных личинок

Размер циприсовидных личинок *Rhizoccephala* меньше, чем науплиусов. Поверхность карапакса циприсов пельтогастридного типа густо покрыта довольно длинными щетинками и порами (рис. 3г) (Glennner et al., 1989; Walossek et al., 1996; Rybakov et al., 2002; Korn et al., 2020a, 2020b). У личинок с саккулинидным типом развития щетинки и поры на карапаксе встречаются реже (Walker, 1999; Chan et al., 2005). По бокам карапакса видны по две щелевидные поры, через которые открываются железы фронтолатеральных рожек (рис. 3г, врезка).

У циприсов корнеголовых ракообразных с кентрогонидным типом развития на поверхности карапакса обычно располагается 5 пар решетчатых органов (2 передние пары и 3 задние) (рис. 3б, 3д), причем у личинок пельтогастридного типа 2-я пара серповидной формы, а у циприсов саккулинидного типа она почти прямая. Остальные пары у всех видов прямые; 5-я пара находится сбоку от 3-й или 4-й пары (Jensen et al., 1994; Walossek et al., 1996; Rybakov et al., 2002, 2003; Chan et al., 2005; Tu et al., 2009; Korn et al., 2020a, 2020b). Расположение решетчатых органов относительно средней линии карапакса у разных видов несколько различается, например, у *Polyascus planus* решетчатые органы 2-й пары заметно смещены к вентральной стороне карапакса (Tu et al., 2009). У мужских циприсов *Heterosaccus lunatus* решетчатые органы 4-й и 5-й пар сливаются, в то время как у женских циприсов они отдельные (Glennner et al., 2008).

У личинок пельтогастридного типа на конце решетчатых органов обычно располагаются терминальные поры: впереди у 1–2-й пар и сзади у 3–5-й пар (рис. 3д). У личинок саккулинидного типа терминальные поры чаще встречаются только на передних парах решетчатых органов (Rybakov et al., 2003; Glennner et al., 2008; Tu et al., 2009). У циприсов *H. lunatus* поры отсутствуют на всех решетчатых органах (Walker, 1999). Помимо решетчатых органов на поверхности карапакса часто наблюдаются поровые поля. Решетчатые органы и поровые поля циприсовидной личинки выполняют хемосенсорную функцию (Høeg et al., 1998), как, по-видимому, и дорсальные щетинки науплиусов.

У циприсовидной личинки *Rhizoccephala* имеется 6 пар двуветвистых торакоподов и парные каудальные отростки, которые используются для плавания. Наибольший интерес представляет антеннула (рис. 6), с помощью которой осуществляются поиск и обследование субстрата. У корнеголовых ракообразных с кентрогонидным типом развития антеннулы мужских и женских циприсовидных личинок существенно различаются, что связано с их разными функциями.

Антеннула состоит из четырех сегментов. Третий сегмент образует прикрепительный диск, благодаря которому и происходит фиксация личинки на теле хозяина или на поверхности экстерны. Диск покрыт кутикулярными ворсинками и редкими порами, вероятно, представляющими собой отверстия антеннулярных желез (Walker, 1999). Периметр диска окаймлен кутикулярной складкой или “юбкой”, более выраженной у женских циприсов. Расширение заднего (проксимального) края прикрепительного диска встречается у мужских личинок *Heterosaccus lunatus*, *H. papillosus*, *H. californicus* и *Peltogaster reticulata* (Walker, 1999; Ponomarenko et al., 2005; Glennner et al., 2008; Korn et al., 2020b) (рис. 6б), в то же время у *Lernaeodiscus rybakovi* оно отмечено у женских

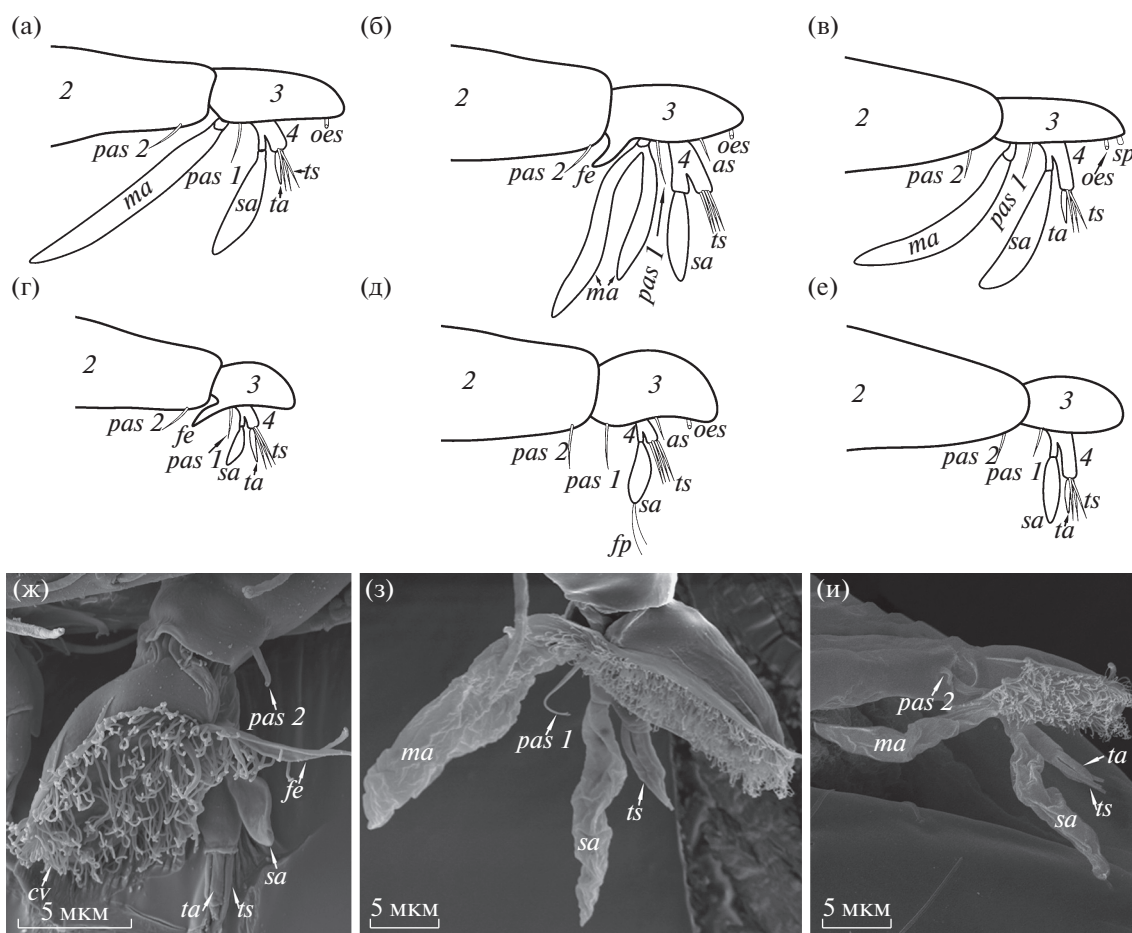


Рис. 6. Строение антенн мужских (а–в, з, и) и женских (г–е, ж) ципривидных личинок *Lernaediscus rybakovi* (а, г, ж), *Peltogaster reticulata* (б, д, з) и *Sacculina pugettiae* (в, е, и). Обозначения: *as* – аксиальная сенсорная щетинка; *cv* – кутикулярные ворсинки; *fe* – расширение прикрепительного диска; *fp* – нитчатые отростки; *ma* – мужской эстетаск; *oes* – сенсорная щетинка с порой на конце; *pas 1* – постаксиальная сенсорная щетинка 1; *pas 2* – постаксиальная сенсорная щетинка 2; *sa* – субтерминальный эстетаск; *sp* – шиповидный вырост; *ta* – терминальный эстетаск; *ts* – терминальные щетинки; 2–4 – антеннулярные сегменты.

циприсов (Korn et al., 2020a) (рис. 6г, 6ж). На втором сегменте находится постаксиальная сенсорная щетинка, а на прикрепительном диске видны аксиальная и постаксиальные сенсорные щетинки, число и расположение которых различаются у разных родов и семейств.

У мужских циприсов многих корнеголовых ракообразных на дистальном крае прикрепительного диска имеется так называемый шиповидный вырост. Он находится внутри поры крупной одноклеточной железы. Этот вырост найден у *Sacculina carcini*, *H. lunatus*, *H. californicus*, *H. papillosus*, *Parasacculina sinensis* и *P. planus* (Høeg, 1987; Glenner et al., 1989; Moise et al., 1995; Walker, 1999; Chan et al., 2005; Ponomarenko et al., 2005; Tu et al., 2009), а также у *Sacculina pugettiae* (рис. 6в). У мужских циприсов семейства Peltogastridae шиповидный вырост отсутствует (Glenner et al., 1989; Moise et al., 1995; Walossek et al., 1996; Rybakov et al., 2002; Korn et al., 2020a, 2020b). Щетинка с порой на конце, расположенная в передней части

прикрепительного диска *Peltogasterella sulcata* и *Peltogaster paguri*, названа шиповидным выростом ошибочно (Glenner et al., 1989). Обычно она почти незаметна, но, по-видимому, присутствует у личинок обоих полов (рис. 6б, д). Одновременное присутствие шиповидного выроста и этой щетинки у мужских личинок *H. lunatus* (Walker, 1999) и *S. pugettiae* (рис. 6в) свидетельствует о том, что это разные структуры. Оба образования характерны только для личинок Rhizocephala (Glenner et al., 1989).

Мужские и женские личинки корнеголовых ракообразных различаются по количеству и размеру антеннулярных эстетасков – особых утолщенных сенсорных щетинок. На проксимальном крае антеннулярного диска у мужских циприсов обычно расположен крупный мужской эстетаск. Четвертый сегмент антеннулы имеет довольно большой субтерминальный эстетаск (рис. 6а–6в). У женских циприсов мужской эстетаск на антеннулярном диске отсутствует, однако более корот-

кий субтерминальный эстетаск на четвертом сегменте имеется (рис. 6г–6е). На конце четвертого сегмента у личинок обоих полов обычно находится короткий терминальный эстетаск (или мешкообразная щетинка) и три щетинки с порами на концах (рис. 6).

У циприсов разных родов и даже видов *Rhizocerphala* антеннулярный диск имеет характерные особенности. Крупный мужской эстетаск личинок рода *Peltogaster* разделяется на две лопасти (рис. 6б, з) (Glennner et al., 1989; Korn et al., 2020b), в то же время у циприсов родов *Briarosaccus*, *Lernaeodiscus*, *Peltogasterella*, *Sacculina* и *Polyascus* только одна лопасть (рис. 6а, в, и) (Glennner et al., 1989; Moyses et al., 1995; Rybakov et al., 2002; Tu et al., 2009; Korn et al., 2020a). Мужской эстетаск отсутствует у циприсов *Heterosaccus lunatus*, *H. papillosus* и редуцирован у *H. californicus* (Walker, 1999; Ponomarenko et al., 2005), что, вероятно, является апоморфным признаком этого рода (Glennner et al., 2008). Субтерминальный эстетаск женских циприсов рода *Peltogaster* заканчивается двумя нитчатыми отростками, не встречающимися у личинок других родов (рис. 6д). Постаксиальная сенсорная щетинка на третьем антеннулярном сегменте у личинок *Peltogaster reticulata* слегка раздвоена (рис. 6з), а у *P. paguri* разделяется даже на три кончика. В то же время циприс *P. reticulata* имеет дополнительную аксиальную сенсорную щетинку (рис. 6б, д), которая, вероятно, отсутствует у личинок *P. paguri* (Glennner et al., 1989; Korn et al., 2020b). Задняя сенсорная щетинка на кутикулярной “юбке” обнаружена только у циприсов рода *Peltogasterella* (Rybakov et al., 2002).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Морфология и ультраструктура личинок корнеголовых ракообразных часто представляют большую важную информацию для таксономии и филогении Rhizocephala, чем морфология и анатомия экстерны. Несмотря на то, что личинки живут и эволюционируют в пелагиали, т.е. в другой среде, чем взрослые особи, их строение в значительной степени определяется таксономическим положением. Личинки каждого семейства и даже рода корнеголовых ракообразных имеют характерные особенности. Описание личиночного развития является обязательной составляющей комплексного исследования Rhizocephala.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-04-00097.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кашенко С.Д., Корн О.М. Адаптивные реакции личинок корнеголового рака *Peltogasterella gracilis* на изменение температуры и солёности морской воды // Биол. моря. 2002. Т. 28. № 5. С. 356–361.
- Кашенко С.Д., Корн О.М. Совместное влияние температуры и солёности морской воды на развитие личинок корнеголового ракообразного *Peltogaster reticulatus* (Crustacea: Cirripedia) // Биол. моря. 2003. Т. 29. № 3. С. 178–183.
- Корн О.М., Рыбаков А.В., Хёг Й.Т. Развитие личинок корнеголового рака *Peltogasterella gracilis* // Биол. моря. 1999. Т. 25. № 2. С. 127–128.
- Корн О.М., Рыбаков А.В. Развитие личинок корнеголового ракообразного *Sacculina pilosella* // Биол. моря. 2001. Т. 27. № 3. С. 209–212.
- Корн О.М., Рыбаков А.В., Кашенко С.Д. Развитие личинок корнеголового рака *Sacculina polygenea* // Биол. моря. 2000. Т. 26. № 5. С. 353–356.
- Корн О.М., Шукалюк А.И., Трофимова А.В., Исаева В.В. Репродуктивная стадия жизненного цикла корнеголового ракообразного *Polyascus polygenea* (Crustacea: Cirripedia) // Биол. моря. 2004. Т. 30. № 5. С. 380–392.
- Рыбаков А.В., Хёг Й.Т. Таксономическое положение корнеголовых ракообразных рода *Parthenopea* Kossman, 1874 (Cirripedia: Rhizocephala) с обоснованием нового семейства Parthenopeidae fam. nov. // Биол. моря. 2013. Т. 39. № 5. С. 355–361.
- Andersen M.L., Bohn M., Høeg J.T., Jensen P.G. Cyprid ultrastructure and adult morphology in *Ptychascus barnwelli*, new species, and *P. glaber* (Cirripedia: Rhizocephala), parasites on semiterrestrial crabs // J. Crustacean Biol. 1990. V. 10. № 1. P. 20–28.
- Chan B.K.K., Poon D.Y.N., Walker G. Distribution, adult morphology, and larval development of *Sacculina sinensis* (Cirripedia: Rhizocephala: Kentrogonida) in Hong Kong coastal waters // J. Crustacean Biol. 2005. V. 25. № 1. P. 1–10.
- Collis S.A., Walker G. The morphology of the naupliar stages of *Sacculina carcini* (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) // Acta Zool. 1994. V. 75. № 4. P. 297–303.
- Glennner H., Hebsgaard M.B. Phylogeny and evolution of life history strategies of the parasitic barnacles (Crustacea, Cirripedia, Rhizocephala) // Mol. Phylogenet. Evol. 2006. V. 41. P. 528–538.
- Glennner H., Høeg J.T. Metamorphosis in the Cirripedia Rhizocephala and the homology of the kentrogon and trichogon // Zool. Scr. 1994. V. 23. № 2. P. 161–173.
- Glennner H., Høeg J.T. A new motile, multicellular stage involved in host invasion by parasitic barnacles (Rhizocephala) // Nature. 1995. V. 377. P. 147–150.
- Glennner H., Høeg J.T., O'Brien J.J., Sherman T.D. Invasive vermigon stage in the parasitic barnacles *Loxothylacus texanus* and *L. panopaei* (Sacculinidae): closing of the rhizocephalan life cycle // Mar. Biol. 2000. V. 136. P. 249–257.
- Glennner H., Høeg J.T., Klysner A., Larsen B.B. Cypris ultrastructure, metamorphosis and sex in seven families of parasitic barnacles (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) // Acta Zool. 1989. V. 70. № 4. P. 229–242.

- Glenner H., Høeg J.T., Rees D.J., Schubart C.D. Phylogenetic analyses suggest a single origin of freshwater barnacles // Recent advances in freshwater crustacean biodiversity and conservation. Boca Raton: CRC Press. 2021. Ch. 2. P. 3–18.
- Glenner H., Høeg J.T., Stenderup J., Rybakov A.V. The monophyletic origin of a remarkable sexual system in akentrogonid rhizocephalan parasites: a molecular and larval structural study // Exp. Parasitol. 2010. V. 125. P. 3–12.
- Glenner H., Thomsen P.F. et al. The phylogeny of rhizocephalan parasites of the genus *Heterosaccus* using molecular and larval data (Cirripedia: Rhizocephala: Sacculinidae) // Isr. J. Ecol. Evol. 2008. V. 54. P. 223–238.
- Grygier M.J. Developmental patterns and hypotheses of homology in the antennules of thecostracan nauplius larvae (Crustacea) // Acta Zool. 1994. V. 75. № 3. P. 219–234.
- Hawkes C.R., Meyers T.R., Shirley T.C. Larval biology of *Briarosaccus callosus* Boschma (Cirripedia: Rhizocephala) // Proc. Biol. Soc. Wash. 1985. V. 98. № 4. P. 935–944.
- Høeg J.T. Cypris settlement, kentrogon formation and host invasion in the parasitic barnacle *Lernaeodiscus porcellanae* (Müller) (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) // Acta Zool. 1985. V. 66. № 1. P. 1–45.
- Høeg J.T. Male cypris metamorphosis and a new male larval form, the trichogon, in the parasitic barnacle *Sacculina carcini* (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) // Philos. Trans. R. Soc. London. B. 1987. V. 317. № 1183. P. 47–63.
- Høeg J.T. “Akentrogonid” host invasion and an entirely new type of life cycle in the rhizocephalan parasite *Clistosaccus paguri* (Thecostraca: Cirripedia) // J. Crustacean Biol. 1990. V. 10. № 1. P. 37–52.
- Høeg J.T. Rhizocephala // Microscopic anatomy of invertebrates. New York: Alan Liss, Inc. 1992. V. 9. P. 313–345.
- Høeg J.T. The biology and life cycle of the Rhizocephala (Cirripedia) // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1995. V. 75. P. 517–550.
- Høeg J.T., Chan B.K.K., Martin J.W. Introduction to the Thecostraca // Atlas of Crustacean Larvae. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press. 2014a. P. 97–99.
- Høeg J.T., Chan B.K.K., Rybakov A.V. Rhizocephala // Atlas of Crustacean Larvae. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press. 2014b. P. 111–113.
- Høeg J., Hosfeld B., Jensen P.G. TEM studies of lattice organs of cirripede cypris larvae (Crustacea, Thecostraca, Cirripedia) // Zoomorphology. 1998. V. 118. P. 195–205.
- Høeg J.T., Lagersson N.C., Glenner H. The complete cypris larva and its significance in thecostracan phylogeny // Evolutionary Developmental Biology of Crustacea. Lisse, The Netherlands: A.A. Balkema. 2004a. P. 197–215. Crustacean Issues; V. 15.
- Høeg J.T., Lützen J. Crustacea Rhizocephala. Marine invertebrates of Scandinavia. Norway: Norwegian Univ. Press. V. 6. 1985. 90 p.
- Høeg J.T., Lützen J. Life cycle and reproduction in the Cirripedia Rhizocephala // Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. 1995. V. 33. P. 427–485.
- Høeg J.T., Lützen J. Super-ordre des Rhizocéphales (Rhizocephala F. Müller, 1862) // Traité de zoologie. V. 7. Tasc. 2. Crustacés Généralités (suite) et systématique (1re partie). Paris: Masson. 1996. P. 541–568.
- Høeg J.T., Møller O.S. When similar beginnings lead to different ends: constraints and diversity in cirripede larval development // Invertebr. Reprod. Dev. 2006. V. 49. № 3. P. 125–142.
- Høeg J.T., Møller O.S., Rybakov A.V. The unusual floatation collar around nauplii of certain parasitic barnacles (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) // Mar. Biol. 2004b. V. 144. P. 483–492.
- Høeg J.T., Noever C., Rees D.A. et al. A new molecular phylogeny-based taxonomy of parasitic barnacles (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) // Zool. J. Linn. Soc. 2020. V. 190. № 2. P. 632–653.
- Høeg J.T., Perez-Losada M., Glenner H. et al. Evolution of morphology, ontogeny and life cycles within the Crustacea Thecostraca // Arthropod Syst. Phylog. 2009. V. 67. № 2. P. 199–217.
- Høeg J.T., Rees D.J., Jensen P.C., Glenner H. Unravelling the evolutions of the Rhizocephala: a case study for molecular-based phylogeny in the parasitic Crustacea // Parasitic Crustacea: State of Knowledge and Future Trends. Berlin: Springer. 2019. P. 387–419 (Zoological Monographs; V. 3).
- Høeg J.T., Rybakov A.V. Cypris larvae in *Polysaccus mediterraneus* and *Mycetomorpha vancouverensis*: their importance in analyzing the phylogeny and sexual evolution of parasitic barnacles (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) // Isr. J. Ecol. Evol. 2007. V. 53. P. 9–31.
- Isaeva V.V., Shukalyuk A.I., Korn O.M. et al. Development of primordial externae in the colonial interna of *Polyasacus polygenea* (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) // Crustacean Res. 2004. № 33. P. 61–71.
- Isaeva V.V., Shukalyuk A.I., Trofimova A.V. et al. The structure of colonial interna in *Sacculina polygenea* (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) // Crustacean Res. 2001. № 30. P. 133–146.
- Itô T. Naupliar development of *Hansenocaris furcifera* Itô (Crustacea: Maxillopoda: Facetotecta) from Tanabe Bay, Japan // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 1990. V. 34. № 4/6. P. 201–224.
- Jensen P.G., Moyses J., Høeg J., Al-Yahya H. Comparative SEM studies of lattice organs: putative sensory structures on the carapace of larvae from Ascothoracida and Cirripedia (Crustacea Maxillopoda Thecostraca) // Acta Zool. 1994. V. 75. № 2. P. 125–142.
- Kashenko S.D., Korn O.M. Effects of temperature and salinity on the larvae of two species of rhizocephalan (Crustacea: Cirripedia) // Invertebr. Reprod. Dev. 2002. V. 41. № 1–3. P. 179–184.
- Kashenko S.D., Korn O.M., Rybakov A.V. Effects of temperature and salinity on the larvae of *Sacculina polygenea* (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) // Crustacean Res. 2002. V. 31. P. 9–17.
- Kobayashi M., Wong Y.H., Oguro-Okano M. et al. Identification, characterization, and larval biology of a rhizocephalan barnacle, *Sacculina yatsui* Boschma, 1936, from northwestern Japan (Cirripedia: Sacculinidae) // J. Crustacean Biol. 2018. V. 38. № 3. P. 329–340.
- Kolbasov G.A., Petrunina A.S., Dreyer N. et al. Naupliar development of Facetotecta (Crustacea: Thecostraca) and the nature of the first nauplius instar in the Crustacea – pro et contra the *Hexanauplia* concept // Org. Diversity Evol. 2021. V. 21. P. 209–230.
- Korn O.M. Naupliar evidence for cirripede taxonomy and phylogeny // New frontiers in barnacle evolution. Rotterdam: A.A. Balkema. 1995. P. 87–122. (Crustacean Issues; № 10).
- Korn O.M., Golubinskaya D.D., Rees D.J. et al. Phylogenetic position, complete larval development and larval sexual dimorphism in a rhizocephalan barnacle, *Lernaeodiscus rybakovi* sp. nov. (Cirripedia: Rhizocephala: Peltogastridae), parasitizing the crab *Pachycheles stevensii* Stimpson, 1858 (Decapoda: Anomura: Porcellanidae) // Zool. Anz. 2020a. V. 287. P. 178–197.

- Korn O.M., Golubinskaya D.D., Sharina S.N. The parasitic barnacle *Peltogaster reticulata* Shiino, 1943 (Rhizocephala, Peltogastridae) from Russian waters of the Sea of Japan: morphological description, molecular identification and complete larval development // *Zootaxa*. 2020b. V. 4768. № 1. P. 6–24.
- Lützen J., Itani G., Jespersen Å. et al. On a new species of parasitic barnacle (Crustacea: Rhizocephala), *Sacculina shiinoi* sp. nov., parasitizing Japanese mud shrimps *Upogebia* spp. (Decapoda: Thalassinidea: Upogebiiidae), including a description of a novel morphological structure in the Rhizocephala // *Zool. Sci.* 2016. V. 33. P. 204–212.
- Martin J.W., Davis G.E. An updated classification of the recent Crustacea. Los Angeles: Nat. Hist. Mus. Los Angeles County. Sci. Ser. № 39. 2001. 124 p.
- Martin J.W., Olesen J., Høeg J.T. Introduction // *Atlas of crustacean larvae*. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press. 2014. P. 1–7.
- Moyse J. Larvae of lepadomorph barnacles // *Barnacle biology*. Rotterdam: A.A. Balkema. 1987. P. 329–362.
- Moyse J., Høeg J.T., Jensen P.G., Al-Yahya H.A.H. Attachment organs in cypris larvae: Using scanning electron microscopy // *New frontiers in barnacle evolution*. Crustacean Issues 10. Rotterdam: A.A. Balkema. 1995. P. 153–178.
- Ponomarenko E.A., Korn O.M., Rybakov A.V. Larval development of the parasitic barnacle *Heterosaccus papillosus* (Cirripedia: Rhizocephala: Sacculinidae) studied under laboratory conditions // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 2005. V. 85. P. 921–928.
- Ritchie E., Høeg J.T. The life history of *Lernaediscus porcellanae* (Cirripedia: Rhizocephala) and co-evolution with its porcellanid host // *J. Crustacean Biol.* 1981. V. 1. № 3. P. 334–347.
- Rybakov A.V., Høeg J.T., Jensen P.G., Kolbasov G.A. The chemoreceptive lattice organs in cypris larvae develop from naupliar setae (Thecostraca: Cirripedia, Ascothoracida and Facetotecta) // *Zool. Anz.* 2003. V. 242. P. 1–20.
- Rybakov A.V., Korn O.M., Høeg J.T., Waloszek D. Larval development in *Peltogasterella* studied by scanning electron microscopy (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) // *Zool. Anz.* 2002. V. 241. P. 199–221.
- Trédez F., Rabet N., Bellec L., Audebert F. Synchronism of naupliar development of *Sacculina carcini* Thompson, 1836 (Pancrustacea, Rhizocephala) revealed by precise monitoring // *Helgol. Mar. Res.* 2016. V. 70. № 26. P. 1–11.
- Tu T.-H., Chan B.K.K., Jeng K.M.-S. Larval development and sex ratio variation of *Polyascus plana* (Cirripedia: Rhizocephala), a parasite of the crab *Grapsus albolineatus*, in Taiwan // *Bull. Mar. Sci.* 2009. V. 84. № 3. P. 331–349.
- Walker G. The cypris larvae of *Sacculina carcini* Thompson (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1985. V. 93. P. 131–145.
- Walker G. Observations on the larval development of *Sacculina carcini* (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 1988. V. 68. № 3. P. 377–390.
- Walker G. The cypris larvae of the rhizocephalan barnacle *Heterosaccus lunatus* with particular reference to antennular morphology // *Acta Zool.* 1999. V. 80. P. 209–217.
- Walker G. Introduction to the Rhizocephala (Crustacea: Cirripedia) // *J. Morphol.* 2001. V. 249. P. 1–8.
- Walker G., Clare A.S. The effect of salinity on the development of *Loxothylacus panopaei* larvae (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) // *Estuaries*. 1994. V. 17. № 1B. P. 276–282.
- Walker G., Lester R.J.G. Effects of salinity on development of larvae of *Heterosaccus lunatus* // *J. Crustacean Biol.* 1998. V. 18. № 4. P. 650–655.
- Waloszek D., Høeg J.T., Shirley T.C. Larval development of the rhizocephalan cirripede *Briarosaccus tenellus* (Maxillopoda: Thecostraca) reared in the laboratory: a scanning electron microscopy study // *Hydrobiologia*. 1996. V. 328. P. 9–47.
- Yoshida R., Hirose M., Hirose E. A new peltogastrid rhizocephalan parasitising a hermit crab from the Japanese coast: a second species of *Dipterosaccus* Van Kampen & Boschma, 1925 (Crustacea: Cirripedia) // *Syst. Parasitol.* 2013. V. 84. P. 137–147.
- Yoshida R., Hirose M., Hirose E. *Peltogasterella sensuru* n. sp. (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) from off Okinawa Island (Ryukyu Archipelago, Japan) with remarks on its single brood externae // *Syst. Parasitol.* 2015. V. 92. P. 31–44.
- Yoshida R., Osawa M., Hirose M., Hirose E. A new genus and two new species of Peltogastridae (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) parasitizing hermit crabs from Okinawa Island (Ryukyu Archipelago, Japan), and their DNA-barcodes // *Zool. Sci.* 2011. V. 28. P. 853–862.

Larvae of Rhizocephalans with a Kentrogonid Type of Development and Their Significance in the Taxonomy and Phylogeny of Parasitic Crustaceans

O. M. Korn^a and D. D. Golubinskaya^a

^aA.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia

This review is devoted to the pelagic larvae of rhizocephalan crustaceans with a kentrogonid type of development (Thecostraca: Cirripedia: Rhizocephala). These barnacles have undergone such a significant reduction of adult stages connected with the parasitic lifestyle that only the presence of a nauplius larva in their development indicates that this unique group belongs to crustaceans. The main attention is paid to the morphological characters of the larvae that can be used in the taxonomy and phylogeny of Rhizocephala. The differences between the larvae of peltogastrid and sacculinid types of development are discussed. The sexual dimorphism of cyprids associated with different functions of male and female larvae is analyzed.

Keywords: Rhizocephala, nauplius, cypris larva, sexual dimorphism

УДК 581.521.325

СОСТАВ И СТРУКТУРА ФИТОПЛАНКТОНА ЛАГУНЫ БУССЕ (ЮГО-ВОСТОЧНЫЙ САХАЛИН)

© 2021 г. И. В. Мотылькова¹ *, Н. В. Коновалова¹

¹Сахалинский филиал ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (СахНИРО), Южно-Сахалинск 693023, Россия

*e-mail: surirella@mail.ru

Поступила в редакцию 15.06.2020 г.

После доработки 04.03.2021 г.

Принята к публикации 01.04.2021 г.

Представлены результаты изучения видового состава, количественных характеристик и сезонной динамики фитопланктона лагуны Буссе по результатам съемки 2014–2015 гг. Обнаружено 306 видов и внутривидовых таксонов микроводорослей. Среднемесячная численность варьировала от 14.79 до 105.19 тыс. кл./л, биомасса – от 42.25 до 553.11 мг/м³. Среднегодовая численность фитопланктона составляла 46.08 тыс. кл./л, биомасса – 176.13 мг/м³. В годовом цикле развития по биомассе преобладали диатомовые и динофитовые водоросли. Сезонная динамика характеризовалась двумя подъемами численности, совпадающими с таковыми биомассы: весенним (май) и летним (сентябрь). Весенний пик был сформирован массовым развитием *Rhizosolenia setigera*, летний – *Prorocentrum micans*. Сравнение результатов наблюдений с опубликованными данными позволило выявить некоторые изменения в характере сезонной динамики видового состава, а также количественных показателей и комплекса доминирующих видов.

Ключевые слова: фитопланктон, сезонная динамика, лагуна Буссе, *Prorocentrum micans*

DOI: 10.31857/S0134347521050119

Расположенная в юго-восточной части о-ва Сахалин лагуна Буссе – это уникальный природный водоем, обладающий разнообразными биоценозами и перспективный для создания хозяйств марикультуры. Гидрологические процессы в лагуне формируются под воздействием речного стока, водообмена с зал. Анива (Охотское море) и климатических факторов. Важную роль играет мелководность лагуны (глубины от 2.5 до 5.0 м), которая определяет высокую вариабельность суточных и сезонных колебаний температуры воды. Наибольший прогрев водоема (до 22°C) наблюдается в августе–сентябре. Соленость по всей толще воды изменяется в пределах 26–32‰. Гидродинамика лагуны сложна: течения здесь не имеют определенной направленности, за исключением протоков, где преобладают приливно-отливные течения, а также центрального и юго-восточного районов, где течения приобретают циклонический характер. Сильные приливно-отливные течения и ветровое перемешивание водных масс приводят к снижению их стратификации (Шпилько, Шевченко, 2018).

Показано, что условия лагуны Буссе благоприятны для проведения мероприятий по коллекторному сбору молоди приморского гребешка (Ефанов и др., 2016; Чернышова, Прохорова, 2018),

значимую роль в питании которого играет фитопланктон (Калганова, 1982). В свою очередь, культивируемые моллюски в процессе жизнедеятельности могут стимулировать развитие микроводорослей, в том числе вредоносных и потенциально-токсичных видов (Argzul et al., 2001). Так, широко известны случаи “цветения” микроводорослей на акваториях, занятых установками марикультуры, в том числе и на Дальнем Востоке России (Селина, 1998; Морозова, Орлова, 2005; Шевченко и др., 2011). Поэтому изучение структурных характеристик и количественных показателей фитопланктона является важным и актуальным. Фитопланктон лагуны Буссе хорошо изучен благодаря долговременным исследованиям, начавшимся в 1970-х годах (Калганова, 1980, 2010; Тепаева, Калганова, 2012; Ефанов, Тепаева, 2014). Настоящая работа является продолжением многолетних исследований.

Цели данной работы – выявить и количественно оценить изменения в составе фитопланктона, в том числе массовых вредоносных видов, а также охарактеризовать пространственно-временное распределение фитопланктона.

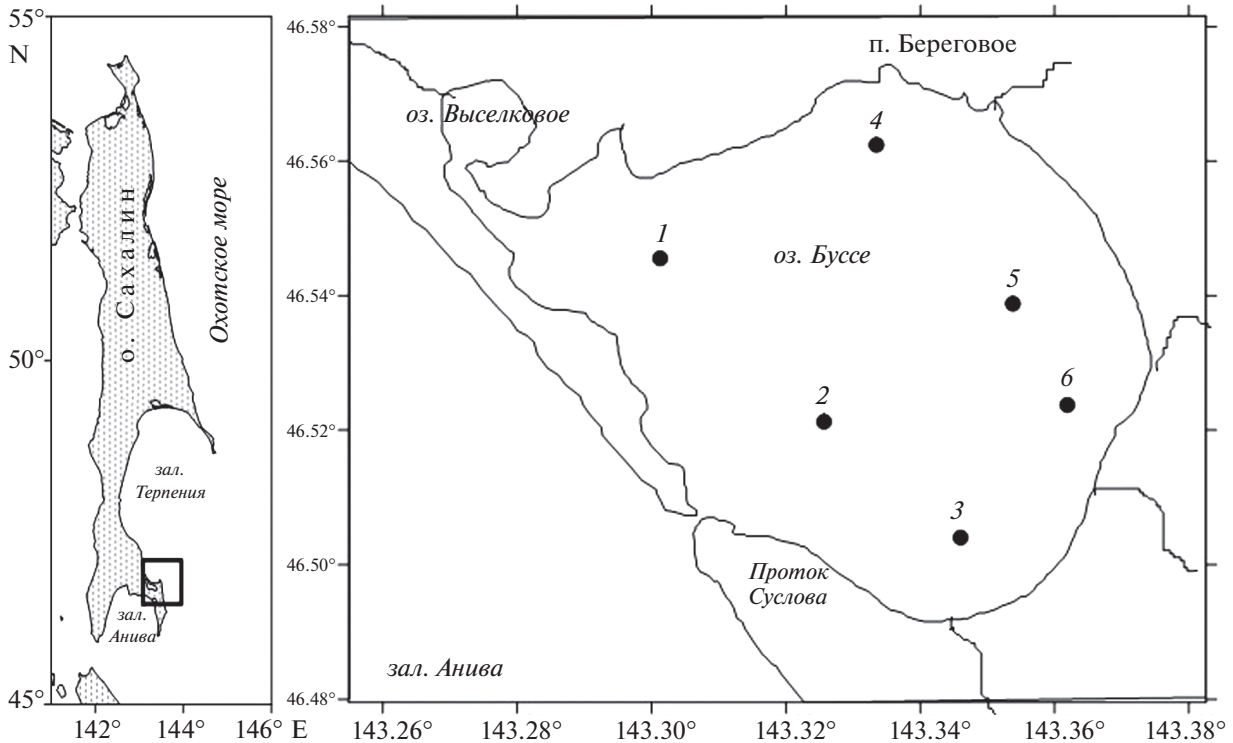


Рис. 1. Схема станций отбора проб фитопланктона в лагуне Буссе в 2014–2015 гг.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использовали фитопланктонные пробы, собранные в лагуне Буссе сотрудниками Отдела исследований среды и мониторинга антропогенного воздействия СахНИРО. Пробы отбирали батометром из поверхностного и придонного горизонтов на шести равномерно распределенных по основным геоморфологическим элементам станциях (рис. 1) ежемесячно с мая по ноябрь 2014 г. и на пяти станциях в феврале 2015 г. В 2015 г. тонкий лед и промоины не позволили взять пробы на станции 2. Всего было отобрано 94 пробы фитопланктона объемом 1.5 л.

Пробы, фиксированные раствором Утермея, концентрировали с помощью воронки обратной фильтрации через нуклеопоровые лавсановые фильтры с диаметром пор 3 мкм (Федоров, 1979; Радченко и др., 2010). Морфологию микроводорослей изучали с помощью светового микроскопа Leica с увеличением до $\times 1600$; для идентификации видов использовали атласы и монографии как отечественных, так и зарубежных авторов (Коновалова и др., 1989; Диатомовые..., 1992; Hasle, Syvertsen, 1996; Коновалова, 1998; Lange-Bertalot, 2001; Horner, 2002; Thronsdon et al., 2007; Генкал, Трифонова, 2009; Hoppenrath et al., 2009; Коновалова, Селина, 2010). При формировании таксономического списка применяли современные системы классификации, составленные с

учетом общепризнанной международной базы данных Интернет-ресурса AlgaeBase (Guiry, Guiry, 2020). Клетки подсчитывали в камере Нажотта объемом 0.05 мл при увеличении $\times 320$. Крупные и редкие виды определяли в камере типа "Пенал" объемом 1 мл. Учитывали как планктонные, так и бентосные формы микроводорослей.

Биомассу определяли, приравнивая клетки водорослей к определенным геометрическим фигурам (Кольцова, 1970; Макарова, Пичкилы, 1970; Радченко и др., 2010).

К видам, формирующим доминантный комплекс, относили виды, численность или биомасса которых равнялась или превышала 20% от общей численности или биомассы (Коновалова, 1984). Численность или биомассу для каждой станции рассчитывали как средневзвешенные значения по двум горизонтам (поверхность, дно). Среднемесячные значения численности или биомассы получали путем усреднения данных по шести станциям с двух горизонтов (поверхность, дно).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Флора микроводорослей

Всего за период исследования в фитопланктоне обнаружено 306 таксонов водорослей рангом ниже рода из 9 отделов, 16 классов, 59 порядков и 158 родов. Из них 28 таксонов идентифицирова-

Таблица 1. Таксономический состав планктонных микроводорослей лагуны Буссе в 2014–2015 гг.

Отдел	Класс	Порядок	Семейство	Род	Вид
Суанобактерия	Cyanophyceae	2	3	4	4
Вациллиариопхита	Bacillariophyceae	17	34	58	133
	Mediophyceae	7	9	11	22
	Coscinodiscophyceae	9	12	14	22
Криптофита	Cryptophyceae	1	2	3	3
Харофита	Conjugatophyceae	1	1	2	3
Хлорофита	Chlorodendrophyceae	1	1	1	1
	Chlorophyceae	1	3	8	8
	Trebouxiophyceae	3	3	5	5
	Pyramimonadophyceae	1	2	3	3
Еугленозоа	Euglenophyceae	2	3	3	4
Мизоа	Dinophyceae	10	27	41	93
	Noctilucophyceae	1	1	1	1
Охрофита	Dictyochophyceae	1	1	2	2
	Raphidophyceae	1	1	1	1
Церкозоа	Thecofilosea	1	1	1	1
Всего		59	104	158	306

Примечание. Класс Bacillariophyceae представлен 131 видом и двумя внутривидовыми таксонами.

ны только до рода, а два представляют внутривидовые таксоны (разновидности и формы). Подобная структура таксономического состава типична для прибрежных морских акваторий умеренной зоны (табл. 1). В составе альгофлоры лагуны Буссе выявлено четыре ведущих рода с наибольшим количеством видов (от 10 и выше). Видовым богатством отличались роды *Navicula* Borg (15 видов и внутривидовых таксонов), *Protoperdinium* Bergh (16 видов), *Nitzschia* Hassall (15) и *Gymnodinium* F. Stein (14) (табл. 1).

Одновременное присутствие в лагуне морских, речных и собственно лагунных вод обусловило разнообразие групп микроводорослей по отношению к солености. Благодаря интенсивному приливному водообмену с морем (Бровко и др., 2002) доля морских видов составляла 44% от общего числа. Пресноводные и солоноватоводные виды были менее представительными – 16 и 5% соответственно. Из видов смешанных групп наиболее разнообразными были солоноватоводно-морские (15%) и пресноводно-солоноватоводные (9%).

Приблизительно половину от общего количества обнаруженных видов составляли планктонные формы. Из-за мелководности лагуны альгофлора была представлена большим количеством бентосных (29%) и планктонно-бентосных микроводорослей (13%). Некоторые из них в той или иной степени развивались в лагуне круглогодично, это *Actinoptychus senarius* (Ehrenberg) Ehrenberg,

Cocconeis scutellum Ehrenberg, *Grammatophora marina* (Lyngbye) Kützing, *Navicula transitans* f. *delicatula* Heimdal, *Nitzschia sigma* (Kützing) W. Smith, *Odontella aurita* (Lyngbye) C. Agardh, *Paralia sulcata* (Ehrenberg) Cleve и *Pleurosigma angulatum* (J.T. Quekett) W. Smith.

Количество видов и внутривидовых таксонов в разные месяцы варьировало от 87 до 130. Наибольшее число видов за счет пресноводных и пресноводно-солоноватоводных видов зарегистрировано весной (в мае и июне) во время паводков при значительном влиянии опресненных вод из впадающих водотоков, наименьшее – в августе и сентябре при максимальном прогреве воды и массовом развитии динофитовых (табл. 2).

Пространственно-временное распределение фитопланктона

В сезонной динамике развития фитопланктона среднемесячные величины количественных показателей изменялись в следующих пределах: численность – от 14.79 до 105.19 тыс. кл./л, биомасса – от 42.2 до 553.1 мг/м³. Выявлены два пика разной степени интенсивности: весенний и летний (рис. 2).

Весенний относительно небольшой пик биомассы, как и пик численности фитопланктона, зарегистрирован в мае при температуре воды 3.0–11.7°C. Пики были вызваны увеличением инсоляции после разрушения ледового покрова, а также

Таблица 2. Количество видов и внутривидовых таксонов фитопланктона в лагуне Буссе в разные месяцы в 2014–2015 гг.

Отдел	Месяц							
	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	II
Цианобактерия						4		1
Bacillariophyta	81	74	50	47	54	57	76	67
Cryptophyta	2	2	3	2	1	2	2	3
Charophyta	2	1				1	1	1
Chlorophyta	7	6	6	2	2	8	5	3
Euglenozoa	1	1	1	1	2	1		2
Miozoa	37	40	42	34	25	32	28	13
Ochrophyta		1			2		1	
Cercozoa		1	1	1	1			1
Всего	130	126	103	87	87	105	113	92

выраженным влиянием речных стоковых вод, обеспечивающих лагуну высокой концентрацией биогенных элементов. Основу биомассы в это время формировали диатомовые водоросли (рис. 2а, 2б) при обильном развитии *Rhizosolenia setigera*. Биомасса фитопланктона на разных станциях варьировала от 244.8 до 379.6 мг/м³ и распределялась довольно равномерно, с небольшим увеличением в северной и юго-восточной кутовых частях лагуны (рис. 3а).

При позднем наступлении гидрологической весны (в июне) и увеличении температуры воды до 12.7°C, а также при максимальном развитии паводков наблюдалось изменение структуры фитопланктона, которое сопровождалось снижением количественных показателей (рис. 2а, 2б). По численности преобладали криптофитовые водоросли (рис. 2а), по биомассе – динофитовые и диатомовые (рис. 2б). Монодоминантный комплекс, сформированный в мае *R. setigera*, заменялся комплексом доминирующих видов, состоящим из планктонно-бентосных *A. senarius*, *O. aurita* и планктонной *Preperidinium meunieri* (Pavillard) Elbrächter. Повышенной биомассой отличалась зона смешения морских, собственно лагунных и речных вод в центральной восточной частях лагуны (рис. 3б).

В июле средние значения численности и биомассы снижались еще значительно (рис. 2а, 2б). Причем уменьшение этих показателей наблюдалось в зоне наибольшего влияния морской воды – в западной части лагуны. Из структурных перестроек следует отметить увеличение доли диатомовых и частичную смену видов доминирующего комплекса (рис. 3в). В августе при максимальном прогреве воды до 22°C отмечено плавное увеличение количественных показателей. Численность по станциям варьировала в пределах 15.58–109.80 тыс. кл./л, биомасса – 24.9–247.0 мг/м³. Ос-

новное скопление микроводорослей зарегистрировано на кутовых станциях в северной (при массовом развитии *Pleurosigma strigosum* и видов рода *Prorocentrum*) и юго-восточной (при обильной вегетации *Prorocentrum micans*) частях лагуны (рис. 3г). Динофитовые и криптофитовые водоросли были значимыми по численности (рис. 2а), а динофитовые и диатомовые – по биомассе (рис. 2б).

В сентябре при температуре воды 16.0–16.8°C наблюдали второй пик биомассы (рис. 2б), который был связан с активной вегетацией динофлагелляты *P. micans*. Этот вид доминировал в лагуне, формируя до 99.8% численности и 99.9% биомассы. Его обильное развитие наблюдалось у поверхности воды в юго-западной и центральной восточной зонах (рис. 3д), где численность клеток водорослей достигала 428.22 тыс. кл./л, а биомасса – 2064.0 мг/м³. Доминирующей группой в это время являлись динофитовые (рис. 2а, 2б).

В октябре с понижением температуры воды (от 12°C) и уменьшением инсоляции количественные показатели фитопланктона в лагуне снижались. На большей части акватории биомасса в осенний период (октябрь–ноябрь) варьировала от 25 до 149 мг/м³. Однако в кутовой северо-восточной части лагуны, где в октябре в фитопланктоне преобладал вид *P. micans*, а в ноябре *P. strigosum*, биомасса превышала 200 мг/м³ (рис. 3е, 3ж).

Образование ледового покрова в феврале способствовало еще большему снижению количественных показателей фитопланктона (рис. 2а, 2б): средняя численность составляла 15.17 тыс. кл./л, средняя биомасса – 66.0 мг/м³. В это время были многочисленны колониальные виды диатомей из родов *Actinoptychus*, *Aulacoseira*, *Plagiogrammopsis*, *Paralia*, *Navicula* и *Thalassiosira*, а также представители криптофитовых и динофитовых водорослей. Комплекс доминирующих по биомассе фор-

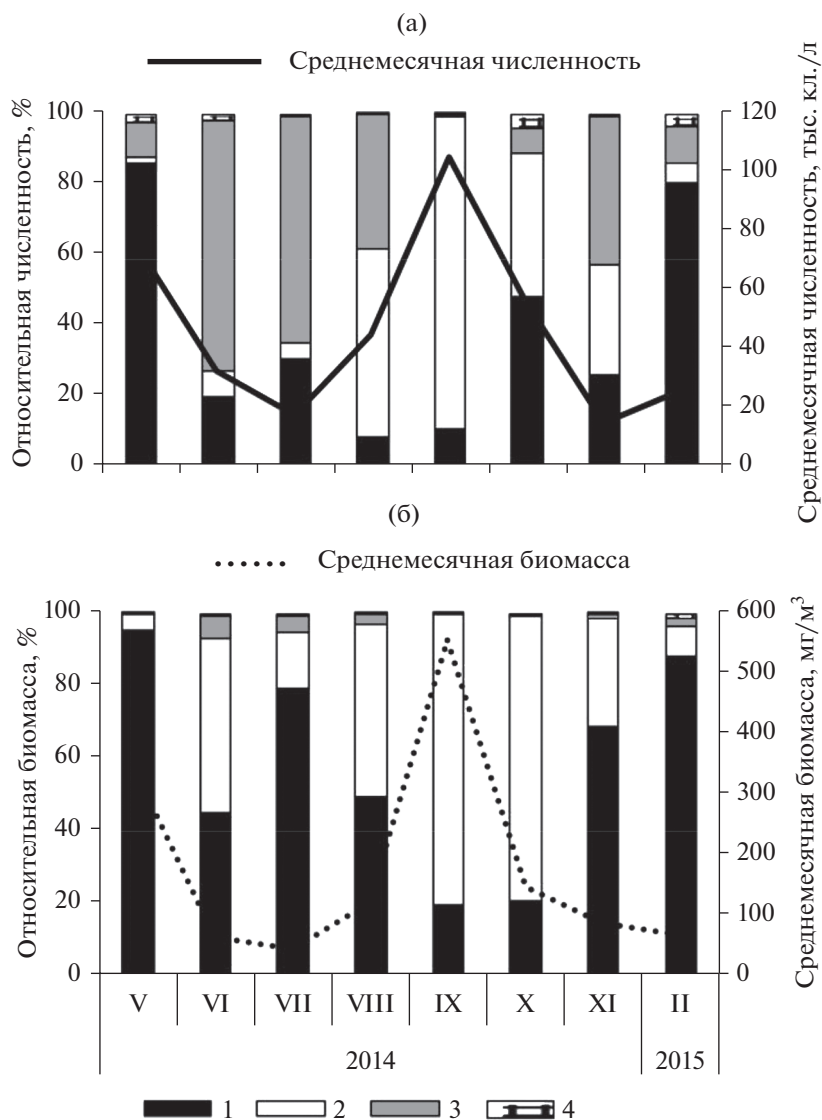


Рис. 2. Относительная численность (а) и относительная биомасса (б) микроводорослей разных систематических групп (слева), а также динамика численности (а) и динамика биомассы (б) (справа) фитопланктона лагуны Буссе с мая 2014 г. по февраль 2015 г. Условные обозначения: 1 – диатомовые, 2 – динофитовые, 3 – криптофитовые, 4 – прочие микроводоросли. Приведены усредненные данные по численности и биомассе для каждого отдела микроводорослей для шести станций с двух горизонтов для каждого месяца.

мировали 3 вида, среди которых наибольшего развития на кутовых станциях в северной зоне достигал вид *A. senarius*, в северо-восточной зоне – *Pronoctiluca pelagica*, а в южной и центральной восточной зонах – *Thalassiosira nordenskioldii* (рис. 3з).

ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономический список микроводорослей планктона, сформированный по результатам наших исследований, показал, что по сравнению с другими водоемами подобного типа в юго-восточной части о-ва Сахалин (озера Птичьё и Изменчивое) лагуна Буссе характеризуется наиболь-

шим разнообразием видов. Анализ видовых списков по оригинальным данным, полученным в результате сборов материала, проведенных по единой схеме (ежемесячно в течение года на 5–6 станциях) в этих водоемах, позволяет предполагать, что увеличение видового состава связано с большей площадью и меньшей глубиной лагуны.

Особенности гидродинамического режима и донного рельефа определяют неоднородное распределение фитопланктона по акватории. Отмечено, что во все месяцы безледного периода, за исключением сентября, скопления биомассы фитопланктона были локализованы в восточной половине лагуны, где выражено влияние речного

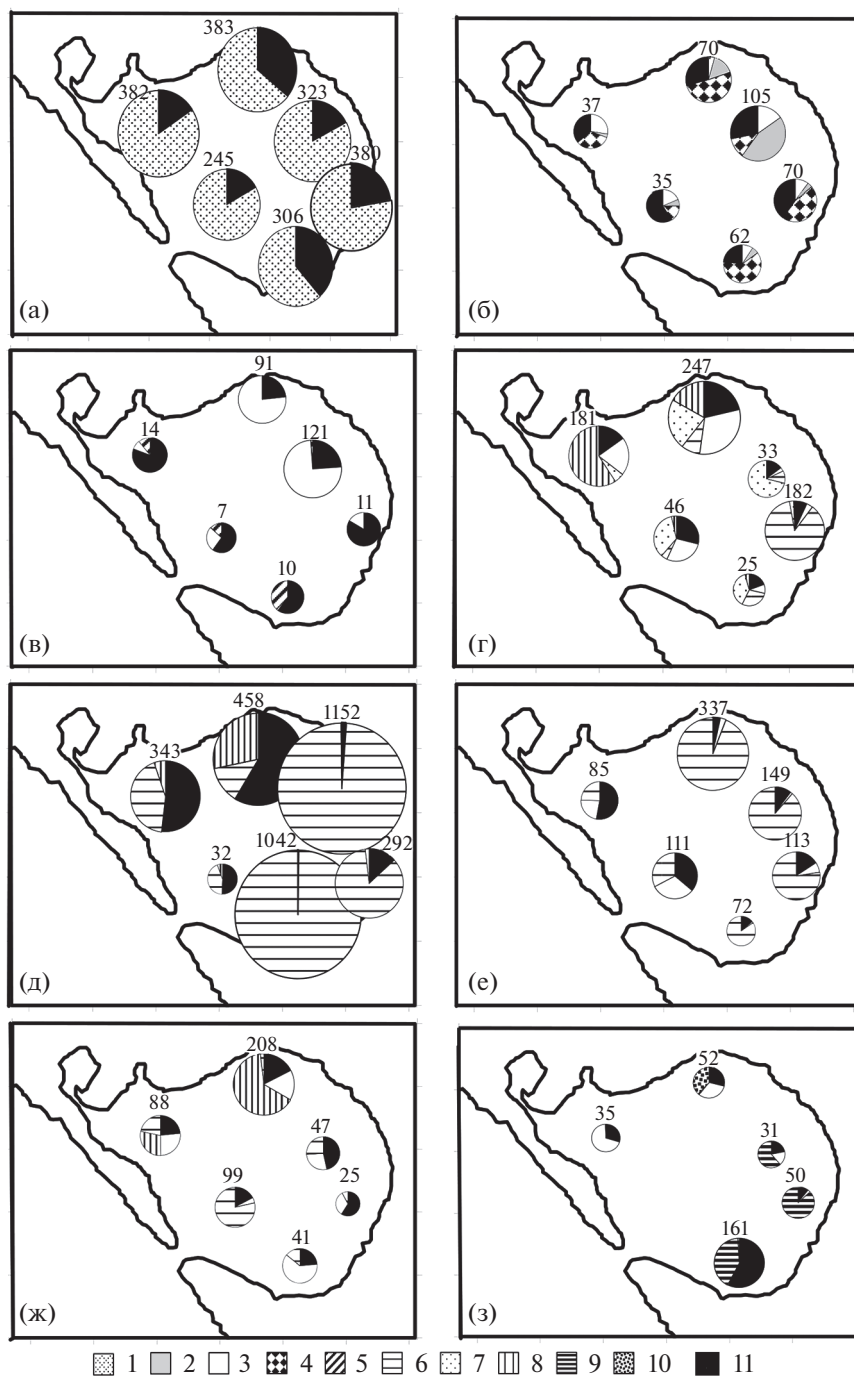


Рис. 3. Распределение биомассы (мг/м^3) и относительный вклад водорослей доминирующего комплекса в биомассу фитопланктона в лагуне Буссе в разные месяцы 2014 г. (а – май, б – июнь, в – июль, г – август, д – сентябрь, е – октябрь, ж – ноябрь) и в феврале 2015 г. (з). Условные обозначения: 1 – *Rhizosolenia setigera*, 2 – *Odontella aurita*, 3 – *Actinopterychus senarius*, 4 – *Preperidinium meunieri*, 5 – *Gonyaulax digitalis*, 6 – *Prorocentrum micans*, 7 – *Prorocentrum triestinum*, 8 – *Pleurosigma strigosum*, 9 – *Thalassiosira nordenskiöldii*, 10 – *Prorocentrum pelagica* и 11 – прочие микроводоросли. Цифры над диаграммами – средняя биомасса фитопланктона, мг/м^3 .

стока, способствующего опреснению, увеличению температуры воды и интенсивному поступлению биогенных элементов (Ефанов и др., 2016). Причем максимальные величины биомассы были характерны для кутовой северо-восточной зоны с

песчано-илистыми грунтами, основными зарослями водорослей и минимальным перемешиванием водных масс. Наблюдаемое в сентябре смещение биомасс в южном направлении с наибольшими показателями в центральной восточной и

юго-западной зонах связано с ветровым воздействием северного и северо-восточного направления (<https://rp5.ru/>). В районе протоки Сулова, характеризующейся высокой скоростью приливно-отливных течений, биомасса фитопланктона на протяжении всего периода наблюдений была пониженной.

При сравнении наших данных с результатами предыдущих исследований установлено, что среднемесячные количественные показатели, полученные нами, сопоставимы с данными конца 1970-х годов. Однако несколько изменился характер сезонной динамики видового состава, количественных показателей и комплекса доминирующих видов.

Согласно исследованиям 1970–1980-х годов, наиболее разнообразный видовой состав в лагуне наблюдался летом (июнь–начало сентября) и осенью (конец сентября–ноябрь) (Калганова, 1980). По нашим данным наибольшее количество видов приходилось на весну (май–июнь), тогда как лето (август–сентябрь) отличалось минимальным за весь период наблюдений набором видов.

Ранее были выделены 2–3 пика развития фитопланктона: в апреле, июле и октябре–ноябре. Весенний пик связан с развитием центрических холодноводных диатомей, летний – цианобактерий или мелких диатомей, а осенний – с развитием комплекса диатомовых и динофитовых водорослей. Летний пик не всегда проявлялся в сезонной динамике. Такая межгодовая изменчивость обусловлена влиянием речного стока, вариацией термического режима, наличием или полным отсутствием стратификации во всей водной толще и усиленным выеданием фитопланктона зоопланктерами. Весенний и осенний пики на протяжении многих десятков лет были стабильными (Калганова, 1980, 2010; Ефанов, Тепаева, 2014). В наших исследованиях осеннего подъема биомассы фитопланктона не наблюдалось. Из-за метеорологических условий (пониженный температурный фон по сравнению с таковым в сентябре в предыдущие годы и ливневые дожди) пик был сдвинут на более ранние сроки и связан с массовым развитием *Prorocentrum micans*. Полвека назад этот вид не был отмечен в водах лагуны (Калганова, 1980, 1986, 1995). Однако в последние 20 лет *P. micans* регистрировали в составе доминантного комплекса с высокой частотой встречаемости в осеннее время (Калганова, 2010; Ефанов, Тепаева, 2014).

Известно, что *P. micans* при обильной вегетации выделяет активные вещества, подавляющие рост и развитие диатомовых и динофитовых водорослей (Uchida, 1977; Гольдин, 2013), а также веслоногих рачков (Ianora et al., 1999). По-видимому, это стало основной причиной резкого уменьшения количества видов, численности и

биомассы водорослей других отделов в августе и сентябре. Являясь вредоносным видом, *P. micans* способен вызывать обширное “цветение” воды во многих морях (Матишов, Фуштей, 2003; Terenko, 2019), часто приводящее к замору гидробионтов (рыб, моллюсков), связанному с гипоксией (Faust et al., 1999). Во время наших исследований “цветения” этот вид не вызывал, а его численность не превышала 428.22 тыс. кл./л. Тем не менее, появление *P. micans* в водах лагуны Буссе требует дальнейшего контроля за его развитием.

Значительные перестройки в структуре фитопланктона вызваны, на наш взгляд, как негативной антропогенной нагрузкой на экосистему лагуны (загрязнение сточными водами и промышленными отходами, беспощадным разрушением биоценозов промысловых беспозвоночных любительским и браконьерским ловом), так и природными факторами (заиление и обмеление некоторых участков лагуны, а также стимулирующее воздействие продуктов жизнедеятельности моллюсков на микроводоросли). В сентябре 2020 г. в соответствии с решением Министерства природных ресурсов и экологии РФ лагуне Буссе был присвоен статус природного парка. Возможно, это предотвратит назревающую угрозу экологического дисбаланса в водах водоема.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обнаружено 306 видов и внутривидовых таксонов микроводорослей. Видовое разнообразие фитопланктона лагуны Буссе определяют диатомовые и динофитовые водоросли. Среднегодовая численность фитопланктона составляет 46.08 тыс. кл./л, среднегодовая биомасса – 176.1 мг/м³.

Сезонная динамика численности и биомассы характеризуется двумя подъемами: весенним и летне-осенним. В отдельные годы наблюдается летний пик, зависящий, главным образом, от развития цианобактерий.

В годовом цикле развития по биомассе преобладают диатомовые и динофитовые водоросли. Причем последние наиболее значимы в летний и осенний периоды, а диатомовые – в зимний и весенний сезоны. Комплекс доминирующих видов по биомассе представлен 10 таксонами, среди которых *A. senarius* отличается наибольшей частотой доминирования.

Впервые в лагуне выявлено обильное развитие вредоносной динофлагелляты *P. micans*, максимальные количественные показатели которой зарегистрированы в сентябре в восточной и юго-западной зонах.

Наибольшая биомасса фитопланктона приурочена к северо-восточной части водоема, наименьшая – к району протоки Сулова.

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.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность всем участникам экспедиции Отдела исследований среды и мониторинга антропогенного воздействия СахНИРО за сбор материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бровко П.Ф., Микишин Ю.А., Рыбаков В.Ф. и др.* Лагуны Сахалина. Владивосток: ДВГУ. 2002. 80 с.
- Генкал С.И., Трифонова И.С.* Диатомовые водоросли планктона Ладожского озера и водоемов его бассейна. Рыбинск: Рыбинский Дом печати. 2009. 72 с.
- Гольдин Е.Б.* Биологическая активность микроводорослей и ее значение в межвидовых взаимоотношениях // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2013. Вып. 9. С. 49–76.
- Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). СПб.: Наука. 1992. Т. II. Вып. 2. 125 с.
- Ефанов В.Н., Выпрямкин Е.Н., Пономарева О.С., Латковская Е.М.* Результаты исследований среды, опыт выращивания приморского гребешка в лагуне Буссе и организация “Биотехнопарка Сахалинский” // Лучшие практики рыбохозяйственного образования: Сб. материалов Всерос. научно-практ. школы–конференции (18–21 октября 2016 г.). СПб.: Изд-во ООО “ИНФОСТИ”. 2016. С. 36–62.
- Ефанов В.Н., Тепаева А.Е.* Сезонное развитие и количественные показатели фитопланктона лагуны Буссе // Перспективы науки. 2014. № 11(62). С. 24–30.
- Калганова Т.Н.* Сезонное распределение фитопланктона в лагуне Буссе (залив Анива) // Распределение и рациональное использование водных ресурсов Сахалина и Курильских островов. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1980. С. 3–7.
- Калганова Т.Н.* О питании приморского гребешка разных возрастных групп в лагуне Буссе (о. Сахалин) // Проблемы рационального использования промысловых беспозвоночных: Тез. докл. III Всесоюз. конф. 12–16 октября 1982 г. Калининград. 1982. С. 108–109.
- Калганова Т.Н.* Роль сезонной динамики планктона в питании приморского гребешка в лагуне Буссе (Южный Сахалин) // IV Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным (тез. докл.). Севастополь, апрель 1986 г. Ч. II. М. 1986. С. 235–236.
- Калганова Т.Н.* Результаты исследования кормовой базы и питания приморского гребешка в лагуне Буссе (залив Анива) // Материалы XXX научно-методич. конф. преподавателей ЮСГПИ. Апрель, 1995 г. Докл. и тез. докл. Ч. II. Южно-Сахалинск: ЮСГПИ. 1995. С. 86–91.
- Калганова Т.Н.* О микро- и наннопланктоне лагуны Буссе (залив Анива) // IX Дальневост. конф. по заповедному делу. Владивосток, 20–22 октября 2010 г. Материалы конф. Владивосток: Дальнаука. 2010. С. 196–199.
- Кольцова Т.И.* Определение объема и поверхности клеток фитопланктона // Биол. науки. 1970. № 6. С. 114–120.
- Коновалова Г.В.* Структура планктонного фитоценоза залива Восток Японского моря // Биол. моря. 1984. № 1. С. 13–23.
- Коновалова Г.В.* Динофлагелляты (*Dinophyta*) дальневосточных морей России и сопредельных акваторий Тихого океана. Владивосток: Дальнаука. 1998. 398 с.
- Коновалова Г.В., Орлова Т.Ю., Паутова Л.А.* Атлас фитопланктона Японского моря. Л.: Наука. 1989. 157 с.
- Коновалова Г.В., Селина М.С.* Динофитовые водоросли (*Dinophyta*). Владивосток: Дальнаука. 2010. 352 с.
- Макарова И.В., Пичкилы Л.О.* К некоторым вопросам методики вычисления биомассы фитопланктона // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 10. С. 1488–1494.
- Матишов Г.Г., Фуштей Т.В.* К проблеме вредоносных “цветений воды” в Азовском море // Электрон. журн. “Исследовано в России”. 2003. С. 213–225.
- Морозова Т.В., Орлова Т.Ю.* Мониторинг фитопланктона в районе хозяйства марикультуры в заливе Восток Японского моря // Биол. моря. 2005. Т. 31. № 1. С. 11–16.
- Радченко И.Г., Капков В.И., Федоров В.Д.* Практическое руководство по сбору и анализу проб морского фитопланктона: Учебно-методич. пособ. для студентов биологических специальностей М.: Мордвинцев. 2010. 60 с.
- Селина М.С.* Фитопланктон залива Восток Японского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: Дальнаука. 1998. 25 с.
- Тепаева А.Е., Калганова Т.Н.* Развитие фитопланктона в лагуне Буссе летом 2011 года // Международ. журн. приклад. и фундамент. исслед. 2012. № 1–1. С. 104–106.
- Федоров В.Д.* О методах изучения фитопланктона и его активности. М.: Изд. МГУ. 1979. 166 с.
- Чернышова Ю.С., Прохорова Н.Ю.* Перспективы использования лагуны Буссе как природного источника для получения спата приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* // Изв. ТИНРО. 2018. Т. 195. С. 219–228.
- Шевченко О.Г., Масленников С.И., Бложко Т.В.* Мониторинг потенциально токсичных микроводорослей в бухте Северной (Славянский залив) в 2008, 2009 гг. // Науч. тр. Дальрыбвтуза. 2011. Т. 24. С. 34–42.
- Шпилько Т.С., Шевченко Г.В.* Влияние приливо-отливной динамики на обмен меропланктона (*Bivalvia*, *Gastropoda*) между лагуной Буссе и прилегающей морской акваторией залива Анива // Изв. ТИНРО. 2018. Т. 195. С. 92–110.

- Arzul G., Seguel M., Clément A. Effect of marine animal excretions on differential growth of phytoplankton species // ICES J. Mar. Sci. 2001. V. 58. P. 386–390.
- Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2020. URL: <https://www.algaebase.org/> on 2020-02-11.
- Faust M., Larsen J., Moestrup Ø. Potentially toxic phytoplankton. 3. *Prorocentrum* (Dinophyceae) // ICES Identification Leaflets for Plankton. København, Denmark: Intern. Council for the Exploration of the Sea. 1999. № 184. P. 2–24.
- Hoppenrath M., Elbrächter M., Drebes G. Marine phytoplankton. Selected microphytoplankton species from the North Sea around Helgoland and Sylt. Stuttgart, Germany: Schweizerbart Science Publishers. 2009. 264 p.
- Horner R.A. A taxonomic guide to some common marine phytoplankton. Bristol: Biopress Ltd. 2002. 195 p.
- Ianora A., Miralto A., Buttino I. et al. First evidence of some dinoflagellates reducing male copepod fertilization capacity // Limnol. Oceanogr. 1999. № 44. P. 147–153.
- Lange-Bertalot H. *Navicula* sensu stricto, 10 genera separated from *Navicula* sensu lato, Frustulia. Diatoms of Europe: Diatoms of the European inland waters and comparable habitats. V. 2. Ruggell: Liechtenstein: Gantner Verlag. 2001. 526 p.
- Terenko G.V. The influence of red tide on the contour biotopes of the sea // International scientific conference, dedicated to 95th Anniversary of Academician of the NAS of Ukraine, Yuvenaly Zaitsev “Achievements in studies of marginal effect in water ecosystems and their practical significance”: Book of abstracts (June 13–14, 2019, Odessa, Ukraine). Odessa: Institute of marine biology, NAS of Ukraine. 2019. P. 58.
- Thronsen J., Hasle G.R., Tangen K. Phytoplankton of Norwegian coastal waters. Oslo: Almatier Forlag. 2007. 343 p.
- Hasle G.R., Syvertsen E.E. Marine diatoms. Ch. 2. Identifying Marine Diatoms and Dinoflagellates. San Diego, CA: Academic Press. 1996. P. 5–385.
- Uchida T. Excretion of a diatom inhibitory substance by *Prorocentrum micans* Ehrenberg // Jap. J. Ecol. 1977. № 27. P. 1–4.

Composition and Structure of Phytoplankton in Busse Lagoon, Southeastern Sakhalin Island

I. V. Motylkova^a and N. V. Konovalova^a

^aSakhalin Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (SakhNIRO), Yuzhno-Sakhalinsk 693023, Russia

The species composition, quantitative characteristics, and seasonal dynamics of phytoplankton in Busse Lagoon, Sakhalin Island, have been studied based on data of the phytoplankton surveys in 2014–2015. A total of 306 species and intraspecific taxa of microalgae have been identified. The average monthly abundance of phytoplankton in that period varied from 14790 to 105190 cells/L; biomass, from 42.25 to 553.11 mg/m³. The average annual abundance of phytoplankton was 46080 cells/L; biomass, 176.13 mg/m³. Diatoms and dinophytes dominated in biomass throughout the annual cycle. Their seasonal dynamics was characterized by two peaks of abundance that coincided in time with the biomass peaks: in spring (May) and summer (September). The spring peak was formed by the abundant proliferation of *Rhizosolenia setigera*; the summer peak, by *Prorocentrum micans*. A comparison of our observation results with published data has revealed some changes in the seasonal dynamics of species composition, quantitative characteristics, and the assemblage of dominant species.

Keywords: phytoplankton, seasonal dynamics, Busse Lagoon, *Prorocentrum micans*

УДК 582.273 (265.5)

ЭПИФИТЫ И ЭНДОФИТЫ БУРОЙ ВОДОРОСЛИ *PUNCTARIA PLANTAGINEA* (ROTH) GREVILLE 1830 (ECTOCARPALES: CHORDARIACEAE) ИЗ ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2021 г. О. С. Белоус¹, *, Т. В. Титлянова¹

¹Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия

*e-mail: ksu_bio@mail.ru

Поступила в редакцию 04.06.2020 г.

После доработки 29.09.2020 г.

Принята к публикации 22.03.2021 г.

Изучены эпифиты и эндофиты бурой водоросли *Punctaria plantaginea* из зал. Петра Великого Японского моря. Обнаружено 57 видов водорослей-макрофитообрастателей из отделов Rhodophyta, Ochrophyta, Chlorophyta и Cyanobacteria. Пять видов эпифитов ранее не были указаны для флоры зал. Петра Великого, а четыре вида впервые приведены для флоры дальневосточных морей России. Среди обрастателей доминировали красные водоросли (35%), среди руководящих видов – бурые водоросли, которые составляли 50% от всех найденных видов. В приведенном списке преобладают факультативные голоэпифиты. Показана сезонная динамика видового состава эпифитона *P. plantaginea* в период с февраля по ноябрь. Количество фитообрастателей увеличивалось с октября по июль. Предполагается, что смена видов в сообществах обрастания *P. plantaginea* обусловлена сезонными изменениями светового и температурного режимов.

Ключевые слова: *Punctaria plantaginea*, эпифиты, эндофиты, фитообрастатели, сезонная динамика, залив Петра Великого

DOI: 10.31857/S0134347521050028

В большинстве таксономических работ, посвященных бентосным водорослям зал. Петра Великого, эпифитизму уделяется особое внимание. В первую очередь, это касается изучения видового состава и биомассы эпифитона культивируемых, промысловых (Паймеева, 1975; Суховеева, 1975; Перестенко, Чумаков, 2001; Михайлова, Штрик, 2007; Климова, 2015) или потенциально промысловых водорослей (Жигадлова, 2011), что обусловлено негативным влиянием эпифитов на продукцию хозяйственно-важных видов. Известно, что поселение эпи- и эндофитов часто вызывает морфологические аномалии у водоросли-хозяина, которые могут приводить к разрушению тканей базифита (Correa, McLachlan, 1992, 1994; Correa et al., 1994; Sánchez et al., 1996), снижению структурной прочности слоевищ и отрыву талломов от субстрата во время штормов (Lein et al., 1991). Кроме этого, густые эпифитные синузии препятствуют проникновению света к водоросли-хозяину, снижая его фотосинтетическую активность, скорость роста и конкурентную способность (Friedlander, 1992). Эндо- и эпифиты обнаружены у большинства видов водорослей зал. Петра Великого (Перестенко, 1980; Перестенко, Титлянова, 2001; Титлянов и др., 2016). В сборах

водорослей, проведенных нами в бухтах Соболев и Троицы (Белоус и др., 2013, 2021), среди макрофитов, поросших эпифитами, особой плотностью поселения их талломов визуальным образом выделялась бурая водоросль *Punctaria plantaginea* (Roth) Greville 1830. Ранее на слоевищах данной водоросли обнаружено 4 вида эпифитов, один из них был новым для науки (Перестенко, Титлянова, 2001).

На основании этого объектом для продолжения работы по изучению видового разнообразия современной бентосной флоры зал. Петра Великого, а также таксономии и экологии эпифитизма в Азиатско-Тихоокеанском регионе была выбрана бурая водоросль *P. plantaginea* – массовый вид, широко представленный в дальневосточных морях. Цель настоящей работы – получение сведений о составе фитообрастателей *P. plantaginea* в зал. Петра Великого, о сезонной динамике поселения, росте и развитии талломов эпифитона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объект исследования

Род *Punctaria* Greville 1830 широко распространен в Мировом океане и насчитывает 18 валидных видов (Guiry, Guiry, 2020). В юго-восточной

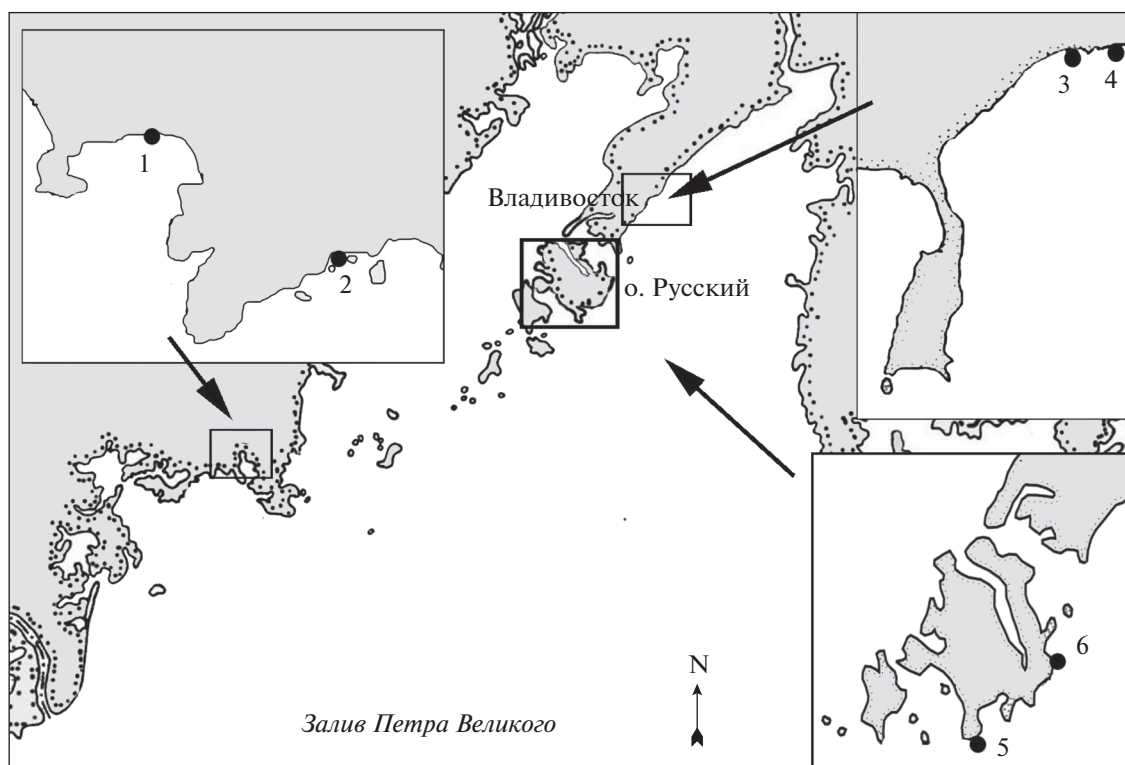


Рис. 1. Карта-схема мест сбора *Punctaria plantaginea*. 1 – б. Рисовая, 2 – б. Песчаная, 3 – б. Соболев, 4 – б. Сухопутная, 5 – мыс Тобизина, 6 – мыс Ахлестышева.

Азии водоросли, относящиеся к этому роду, используются в пищу в сыром и обработанном виде (Дзизюров и др., 2008); выделенные из *P. plantaginea* биологически активные вещества обладают антикоагулянтной и антитромбической активностью (Ustyuzhanina et al., 2016). В зал. Петра Великого Японского моря встречается три вида данного рода: *P. plantaginea* (Roth) Greville 1830 (Перестенко, 1980), *P. latifolia* Greville 1830 (Клочкова, 1998; Коженкова, 2008) и *P. flaccida* Nagai 1940 (Клочкова, 1998), среди которых массовым является вид *P. plantaginea*.

В зал. Петра Великого *P. plantaginea* вегетирует с октября по июль (Дзизюров и др., 2008), растет в нижней литорали и сублиторали на скалистом, каменистом и илесто-песчаном с камнями грунтах, а также на створках моллюсков и на других водорослях. С февраля по июнь этот вид образует обширные практически чистые заросли или поселяется среди других крупных водорослей (Галышева, Христофорова, 2007; Калита, Скрипцова, 2014), определяя весенний аспект растительности (Перестенко, 1980). Как и другие массовые водоросли, *P. plantaginea* служит субстратом для многих эпифитных и эндофитных водорослей (Перестенко, Титлянова, 2001).

Сбор, идентификация и хранение материала исследования

Образцы *P. plantaginea* собирали на литорали и в сублиторали с использованием легководолазного снаряжения, а также из выбросов вдоль побережья в разных частях зал. Петра Великого (рис. 1). Сборы проводили в июле 2006 г. (б. Песчаная) и 2018 г. (б. Рисовая), в мае 2019 г. (б. Соболев), в июне (б. Сухопутная, мыс Тобизина) и июле (б. Рисовая, мыс Ахлестышева) 2019 г.; в октябре–ноябре 2019 г. и в феврале–апреле 2020 г. (б. Соболев). Всего изучено более 500 слоевищ *P. plantaginea*.

Водоросли-макрофитообразователи просматривали в световом микроскопе Carl Zeiss Jena и AxioVert 200M; микрофотографии выполняли с помощью цифровой фотокамеры AxioCam HRC. Эпифиты определяли по морфологическим и анатомическим признакам, а также по строению репродуктивных органов. Эндофиты определяли на срезах ткани водоросли-хозяина по морфологическим признакам и органам размножения. При идентификации водорослей использовали литературные источники (Косинская, 1948; Кускус, 1955; Зинова, 1967; Виноградова, 1979; Перестенко, 1980, 1994; Перестенко, Титлянова, 2001; Taşkın et al., 2006; Белоус и др., 2013; Титлянов и др., 2016). Названия таксонов приведены в соответствии с современными систематическими представлениями (Guiry, Guiry, 2020). обрабо-

таннный материал хранится в гербарии Лаборатории автотрофных организмов Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН.

Статистическая обработка

Для анализа сходства видового состава по сезонам использовали пакет статистических программ PRIMER v.6 (Clarke, Gorley, 2006). Степень видового сходства в разные сезоны устанавливали по коэффициенту Серенсена.

Терминология

В настоящей работе мы используем общепринятые термины. *Эпифиты* – организмы, поселяющиеся на поверхности растения-хозяина. Среди эпифитов принято различать *голоэпифиты*, когда водоросль поселяется непосредственно на поверхности слоевища другой водоросли, не проникая внутрь; *амфиэпифиты* – базальная часть эпифита проникает во внутренние ткани базифита, при этом его верхняя часть, выступающая над поверхностью хозяина, может быть представлена лишь репродуктивными структурами, а также *эндофиты*, которые полностью погружаются в тело базифита (Виноградова, 1989). Кроме этого мы выделяем *факультативные эпифиты*, растущие не только на водорослях, но и на других субстратах, *облигатные эпифиты*, живущие лишь на других водорослях, а также *адельфоэпифиты*, поселяющиеся на близкородственном базифите.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Видовое разнообразие фитообращателей на *Punctaria plantaginea*

Всего на *P. plantaginea* обнаружено 57 видов эпи- и эндофитов, из них красные водоросли (Rhodophyta, Rh) составляли 20 видов или 35% от всех видов, бурые (Ochrophyta, Phaeophyceae, Ph) – 15 видов (26%), зеленые (Chlorophyta, Ch) – 18 видов (32%) и синезеленые (Cyanobacteria, Cy) – 4 вида (7%). Перечисленные водоросли принадлежат 4 отделам, 7 классам, 15 порядкам, 23 семействам и 43 родам (табл. 1). Пять видов водорослей приведены для зал. Петра Великого впервые, это *Microspongiium globosum* Reinke 1888, *Myrionema foecundum* (Strömfelt) Sauvageau 1897, *Phaeostroma pustulosum* Kuckuck 1893, *Punctaria tenuissima* (C. Agardh) Greville 1830 и *Streblonema evagatum* Setchell & N.L. Gardner 1922 (Ph). Виды *M. globosum*, *M. foecundum*, *P. tenuissima* и *P. pustulosum* ранее не указывались для дальневосточных морей России.

Практически все найденные нами бурые водоросли, поселившиеся на слоевищах *P. plantaginea*, за исключением *Sphacelaria rigidula* Kützing 1843 (Ph), являлись адельфоэпифитами и принадлежа-

ли порядку Ectocarpales; 11 из них, как и водоросль-хозяин, относились к семейству Chordariaceae (Ph).

По способу взаимодействия с тканями хозяина большинство найденных водорослей (86%) – голоэпифиты; виды *S. evagatum*, *Streblonema* sp. и *Strepsithalia punctariae* Perestenko & T.V. Titlyanova 2001 (Ph) (5%) – амфиэпифиты; к эндофитам отнесены 5 видов (9%): *Bolbocoleon piliferum* Pringsheim 1862, *Ulvella viridis* (Reinke) R. Nielsen, C.J. O’Kelly & B. Wysor 2013, *Ulvella repens* (Pringsheim) R. Nielsen, C.J. O’Kelly & B. Wysor 2013, *Ulvella* sp. и *Blastophysa rhizopus* Reinke 1889 (Ch). Среди поселенцев *P. plantaginea* преобладали факультативные голоэпифиты, из них наиболее часто встречались *Acrochaetium* spp., *Melanothamnus japonicus* (Harvey) Diaz-Tapia & Maggs 2017 (Rh), *S. rigidula*, *Protectocarpus speciosus* (Børgesen) Kornmann 1955 (Ph), *Urospora wormskioldii* (Mertens) Rosenvinge 1893 (Ch) и *Isactis plana* Thuret ex Bornet & Flahault 1886 (Cy). Девять видов – *M. globosum*, *M. foecundum*, *Myrionema* sp., *P. pustulosum*, *S. evagatum*, *Streblonema* sp., *S. punctariae* (Ph), *Erythrotrichia carnea* (Dillwyn) J. Agardh 1883 и *Stylonema alsidii* (Zanardini) K.M. Drew 1956 (Rh) – являлись облигатными эпифитами.

В группу руководящих видов входили водоросли из всех четырех отделов (табл. 2), лидирующее положение занимали бурые водоросли *M. globosum*, *P. speciosus*, *S. punctariae* и *S. rigidula* – 50% от всех руководящих видов. Затем следовали зеленые водоросли *B. rhizopus* и *U. wormskioldii* – 25%. Из красных водорослей наиболее часто встречался вид *M. japonicus* (12.5%), а из цианобактерий – *I. plana* (12.5%). В группе характерных видов доминировали отделы Chlorophyta (35%) и Ochrophyta (32%), затем следовали отделы Rhodophyta (27%) и Cyanobacteria (6%) с видами *Calothrix aeruginea* Thuret ex Bornet & Flahault 1886 и *Oscillatoria* sp. В группу редких видов входили водоросли из отделов Rhodophyta (67%), Chlorophyta (27%) и Cyanobacteria (6%).

Сезонная динамика эпифитона *Punctaria plantaginea*

Отмечены значительные сезонные изменения в составе обрастателей *P. plantaginea* (рис. 2). В октябре–ноябре (осенний сезон) на ее молодых слоевищах найдено всего 3 вида водорослей: *Acrochaetium moniliforme* (Rosenvinge) Børgessen 1915, *M. japonicus* (Rh) и *Botrytella micromora* Vory 1822 (Ph). К зимнему и зимне-весеннему сезонам количество обрастателей значительно увеличилось. Общее число водорослей, которые росли на *P. plantaginea* в феврале–марте, составило 16 видов, из них Rhodophyta – 3 вида, Ochrophyta (Phaeophyceae) – 7 видов и Chlorophyta – 6 видов. Среди всех обрастателей доминировали 2 вида бурых водорослей (*M. globosum* и *P. speciosus*). Эти эпифиты образовывали многочисленные пятна

Таблица 1. Список фитообрастателей, поселяющихся на слоевище *Punctaria plantaginea*

Виды	Экологическая группа	Место сбора	Встречаемость по сезонам			
			октябрь—ноябрь	февраль—март	апрель—май	июнь—июль
RHODOPHYTA						
Класс Bangiophyceae						
Порядок Bangiales						
Семейство Bangiaceae						
1. <i>Porphyra</i> sp.	гэп	3	—	+	—	—
Класс Compsopogonophyceae						
Порядок Erythropeletales						
Семейство Erythrotrichiaceae						
2. <i>Erythrotrichia carnea</i> (Dillwyn) J. Agardh	гэп	1, 5	—	—	—	+
Класс Stylonematophyceae						
Порядок Stylonematales						
Семейство Stylonemataceae						
3. <i>Stylonema alsidii</i> (Zanardini) K.M. Drew	гэп	1	—	—	—	+
Класс Florideophyceae						
Порядок Acrochaetiales						
Семейство Acrochaetiaceae						
4. <i>Acrochaetium humile</i> (Rosenvinge) Børgesen	гэп	3, 4	—	+	+	+
5. <i>Acrochaetium moniliforme</i> (Rosenvinge) Børgesen	гэп	5, 3	+	—	—	+
6. <i>Acrochaetium secundatum</i> (Lyngbye) Nägeli	гэп	1	—	—	—	ед
Порядок Colaconematales						
Семейство Colaconemataceae						
7. <i>Colaconema daviesii</i> (Dillwyn) Stegenga	гэп	1	—	—	—	+
Порядок Corallinales						
Семейство Corallinaceae						
8. <i>Pneophyllum fragile</i> Kützing	гэп	5, 6	—	—	—	+
9. <i>Peyssonelia</i> sp.	гэп	6	—	—	—	ед
Порядок Ceramiales						
Семейство Ceramiaceae						
10. <i>Ceramium kondoi</i> Yendo	гэп	1	—	—	—	ед
Семейство Dasyaceae						
11. <i>Dasya sessilis</i> Yamada	гэп	1	—	—	—	ед
12. <i>Dasysiphonia japonica</i> (Yendo) H.-S. Kim [= <i>Heterosiphonia japonica</i> Yendo]	гэп	6	—	—	—	ед
Семейство Rhodochortonaceae						
13. <i>Rhodochorton purpureum</i> (Lightfoot) Rosenvinge	гэп	1	—	—	—	ед
Семейство Rhodomelaceae						
14. <i>Chondria dasyphylla</i> (Woodward) C. Agardh	гэп	1	—	—	—	+
15. <i>Laurencia nipponica</i> Yamada	гэп	6	—	—	—	+
16. <i>Melanothamnus yendoi</i> (T. Segi) Díaz-Tapia & Maggs [= <i>Polysiphonia yendoi</i> T. Segi]	гэп	1	—	—	—	ед

Таблица 1. Продолжение

Виды	Экологическая группа	Место сбора	Встречаемость по сезонам			
			октябрь—ноябрь	февраль—март	апрель—май	июнь—июль
17. <i>Melanothamnus japonicus</i> (Harvey) Díaz-Tapia & Maggs [= <i>Neosiphonia japonica</i>]	гэп	1, 2, 3, 5, 6	+	+	+	++
18. <i>Polysiphonia morrowii</i> Harvey	гэп	1	—	—	—	ед
19. <i>Symphyclocladia latiuscula</i> (Harvey) Yamada	гэп	4	—	—	—	ед
20. <i>Symphyclocladia marchantioides</i> (Harvey) Falkenberg	гэп	1	—	—	—	ед
ОСНРОПНУТА						
Класс Phaeophyceae						
Порядок Ectocarpales						
Семейство Chordariaceae						
21. <i>Botrytella micromora</i> Bory	гэп	3, 5	+	+	+	ед
22. <i>Microspongium globosum</i> Reinke **♣	гэп	3	—	++	++	—
23. <i>Myrionema foecundum</i> (Strömfelt) Sauvageau **♥	гэп	5, 6	—	—	—	+
24. <i>Myrionema</i> sp.	гэп	6	—	—	—	+
25. <i>Phaeostroma pustulosum</i> Kuckuck **♥	гэп	6	—	—	—	+
26. <i>Protectocarpus speciosus</i> (Børgesen) Kornmann	гэп	3	—	++	++	—
27. <i>Punctaria tenuissima</i> (C. Agardh) Greville **♣	гэп	3	—	+	+	—
28. <i>Sphaerotrichia divaricata</i> (C. Agardh) Kylin	гэп	3	—	+	+	—
29. <i>Streblonema evagatum</i> Setchell & N.L. Gardner *♥	амф	4	—	—	—	+
30. <i>Streblonema</i> sp.	амф	4	—	—	—	+
31. <i>Strepsithalia punctariae</i> Perestenko & T.V. Titlyanova	амф	1, 2, 5, 6	—	—	—	++
Семейство Acinetosporaceae						
32. <i>Feldmannia irregularis</i> (Kützing) Hamel	гэп	3	—	+	—	—
33. <i>Pylaiella littoralis</i> (Linnaeus) Kjellman	гэп	5	—	—	—	+
Семейство Ectocarpaceae						
34. <i>Ectocarpus siliculosus</i> (Dillwyn) Lyngbye	гэп	4	—	+	+	—
Порядок Sphacelariales						
Семейство Sphacelariaceae						
35. <i>Sphacelaria rigidula</i> Kützing	гэп	1, 2, 3, 5, 6	—	—	+	++
CHLOROPHYTA						
Класс Ulvophyceae						
Порядок Ulotrichales						
Семейство Ulotrichaceae						
36. <i>Acrosiphonia heterocladia</i> (Sakai) K.L. Vinogradova	гэп	3	—	—	+	—
37. <i>Protomonostroma undulatum</i> (Wittrock) K.L. Vinogradova	гэп	3	—	—	ед	—
38. <i>Ulothrix flacca</i> (Dillwyn) Thuret	гэп	3	—	+	+	—
39. <i>Ulothrix implexa</i> (Kützing) Kützing	гэп	3	—	+	+	—
40. <i>Urospora penicilliformis</i> (Roth) Areschoug	гэп	3	—	—	+	—
41. <i>Urospora wormskioldii</i> (Mertens) Rosenvinge	гэп	3	—	++	+	—
Семейство Monostromataceae						
42. <i>Monostroma grevillei</i> (Thuret) Wittrock	гэп	3	—	ед	—	—

Таблица 1. Окончание

Виды	Экологическая группа	Место сбора	Встречаемость по сезонам			
			октябрь—ноябрь	февраль—март	апрель—май	июнь—июль
Порядок Cladophorales						
Семейство Cladophoraceae						
43. <i>Cladophora stimpsonii</i> Harvey	гэп	5, 6	—	—	—	+
44. <i>Cladophora speciosa</i> Sakai	гэп	3, 5	—	+	+	+
Порядок Ulvales						
Семейство Bolbocoleonaceae						
45. <i>Bolbocoleon piliferum</i> Pringsheim	энд	1, 6	—	—	—	+
Семейство Kornmanniaceae						
46. <i>Kornmannia leptoderma</i> (Kjellman) Bliding	гэп	3	—	—	ед	—
Семейство Ulvaceae						
47. <i>Ulva lactuca</i> Linnaeus	гэп	1, 3, 6	—	—	+	+
48. <i>Ulva linza</i> Linnaeus	гэп	3	—	ед	—	—
49. <i>Ulva</i> sp.	гэп	3	—	—	—	+
Семейство Ulvellaceae						
50. <i>Ulvella viridis</i> (Reinke) R. Nielsen, C.J. O'Kelly & B. Wysor	энд	1, 5, 6	—	—	—	+
51. <i>Ulvella repens</i> (Pringsheim) R. Nielsen, C.J. O'Kelly & B. Wysor	энд	6	—	—	—	+
52. <i>Ulvella</i> sp.	энд	1, 6	—	—	—	+
Порядок Ulvophyceae incertae sedis						
Семейство Ulvophyceae familia incertae sedis (неопределенное систем. положение)						
53. <i>Blastophysa rhizopus</i> Reinke	энд	1, 6	—	—	—	++
CYANOBACTERIA						
Класс Cyanophyceae						
Порядок Nostocales						
Семейство Rivulariaceae						
54. <i>Calothrix aeruginea</i> Thuret ex Bornet & Flahault	гэп	2, 6	—	—	—	+
55. <i>Isactis plana</i> Thuret ex Bornet & Flahault	гэп	1, 2	—	—	—	++
Порядок Oscillatoriales						
Семейство Oscillatoriaceae						
56. <i>Oscillatoria limosa</i> C. Agardh ex Gomont	гэп	6	—	—	—	ед
57. <i>Oscillatoria</i> sp.	гэп	1	—	—	—	+

Примечание. *Виды, впервые найденные в зал. Петра Великого; **виды, впервые зарегистрированные во флоре дальневосточных морей России; ♥ — подробное описание и фотографии этих видов опубликованы в работе Белоус и др., 2021; ♣ — подробное описание и фотографии этих видов приведены в настоящей работе. Условные обозначения: гэп — голоэпифит, амф — амфиэпифит, энд — эндофит; 1 — б. Рисовая, 2 — б. Песчаная, 3 — б. Соболев, 4 — б. Сухопутная, 5 — м. Тобизина, 6 — м. Ахлестышева; “+” — вид встречается редко, “++” — часто, ед — единично, “—” — вид не обнаружен.

на слоевище хозяина, занимая до 70% площади поверхности слоевища (рис. 3). Среди зеленых водорослей преобладала *U. wormskioldii*, в образцах часто встречались *Ulothrix flacca* (Dillwyn) Thuret 1863 и *U. implexa* (Kützing) Kützing 1849.

В апреле—мае видовой состав водорослей изменился незначительно. Обнаружено 18 видов эпилитов: 2 вида Rhodophyta, 7 видов Ochrophyta (Phaeophyceae) и 9 — Chlorophyta. Коэффициент Серенсена показал максимальное сходство видо-

Таблица 2. Количественный состав эпи- и эндофитов, обнаруженных на *Punctaria plantaginea*

Отдел	Общее количество видов		Руководящие виды		Характерные виды		Редкие виды	
	число	%	число	%	число	%	число	%
Rhodophyta	20	35	1	12.5	9	27	10	67
Ochrophyta	15	26	4	50	11	32	—	—
Chlorophyta	18	32	2	25	12	35	4	27
Cyanobacteria	4	7	1	12.5	2	6	1	6

вого состава эпифитов между этими сезонами на уровне 55%. К летнему сезону (июнь—июль) число обрастателей увеличилось до 41 вида преимущественно за счет красных водорослей (19 видов) с доминированием *M. japonicus*; 10 видов обнаружены как единственная находка. Водоросли *Laurencia nipponica* Yamada 1931 и *Chondria dasyphylla* (Woodward) C. Agardh 1817 найдены в ювенильной стадии. Отмечено по 9 видов бурых и зеленых водорослей. Среди бурых водорослей в значительном количестве найдены *S. punctariae* и *S. rigidula*, а среди зеленых преобладала эндофитная водоросль *B. rhizopus*, которая максимально занимала межклеточные пространства и полости, образовавшиеся после спороношения водоросли-хозяина. В летние месяцы также встречались 4 вида Cyanobacteria: *C. aeruginea*, *I. plana*, *Oscillatoria limosa* C. Agardh ex Gomont 1892 и *Oscillatoria* sp., среди которых доминировал вид *I. plana*. К осеннему сезону видовое разнообразие резко снизилось. Виды *M. japonicus* (Rh) и *B. micromora* (Ph) были отмечены в составе эпифитона *P. plantaginea* во все сезоны.

Ниже приведены описания двух видов водорослей, ранее не зарегистрированных во флоре дальневосточных морей. Описание и фотографии трех остальных видов (*M. foecundum*, *P. pustulosum*, *S. evagatum*) опубликованы ранее (Белоус и др., 2021).

Punctaria tenuissima (C. Agardh) Greville 1830
(рис. 4а–е)

Растение имеет две стадии развития: нитевидную и пластинчатую. Нитевидная стадия представлена базальными стелющимися нитями, от которых поднимаются однорядные или многорядные нити с 1–2 волосками на вершине. Слоевидное пластинчатое, узколанцетовидное, длиной 1–5 см и шириной 0.2–1.2 см, с вытянутой заостренной вершиной, состоит из 2–4 слоев клеток. Настоящие волоски густо развиваются по краям пластины.

Примечание. В дальневосточных морях России вид ранее не был отмечен. Встречается в Арктике (Баренцево море) (Малавенда, 2018), в Балтийском (Nielsen et al., 1995) и Черном (Зинова, 1967)

морях, у берегов Северной Америки (Mathieson et al., 2001) и юго-восточной Азии (Мьянма) (Silva et al., 1996).

Microspongium globosum Reinke 1888 (рис. 4д–з)

Слоевидное эпифитное, образует на водорослях темно-бурые пятна диаметром 0.5–3.0 мм. Состоит из базального диска и вертикальных разветвленных однорядных нитей высотой 240–500 (до 800) мкм. Клетки нитей длиной 50–60 мкм и шириной 4–6 мкм с одним или двумя пластинчатыми хлоропластами. Настоящие волоски присутствуют. Терминально и латерально отходящие от вертикальных нитей многогнездные спорангии однорядные, цилиндрические, их размер 50–90 × 5–6 мкм. Одногнездные спорангии не обнаружены.

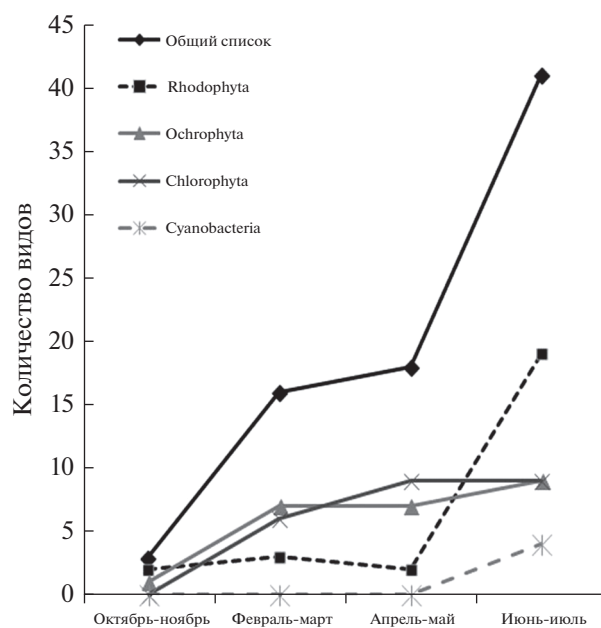


Рис. 2. Изменение видового состава эпифитона *Punctaria plantaginea* по сезонам.



Рис. 3. Эпифиты *Protectocarpus speciosus* и *Microspongium globosum*, образующие бурые пятна на поверхности слоевища *Punctaria plantaginea*.

Примечание. В дальневосточных морях России вид ранее не отмечен. Встречается в Арктике (Lee, 1980), в северной части Атлантического океана (Pedersen, 1976), у берегов Европы (Karlsón et al., 2018), Северной Америки (Lindstrom, 1977) и Японии (Yoshida, 1998). Вид отмечен в Средиземном (Taşkın et al., 2006), Баренцевом и Белом морях (Михайлова, Штрик, 2007).

ОБСУЖДЕНИЕ

За время исследования на/в слоевище *Punctaria plantaginea* обнаружено 57 видов эпи- и эндофитов. Это 18% от общего числа видов водорослей, встречающихся в зал. Петра Великого (Скрипцова, 2019). Фитообработатели (в основном тонконитевидные и микроскопические виды) появлялись на молодых пластинах *P. plantaginea* с октября и достигали обилия к концу вегетации водоросли (в июле–августе). Хрящеватые макроэпифиты *L. nipponica* и *C. dasyphylla* встречались в ювенильной стадии и не достигали зрелого состояния, так как слоевище *P. plantaginea* вегетирует несколько месяцев и является недолговечным субстратом. Несмотря на это, на некоторых ее талломах найдено более 20 видов водорослей-обработателей (100 экз. и более).

Почти все обнаруженные на слоевище *P. plantaginea* бурые водоросли – аделфоэпифиты из порядка Ectocarpales семейства Chordariaceae. Это неудивительно, так как порядок Ectocarpales является самым многочисленным в классе Rhaeophyceae и насчитывает 769 видов, из которых 501 вид входит в семейство Chordariaceae (Guiry, Guiry, 2020). Большинство представителей этого семейства – тонконитевидные эпифитные и эндофитные водоросли, которые широко представлены в нашем регионе (Перестенко, 1980) и поэтому являются основными обработателями.

Результаты наблюдений показали, что сообщество обработателей начинает формироваться

уже на молодых стерильных талломах *P. plantaginea*. В зал. Петра Великого молодые пластины этой водоросли-хозяина длиной 4–8 см найдены в октябре с эпифитами *A. moniliforme*, *M. japonicus* (Rh) и *B. micromora* (Ph). Наши наблюдения не противоречат данным, полученным ранее. Известно, что инфицирование талломов ламинарий бурыми эндофитными водорослями происходит на стадии проростков, так как заражению взрослых талломов препятствует плотный слой коры клеток, через который нити эндофитов не могут проникнуть в более глубокие слои (Peters, Schaffelke, 1996; Bernard et al., 2018). Обильное обрастание талломов *P. plantaginea* отмечено нами и в зимне-весенний сезон. В феврале–апреле на ее стерильных и фертильных слоевищах поселялись нитчатые эпифитные водоросли *M. globosum* и *P. speciosus* (Ph) в виде многочисленных бурых пятен, занимавших большую часть поверхности слоевища (рис. 3).

Согласно нашим данным, количество обработателей и плотность их поселения на пластинах *P. plantaginea* увеличивались в течение всего периода вегетации водоросли, достигая максимума в июне–июле.

Смена видового состава эпифитона может быть связана с изменением температурных и световых условий, определяющих циклы развития как самих обработателей, так и водоросли-хозяина. Ранее было показано, что в зал. Петра Великого в осенние месяцы многие виды водорослей заканчивают стадию вегетации, а в стадии репродукции находится минимальное количество видов (Гусарова, Бадыкина, 2002; Гусарова, 2003). В ранневесенний период при температуре ниже 4°C массово вегетируют эфемерные нитчатые зеленые водоросли, такие как *Ulothrix* spp. и *Urospora* spp. (Перестенко, 1980; Очеретяна, 2017), что, вероятно, и определяет структуру сообщества обрастания *P. plantaginea* в это время. К началу июня с повышением температуры воды закан-

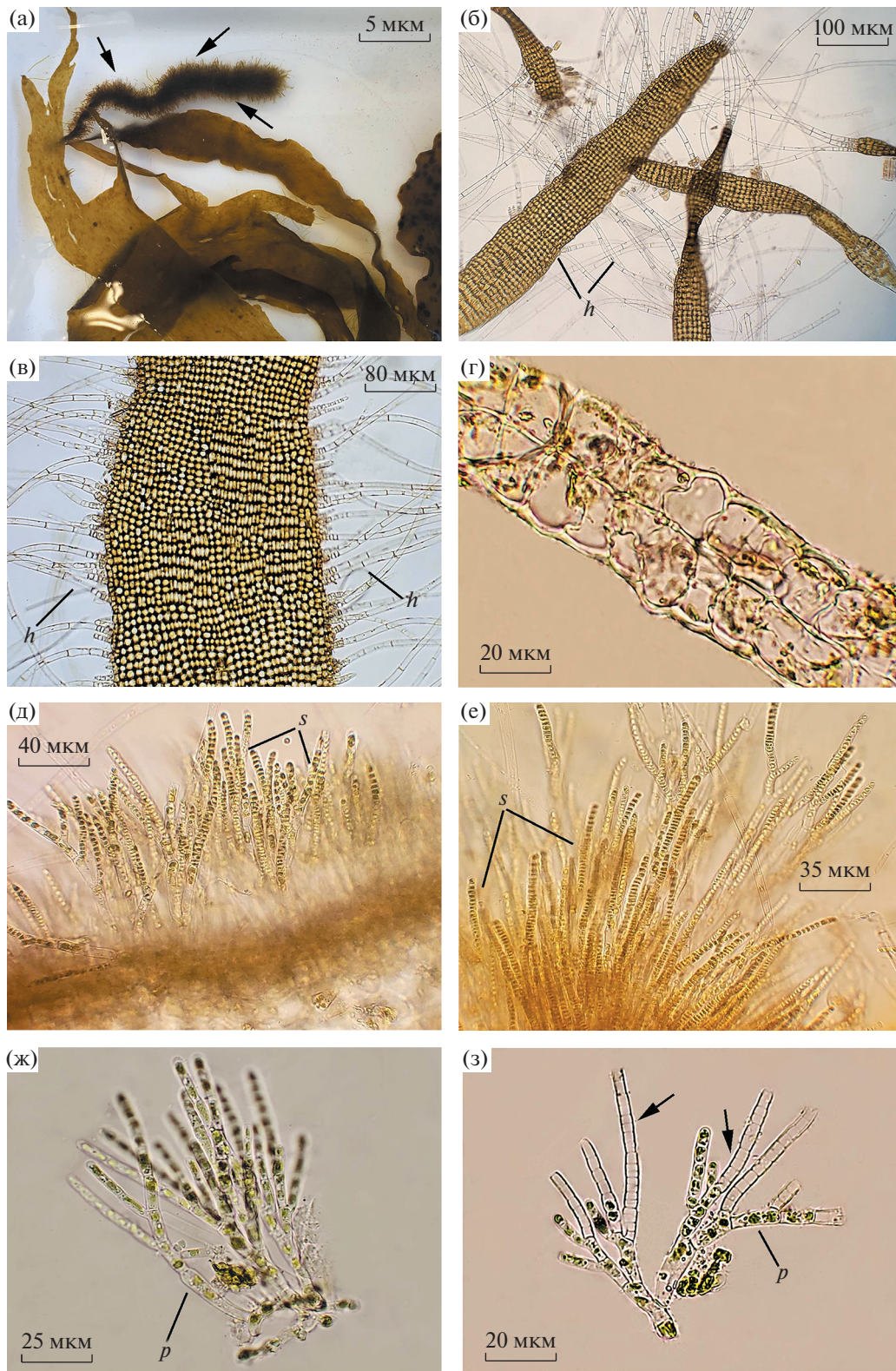


Рис. 4. Растущие на *Punctaria plantaginea* водоросли-эпифиты *Punctaria tenuissima* (а–г) и *Microspongiium globosum* (д–з): а – внешний вид *P. plantaginea*, один из талломов которой полностью оброс *P. tenuissima* (показан стрелками); б – молодое растение *P. tenuissima*, часть его слоевища с настоящими волосками, отходящими от края пластины (в), и поперечный срез слоевища (г); д – пучки таллома *M. globosum* с однорядными многогнездными спорангиями; е – разветвленные вертикальные нити *M. globosum* с латеральными и терминальными однорядными многогнездными спорангиями; ж – вертикальные нити, отходящие от однослойного основания *M. globosum*; з – часть слоевища *M. globosum* с пустыми спорангиями (показаны стрелками). Условные обозначения: *h* – настоящие волоски, *s* – спорангии, *p* – пиреноид.

чивается вегетация ранневесенних эфемеров, таких как *Urospora* spp., *Ulothrix* spp., *Acrosiphonia heterocladia* (Sakai) K.L. Vinogradova 1979, *Monostroma grevillei* (Thuret) Wittrock 1866, *Proto-monostroma undulatum* (Wittrock) K.L. Vinogradova 1969, *Kornmannia leptoderma* (Kjellman) Bliding 1969 (Ch) и *Porphyra* sp. (Rh). Видовое богатство эпифитов на *P. plantaginea* достигает максимума в июне–июле, когда появляются относительно тепловодные виды эпифитов, как эфемеров, так и долгоживущих (однолетних) водорослей. В это время вегетирует большинство красных (*E. carnea*, *S. alsidii*, *Acrochaetium* spp., *M. japonicus*) и эндофитных зеленых (*Ulvelva* spp., *B. rhizopus*, *B. piliferum*) водорослей. Они активно поселяются на/в *P. plantaginea*, замещая холодноводные бурые водоросли *M. globosum*, *P. speciosus* и *Ectocarpus siliculosus* (Dillwyn) Lyngbye 1819, которые составляли основу сообщества обрастания в зимне-весенний и весенний сезоны. Из бурых водорослей летом обильны только два вида – *S. punctariae* и *S. rigidula*. При максимальном прогреве мелководья в конце июля – начале августа у *P. plantaginea* заканчивается вегетация и ее слоевище разрушается (Перестенко, Титлянова, 2001).

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.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Э.А. Титлянову за критический просмотр статьи и А.В. Скрипцовой за помощь в сборе материала и за ценные советы, а также Л.А. Медведевой за помощь в определении синезеленых водорослей и подборе научной литературы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белоус О.С., Титлянова Т.В., Титлянов Э.А. Морские растения бухты Троицы и смежных акваторий (залив Петра Великого, Японское море). Владивосток: Дальнаука. 2013. 264 с.
- Белоус О.С., Скрипцова А.В., Титлянова Т.В. Новые и малоизвестные виды макроводорослей дальневосточных морей России // Биол. моря. 2021. Т. 47. № 3. С. 202–208.
- Виноградова К.Л. Определитель водорослей дальневосточных морей СССР. Зеленые водоросли. Л.: Наука. 1979. 146 с.
- Виноградова К.Л. Эпифитизм водорослей: уточнение терминологии // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 9. С. 1291–1293.
- Гальщикова Ю.А., Христоворова Н.К. Среда и макробентос залива Восток Японского моря в условиях рекреационного воздействия // Изв. ТИНРО. 2007. Т. 159. С. 270–309.
- Гусарова И.С., Бадыкина И.А. Сроки вегетации и размножения некоторых видов водорослей Приморья // Изв. ТИНРО. 2002. Т. 131. С. 340–346.
- Гусарова И.С. Сезонная динамика растительности в бухте Прогулочной (зал. Петра Великого) // Изв. ТИНРО. 2003. Т. 133. С. 126–137.
- Дзизюров В.Д., Кулепанов В.Н., Шапошникова Т.В. и др. Атлас массовых видов водорослей и морских трав российского Дальнего Востока. Владивосток: ТИНРО-Центр. 2008. 327 с.
- Жигадлова Г.Г. Эпифиты и эндофиты водорослей рода *Palmaria* Stackhouse у берегов восточной Камчатки // Изв. ТИНРО. 2011. Т. 164. С. 300–311.
- Зинова А.Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. М.; Л.: Наука. 1967. 398 с.
- Калита Т.Л., Скрипцова А.В. Сублиторальные сообщества макрофитов Уссурийского и Амурского заливов (Японское море) в современных условиях // Биол. моря. 2014. Т. 40. № 6. С. 427–434.
- Климова А.В. Эпи- и эндофиты ламинариевых водорослей Авачинского залива (юго-восточная Камчатка) // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование. Материалы VI Всерос. научно-практ. конф. 2015. С. 81–86.
- Клочкова Н.Г. Водоросли-макрофиты дальневосточных морей России: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Петропавловск-Камчатский. 1998. 48 с.
- Косинская Е.К. Определитель морских синезеленых водорослей. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1948. 279 с.
- Коженкова С.И. Ретроспективный анализ морской флоры залива Восток Японского моря // Биол. моря. 2008. Т. 34. № 3. С. 159–174.
- Малавенда С.В. Флора водорослей макрофитов Кольского залива (Баренцево море) // Вестн. МГТУ. 2018. Т. 21. № 2. С. 245–252.
- Михайлова Т.А., Штрик В.А. Макроэпифиты *Laminaria hyperborea* (Laminariaceae) Баренцева и Белого морей // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 12. С. 1818–1828.
- Очеретяна С.О. Видовой состав и структура алгосообществ “зеленых приливов” в Авачинской губе и устойчивость зеленых водорослей-макрофитов к неблагоприятному воздействию: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский. 2017. 23 с.
- Паймеева Л.Г. Обрастания зостеры Японского моря // Изв. ТИНРО. 1975. Т. 98. С. 193–201.
- Перестенко Л.П. Водоросли залива Петра Великого. Л.: Наука. 1980. 232 с.
- Перестенко Л.П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб.: Ольга. 1994. 330 с.
- Перестенко Л.П., Чумаков А.А. Эпифиты *Laminaria japonica* Aresch. f. *longipes* (Miyabe et Tokida) Ju. Petrov с острова Сахалин // Новости системат. низш. раст. 2001. Т. 35. С. 26–30.
- Перестенко Л.П., Титлянова Т.В. Дополнение к флоре Японского моря // Новости системат. низш. раст. 2001. Т. 35. С. 18–26.
- Скрипцова А.В. Водоросли-макрофиты залива Петра Великого Японского моря // Биота и среда заполюемых территорий. 2019. № 3. С. 14–57.
- Суховеева М.В. Эпифиты ламинариевых дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. 1975. Т. 98. С. 184–192.

- Титлянов Э.А., Титлянова Т.В., Белоус О.С. Полезные морские растения стран Азиатско-Тихоокеанского региона. Владивосток: Дальнаука. 2016. 360 с.
- Bernard M., Rousvoal S., Jacquemin B. et al. qPCR-based relative quantification of the brown algal endophyte *Laminarionema elsbetiae* in *Saccharina latissima*: variation and dynamics of host–endophyte interactions // J. Appl. Phycol. 2018. V. 30. P. 2901–2911.
- Clarke K.R., Gorley R.N. PRIMER version 6: User manual/tutorial. Plymouth, U.K.: PRIMER-E. 2006. 192 p.
- Correa J.A., Flores V., Garrido J. Green patch disease in *Iridaea laminarioides* (Rhodophyta), caused by *Endophyton* sp. (Chlorophyta) // Dis. Aquat. Org. 1994. V. 19. P. 203–213.
- Correa J.A., McLachlan J.L. Endophytic algae of *Chondrus crispus* (Rhodophyta). IV. Detrimental effects on the host following infections by *Acrochaete operculata* and *A. heteroclada* (Chlorophyta) // Mar. Ecol.: Prog. Ser. 1992. V. 81. P. 73–87.
- Correa J.A., McLachlan J.L. Endophytic algae of *Chondrus crispus* (Rhodophyta). V. Fine structure of the infection by *Acrochaete operculata* (Chlorophyta) // Eur. J. Phycol. 1994. V. 29. P. 33–47.
- Friedlander M. *Gracilaria conferta* and its epiphytes: the effect of culture conditions on growth // Bot. Mar. 1992. V. 35. P. 423–428.
- Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication. National University of Ireland, Galway. 2020. <http://www.algaebase.org>. Accessed June, 2020.
- Karlsen B., Andreasson A., Johansen M. et al. Nordic Microalgae. World-wide electronic publication. <http://nordicmicroalgae.org>. Accessed June, 2020.
- Kuckuck P. Ectocarpaceen-Studien III *Protectocarpus* nov. gen. // Helgol. Wiss. Meeresunters. 1955. V. 5. P. 119–140.
- Lee R.K.S. A catalogue of the marine algae of the Canadian Arctic // Canada National Museum of Natural Sciences Publications in Botany. V. 9. Ottawa: Natl. Mus. Can. 1980. P. 1–82.
- Lein T.E., Sjøtun K., Wakili S. Mass-occurrence of a brown filamentous endophyte in the lamina of the kelp *Laminaria hyperborea* (Gunnerus) foslje along the south-western coast of Norway // Sarsia. 1991. V. 76. P. 187–193.
- Lindstrom S.C. An annotated bibliography of the benthic marine algae of Alaska // Alaska Department of Fish and Game Technical Data Report. V. 31. Juneau, Alaska: Alaska Dep. Fish Game. 1977. P. 1–172.
- Mathieson A.C., Dawes C.J., Anderson M.L., Hehre E.J. Seaweeds of the Brave Boat Harbor salt marsh and adjacent open coast of southern Maine // Rhodora. 2001. V. 103. № 913. P. 1–46.
- Nielsen R., Kristiansen A., Mathiesen L., Mathiesen H. Distributional index of the benthic marine macroalgae of the Baltic Sea area // Acta Bot. Fenn. 1995. V. 155. P. 1–70.
- Pedersen P.M. Marine, benthic algae from southernmost Greenland // Medd. Groenl. 1976. V. 199. № 3. P. 1–80.
- Peters A.F., Schaffelke B. *Streblonema* (Ectocarpales, Phaeophyceae) infection in the kelp *Laminaria saccharina* (Laminariales, Phaeophyceae) in the western Baltic // Hydrobiologia. 1996. V. 326/327. P. 111–116.
- Sánchez P., Correa J.A., Garcia-Reina G. Host-specificity of *Endophyton ramosum* (Chlorophyta), the causative agent of green patch disease in *Mazzaella laminarioides* (Rhodophyta) // Eur. J. Phycol. 1996. V. 31. P. 173–179.
- Silva P.C., Basson P.W., Moe R.L. Catalogue of the benthic marine algae of the Indian Ocean // Univ. Calif. Publ. Bot. V. 79. Berkeley, Calif.: Univ. of California Press. 1996. P. 1–1259.
- Taşkin E., Öztürk M., Wynne M.J. First report of *Microspongium globosum* Reinke (Phaeophyceae, Myrionemataceae) in the Mediterranean Sea // Nova Hedwigia. 2006. V. 82. P. 135–142.
- Ustyuzhanina N.E., Bilan M.I., Gerbst A.G. et al. Anticoagulant and antithrombotic activities of modified xylofuran sulfate from the brown alga *Punctaria plantaginea* // Carbohydr. Polym. 2016. V. 136. P. 826–833.
- Yoshida T. Marine algae of Japan. Tokyo: Uchida Rokakuho Publ. 1998. 1222 p. [in Japanese].

Epiphytes and Endophytes of the Brown Alga *Punctaria plantaginea* (Roth) Greville 1830 (Ectocarpales: Chordariaceae) from Peter the Great Bay, Sea of Japan

O. S. Belous^a and T. V. Titlyanova^a

^aA.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia

Epiphytes and endophytes of the brown alga *Punctaria plantaginea* from Peter the Great Bay, Sea of Japan, have been studied. A total of 57 species of fouling macroalgae from the phyla Rhodophyta, Ochrophyta, Chlorophyta, and Cyanobacteria have been identified. Five species of epiphytes were not reported for the flora of Peter the Great Bay previously, and four species are new records for the flora of the Far Eastern seas of Russia. The fouling species are dominated by red algae (35%); the leading species, by brown algae, which account for 50% of all the species found. Facultative holoeiphytes prevail in the list. The seasonal dynamics of the species composition of epiphyton on *P. plantaginea* is shown for a period from February to November. The abundance of fouling algae increased from October to July. The changes in species of the fouling communities on *P. plantaginea* are assumed to be caused by seasonal variations in light and temperature conditions.

Keywords: *Punctaria plantaginea*, epiphytes, endophytes, fouling algae, seasonal dynamics, Peter the Great Bay

УДК 574.2:596.2

СОДЕРЖАНИЕ МЕТАЛЛОВ В ТКАНЯХ ПУРПУРНОЙ АСЦИДИИ *HALOCYNTHIA AURANTIUM* PALLAS, 1787 (ASCIDIACEA: STOLIDOBRANCHIA) ИЗ ПРИБРЕЖНЫХ АКВАТОРИЙ ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2021 г. А. А. Косьяненко^{1, *}, Н. В. Иваненко², С. Б. Ярусова^{2, 3, **}, В. А. Раков¹,
Д. В. Косьяненко¹, А. Ф. Жуковская¹, И. Г. Жевтун³

¹Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичева ДВО РАН,
Владивосток 690041, Россия

²Владивостокский государственный университет экономики и сервиса,
Владивосток 690014, Россия

³Институт химии ДВО РАН, Владивосток 690022, Россия

*e-mail: KosyanPOI@inbox.ru

**e-mail: yarusova_10@mail.ru

Поступила в редакцию 21.05.2020 г.

После доработки 22.04.2021 г.

Принята к публикации 22.04.2021 г.

Приведены данные о содержании металлов Fe, Mn, Cu, Zn, Ni, Pb и Cd в тканях туники, мускульного мешка, желудка, пищеварительной железы и гонад асцидии *Halocynthia aurantium* Pallas, 1787 из зал. Петра Великого и б. Киевка (Японское море). Показано, что по уровням концентраций физиологически важные элементы Fe, Mn и Zn преобладали практически во всех органах асцидии. Выявлены особенности распределения металлов в органах и тканях *H. aurantium* в зависимости от возраста животных; установлено сходство уровней содержания Zn, Mn и Cu в органах двух- и трех-летних особей. Концентрации элементов были максимальными в пищеварительной железе (Zn), желудке (Zn, Cu), тунике (Mn) и гонадах (Cu) асцидии. В тунике *H. aurantium* из разных биотопов содержание Mn было выше, чем в других органах. В тканях *H. aurantium* из б. Киевка концентрация Pb была выше, чем в тканях особей из других исследованных районов.

Ключевые слова: промысловые виды асцидий, *Halocynthia aurantium*, элементный состав асцидий, прибрежные акватории Японского моря

DOI: 10.31857/S0134347521050090

Асцидии — это малоподвижные организмы, представленные как одиночными, так и колониальными формами; после завершения свободно-плавающей личиночной стадии они прикрепляются к субстрату и претерпевают метаморфоз. Будучи активными фильтраторами, асцидии способны накапливать разные микроэлементы в зависимости от их содержания в окружающей среде и от биологических особенностей вида. В процессе жизнедеятельности современные оболочники аккумулируют P, Pb, V, Ti, Zn, Ba, Ni, Be, Sn, Mo и Ag (Ковальский и др., 1962). Сведения об изменении содержания металлов в асцидиях на разных стадиях индивидуального развития в доступной литературе не найдены. Показано, что оболочники аккумулируют как физиологически важные элементы, так и металлы с выраженными токсичными свойствами. В связи со способностью асцидий к биоаккумуляции рассматривается возможность

их использования в качестве биоиндикаторов (Jiang et al., 2010; Aydın-Önen, 2016; Tzafriri-Milo et al., 2019).

В Японском море обитает два вида асцидий, имеющих промысловое значение, — пурпурная асцидия *Halocynthia aurantium* и бугорчатая асцидия *H. roretzi*. Их используют в качестве сырья для получения лекарственных препаратов, а в странах юго-восточной Азии употребляют в пищу. Одиночная асцидия *H. aurantium* встречается на глубине от 4 до 400 м во всех дальневосточных морях (Животные и растения..., 1976).

Сведения о физиологически значимых концентрациях химических элементов и о концентрациях, оказывающих токсическое действие на живые организмы, очень важны. К настоящему времени опубликованы новые данные об уровнях и о видовых различиях содержания Ca, S, Fe, P, K,

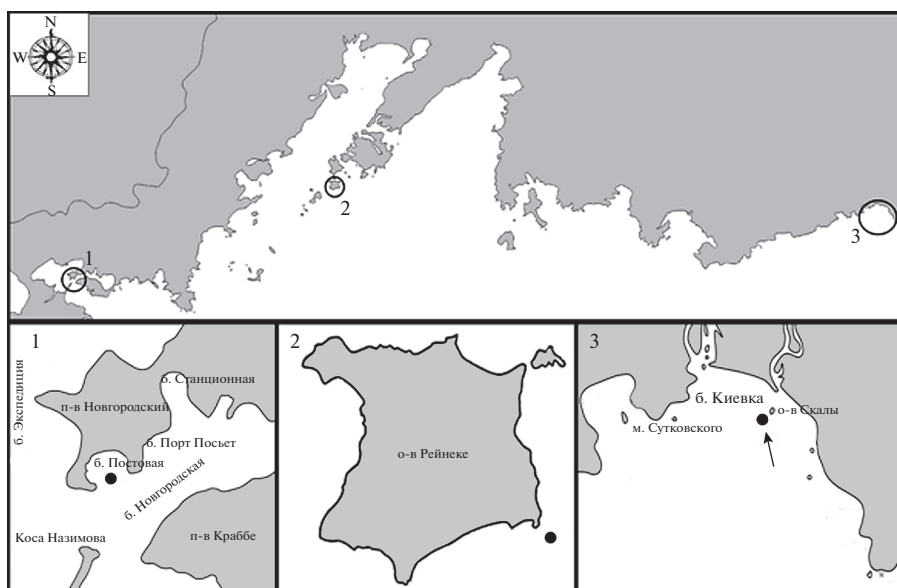


Рис. 1. Карта-схема отбора проб.

Ti, Ba, Br, Sr, Mn, Zn, As, Cu, Pb, Ni, Rb и Se в тунике и мантии разных видов асцидий, обитающих в зал. Петра Великого (Жадько и др., 2017, 2020).

Цели настоящей работы – определить содержание химических элементов (Fe, Mn, Cu, Zn, Ni, Pb, Cd) в разных возрастных группах асцидии *H. aurantium* из прибрежных акваторий северо-западной части Японского моря, а также выявить особенности распределения элементов в органах и тканях животных и определяющие их причины.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Районы работ находились в прибрежных водах Приморья: в зал. Петра Великого – б. Постовая (зал. Посъета), а также акватория южнее о-ва Рейнеке (Амурский залив) и за его пределами – б. Киевка (рис. 1). Материал собирали у о-ва Рейнеке в апреле 2010 г., в б. Постовая – в мае 2011 г. и в б. Киевка – в августе 2018 г. (табл. 1).

Мелководная б. Киевка открыта с южной стороны, находится под влиянием довольно крупной реки и относится к типу бухт со свободным

водообменом и с существенным береговым стоком (Зуенко, Рачков, 2003). Бухта практически не подвержена антропогенному загрязнению, ее можно рассматривать как фоновый район для сравнительной оценки экологических условий (Галышева и др., 2008). Установленные для б. Киевка фоновые концентрации Fe, Mn, Zn, Cu, Pb, Cd и Ni в выборке бурой водоросли *Sargassum pallidum* в 1995–2008 гг. (Чернова, 2012) могут служить основой для химико-экологической оценки акваторий. Однако в водосборном бассейне реки, определяющем химический состав вод бухты, ведется промышленная рубка леса с использованием бензинового и дизельного топлива для машин и спецоборудования, что может влиять на концентрацию металлов в тканях гидробионтов.

Б. Постовая относится к внутренним бухтам зал. Посъета (зал. Петра Великого). Это небольшая мелководная бухта открытого типа; ее площадь около 5 тыс. м², а средняя глубина 3.6 м (Григорьева, Кучерявенко, 1995). На берегах бухты расположен пос. Посъет, где действует крупное предприятие АО “Торговый порт Посъет”, кото-

Таблица 1. Размерно-весовые характеристики асцидии *Halocynthia aurantium* из прибрежных акваторий северо-западной части Японского моря

Место отбора	Дата отбора	Кол-во экз., <i>n</i>	Возраст, лет	Размер, мм	Масса, г
О-в Рейнеке	09.04.2010	10	2	49–105	16–212.4
О-в Рейнеке	09.04.2010	10	3	100–135	217–510
Б. Киевка	06.08.2018	10	2	85–115	82–292
Б. Постовая	04.05.2011	10	2	65–85	25–115.4
Б. Постовая	04.05.2011	10	3	85–105	110–293

Таблица 2. Средние концентрации металлов в мускуле (М) и тунике (Т) асцидии *Halocynthia aurantium*, выловленной у о-ва Рейнеке (зал. Петра Великого, Японское море) (среднее значение \pm стандартное отклонение)

Орган	Концентрация металла, мкг/г сухой массы						
	Fe	Zn	Mn	Cu	Ni	Pb	Cd
2-летние особи, $n = 10$							
Т	22.1 \pm 1.9	23.0 \pm 1.73	53.5 \pm 7.40	2.73 \pm 0.33	0.60 \pm 0.27	< 0.05	0.10 \pm 0.01
М	10.0 \pm 0.6	56.3 \pm 9.10	4.4 \pm 0.10	2.21 \pm 0.30	1.05 \pm 0.11	0.51 \pm 0.06	0.10 \pm 0.01
3-летние особи, $n = 10$							
Т	48.2 \pm 8.8	42.5 \pm 7.51	50.0 \pm 4.26	3.14 \pm 0.34	0.51 \pm 0.02	0.20 \pm 0.02	0.21 \pm 0.01
М	16.4 \pm 1.6	44.1 \pm 6.01	3.6 \pm 0.90	2.95 \pm 0.27	1.13 \pm 0.14	0.32 \pm 0.03	0.53 \pm 0.02

рое занимается перевалкой угля. В 2007 г. в связи с расширением масштабов деятельности предприятие приступило к работам по реконструкции, отсыпке, дноуглублению и строительству причалов. Сточные воды от пос. Посъет, поступающие в воды бухты, имеют категорию “недостаточно очищенные”, в их составе обнаружены тяжелые металлы Al, Fe, Zn, Cu, Pb, Ni, Cr и Cd (общая масса 0.117 т/год) (Нигматулина, Черняев, 2015).

О-в Рейнеке находится в южной части Амурского залива и не подвержен непосредственному влиянию материкового стока. Акватория о-ва Рейнеке считается фоновым районом по содержанию тяжелых металлов в морских осадках и гидробионтах.

Разновозрастных (2 и 3 года жизни) промысловых асцидий *Halocynthia aurantium* собирали легководолазным способом на глубине 15–20 м. В б. Постовая асцидии были собраны до начала работ по реконструкции порта Посъет. Каждая выборка состояла из 10 особей одного возраста. Возраст определяли по высоте и массе тела особи. Ранее в ходе наблюдений за ростом асцидий на плантациях марикультуры в б. Миносок (зал. Петра Великого) на основе этих показателей были выделены 4 группы животных, относящиеся к поколениям разных лет (Косьяненко, Раков, 2007). В нашем исследовании размерные и весовые характеристики *H. aurantium* соответствовали двух- и трехлетним особям: масса тела двухлетних особей варьировала от 23 до 200 г, высота тела – от 40 до 90 мм; трехлетних особей – соответственно от 200 до 450 г и от 90 до 150 мм.

Для анализа микроэлементного состава гидробионтов использовали ткани туники (Т), мантии (М), желудка (S), пищеварительной железы (Dg) и гонад (G).

Пробоподготовку и анализ тяжелых металлов в тканях проводили в Лаборатории морской экоксикологии Тихоокеанского океанологического института им. В.И. Ильичева ДВО РАН. Металлы Fe, Mn, Cu, Zn, Ni, Pb и Cd в тканях *H. aurantium* определяли на атомно-абсорбционном спектрофотометре “Shimadzu” AA-6800. Атомизатором

служила графитовая кювета, корректор фона – дейтериевая лампа (Никаноров и др., 1985). Для подготовки образцов тканей к атомно-абсорбционному определению тяжелых металлов использовали метод мокрой кислотной минерализации: образцы тканей сушили до постоянной массы (полное удаление влаги) при температуре 85°C. Затем навеску ткани (0.2–1.0 г) в стеклоглеродном стакане минерализовали смесью кислот 16 М HNO₃ и 11.3 М HClO₄ (соотношение по объему 3 : 1). Пробы выдерживали при комнатной температуре в течение 24 ч. Дальнейшую минерализацию проводили при температуре 90°C до тех пор, пока раствор не становился прозрачным, затем смесь кислот выпаривали до объема 2.0–2.5 мл и бидистиллированной водой доводили до 25 мл (Никаноров и др., 1985).

Статистическую обработку данных проводили в программе Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В мантии особей *Halocynthia aurantium*, обитавших у о-ва Рейнеке (табл. 2), концентрации металлов в порядке убывания располагались следующим образом: у двухлетних особей – Zn > Fe > Mn > Cu > Ni > Pb > Cd, у трехлетних – Zn > Fe > Mn > Cu > Ni > Cd > Pb. Тенденция с преобладанием биофильных элементов в ряду убывания их концентраций наблюдалась и для туники асцидии: у двухлетних особей Mn > Zn \geq Fe > Cu > Ni > Cd > Pb, у трехлетних – Mn > Fe \geq Zn > Cu > Ni > Cd = Pb. По уровню содержания в тунике Mn занимал первое место. В целом наибольшее содержание Fe, Mn и Cu отмечено в тунике, а Zn, Ni, Pb и Cd – в мантии. Различия между выборками достоверны по *t*-критерию Стьюдента ($p \leq 0.05$) у двухлетних особей для Fe, Mn, Zn и Ni, а у трехлетних – для Fe, Mn, Zn, Ni и Cd (различия анализировали для туники и мантии животных каждой возрастной группы).

У асцидий обеих возрастных групп, отобранных в б. Постовая (табл. 3), во всех органах и тканях, за исключением туники, наибольшие значе-

Таблица 3. Средние концентрации металлов в органах и тканях асцидии *Halocynthia aurantium* из б. Постовая (зал. Петра Великого, Японское море) (среднее значение \pm стандартное отклонение)

Орган	Концентрация металла, мкг/г сухой массы						
	Fe	Zn	Mn	Cu	Ni	Pb	Cd
2-летние особи, $n = 10$							
G	844.1 \pm 20.5	68.2 \pm 3.5	18.5 \pm 0.9	8.91 \pm 0.30	1.07 \pm 0.02	1.30 \pm 0.10	< 0.05
T	463.0 \pm 10.2	17.6 \pm 0.8	42.1 \pm 2.5	1.82 \pm 0.02	0.58 \pm 0.02	0.61 \pm 0.02	0.25 \pm 0.001
Dg	259.4 \pm 12.9	135.5 \pm 6.8	6.6 \pm 0.4	2.70 \pm 0.05	0.31 \pm 0.01	0.18 \pm 0.01	0.12 \pm 0.01
M	178.0 \pm 9.1	111.0 \pm 5.6	4.4 \pm 0.3	1.92 \pm 0.01	0.56 \pm 0.01	0.74 \pm 0.02	< 0.05
S	144.1 \pm 7.2	176.2 \pm 8.8	10.0 \pm 0.5	25.70 \pm 1.30	0.54 \pm 0.01	0.21 \pm 0.01	0.10 \pm 0.01
3-летние особи, $n = 10$							
G	141.0 \pm 7.1	57.5 \pm 2.8	12.5 \pm 0.6	8.20 \pm 0.40	0.70 \pm 0.01	0.33 \pm 0.01	0.14 \pm 0.01
T	349.0 \pm 15.3	17.2 \pm 0.8	32.1 \pm 1.7	1.95 \pm 0.07	0.62 \pm 0.02	0.61 \pm 0.01	0.18 \pm 0.01
Dg	846.0 \pm 20.2	245.1 \pm 12.3	10.1 \pm 0.5	5.50 \pm 0.10	0.21 \pm 0.02	0.92 \pm 0.02	0.11 \pm 0.01
M	80.7 \pm 4.1	114.2 \pm 5.7	2.3 \pm 0.1	1.72 \pm 0.03	0.73 \pm 0.02	0.40 \pm 0.02	0.32 \pm 0.01
S	94.3 \pm 4.7	210.0 \pm 10.5	7.7 \pm 0.4	17.61 \pm 0.80	0.60 \pm 0.01	0.70 \pm 0.02	0.41 \pm 0.01

Примечание. Здесь и в таблицах 4, 5: T – туника, M – мантия, S – желудок, Dg – пищеварительная железа, G – гонады.

Таблица 4. Средние концентрации металлов в органах и тканях двухлетних особей асцидии *Halocynthia aurantium* из б. Киевка (Японское море) (среднее значение \pm стандартное отклонение, $n = 10$ для Fe, Zn, Mn, Cu, Ni и Cd, $n = 8$ для Pb)

Орган	Концентрация металла, мкг/г сухой массы						
	Fe	Zn	Mn	Cu	Ni	Pb	Cd
G	41.2 \pm 2.1	202.4 \pm 10.1	12.2 \pm 0.6	4.30 \pm 0.02	0.74 \pm 0.01	11.32 \pm 1.5	< 0.05
T	141.5 \pm 7.1	14.2 \pm 0.8	31.4 \pm 1.6	2.75 \pm 0.2	0.94 \pm 0.01	0.93 \pm 0.01	0.10 \pm 0.01
Dg	898.0 \pm 22.3	29.0 \pm 2.3	24.6 \pm 1.5	7.11 \pm 0.2	1.31 \pm 0.01	1.41 \pm 0.03	0.20 \pm 0.01
M	49.5 \pm 2.8	65.4 \pm 3.3	4.9 \pm 0.5	1.41 \pm 0.01	0.10 \pm 0.01	7.45 \pm 1.2	< 0.05
S	344.3 \pm 17.5	188.1 \pm 9.4	21.1 \pm 1.1	4.23 \pm 0.2	0.99 \pm 0.01	14.81 \pm 1.5	0.10 \pm 0.01

ния средних концентраций отмечены для Fe и Zn. В тунике у обеих возрастных групп асцидий по количеству после Fe располагался марганец: Fe > Mn > Zn > Cu > Pb = Ni > Cd. В тканях остальных органов концентрации металлов распределялись следующим образом: гонады у двухлетних – Fe > Zn > Mn > Cu > Pb > Ni > Cd, у трехлетних – Fe > Zn > Mn > Cu > Ni > Pb > Cd; пищеварительная железа у двухлетних – Fe > Zn > Mn > Cu > Ni > Pb = Cd, у трехлетних – Fe > Zn > Mn > Cu > Pb > Ni > Cd. Интересны возрастные различия по содержанию металлов в тканях мантии и желудка. В отличие от двухлетних особей, у которых ряд концентраций начинался с железа, у трехлетних асцидий он начинался с цинка: мантия у двухлетних – Fe > Zn > Mn > Cu > Pb > Ni > Cd, у трехлетних – Zn > Fe > Mn > Cu > Ni > Pb > Cd; желудок у двухлетних – Fe > Zn > Cu > Mn > Ni > Pb > Cd и у трехлетних – Zn > Fe > Cu > Mn > Pb > Ni > Cd.

В органах и тканях *H. aurantium* из б. Киевка (табл. 4), как и у асцидий из зал. Петра Великого,

отмечено преобладание Fe и Zn: гонады – Zn > Fe > Mn > Pb > Cu > Ni > Cd; туника – Fe > Mn > Zn > Cu > Pb = Ni > Cd; пищеварительная железа – Fe > Zn > Mn > Cu > Pb > Ni > Cd; мантия – Zn > Fe > Pb > Mn > Cu > Ni > Cd; желудок – Fe > Zn > Mn > Pb > Cu > Ni > Cd.

Средние концентрации металлов в органах и тканях асцидий распределялись неравномерно. Согласно рядам убывания концентраций металлов, полученным для разных органов *H. aurantium* из акватории б. Постовая, у двухлетних особей максимальные концентрации Fe, Ni и Pb были характерны для гонад, Mn и Cd – для туники, Zn и Cu – для желудка. У трехлетних особей в пищеварительной железе отмечены высокие концентрации Fe, Zn и Pb, в тунике – Mn и Cu, Cd – в тканях желудка, а Ni – в мантии и гонадах (табл. 5). Различия достоверны при $p \leq 0.05$.

Отмечено сходство в уровнях содержания биофильных Zn, Mn и Cu в органах и тканях *H. aurantium* обеих возрастных групп из б. Постовая (табл. 3).

Таблица 5. Ряды убывания концентраций металлов в органах разновозрастных особей асцидии *Halocynthia aurantium* из бухт Постовая и Киевка (Японское море)

Металл	Б. Постовая		Б. Киевка
	2-летние	3-летние	2-летние
Fe	G > T > Dg > M > S	Dg > T > G > S > M	Dg > S > T > M > G
Zn	S > Dg > M > G > T	Dg > S > M > G > T	G > S > M > Dg > T
Mn	T > G > S > Dg > M	T > G > Dg > S > M	T > Dg > S > G > M
Cu	S > G > Dg > M > T	S > G > Dg > T > M	Dg > G ~ S > T > M
Ni	G > T > M ~ S > Dg	M > G > T > S > Dg	Dg > S > T > G > M
Pb	G > M > T > S > Dg	Dg > S > T > M > G	S > G > M > Dg > T
Cd	T > Dg > S > M ~ G	S > M > T > G > Dg	Dg > T ~ S > M ~ G

У двух- и трехлетних асцидий из б. Постовая содержание Zn в пищеварительной железе и желудке было выше ($p \leq 0.05$), чем в других органах. Концентрация Mn была выше в тунике ($p \leq 0.05$), а Cu – в гонадах и желудке ($p \leq 0.05$). У особей разного возраста значимо различались концентрации Fe ($p \leq 0.05$) и Pb ($p \leq 0.05$).

В органах и тканях асцидий из б. Киевка концентрации Fe, Cu, Mn и Zn достоверно различались ($p \leq 0.05$). При этом максимальные концентрации Fe, Cu, Ni и Cd в органах асцидий из этого местообитания были выявлены в пищеварительной железе, Mn – в тунике, Zn и Pb – в гонадах и тканях желудка (табл. 4, 5).

Полученные результаты позволили отметить значимые различия ($P \leq 0.05$) в содержании Fe, Zn и Pb в органах *H. aurantium* в зависимости от места обитания. Концентрации Fe и Zn в асцидиях из б. Постовая в большинстве органов были выше, чем у животных, обитавших вблизи о-ва Рейнеке и в б. Киевка. Однако в гонадах особей *H. aurantium*, выловленных в б. Киевка, концентрация Zn была почти в 3 раза выше, чем в репродуктивных органах асцидий из б. Постовая. Отмечено многократное (в 5–74 раза) превышение концентрации Pb в асцидиях из б. Киевка по сравнению с его содержанием в *H. aurantium* из побережья о-ва Рейнеке и б. Постовая. В каждом районе асцидий отбирали однократно и лишь в весенне-летний период, поэтому полученные данные, очевидно, лишь приблизительно отражают различие в уровнях концентраций элементов в разное время года.

ОБСУЖДЕНИЕ

Ранжирование элементов Fe, Mn, Cu, Zn, Ni, Pb и Cd по количеству в органах и тканях *Halocynthia aurantium* свидетельствует о вариабельности их концентраций и отражает индивидуальные и биологические особенности регуляции элементов в тканях асцидии в ответ на воздействие комплекса экологических факторов среды обитания

и физиологическое состояние животных (процессы роста, подготовка к размножению и т.д.).

Сопоставление рядов убывания средних концентраций металлов в органах асцидий показало, что железо по уровню содержания в большинстве тканей обычно занимало первое место. Но в ряде случаев по уровню средней концентрации преобладал цинк: в мантии и тканях желудка асцидий из б. Постовая и в гонадах животных из б. Киевка. Преобладание железа и цинка – важнейших элементов, участвующих в обмене веществ, установлено для многих живых организмов. Эти элементы входят в состав биомолекул, играют важную роль в реакциях переноса электронов и участвуют в контроле внутриклеточных процессов. Железо – это компонент крови асцидий, оно входит в состав гематоцитов, в частности, морулярных клеток. Установлено, что для специфических включений этих клеток характерно наличие независимых маркеров, к которым относится и связанное железо (Чага, 1983). Медь также является одним из наиболее распространенных эссенциальных микроэлементов, но по уровню концентрации в тканях асцидии *H. aurantium* она располагалась на четвертом месте после марганца. Подобный порядок распределения элементов (Fe, Mn > Zn > Cu) показан ранее для туники и мантии других видов асцидий, обитающих в зал. Петра Великого (Жадько и др., 2017, 2020). Завершали ряды концентраций Ni, а также элементы с выраженными токсичными свойствами – Pb и Cd.

В асцидиях концентрируются высокие уровни переходных металлов, однако причина этого не до конца понятна (Wright et al., 2008). Известно, что элементный состав органов и тканей живых организмов динамичен, тесно связан с процессом метаболизма, зависит от физиологических функций тех или иных органов и тканей, определяется наличием и соотношением в тканях органических лигандов, связывающих металлы (Саенко, 1992; Нотова и др., 2020).

Результаты настоящей работы показали преобладание Mn в тканях туники *H. aurantium* всех возрастных групп из разных районов. Марганец в организме связывается с липидами, белками и полисахаридами клетки. Туника асцидий представляет собой целлюлозо-полисахаридную ткань, обеспечивающую связывание ионов металлов, в том числе марганца. Молекулярная основа многих металлозависимых биохимических процессов до сих пор не ясна, несмотря на длительную историю исследований в этой области (Smith, Denhel, 1970; Williams, 2001).

В организме асцидий марганец может быть связан не только с полисахаридами туники, но и с белками крови. Туника асцидии пронизана кровеносными сосудами, а известно, что присутствующий в живых организмах в разных химических формах Mn может связываться с белками крови. Например, в сыворотке крови млекопитающих Mn преимущественно связан с соединениями с высокой молекулярной массой, и при его избытке в сыворотке крови млекопитающих повышается уровень низкомолекулярных лигандов (Нотова и др., 2020). В крови асцидий содержатся белки с разной молекулярной массой. Основным типом гемоглобина у асцидий (60–80% от общего числа клеток крови) являются морулярные клетки, включающие большое количество вакуолей. Известно, что эти клетки играют значительную роль в образовании туники (Чага, 1983; Шапошникова, 2000). Однако в литературе прямая информация, подтверждающая зависимость связывания Mn с высоко- или низкомолекулярными белками крови асцидий, отсутствует.

Результаты настоящей работы согласуются с данными по содержанию Mn в плотной тунике *H. aurantium* и *Boltenia echinata* (Жадько и др., 2020). Тем не менее в обитающих в зал. Петра Великого асцидиях *Styela clava* и *Ciona intestinalis* преобладание Mn в тунике не установлено (Жадько и др., 2017). Более высокое, чем в других тканях, содержание Mn в тунике асцидий показано также для *Microcosmus exasperatus* из Средиземного и Красного морей (Tzafiriri-Milo et al., 2019) и для этого же вида, обитающего в загрязненных водах расположенного на юге Бразилии порта Паранагуа (Metri et al., 2019).

В гонадах *H. aurantium*, собранных в мае в б. Постовая, отмечены более высокие концентрации Fe и Cu, чем в репродуктивных органах асцидий из б. Киевка, собранных в августе. Возможно, это обусловлено сезонными отличиями, в частности, развитием гонад в условиях накопления или истощения материальных и энергетических запасов клеток, подверженных изменениям. В течение года в половых железах *H. aurantium* несколько раз происходит последовательное созревание половых продуктов — ооцитов или спермиев.

В июне размер зрелых ооцитов *H. aurantium* достигает максимума и составляет 274 мкм (Матророва, Лескова, 2016).

Тестальные клетки — один из типов клеток асцидий, содержащих железо, который не обнаружен у других животных. Они транспортируют в ооциты вещества, необходимые для их созревания, и, вероятно, отвечают за формирование туники в личиночный период (Шапошникова, 2000). Возможно, железо играет значительную роль в окислительно-восстановительных процессах не только на ранней стадии онтогенеза, но и при созревании половых клеток, что отражается на уровне его концентрации в гонадах асцидий.

К необходимым элементам репродуктивной системы гидробионтов относятся также Zn и Cu. Наибольшие концентрации этих металлов характерны для стадии максимальной зрелости гонад (Христофорова и др., 1994; Чернова, 2010; Tzafiriri-Milo, 2019). При этом известно, что цинк в высоких концентрациях представляет собой значительный фактор риска для физиологии размножения асцидий (Gallo et al., 2011). Согласно полученным данным, в мае концентрация Zn в гонадах *H. aurantium* из б. Постовая была ниже, чем в других органах, но находилась на уровне средних значений концентрации Zn, установленных для асцидий.

Преобладание биофильных элементов в желудке и пищеварительной железе *H. aurantium* из б. Постовая по сравнению с их содержанием в других органах отражает пути поступления и выведения металлов из организма.

Неравномерное распределение элементов с выраженными токсичными свойствами (Ni, Pb, Cd) в органах *H. aurantium* зависит от физиологических процессов связывания и выведения металлов из организма, приводящих к вариативности этих элементов на уровне отдельного животного и популяции в целом.

На примере моллюсков показано, что химический состав тела гидробионтов формируется благодаря обмену веществ, сложившемуся в процессе эволюции биосферы, а уровень содержания элементов связан с условиями обитания и с геохимическими особенностями субстрата (Ковековдова, 2011).

Полученные результаты показали, что концентрации Fe, Mn и Zn в тканях *H. aurantium* из прибрежных акваторий Японского моря находились в пределах установленных значений для асцидий разных видов из других районов Мирового океана (Aydin-Önen, 2016; Metri et al., 2019; Tzafiriri-Milo et al., 2019). Содержание Cu и Ni было ближе к нижним границам известных диапазонов концентраций данных элементов. Содержание Pb у асцидий из акваторий о-ва Рейнеке и б. Постовая было сопоставимо с величиной, характерной

для нижних границ диапазонов концентраций. В тканях *H. aurantium* из б. Киевка концентрация Pb, наоборот, больше соответствовала верхней границе.

Таким образом, в распределении металлов по органам и тканям *H. aurantium* преобладали биологически значимые Fe, Mn, Zn и Cu. Максимальными концентрации элементов-биофилов были в органах, отражающих пути поступления элементов в организм (желудок), а также отвечающих за метаболизм (пищеварительная железа) и репродуктивную функцию (гонады). Максимальное содержание Mn определено в тунике – органе, богатом биологически активными веществами. Отмечено неравномерное распределение концентраций Ni, Pb и Cd по тканям двух- и трехлетних асцидий. Асцидии из б. Киевка характеризовались наиболее высоким содержанием Pb в тканях по сравнению с его концентрацией в *H. aurantium* из других исследованных районов. Концентрации Fe, Mn, Zn, Cu, Pb и Cd в органах и тканях *H. aurantium* из исследованных акваторий были сопоставимы с содержанием этих элементов в асцидиях из зал. Петра Великого (Японское море) и других районов Мирового океана. Для установления закономерностей распределения химических элементов по органам и тканям *H. aurantium* необходимы долговременные наблюдения, которые позволят выявить как общие тенденции, так и характерные видовые особенности содержания элементов в органах животных данного вида. Полученные результаты демонстрируют различия в концентрации токсичных элементов в *H. aurantium* из разных районов, что необходимо учитывать при организации хозяйств марикультуры. Данные об уровнях концентраций металлов в органах и тканях *H. aurantium* позволяют рекомендовать этот вид для использования в качестве биоиндикатора.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гальшева Ю.А., Христофорова Н.К., Чернова Е.Н. и др. Некоторые экологические параметры водной среды и донных отложений бухты Киевка Японского моря // Изв. ТИНРО. 2008. Т. 154. С. 114–124.
- Григорьева Н.И., Кучерявенко А.В. Краткая гидрологическая характеристика залива Посьета. Владивосток. 1995. Деп. в ВИНТИ 21.08.95 г., № 2466-B95. 35 с.

- Жадько Е.А., Чусовитина С.В., Стеблевская Н.И. и др. Макро- и микроэлементы в тканях некоторых видов асцидий залива Петра Великого (Японское море) // Науч. тр. Дальрыбвтуза. 2017. Т. 42. С. 5–9.
- Жадько Е.А., Чусовитина С.В., Стеблевская Н.И., Полякова Н.В. Микроэлементы в тунике и мантии некоторых видов асцидий залива Петра Великого (Японское море) // Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана: Материалы VI Междунар. научно-техн. конф.: в 2 ч. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=43066661>. Владивосток: Дальрыбвтуз. 2020. Ч. 1. С. 40–43.
- Животные и растения залива Петра Великого. Л.: Наука. 1976. 363 с.
- Зуенко Ю.И., Рачков В.И. Основные черты гидрологического и гидрохимического режима вод бухты Киевка (Японское море) // Изв. ТИНРО. 2003. Т. 133. С. 303–312.
- Ковальский В.В., Резаева Л.Т., Кольцов Г.В. Содержание микроэлементов в организме и клетках крови асцидий // Докл. АН СССР. 1962. Т. 147. № 5. С. 1215–1217.
- Ковековдова Л.Т. Микроэлементы в морских промышленных объектах Дальнего Востока России: Автореф. дис. ... док. биол. наук. Владивосток. 2011. 40 с.
- Косьяненко А.А., Раков В.А. Промысловые виды асцидий зал. Посьета (размножение, рост, продукция) // Тез. докл. всерос. науч. конф. Чтения памяти акад. К.В. Симакова. Магадан, 27–29 ноября 2007 г. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 2007. С. 164–165.
- Матросова И.В., Лескова С.Е. Некоторые черты репродуктивной биологии асцидии пурпурной *Halosynthia aurantium* Pallas // Науч. тр. Дальрыбвтуза. 2016. Т. 39. С. 34–37.
- Нигматулина Л.В., Черняев А.П. Загрязнение прибрежных вод залива Посьета (залив Петра Великого, Японское море) в условиях современной хозяйственной деятельности // Изв. ТИНРО. 2015. Т. 182. С. 162–171.
- Никаноров А.М., Жулидов А.В., Покаржевский А.Д. Биомониторинг тяжелых металлов в пресных экосистемах. Л.: Гидрометеиздат. 1985. 144 с.
- Нотова С.В., Казакова Т.В., Маршинская О.В. Изучение химических форм меди и марганца в живом организме (обзор) // Животноводство и кормопроизводство. 2020. Т. 103. № 1. С. 47–64.
- Саенко Г.Н. Металлы и галогены в морских организмах. М.: Наука. 1992. 200 с.
- Христофорова Н.К., Шулькин В.М., Кавун В.Я., Чернова Е.Н. Тяжелые металлы в промысловых и культивируемых моллюсках залива Петра Великого. Владивосток: Дальнаука. 1994. 296 с.
- Чага О.Ю. Исследование системы клеток крови асцидий и ее взаимодействия с туникой: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ленинград. 1983. 21 с.
- Чернова Е.Н. Изменение концентрации тяжелых металлов в тканях мидии *Mytilus edulis* из Белого моря в ходе репродуктивного цикла // Биол. моря. 2010. Т. 36. № 1. С. 63–69.

- Чернова Е.Н. Определение фоновых концентраций металлов в бурой водоросли *Sargassum pallidum* из северо-западной части Японского моря // Биол. моря. 2012. Т. 38. № 3. С. 249–256.
- Шапошникова Т.Г. Участие клеточных элементов тканей внутренней среды в формировании внеклеточного матрикса у медузы *Aurelia aurita* и асцидий *Styela rustica*, *Boletia echinata* и *Molgula citrina*: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Санкт-Петербург. 2000. 20 с.
- Aydin-Önen S. *Styela plicata*: a new promising bioindicator of heavy metal pollution for eastern Aegean Sea coastal waters // Environ. Sci. Pollut. Res. Int. 2016. V. 23. P. 21536–21553.
https://doi.org/10.1007/s11356-016-7298-5
- Gallo A., Silvestre F., Cuomo A. et al. The impact of metals on the reproductive mechanisms of the ascidian *Ciona intestinalis* // Mar. Ecol. 2011. V. 32. P. 222–231.
https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2011.00433.x
- Jiang A., Yu Z., Wang C.H. Bioaccumulation of cadmium in the ascidian *Styela clava* (Herdman 1881) // Afr. J. Mar. Sci. 2010. V. 31. P. 289–295.
https://doi.org/10.2989/AJMS.2009.31.3.2.990
- Metri R., da Costa Bernardo Soares G., Guilherme P.D.B., Roveda L.F. The ascidian *Microcosmus exasperatus* as bioindicator for the evaluation of water quality in estuaries // Int. J. Adv. Res. 2019. V. 7. № 8. P. 174–185.
https://doi.org/10.21474/IJAR01/9491
- Smith M.J., Dehnel P.A. The chemical and enzymatic analyses of the tunic of the ascidian *Halocynthia aurantium* (Pallas) // Comp. Biochem. Physiol. Part B. 1970. V. 35. № 1. P. 17–30.
- Tzafiriri-Milo R., Benaltabet T., Torfstein A., Shenkar N. The potential use of invasive ascidians for biomonitoring heavy metal pollution // Front. Mar. Sci. 2019. V. 6. P. 323–330.
https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00611
- Williams R.J.P. Chemical selection of elements by cells // Coord. Chem. Rev. 2001. V. 216–217. P. 583–595.
https://doi.org/10.1016/S0010-8545(00)00398-2
- Wright S.H., Raab A., Tabudravu J.N. et al. Marine metabolites and metal ion chelation: intact recovery and identification of an iron (II) complex in the extract of the ascidian *Eudistoma gilboviride* // Angew. Chem. Int. Ed. 2008. V. 47. № 42. P. 8090–8092.
https://doi.org/10.1002/anie.200802060

Metal Content in Tissues of the Ascidian *Halocynthia aurantium* Pallas, 1787 (Ascidiacea: Stolidobranchia) from Coastal Waters of the Sea of Japan

A. A. Kosyanenko^a, N. V. Ivanenko^b, S. B. Yarusova^{b, c}, V. A. Rakov^a, D. V. Kosyanenko^a, A. F. Zhukovskaya^a, and I. G. Zhevtun^c

^aV.I. Ilyichev Pacific Oceanological Institute, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia

^bVladivostok State University of Economics and Service, Vladivostok 690014, Russia

^cInstitute of Chemistry, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia

The article presents data on the content of Fe, Mn, Cu, Zn, Ni, Pb, and Cd in the tissues of tunic, muscular sac, stomach, digestive gland, and gonads of the ascidian *Halocynthia aurantium* Pallas, 1787 from Peter the Great Bay and Kievka Bay (Sea of Japan). The physiologically important elements Fe, Mn, and Zn prevailed in almost all organs of ascidians in terms of the concentration levels. Patterns of metal distribution in the organs and tissues of *H. aurantium* were determined depending on the age of ascidians. The levels of content of Zn, Mn, and Cu were similar in the organs of two- and three-year-old individuals. The element concentrations were highest in the digestive gland (Zn), stomach (Zn, Cu), tunic (Mn), and gonads (Cu). The content of Mn in the tunic of *H. aurantium* from different biotopes was higher, compared to other organs. The content of Pb in the tissues of *H. aurantium* from Kievka Bay was higher than that of the tissues of ascidians from the other localities studied.

Keywords: commercial species, ascidians, *Halocynthia aurantium*, elemental composition of ascidians, coastal waters, Sea of Japan

УДК 594.1:577.15(262.5)

ВЛИЯНИЕ КРАТКОСРОЧНОЙ ГИПОКСИИ НА СОСТОЯНИЕ АНТИОКСИДАНТНОГО КОМПЛЕКСА ЧЕРНОМОРСКОГО ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА *CERASTODERMA GLAUCUM* (BRUGUIERE, 1789) (CARDIIDAE)

© 2021 г. О. Л. Гостюхина*

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь 299011, Россия

*e-mail: gostolga@yandex.ru

Поступила в редакцию 19.07.2020 г.

После доработки 02.12.2020 г.

Принята к публикации 22.04.2021 г.

Изучено влияние краткосрочной гипоксии (40 ч) на показатели антиоксидантного (АО) комплекса: активность глутатионпероксидазы (ГП), глутатионредуктазы (ГР), супероксиддисмутазы (СОД) и каталазы, а также на уровень восстановленного глутатиона (GSH) и содержание активных продуктов тиобарбитуровой кислоты (ТБК) у черноморского двустворчатого моллюска *Cerastoderma glaucum* (Bruguiere, 1789) с высокой устойчивостью к окислительному стрессу. Исследованы гепатопанкреас, жабры и нога моллюска. Выявлена тканевая специфика реакций АО комплекса в условиях дефицита кислорода. Во всех тканях отмечено значительное снижение активности СОД. Увеличение уровня ТБК-активных продуктов и ресурса GSH было наибольшим в жабрах моллюска. В гепатопанкреасе и ноге моллюска существенно увеличилась активность ГП и каталазы. Полученные результаты отражают достаточно высокую адаптированность моллюска в целом к краткосрочной гипоксии.

Ключевые слова: гипоксия, антиоксидантный комплекс, ТБК-активные продукты, двустворчатые моллюски, *Cerastoderma glaucum*, Чёрное море

DOI: 10.31857/S0134347521050041

Гипоксия, или дефицит кислорода, — одно из самых распространенных явлений в Мировом океане. Ряд акваторий, в том числе Чёрное море, в настоящее время считаются постоянными гипоксическими зонами (Manduzio et al., 2005; Заика, Бондарев, 2010; Фокина и др., 2011; Woo et al., 2013; Khan et al., 2020). Гипоксия приводит к массовой гибели беспозвоночных и рыб, уменьшению их ареалов, влияет на структуру питания, миграции, процессы размножения и является причиной других негативных событий. Для гидробионтов дефицит кислорода — это мощный стрессорный фактор. Чтобы выжить в условиях гипоксии, морские животные выработали разнообразные биохимические, физиологические и поведенческие механизмы (Фокина и др., 2011; Welker et al., 2012, 2013; Woo et al., 2013; Regoli, Giuliani, 2014). Избыток кислорода в среде, как и его недостаток, усиливает образование активных форм кислорода (АФК) (Меньщикова и др., 2006; Welker et al., 2013). Антиоксидантный (АО) комплекс — одна из важнейших молекулярных систем для защиты организма от избытка АФК и окислительного стресса (ОС). Подчеркивается особая организация АО комплекса у морских организмов. Напри-

мер, устойчивые к гипоксии моллюски *Anadara* sp., *Mytilus* sp. и *Cerastoderma* sp. имеют сложную организацию АО системы, в которой велика защитная роль низкомолекулярных антиоксидантов, в первую очередь восстановленного глутатиона — GSH (Soldatov et al., 2014; Гостюхина, Андреев, 2018; Gostyukhina, 2020). Большую устойчивость толерантных к гипоксии моллюсков связывают преимущественно с эффективной регуляцией их АО защиты, индуцированной гипоксией (Woo et al., 2013; Hermes-Lima et al., 2015; Sui et al., 2017). Вы сказано предположение о наличии специфического взаимодействия между активностью ряда АО ферментов и содержанием каротиноидов в АО защите у моллюсков родов *Anadara* и *Cerastoderma* (Soldatov et al., 2017; Gostyukhina, Borodina, 2020). Выделяют ряд особых функциональных состояний АО комплекса двустворчатых моллюсков в зависимости от ткани, условий обитания, природы и степени окислительного стресса (Soldatov et al., 2014).

Гипоксия и аноксия нередко встречаются в придонных водах прибрежных зон и эстуариев (Woo et al., 2013). В Чёрном море гипоксия характерна для закрытых или полузакрытых бухт с за-

трудненным водообменом, а также для мелководных зон, где в глинистых илах в слое до 5 см бактерии активно продуцируют сероводород. Данные акватории являются эвтрофными районами с высокой вариабельностью температуры, солености и концентрации кислорода (Заика, Бондарев, 2010).

В связи с этим актуальны исследования реакций АО комплекса у донных зарывающихся моллюсков, таких как сердцевидка *Cerastoderma glaucum* (Bruguiere, 1789). Моллюски рода *Cerastoderma* – это массовые эврибионтные виды, типичные обитатели морских прибрежных акваторий, играющие заметную роль в донных биоценозах (Ревков, 2011). На примере *C. glaucum* (см.: Алемов, 2009) и *C. edule* (Freitas et al., 2012; Marques et al., 2016) показано, что моллюски данного рода хорошо адаптированы к условиям обитания, устойчивы к загрязнению, эвтрофикации и другим неблагоприятным факторам. Ранее были определены особенности АО комплекса и перекисного окисления липидов (ПОЛ) тканей у *C. glaucum* из Чёрного моря в естественных условиях. Установлено, что уровень ПОЛ у сердцевидки значительно ниже, а активность глутатионпероксидазы (ГП), глутатионредуктазы (ГР), супероксиддисмутазы (СОД) и каталазы выше, чем у массовых видов двустворчатых моллюсков Чёрного моря *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) и *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (Gostyukhina, 2020; Gostyukhina, Andreenko, 2020). Это указывает на конститутивно более высокую активность АО системы сердцевидки по сравнению с таковой у моллюсков данных видов и, очевидно, способствует высокой адаптированности *C. glaucum* к обитанию в условиях с частыми флуктуациями параметров среды, в первую очередь уровня кислорода.

Цель настоящей работы – выявить особенности реакций системы АО защиты в тканях черноморского двустворчатого моллюска *C. glaucum* в условиях краткосрочной гипоксии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования служили взрослые особи черноморского двустворчатого моллюска *Cerastoderma glaucum* (семейство Cardiidae). Моллюсков размером 30–32 мм собирали в мае 2018 г. на мелководном участке прибрежной зоны б. Казачья (район Севастополя, Чёрное море) на глубине 0.5–0.7 м. После транспортировки для снятия стресса животных помещали на 2 сут в аквариумы объемом 50 л с проточной морской водой. Температура воды в аквариумах, как и в море, составляла $18.0 \pm 1.0^\circ\text{C}$, соленость – 17–18‰. Затем моллюсков разделили на 3 группы – контрольную и 2 опытные. Действию гипоксии одновременно подвергались обе экспериментальные группы моллюсков (по 24 особи в каждом опытном аквариуме).

Животных контрольной группы содержали при 6.4–6.9 мг $\text{O}_2/\text{л}$ – это нормальный уровень кислорода в воде, близкий к природному в месте сбора. Моллюски из опытной группы находились в условиях гипоксии (0.8–0.9 мг $\text{O}_2/\text{л}$) в течение 40 ч. Концентрацию кислорода в воде измеряли с помощью люминесцентного оксиметра HACH LDO 101 и снижали путем барботажа азотом в течение 4 ч; после достижения необходимой концентрации в воду помещали моллюсков опытных групп. Чтобы исключить контакт с кислородом, животных опытных групп содержали в емкостях с закрытыми крышками. Длительность экспозиции определяли с момента начала гибели моллюсков.

Плотность посадки моллюсков составляла 24 особи на 50 л воды. Животных не кормили, так как они фильтровали природную морскую воду, содержащую пищевые частицы. Для удаления метаболитов воду в аквариумах меняли каждые 12 ч (всего 3 раза в течение 40 ч). В аквариум с контрольной группой моллюсков наливали свежую морскую воду, в опытные аквариумы – новую воду, барботированную азотом.

Гепатопанкреас, жабры и ногу выделяли и хранили при температуре минус 80°C . В день работы ткани гомогенизировали при температуре $0\text{--}4^\circ\text{C}$ на ледяной бане с ледяным фосфатным буфером (50 мМ, pH 7.2) (Welker et al., 2012). Для получения супернатантов гомогенаты тканей центрифугировали при 3200 g в течение 15 мин при 4°C с помощью рефрижераторной центрифуги K-23D (Германия).

Активность ГП определяли по накоплению окисленного глутатиона (260 нм) (Paglia, Valentine, 1967). В реакционную среду (фосфатный буфер pH 7.4, 0.3 М; 2.5 мМ раствор восстановленного глутатиона; 1.8 мМ раствор пероксида водорода) вносили супернатант. Спустя 2 мин реакцию останавливали 10% раствором трихлоруксусной кислоты. Активность ГР оценивали по уменьшению содержания НАДФН (Marques et al., 2016). В среду (фосфатный буфер pH 8.0, 0.05 М; 1 мМ ЭДТА; 7.5 мМ окисленного глутатиона и 1.2 мМ НАДФН) добавляли супернатант и измеряли экстинкцию при 340 нм. Активность каталазы оценивали по реакции с молибдатом аммония (Goth, 1991): к смеси фосфатного буфера (pH 8.0, 0.05 М) и 1.8 мМ пероксида водорода добавляли супернатант, реакцию останавливали 4% раствором молибдата аммония. Экстинкцию желтоокрашенного продукта измеряли при 410 нм. Активность СОД определяли по степени ингибирования восстановления нитросинего тетразолия при длине волны 540 нм (Nishikimi et al., 1972). В среду (фосфатный буфер pH 7.8, 0.05 М; 1 мМ нитросинего тетразолия; 0.1 мМ феназин метасульфата) вносили супернатант и запускали реакцию 1 мМ раствором НАДН. Регистрировали экстинкцию при 560 нм.

Таблица 1. Показатели антиоксидантного комплекса и перекисного окисления липидов в тканях двустворчатого моллюска *Cerastoderma glaucum* в условиях краткосрочной гипоксии (40 ч)

Показатель	Гепатопанкреас		Жабры		Нога	
	контроль	гипоксия	контроль	гипоксия	контроль	гипоксия
ТБК-активные продукты, мкмоль МДА/г ткани	26.1 ± 3.7	39.5 ± 5.1*	25.9 ± 4.3	49.5 ± 9.8*	17.7 ± 3.4	29.9 ± 4.7*
Содержание глутатиона, мкг/г ткани	131.5 ± 28.3	326.6 ± 53.7**	60.1 ± 3.7	287.7 ± 39.8***	119.9 ± 16.5	196.1 ± 57.4*
Активность ГП, мкмоль GSSG/мин/мг белка	72.8 ± 8.8	196.4 ± 13.6**	46.1 ± 4.9	44.6 ± 5.5	18.8 ± 1.8	58.5 ± 7.7**
Активность ГР, мкмоль НАДФН/мин/мг белка	584.7 ± 80.6	610.0 ± 78.4	799.3 ± 127.2	879.5 ± 222.9	263.4 ± 44.1	447.9 ± 58.9*
Активность каталазы, мкмоль H ₂ O ₂ /мин/мг белка	12.8 ± 2.6	104.7 ± 16.1***	33.5 ± 5.4	61.4 ± 17.6*	15.9 ± 2.2	72.8 ± 35.6**
Активность СОД, мкмоль НАДН/мин/мг белка	3626.3 ± 580.2	820.7 ± 124.9***	10108.9 ± 2018.5	1412.9 ± 277.0***	6021.3 ± 1428.3	1849.7 ± 630.8**

Примечание. По сравнению с контрольными значениями отличия достоверны при: * $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.001$; $n = 24$.

Активность ферментов определяли при температуре $25.0 \pm 0.5^\circ\text{C}$. О содержании восстановленного глутатиона (GSH) судили по реакции с аллоксановым реактивом. Гомогенаты готовили отдельно на основе 5% метафосфорной кислоты (Путилина, 1982). Интенсивность ПОЛ оценивали по уровню продуктов, реагирующих с тиобарбитуровой кислотой (ТБК-активных продуктов), при длине волны 532 нм (Ohkawa et al., 1979). Содержание белка определяли по методу Лоури. Экстинкцию измеряли на спектрофотометре СФ-2000. Статистическая обработка цифрового материала выполнена с использованием стандартных компьютерных программ Past 3 и Grapher-7. Характер распределения данных в выборках определяли по W-критерию Шапиро–Уилка. Большая часть анализированных выборок (показатель/ткань) имела распределение, отклоняющееся от нормального, поэтому для оценки достоверности полученных различий использовали U-критерий Манна–Уитни. Количество особей в каждой группе составляло 24.

Рассчитывали среднее арифметическое, среднее квадратичное отклонение и ошибку среднего. Различия считали статистически достоверными при значении $p \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Наиболее выраженное увеличение уровня ТБК-активных продуктов при гипоксии зарегистрировано в жабрах моллюска – в 1.9 раза ($p \leq 0.05$); в гепатопанкреасе и ноге оно было меньше – в 1.5–1.7 раза ($p \leq 0.05$) (табл. 1). Рост показателей антиоксидантной глутатионовой системы (АГС) при гипоксии выявлен во всех тканях: в гепатопанкреасе и ноге уровень GSH увеличился соответственно в 2.5 и 1.6 раза ($p \leq 0.05$), активность ГП возросла в 2.7 и 3.1 раза ($p \leq 0.01$), а активность ГР в ноге увеличилась в 1.7 раза ($p \leq 0.05$). Наи-

большее увеличение содержания GSH выявлено в жабрах – в 4.8 раза ($p \leq 0.001$). Изменения в системе ключевых АО ферментов были следующими. Активность каталазы в гепатопанкреасе и ноге увеличилась соответственно в 8.1 и 4.6 раза ($p \leq 0.001$). Однако активность СОД в этих же тканях снизилась соответственно в 4.4 и 3.3 раза ($p \leq 0.01$). В жабрах активность каталазы увеличилась всего в 1.8 раза ($p \leq 0.05$), однако активность СОД снизилась в 7.2 раза ($p \leq 0.001$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Уровень перекисного окисления липидов. Гипоксия в течение 40 ч привела к росту уровня ПОЛ во всех тканях моллюска, наибольшее увеличение отмечено в жабрах. Усиление процессов ПОЛ может быть связано с рядом причин. Как известно, при дефиците кислорода нарушается работа митохондрий, стимулируются генерация АФК, повреждение ДНК, белков и липидов (Фокина и др., 2011; Welker et al., 2013), меняется АО активность и может усиливаться ОС (Abele, Puntarulo, 2004; Кулинский, Колесниченко, 2009).

При гипоксии происходит активное автоокисление многих белков (Sokolov et al., 2019). Из некоторых белков высвобождаются ионы железа, что активирует синтез АФК. Например, в реакции Фентона образуется высокоактивный гидроксильный радикал. Этому способствует и снижение pH среды при переходе к анаэробному обмену (Abele-Oeschger, Oeschger, 1995).

Увеличение содержания ТБК-активных продуктов (МДА) во всех исследованных тканях *Cerastoderma glaucum* при гипоксии, вероятно, связано и с окислением мембранных липидов, а именно полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК). Как известно, благодаря большому числу ненасыщенных связей ПНЖК служат основным субстратом ПОЛ (Меньшикова и др.,

2006). Поэтому их преимущественное окисление на фоне роста уровня АФК может способствовать усилению ПОЛ у моллюсков при гипоксии. Повышение количества продуктов ПОЛ (МДА) при дефиците кислорода отмечено и у других двустворчатых моллюсков: после пребывания в течение 24 ч на воздухе в гепатопанкреасе и жабрах мидии *Perna perna* (Linnaeus, 1758) (Almeida et al., 2005), а также мидии *Mytilus coruscus* (через 48–72 ч при 2 мг О₂/л) (Sui et al., 2017) и мидии *Geukensia demissa* (4–8 сут при 2.5% О₂) (Khan, Ringwood, 2016). Подобные реакции выявлены и у некоторых брюхоногих моллюсков: после аноксии (6 сут) у *Littorina kurila* (Linnaeus, 1758) (Istomina et al., 2013) и после 30 ч на воздухе в гепатопанкреасе *L. mandschurica* (Schrenk, 1861) (Истомина и др., 2011а).

Антиоксидантный комплекс. Как следует из результатов, реакцией на гипоксию в тканях сердцевидки стало увеличение большинства АО показателей. Снизилась только активность СОД. В целом это указывает на активацию АО защиты всех изученных тканей моллюска в ответ на гипоксию.

Состояние антиоксидантной глутатионовой системы. В условиях гипоксии реакция АГС в исследованных тканях сердцевидки различалась. Тканеспецифичность ответной реакции, вероятно, обусловлена конститутивными чертами АО системы моллюсков в связи с их разными эколого-физиологическими особенностями (Солдатов и др., 2010; Истомина и др., 2011б). Донный зарывающийся моллюск *S. glaucum*, очевидно, обладает своей спецификой при адаптации к гипоксии. Существенное увеличение активности ГП и уровня GSH в гепатопанкреасе и ноге сопровождалось либо неизменной активностью ГР (гепатопанкреас), либо ростом ее активности (нога). Это указывает на активное участие GSH как кофактора в работе ГП, так как активность ГП и скорость инактивации АФК напрямую зависят от содержания в клетке GSH (Кулинский, Колесниченко, 2009). В жабрах моллюска, напротив, при гипоксии отмечено увеличение лишь ресурса GSH, уровень которого здесь был выше, чем в других исследованных тканях. Это может быть связано с лучшей обеспеченностью жабр кислородом по сравнению с таковой других тканей. Жабры как орган дыхания и фильтрационного питания испытывают высокую кислородную нагрузку, поэтому требуется более эффективная АО защита, которую могут обеспечить, в первую очередь, низкомолекулярные антиоксиданты. Среди них наиболее важен глутатион. Известно, что GSH как конъюгирующий агент способен осуществлять самостоятельное АО действие в отношении широкого ряда АФК – синглетного кислорода, супероксидного анион-радикала (СОАР), а также многих токсикантов (Regoli, Giuliani, 2014; Trevisan et al., 2016). Вероятно, это позволяет обеспечить в жабрах наиболее быстрый и эффективный АО ответ при развитии окислительного стресса. Непосредственное участие GSH в инактивации

АФК особенно важно для жаберной ткани как одной из наиболее уязвимых для АФК в силу специфики ее структуры и функции. Жабры служат важным глутатион-зависимым барьером для защиты моллюсков от окислительного стресса (Trevisan et al., 2016).

Ранее было показано, что роль антиоксидантной глутатионовой системы велика у *S. glaucum* и в естественных условиях. В частности, уровень ПОЛ в тканях данного моллюска существенно ниже, чем в тканях анадары и мидии, а активность ГП (гепатопанкреас, жабры) и ГР (все ткани) выше (Gostyukhina, 2020). Это свидетельствует о сравнительно более высокой активности АГС у *S. glaucum* и отражает высокую адаптированность моллюска к среде с частым дефицитом кислорода. Наличие конститутивно активной антиоксидантной системы считают одним из важных факторов устойчивости водных животных к ОС (Welker et al., 2013). Полученные результаты согласуются и с АО стратегией у других моллюсков, устойчивых к ОС. Известно, что в АО защите *Anadara* sp. и *Mytilus* sp. также велика роль GSH (Гостюхина, Андреев, 2018; Gostyukhina, 2020). Такие антиоксиданты меньше зависят от источников энергии и наличия пластических ресурсов в клетке (Меньшикова и др., 2006). Высокая активность АГС, вероятно, дает *S. glaucum* конкурентные преимущества для выживания в донных биотопах Чёрного моря.

Супероксиддисмутаза и каталаза. Влияние гипоксии привело к росту активности каталазы, но к снижению активности СОД в исследованных тканях. Серцевидки как бентосные моллюски эволюционно адаптированы к частому недостатку кислорода (Freitas et al., 2012; Marques et al., 2016). Активация каталазы во всех тканях, вероятно, обусловлена необходимостью срочного “аварийного” ответа на увеличение уровня ПОЛ и АФК, в том числе Н₂О₂. Основным источником Н₂О₂ в гемолимфе моллюсков при гипоксии является аутоокисление дыхательного пигмента (Abele-Oeschger, Oeschger, 1995). Каталаза, очевидно, играет одну из ключевых ролей в адаптации моллюска к гипоксии. Подобный тип ответных АО реакций особенно важен для моллюсков, которые постоянно обитают в толще донных осадков и не способны избегать неблагоприятных условий.

Снижение активности СОД может быть связано с двумя основными причинами. Известно, что адаптация моллюсков к ОС при гипоксии может протекать путем избирательной активации одного из ключевых АО ферментов (Welker et al., 2012, 2013). В нашем исследовании у *S. glaucum* отмечено увеличение активности каталазы, но снижение активности СОД. У спизулы *Spisula sachalinensis* наблюдали обратную картину (Истомина и др., 2011б). Эти моллюски обитают на дне, периодически зарываясь в слой донных осадков, и испытывают гипоксические условия. Вероятно, увеличение активности одного из ключевых АО

ферментов (СОД или каталазы) эффективно противодействует ОС при гипоксии. Однако нельзя исключить снижение активности СОД в тканях *C. glaucum* вследствие более высокой, чем у каталазы, чувствительности этого фермента к дефициту кислорода и, как результат, его частичной инактивации. Вероятно, при непродолжительной гипоксии увеличение активности каталазы, а также ГП и уровня GSH у *C. glaucum* обеспечивает достаточную АО защиту. В то же время снижение активности СОД может компенсироваться существенным увеличением GSH, что и было отмечено нами. Известно, что глутатион способен непосредственно инактивировать СОАР (Меньщикова и др., 2006), отчасти дублируя функцию СОД. Это может дать преимущество в скорости обезвреживания СОАР и экономии ресурсов в условиях снижения уровня белка при гипоксии (Welker et al., 2012). Важная совместная АО роль СОД и глутатиона отмечена также у моллюсков *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) и *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857) (Бельчева и др., 2016). У анадары *Anadara kagoshimensis*, обитающей в донных осадках, как и у *C. glaucum*, высокий ресурс GSH сочетается с низкой активностью СОД, и наоборот (Гостюхина, Андреевко, 2018).

Сравнение активности СОД при гипоксии у двустворчатого моллюска *Astarte borealis* (Schumacher, 1817) и аннелиды *Arenicola marina* (Linnaeus, 1758) показало, что у двустворчатого моллюска в отличие от аннелиды активность СОД уменьшалась (Abele-Oeschger, Oeschger, 1995). Поскольку в жидкостях организмов этих животных каталаза, инактивирующая перекись водорода, отсутствует, их защиту обеспечивают такие АО ферменты, как ГР и СОД. Однако, если у *A. marina* активность СОД не была затронута гипоксией, то у *A. borealis*, напротив, при гипоксии активность СОД гемолимфы существенно снижалась. Это отражает разные АО стратегии гидробионтов в связи с их эколого-физиологической спецификой.

Возможно, в ответ на гипоксию и другие виды ОС у моллюсков происходит избирательная активация тех или иных компонентов АО комплекса. Это может быть обусловлено как конститутивными особенностями вида, так и адаптациями к конкретным условиям обитания. В частности, моллюски, испытывающие частую смену параметров среды, могут быть лучше адаптированы и/или преадаптированы к таким условиям. У брюхоногого моллюска *Littorina kurila* (Middendorff, 1848) в естественных условиях отмечена более высокая АО активность, чем у *Littorina squalida* (Broderip, 1829) (Istomina et al., 2013). Авторы связывают это с обитанием *L. kurila* на литорали, что приводит к постоянным изменениям в АО системе даже в течение суток, тем самым “тренируя” АО систему. Отдельно подчеркивается роль каталазы, так как увеличение её активности во время отлива сопровождалось снижением уровня ПОЛ. Это подтверждает гипотезу о преадаптации АО

комплекса при переходе от гипоксии к нормоксии (Hermes-Lima, Zenteno-Savín, 2002). Возможно, данные процессы в том числе обусловили более высокую активность каталазы у особей *C. glaucum*, подвергшихся гипоксии, чем у животных из контрольной группы.

Считается, что окислительный стресс при гипоксии может быть уменьшен путем модуляции активности одного или нескольких АО компонентов. При этом важность какого-либо конкретного АО фермента не установлена (Истомина и др., 2011б; Welker et al., 2012, 2013). Предполагаем, что выявленный нами рост активности каталазы, ГП и уровня GSH у сердцевидки связан с их ключевым АО действием при гипоксии.

Показано, что моллюски с разными эколого-физиологическими особенностями различаются по реакции их АО систем на гипоксию. У видов, обитающих в относительно постоянных условиях среды, сравнительно постоянный уровень АО активности. Так, в тканях двустворчатого моллюска *C. grayanus* и брюхоногого моллюска *Tegula rustica* (Gmelin, 1791) активность каталазы, СОД и ГР при гипоксии не изменялась (Истомина и др., 2011б). Авторы объясняют это неспособностью защитных систем данных моллюсков в стабильных условиях обитания обеспечить быстрый ответ на дефицит кислорода. Вероятно, основную роль в АО защите от ОС у этих моллюсков играют низкомолекулярные антиоксиданты. У таких моллюсков, как зарывающийся в грунт двустворчатый моллюск *S. sachalinensis* или обитающая в зоне прилива-отлива гастропода *L. mandschurica*, выявлены рост активности АО ферментов (ГР, СОД) (Истомина и др., 2011б) или же конститутивно более высокая АО активность, чем у близких видов, не испытывающих частых флуктуаций параметров среды (Istomina et al., 2013). Данные особенности АО системы этих моллюсков способствуют формированию у них преадаптации к ОС при колебании уровня кислорода в среде. Возможно, выявленные нами реакции АО комплекса *C. glaucum* также связаны с преадаптацией к ОС. Обитание в донных биоценозах со слабым перемешиванием вод, а также накопление поллютантов и биогенных элементов связано с недостатком кислорода в среде. Вероятно, моллюск может быть преадаптирован к дефициту кислорода. Выявленные нами реакции в тканях *C. glaucum* отражают усиление АО защиты моллюска в ответ на краткую гипоксию. Это подтверждает полученные ранее данные о высокой адаптированности моллюсков рода *Cerastoderma* к неблагоприятным факторам среды в донных биотопах (Freitas et al., 2012; Marques et al., 2016; Gostyukhina, 2020; Gostyukhina, Andreenko, 2020).

Таким образом, реакции АО системы сердцевидки *C. glaucum* на краткосрочную гипоксию имели тканевую специфичность. Повышение уровня ПОЛ в 1.5–1.9 раза отмечено во всех тканях. Наибольший рост содержания продуктов ПОЛ и ре-

сурса глутатиона зарегистрирован в жабрах моллюска. В гепатопанкреасе и ноге существенно увеличивалась активность глутатионпероксидазы и каталазы. Во всех исследованных тканях активность СОД заметно снижалась. Наибольший вклад в АО защиту *C. glaucum* при гипоксии вносят компоненты глутатионовой системы и каталаза. Эти реакции отражают высокую адаптированность моллюска в целом к гипоксии, характерной для донных биотопов.

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

Работа подготовлена по теме государственного задания ФИЦ ИнБЮМ РАН “Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом”, номер гос. регистрации АААА-А18-11802149 00 93-4 от 14.02.2018.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алемов С.В. Оценка экологического качества портовых акваторий региона Севастополя по характеристикам сообществ макрозообентоса // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. 2009. № 18. С. 19–29.
- Бельчева Н.Н., Довженко Н.В., Истомина А.А. и др. Антиоксидантная система мидии Грея *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) и приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857) (Mollusca: Bivalvia) // Биол. моря. 2016. Т. 42. № 5. С. 375–380.
- Гостюхина О.Л., Андреев Т.И. Ферментное и низкомолекулярное звено антиоксидантного комплекса двух видов черноморских моллюсков с разной устойчивостью к окислительному стрессу: *Mytilus galloprovincialis* Lam. и *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) // Журн. общ. биол. 2018. Т. 79. № 6. С. 482–492.
- Заика В.Е., Бондарев И.П. Донная гипоксия на шельфе и аноксия глубоководной бентали в Чёрном море // Мор. экол. журн. 2010. Т. 9. № 2. С. 59–61.
- Истомина А.А., Довженко Н.В., Бельчева Н.Н., Челомин В.П. Влияние меди на антиоксидантную систему брюхоногих моллюсков *Littorina mandschurica* и *Tegula rustica* в условиях гипоксии // Вестн. Санкт-Петербург. ун-та. 2011а. Сер. 3. Вып. 4. С. 25–31.
- Истомина А.А., Довженко Н.В., Бельчева Н.Н., Челомин В.П. Активность антиоксидантных ферментов у разных видов моллюсков в условиях гипоксии/аноксии // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2011б. Т. 13. № 1(5). С. 1106–1108.
- Кулинский В.И., Колесниченко Л.С. Система глутатиона. I. Синтез, транспорт, глутатионтрансферазы, глутатионпероксидазы // Биомед. химия. 2009. Т. 55. № 3. С. 255–277.
- Меньщикова Е.Б., Ланкин В.З., Зенков Н.К. и др. Окислительный стресс. Проксиданты и антиоксиданты. 2006. М.: Слово. 556 с.
- Путилина Ф.Е. Определение содержания восстановленного глутатиона в тканях // Методы биохимических исследований. Л.: Изд-во ЛГУ. 1982. С. 183–186.
- Ревков Н.К. Макрозообентос украинского шельфа Чёрного моря // Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей. Севастополь. ЭКОСИ-Гидрофизика. 2011. С. 140–162.
- Солдатов А.А., Андреев Т.И., Головина И.В. Особенности организации тканевого метаболизма у моллюсков с различной толерантностью к внешней гипоксии // Журн. эвол. биохим. и физиол. 2010. Т. 46. № 4. С. 284–290.
- Фокина Н.Н., Нефедова З.А., Немова Н.Н. Биохимические адаптации морских двустворчатых моллюсков к аноксии (Обзор) // Тр. Карельского НЦ РАН. 2011. № 3. С. 121–130.
- Abele D., Puntarulo S. Formation of reactive species and induction of antioxidant defence systems in polar and temperate marine invertebrates and fish // Comp. Biochem. Physiol. Part A: Mol. Integr. Physiol. 2004. V. 138. № 4. P. 405–415.
- Abele-Oeschger D., Oeschger R. Hypoxia-induced autoxidation of haemoglobin of the benthic invertebrates *Arenicola marina* (Polychaeta) and *Astarte borealis* (Bivalvia) and the possible effects of sulfide // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1995. V. 187. P. 63–80.
- Almeida E.A., Bairy A.C.D., Dafre A.L. et al. Oxidative stress in digestive gland and gill of the brown mussel (*Perna perna*) exposed to air and re-submersed // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2005. V. 318. P. 21–30.
- Gostyukhina O.L. Specific Features of Antioxidant Glutathione System in Tissues of the Black Sea Bivalve Mollusk *Cerastoderma glaucum* (Bruguiere, 1789) // Inland Water Biol. 2020. V. 13. № 2. P. 267–273.
- Gostyukhina O.L., Andreenko T.I. Superoxide Dismutase and Catalase Activities in Tissues of the Black Sea Bivalve Mollusks *Cerastoderma glaucum* (Bruguiere, 1789), *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) and *Mytilus galloprovincialis* Lam. as Related to Adaptation to Their Habitats // J. Evol. Biochem. Physiol. 2020. V. 56. № 2. P. 113–124.
- Gostyukhina O.L., Borodina A.V. Carotenoid Content and Antioxidant Status in Tissues of the Eurybiontic Bivalve Mollusk *Cerastoderma glaucum* (Cardiidae) // J. Evol. Biochem. Physiol. 2020. V. 56. № 3. P. 195–206.
- Goth L.A. Simple method for determination of serum catalase activity and revision of reference range // Clin. Chim. Acta. 1991. V. 196. P. 143–152.
- Freitas R., Costa E., Velez C. et al. Looking for suitable biomarkers in benthic macroinvertebrates inhabiting coastal areas with low metal contamination: Compari-

- son between the bivalve *Cerastoderma edule* and the Polychaete *Diopatra neapolitana* // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2012. V. 75. P. 109–118.
- Hermes-Lima M., Zenteno-Savín T. Animal response to drastic changes in oxygen availability and physiological oxidative stress // *Comp. Biochem. Physiol. Part C: Toxicol. Pharmacol.* 2002. V. 133. № 4. P. 537–556.
- Hermes-Lima M., Moreira D.C., Rivera-Ingraham G.A. et al. Preparation for oxidative stress under hypoxia and metabolic depression: revisiting the proposal two decades later // *Free Radicals. Biol. Med.* 2015. V. 89. P. 1122–1143.
- Istomina A.A., Belcheva N.N., Chelomin V.P. Antioxidant system of the intertidal mollusk *Littorina kurila* in its natural habitat // *J. Environ. Sci. Eng. A.* 2013. V. 2. № 12. P. 713–718.
- Khan F.U., Hu M., Kong H. et al. Ocean acidification, hypoxia and warming impair digestive parameters of marine mussels // *Chemosphere.* 2020. V. 256. Epub 2020 May 16.
<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2020.127096>
- Khan B., Ringwood A.H. Cellular biomarker responses to hypoxia in eastern oysters and Atlantic ribbed marsh mussels // *Mar. Ecol.: Prog. Ser.* 2016. V. 546. P. 123–133.
- Manduzio H., Rocher B., Durand F. et al. The point about oxidative stress in mollusks // *Invertebr. Survival J.* 2005. V. 91. № 2. P. 91–104.
- Marques A., Piló D., Araújo O. et al. Propensity to metal accumulation and oxidative stress responses of two benthic species (*Cerastoderma edule* and *Nephtys hombergii*): are tolerance processes limiting their responsiveness? // *Ecotoxicology.* 2016. V. 25. P. 664–676.
- Nishikimi M., Rao N.A., Yagi K. The occurrence of superoxide anion in the reaction of reduced phenazine methosulphate and molecular oxygen // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 1972. V. 46. P. 849–854.
- Ohkawa H., Ohishi N., Yagi K. Assay for lipid peroxides in animal tissues by thiobarbituric acid reaction // *Anal. Biochem.* 1979. V. 95. № 1. P. 351–358.
- Paglia D., Valentine W. Studies on the quantitative and qualitative characterization of erythrocyte glutathione peroxidase // *J. Lab. Clin. Med.* 1967. V. 70. P. 158–169.
- Regoli F., Giuliani M. Oxidative pathways of chemical toxicity and oxidative stress biomarkers in marine organisms // *Mar. Environ. Res.* 2014. V. 93. P. 106–117.
- Sokolov E., Markert S., Hinzke T. et al. Effects of hypoxia-reoxygenation stress on mitochondrial proteome and bioenergetics of the hypoxia-tolerant marine bivalve *Crassostrea gigas* // *J. Proteomics.* 2019. V. 194. P. 99–111.
- Soldatov A.A., Gostyukhina O.L., Golovina I.V. Functional states of antioxidant enzymatic complex of tissues of *Mytilus galloprovincialis* Lam. under conditions of oxidative stress // *J. Evol. Biochem. Physiol.* 2014. V. 50. № 3. P. 206–214.
- Soldatov A.A., Gostyukhina O.L., Borodina A.V., Golovina I.V. Glutathione antioxidant complex and carotenoid composition in tissues of the bivalve mollusk *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) // *J. Evol. Biochem. Physiol.* 2017. V. 53. № 4. P. 289–297.
- Sui Y., Hu M., Shang Y. et al. Antioxidant response of the hard shelled mussel *Mytilus coruscus* exposed to reduced pH and oxygen concentration. 2017 // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* V. 137. P. 94–102.
- Trevisan R., Mello D., Delapiedra G. et al. Gills as a glutathione-dependent metabolic barrier in Pacific oysters *Crassostrea gigas*: Absorption, metabolism and excretion of a model electrophile // *Aquat. Toxicol.* 2016. V. 173. P. 105.
- Welker A., Campos E., Cardoso L., Hermes-Lima M. Role of catalase on the hypoxia/reoxygenation stress in the hypoxia-tolerant Nile tilapia // *Am. J. Physiol.: Regul. Integr. Comp. Physiol.* 2012. V. 302. P. 1111–1118.
- Welker A.F., Moreira D.C., Campos E.G., Hermes-Lima M. Role of redox metabolism for adaptation of aquatic animals to drastic changes in oxygen availability // *Comp. Biochem. Physiol. Part A: Mol. Integr. Physiol.* 2013. V. 165. № 4. P. 384.
- Woo S., Denis V., Won H. et al. Expressions of oxidative stress-related genes and antioxidant enzyme activities in *Mytilus galloprovincialis* (Bivalvia, Mollusca) exposed to hypoxia // *Zool. Stud.* 2013. V. 52. № 15.

Short-Term Hypoxia Effect on the State of the Antioxidant Complex in the Black Sea Bivalve Mollusk *Cerastoderma glaucum* (Bruguiere, 1789) (Cardiidae)

O. L. Gostyukhina

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas RAS, Sevastopol 299011, Russia

Short-term hypoxia (40 h) effect on the state of the antioxidant complex was studied in the Black Sea cockle *Cerastoderma glaucum* (Bruguiere, 1789) (Bivalvia: Cardiidae) with a high tolerance to oxidative stress. The activity of glutathione peroxidase (GP), glutathione reductase (GR), superoxide dismutase (SOD) and catalase, the level of TBA-reactive products and reduced glutathione (GSH) were studied in the hepatopancreas, gills, and foot of the mollusk. Tissue specificity of antioxidant complex reactions was revealed under hypoxia conditions. SOD activity dropped under hypoxia in all tissues studied. The greatest increase in TBA-reactive products and in the glutathione level was recorded in the mollusk gills. The GP and catalase activities increased significantly in the *C. glaucum* hepatopancreas and foot. In general, these reactions reflect a rather high adaptability of the mollusk to short-term hypoxia.

Keywords: hypoxia, antioxidant complex, TBA-reactive products, bivalves, *Cerastoderma glaucum*, the Black Sea

УДК 556.555.6:581.132.1

СОДЕРЖАНИЕ ХЛОРОФИЛЛА *A* В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ МЕЛКОВОДНОЙ ЛАГУНЫ БУССЕ (ОСТРОВ САХАЛИН)

© 2021 г. Т. Г. Коренева^{1, *}, Л. Е. Сигарева^{2, **}, Е. М. Латковская¹

¹Сахалинский филиал ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (СахНИРО), Южно-Сахалинск 693023, Россия

²Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок 152742, Россия

*e-mail: t.koreneva@sakhniro.ru

**e-mail: sigareva@ibiw.ru

Поступила в редакцию 17.06.2020 г.

После доработки 16.10.2020 г.

Принята к публикации 01.04.2021 г.

Представлены первые результаты определения содержания хлорофилла *a* и продуктов его разрушения в донных отложениях лагуны Буссе (о-в Сахалин) на прибрежных и центральных участках разного типа. Установлена связь между содержанием осадочных пигментов и физико-химическими свойствами донных отложений. Трофическое состояние разнотипных по осадочным пигментам участков бентали в лагуне изменяется от олиго- до эвтрофного. Для побережья среднее содержание хлорофилла *a* с феопигментами относится к олиготрофной категории, для центральной части – к мезотрофной. Концентрация хлорофилла с дериватами характеризуется снижением средних значений с 21.4 ± 5.6 мкг/г сухого осадка летом до 6.1 ± 1.9 мкг/г осенью и в целом для лагуны составляет 16.3 ± 4.4 мкг/г. Сезонная динамика осадочных пигментов не согласуется с таковой для фитопланктона и в значительной мере может определяться гидродинамической активностью. При сравнительно низком содержании осадочных пигментов для лагуны характерны регулярная гибель гидробионтов и илонакопление – признаки терминального этапа олиготрофно-эвтрофной сукцессии экосистемы.

Ключевые слова: лагуна Буссе, хлорофилл *a*, феопигменты, донные отложения, трофическое состояние

DOI: 10.31857/S0134347521050077

Информация о растительных пигментах широко используется для оценки биомассы и выделения доминирующих отделов фитопланктона, а также для характеристики экологического состояния, продуктивности и трофического статуса как морских, так и пресноводных экосистем (Кобленц-Мишке, Ведерников, 1977; Bianchi et al., 2002; Szymczak-Żyła et al., 2011; Мордасова, 2014; Krajewska et al., 2017). Большинство гидробиологических работ, связанных с изучением растительных пигментов, выполнено на фитопланктоне, однако в настоящее время повышается интерес к пигментам в донных отложениях (ДО) как системным экологическим показателям (Szymczak-Żyła et al., 2017; Тимофеева и др., 2018; Сигарева и др., 2019; Vuchasa et al., 2019). Результаты исследований осадочных пигментов часто используются при изучении эволюции водных экосистем. Однако терминальную стадию развития экосистем рассматривают, как правило, на примере небольших пресноводных озер, а морские водоемы фактически не изучены (Хендерсон-Селлерс, Маркленд, 1990; Naeher et al., 2016; Reavie et al., 2017).

Лагуна Буссе – памятник природы и особо охраняемая акватория регионального значения Сахалинской области; используется для рекреации, промысла уникальных видов гидробионтов и развития марикультуры (Бровко и др., 2002; Чернышова, Прохорова, 2018). Для лагуны характерны заиливание и регулярная массовая гибель водных организмов (Калганова, 1993; Тепаева, Калганова, 2012). Эти события можно рассматривать как признаки последней стадии олиготрофно-эвтрофной сукцессии экосистемы. Уникальное сочетание характеристик мелководной лагуны с географическими (защищенность от волнового воздействия открытого моря, постоянная связь с основным водоемом и сушей) и климатическими (более мягкий климат, чем на острове) факторами продуктивности объясняет не только практический, но и теоретический интерес к этому водоему.

Цель настоящей работы – изучить трофическое состояние бентали лагуны Буссе по содержанию хлорофилла *a* и феопигментов в ДО, а также выявить причины варьирования трофии разно-

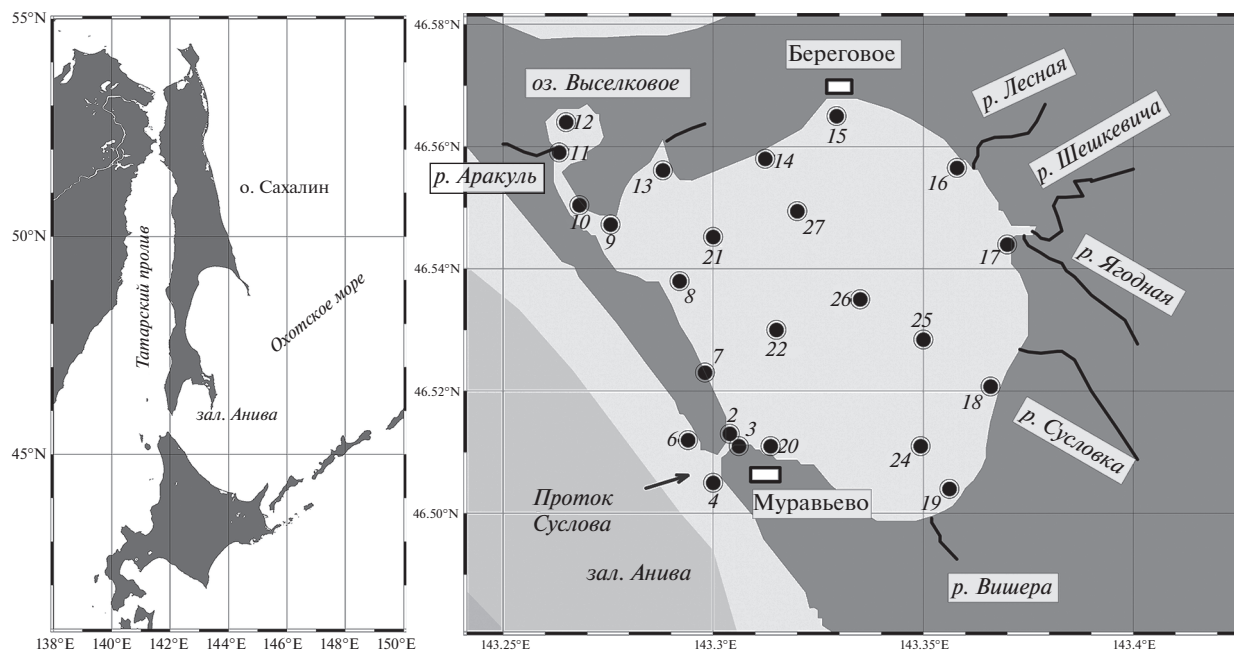


Рис. 1. Схема расположения станций в лагуне Буссе в 2013 г.

типных участков этого мелководного морского водоема.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Лагуна Буссе – морской водоем, расположенный на западном побережье Тонино-Анивского полуострова о-ва Сахалин (46°35' N, 143°18' E; 46°30' N, 143°23' E) и сообщаемый с зал. Анива (Охотское море) через узкий прол. Суслова. Морфология береговой зоны и дно лагуны представлена абразионно-аккумулятивными равнинами с признаками ледового воздействия (Задкова и др., 1975). В лагуну впадают не менее десяти дренирующих заболоченные лесные почвы ручьев и рек, береговые обрывы и дно которых сформированы песчаником, алевролитами и аргиллитами (Тарасевич, 1970). Наибольшую площадь дна лагуны (43%) занимают пески с диаметром частиц от 1 до 0.1 мм; грубообломочные отложения (>1 мм), представленные галечником и гравием, составляют 26%, тонкозернистые осадки (алевриты и пелиты, <0.1 мм) – 31% (Ефанов и др., 2013). Для вод лагуны характерна высокая соленость (26–31‰) за счет интенсивного водообмена с морем (Бровко, 1990; Бровко и др., 2002).

Фитопланктон лагуны формируется морскими (50–63%), пресноводными (до 20%) и пресноводно-солонатоводными (до 15%) видами. Наблюдается значительное сезонное изменение видового состава и количественных характеристик фитопланктона (Ефанов, Калганова, 2014; Ефанов, Тепаева, 2014). По биомассе фитопланктона

лагуна относится к олиготрофным водоемам (Дмитриев и др., 1997).

Массовый продуцент среди макрофитов – красная морская водоросль анфельция тобучинская (Огородников, Сергеенко, 2001), известный источник агар-агара. Отмечено снижение общей площади полей и средней биомассы анфельции; в 1999–2012 гг. фитомасса водорослей сократилась с 31.8 до 26.3 тыс. тонн сырого сырья (Балконская, Чумаков, 2002; Евсеева, 2016). На зарослях анфельции в виде эпифитов часто встречаются бурые водоросли, преимущественно ламинариевые. Вдоль берега поля анфельции окаймлены морскими травами. В местах впадения рек доминируют рдесты и zostера. Большая часть побережья занята огромными скоплениями отмершей водной растительности (Фурсенко, Фурсенко, 1970).

Пробы воды и донных отложений отбирали в июле и ноябре 2013 г. Станции отбора проб располагались в следующих районах: I – проток Суслова, II – зал. Анива, III – западный прибрежный район, IV – оз. Выселковое, V – северный прибрежный район, VI – восточный прибрежный район, VII – южный прибрежный район и VIII – центральный район. Летом станции охватывали всю акваторию лагуны (22 станции), осенью – лишь прибрежные районы (16 станций) (рис. 1, табл. 1).

В придонном слое на каждой станции рН-метром-иономером MA130 фирмы “Mettler Toledo” измеряли температуру (T) и водородный показатель (рН); соленость (S) измеряли с помощью

Таблица 1. Расположение и некоторые характеристики станций в лагуне Буссе (2013 г.)

Номер района	Район	Станция	Глубина, м	Тип донных отложений
I	Проток Сулова	2	0.5	Песок гравелистый
		3	0.5	Песок крупный
II	Зал. Анива	4	0.5	Гравийный
		6	0.5	Песок гравелистый
III	Западный прибрежный район	7	0.5	Песок гравелистый
		8	0.5	Песок средней крупности
		9	0.5	Песок мелкий
		10	0.5	Песок средней крупности
IV	Оз. Выселковое	11	0.5	Песок гравелистый
		12	0.5	Песок мелкий
V	Северный прибрежный район	13	0.5	Песок мелкий
		14	0.5	Песчано-алевритовый ил
		15(1)	0.5	Песчано-алевритовый ил
VI	Восточный прибрежный район	15(2)	0.5	Песок крупный
		16	0.5	Песок гравелистый
		17	0.5	Песок мелкий
VII	Южный прибрежный район	18	0.5	Песок пылеватый
		19	0.5	Песок пылеватый
		20	0.5	Песчано-алевритовый ил
VIII	Центральный район	21	0.5	Мелкоалевритовый ил
		22	5.7	Мелкоалевритовый ил
		24	5.7	Мелкоалевритовый ил
		25	3.7	Мелкоалевритовый ил
		26	4.6	Песчано-алевритовый ил
		27	5.3	Песчано-алевритовый ил

портативной системы YSI-63 фирмы “YSI incorporated”. Процент насыщения воды кислородом рассчитывали после определения его концентрации методом Винклера (Объемная концентрация..., 2010).

Донные осадки отбирали из верхнего 5-сантиметрового слоя дночерпателем Ван-Вина (площадь захвата 0.025 м²). Воду сливали, пробы упаковывали в полиэтиленовые пакеты и хранили не более месяца при температуре –20°С. Перед анализом пробы размораживали. Экстракты готовили в соответствии с традиционной процедурой. Оптическую плотность ацетоновых экстрактов измеряли спектрофотометрическим методом (Коренева, Сигарева, 2019). Концентрации хлорофилла *a* (Хл) и феопигментов (Ф) рассчитывали по формулам Лоренцена (Lorenzen, 1967) в микрограммах на 1 г сухой массы образца (мкг/г сухой осадка) и миллиграммах на 1 г органического вещества (мг/г ОВ).

Влажность ДО определяли по разнице между массой навесок до и после высушивания при тем-

пературе 105°С. Содержание ОВ измеряли фотометрическим методом (ГОСТ 26213-91, 1991), предварительно промывая образцы дистиллированной водой для удаления хлоридов. Тип ДО устанавливали по размеру фракций: от 10 до 1 мм – галечник и гравий, от 1 до 0.1 мм – пески, от 0.1 до 0.005 мм – алевриты и пелиты (ГОСТ 25100-2011, 2013).

Трофический статус бентали оценивали по концентрации хлорофилла *a* в сумме с феопигментами (Хл + Ф, мкг/г сухого осадка) (Möller, Scharf, 1986). Для статистического анализа использовали прикладные программы Excel и Statistica. Наличие связи между пигментами, биотическими и абиотическими характеристиками воды и ДО определяли с помощью корреляционного анализа (r-Pearson). Многофакторный дисперсионный анализ корреляционной матрицы по методу главных компонент с варимакс-вращением применяли для выявления факторов, отвечающих за наличие связей между изученными показателями (Лакин, 1990; Мазуркин, Тойшева, 2010).

Таблица 2. Абиотические условия в придонном слое воды лагуны Буссе в 2013 г.

Показатель	Центральный район	Прибрежные районы		Cv, %	
	июль	июль	ноябрь	июль	ноябрь
Температура, °С	19.2–21.7	16.2–28.7	5.1–10.0	15	18
	20.4 ± 0.4	22.3 ± 0.9	7.9 ± 0.4		
Соленость, ‰	30.6–32.3	0.6–32.4	0.0–30.1	34	58
	31.6 ± 0.3	25.6 ± 2.6	20.3 ± 3.9		
рН, ед.	7.72–7.87	7.43–8.51	7.23–8.49	3	4
	7.81 ± 0.02	8.11 ± 0.07	8.05 ± 0.08		
Растворенный кислород, мг/дм ³	6.74–8.30	7.68–13.77	8.86–13.10	22	10
	7.49 ± 0.21	9.94 ± 0.50	10.67 ± 0.28		
Растворенный кислород, % насыщения	91.3–110.1	91.7–198.8	82.8–118.7	25	9
	100.2 ± 2.8	133.7 ± 8.1	102.3 ± 2.2		

Примечание. Здесь и в табл. 3: в числителе – диапазоны, в знаменателе – среднее значение с ошибкой среднего; Cv – коэффициент вариации.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Абиотические условия летом и осенью 2013 г. в лагуне Буссе существенно различались. Температура и соленость в июле были выше, чем в ноябре (табл. 2). Реакция среды (рН) изменялась в слабощелочной области, отражая способность растительных организмов к фотосинтезу. Процентное содержание растворенного кислорода в воде в июле также было выше и изменялось сильнее (Cv = 25%), чем в ноябре (Cv = 9%). Экстремально высокие значения показателя насыщения (174–199%) отмечены летом в северном побережье.

Исследованные образцы ДО типичны для грунтового комплекса лагуны Буссе (табл. 1). Отложения в прибрежных районах были представлены преимущественно песками (рис. 2в): на станциях 13–17 – мелкими, а на станциях 7–10 и 18–20 – крупными и средними с включением гальки и гравия. В осадках повсеместно присутствовали илестые частицы, а также большое количество пустых раковин моллюсков. В центральном районе лагуны (станции 21–23, 25, 27 и 28) преобладали алевроито-пелитовые отложения в виде черных илов с резким запахом сероводорода.

Растительные пигменты в ДО были распределены неравномерно. Концентрация Хл + Ф изменялась от 0.2–70.2 мкг/г сухого осадка (0.03–3.9 мг/г ОВ) летом до 0.2–21.6 мкг/г сухого осадка (0.01–0.59 мг/г ОВ) осенью (табл. 3). Содержание Ф варьировало от 0.2–66.1 мкг/г сухого осадка в июле до 0.2–21.3 мкг/г в ноябре. Максимальное содержание пигментов отмечено в июле в песчано-алевритовых илах (станция 20) вблизи протоки и устья безымянного ручья (рис. 2а). Минимальной концентрация пигментов была в ноябре в отложениях гравелистого песка мелководной

станции 2 в протоке Сулова с активной гидродинамикой. Тесная связь между концентрациями Хл + Ф и Ф ($r = 0.95–0.97$, $p < 0.05$) отражает преимущественно фитопланктонное происхождение пигментов, а коэффициенты вариации их средних значений (Cv = 120–127%) позволяют говорить о сходном характере пространственного распределения. Средняя концентрация Хл + Ф в лагуне составляла 16.3 ± 4.4 мкг/г сухого осадка (0.59 ± 0.15 мг/г ОВ), а Ф – 13.4 ± 3.1 мкг/г. Основная доля (71–86%) от суммы Хл и Ф приходилась на продукты разрушения (табл. 3). В целом вклад феопигментов в афотических зонах морских и пресных водоемов, как правило, был выше, чем в эвфотических.

Пространственная изменчивость пигментов согласовывалась с динамикой содержания ОВ в ДО, а также, в меньшей степени, с влажностью и типом осадков (рис. 2). В алевроито-пелитовых ДО центральной части лагуны все рассмотренные показатели (за исключением Хл + Ф в ОВ) были в 2–3 раза выше, чем в грубообломочных и песчаных осадках прибрежных районов (рис. 3, табл. 3). Так, максимальные концентрации Хл + Ф (в среднем 31.8 ± 7.3 мкг/г) и Ф (25.2 ± 5.9 мкг/г) в южном побережье и в центре лагуны летом были приурочены к илам с высокими значениями влажности ($45.8 \pm 6.4\%$) и содержания ОВ ($3.4 \pm 0.7\%$) (рис. 3). Осенью повышенные средние концентрации Хл (13.8 ± 3.4 мкг/г) и Ф (11.6 ± 2.7 мкг/г) в оз. Выселковое (район IV) и в восточном побережье (VI) лагуны также были характерны для илестых осадков при влажности $19.1 \pm 3.7\%$ и содержании ОВ $2.8 \pm 0.5\%$. Минимальные концентрации Хл + Ф (0.22 ± 0.04 мкг/г) и Ф (0.20 ± 0.04 мкг/г) отмечены в крупнозернистых донных отложениях

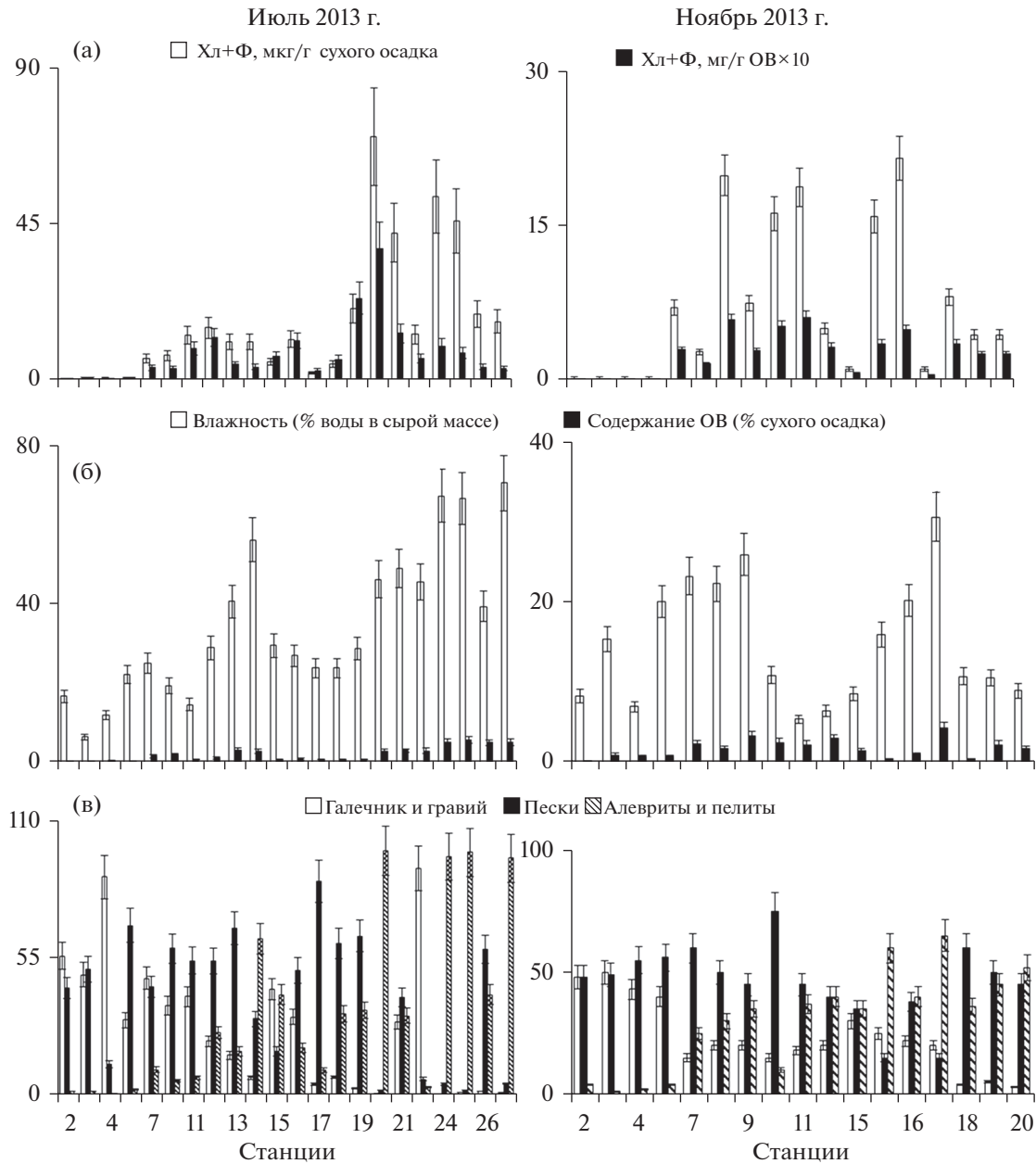


Рис. 2. Содержание осадочных пигментов (а), воды и ОВ (б) и размерных фракций (в) в донных отложениях лагуны Буссе на разных станциях (среднеарифметические значения по результатам трех параллельных измерений для каждого из параметров с абсолютными значениями погрешности при $P = 0.95$). По оси абсцисс – номера станций; по оси ординат: а – концентрация Хл + Ф; б – влажность и содержание ОВ; в – содержание размерных фракций, % сухого осадка.

ях протока Суслова (район I), а также в прибрежной зоне зал. Анива (район II) с пониженными значениями влажности ($13.5 \pm 3.2\%$) и содержания ОВ ($0.6 \pm 0.09\%$).

В целом высокие пигментные показатели были характерны для осадков оз. Выселковое, северного и южного побережья и центральной части лагуны (рис. 3а), т.е. для районов с незначительным варьированием всех абиотических показате-

лей. Пониженные концентрации растительных пигментов отмечены в мелководных районах с активной гидродинамикой, препятствующей накоплению и сохранению ОВ, – в западном и восточном побережье, а также в протоке Суслова и зал. Анива.

Характер корреляционной связи между содержанием пигментов и гранулометрическим составом ДО зависит от размера слагающих их частиц

Таблица 3. Содержание растительных пигментов и физико-химические характеристики донных отложений в лагуне Буссе в 2013 г.

Показатель	Центральный район	Прибрежные районы		Cv, %	
	июль	июль	ноябрь	июль	ноябрь
Хл + Ф, мкг/г сухого осадка	13.1–52.8	0.2–70.2	0.2–21.6	116	124
	31.7 ± 7.0	11.0 ± 4.2	6.1 ± 1.9		
Хл + Ф, мг/г ОВ	0.32–1.46	0.03–3.9	0.01–0.59	112	127
	0.74 ± 0.1	0.79 ± 0.25	0.23 ± 0.05		
Ф, мкг/г сухого осадка	8.8–50.1	0.2–66.1	0.2–21.3	129	125
	27.2 ± 6.7	7.8 ± 3.9	5.1 ± 1.7		
Ф, % от суммы Хл + Ф	67.5–94.9	42.2–94.1	54.9–100.0	22	19
	85.8 ± 4.1	71.2 ± 4.3	84.4 ± 4.0		
Влажность, %	20.3–70.5	6.6–56.2	6.5–30.6	59	49
	52.2 ± 8.1	26.4 ± 3.6	15.3 ± 1.9		
Содержание ОВ, %	2.1–5.8	0.4–3.7	0.2–4.4	84	70
	4.5 ± 0.6	1.3 ± 0.2	1.7 ± 0.3		

Таблица 4. Коэффициенты корреляции (r-Pearson) между концентрациями осадочных пигментов, а также биотическими и абиотическими показателями воды и донных отложений в лагуне Буссе в 2013 г.

Показатель	Хл + Ф, мкг/г сухого осадка		Ф, мкг/г сухого осадка	
	июль	ноябрь	июль	ноябрь
Глубина, м	+0.35	–	+0.44	–
Соленость, ‰	+0.19	–0.55	+0.27	–0.47
Влажность, %	+0.74	+0.38	+0.77	+0.32
Содержание ОВ, %	+0.67	+0.95	+0.64	+0.92
Хл + Ф, мг/г ОВ	+0.56	+0.97	+0.84	+0.84
Диаметр частиц, %:	10–1 мм	–0.43	–0.25	–0.44
	1–0.1 мм	–0.46	–0.11	–0.46
	0.1–0.005 мм	+0.76	+0.57	+0.57

Примечание. Жирным шрифтом выделены статистически значимые связи ($p < 0.05$); “–” – связь отсутствует.

и отражает уменьшение концентрации пигментов в гравийно-галечниковых и песчаных осадках, а также ее увеличение в пелитах и алевритах (табл. 4). Влияние таких абиотических факторов, как температура, рН и концентрация растворенного кислорода, на содержание растительных пигментов в осадках не выявлено. Достаточно значимой (г соответственно -0.47 и -0.55 , $p < 0.05$) в ноябре была связь концентрации Хл + Ф и Ф с соленостью, что, вероятно, свидетельствует о сохранении пигментов в районах с несущественным влиянием морских вод.

Статистический анализ показал, что изменчивость изученных параметров в лагуне Буссе определяли несколько факторов: биотический (содержание Хл + Ф и Ф), гидролого-гидрохимический

(Т, рН, растворенный кислород), геоморфологический (влажность и гранулометрический состав ДО) и соленость. В июле наиболее значимым (40% от суммарной дисперсии) был биотический фактор, действие которого на пигментные характеристики максимально проявлялось на участках с зарослями макрофитов, в том числе анфельции (станции 19–21 и 24–25). Меньше влияли геоморфологический (19%), гидролого-гидрохимический факторы (16%), а также соленость (10%) (табл. 5). В ноябре изменчивость пигментных и типологических показателей ДО на участках с макрофитами (станции 9, 12 и 17) также определял биотический фактор (45%). Гидролого-гидрохимические факторы, в том числе соленость, как и летом, влияли на формирование осадочного комплекса пигментов в меньшей степени (16–20%).

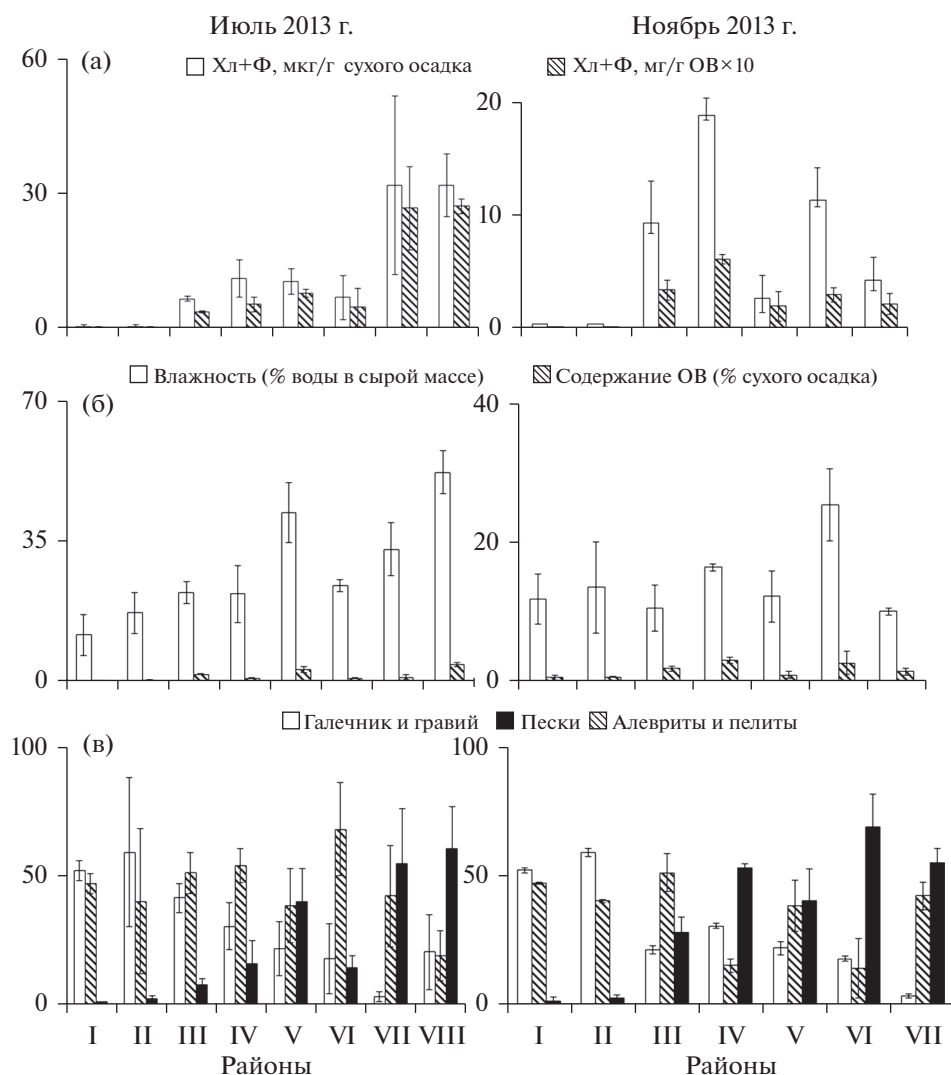


Рис. 3. Содержание осадочных пигментов и физико-химические характеристики донных отложений в лагуне Буссе по районам (среднеарифметические значения со стандартной ошибкой среднего, где n – количество станций в районе, как в табл. 1). По оси абсцисс – номера районов; по оси ординат: а – концентрация Хл + Ф; б – влажность и содержание органического вещества; в – содержание размерных фракций, % сухого осадка.

ОБСУЖДЕНИЕ

Распределение и накопление растительных пигментов в ДО водоемов зависит от продукционных и деструкционных процессов, интенсивности первичной продукции ОВ, деградации пигментов в водной толще, от соотношения автохтонного и аллохтонного ОВ, скорости осадконакопления и других параметров гидродинамической активности (Leavitt, 1993; Сигарева, 2012). Корреляционный анализ показал, что концентрации Хл и Ф в лагуне Буссе достоверно связаны с характеристиками ДО (табл. 4), что согласуется с данными, полученными ранее для зал. Анива (Коренева, Сигарева, 2019). Тесная линейная зависимость между пигментами и концентрациями ОВ ($r = 0.64–0.95$) подтверждает индикаторную значимость осадоч-

ных пигментов как продукционных показателей лагуны, поскольку регулируется совокупностью условий, главные из которых – физиологическое состояние планктона и бентоса, а также доступность ОВ в качестве субстрата (Агатова, 2017). Влияние солености на изменчивость продукционных характеристик в лагуне Буссе, выявленное в результате статистического анализа (табл. 3, 4), свидетельствует о том, что содержание пигментов в ДО зависит не только от их концентрации в планктоне, но и от условий седиментации взвеси. Продукционные показатели планктонных водорослей в осенний период могут быть выше, чем летом и весной (Коновалова, 2016), однако гидрологические условия побережья, характеризующиеся усилением приливно-отливных течений и ветрового перемешивания водных масс в осен-

Таблица 5. Факторные нагрузки для изученных параметров воды и донных отложений лагуны Буссе в 2013 г.

Показатель	Июль				Ноябрь		
	факторы						
	биотический	гидро- гидрохимический	геоморфологический	соленость	биотический	гидро- гидрохимический	соленость
Температура, °С	-0.13	-0.70	0.48	-0.10	0.12	0.77	0.10
pH, ед.	-0.02	-0.90	-0.22	0.16	-0.24	0.59	0.44
Соленость, ‰	0.22	-0.27	-0.18	0.77	-0.53	0.08	0.74
Растворенный кислород, % насыщения	-0.09	-0.94	0.07	-0.04	-0.19	0.96	0.03
Влажность, %	0.50	0.04	0.71	0.39	0.44	0.25	0.68
Содержание ОВ, %	0.36	0.28	0.59	0.58	0.98	0.03	0.04
Хл + Ф, мкг/г сухого осадка	0.95	0.10	0.23	0.11	0.98	-0.16	-0.22
Хл + Ф, мг/г ОВ	0.87	-0.15	-0.02	-0.41	0.95	-0.06	-0.26
Ф, мкг/г сухого осадка	0.93	0.11	0.26	0.20	0.96	-0.21	0.00
Диаметр частиц, %:	10–1 мм	-0.31	0.06	-0.69	0.09	-0.35	0.02
	1–0.1 мм	-0.35	-0.02	-0.65	0.06	-0.33	-0.02
	0.1–0.005 мм	0.41	-0.05	0.87	-0.13	0.45	-0.08
Вклад фактора в суммарную дисперсию, %	40	16	19	10	45	20	16

Примечание. Значения получены путем многомерного факторного анализа корреляционной матрицы (для 13 переменных) по методу главных компонент (Principal components) с варимакс-вращением (Varimax raw). Жирным шрифтом выделены значимые нагрузки (при $p < 0.05$).

ний период (Ефанов и др., 2014), привели к резкому снижению концентрации пигментов на исследованных участках в ноябре.

С гидрологических условиями формирования ДО и их продукционных свойств в лагуне Буссе связана также неоднородность пространственного распределения осадочных пигментов. Высокие пигментные показатели характерны для осадков из районов с незначительным варьированием всех абiotических показателей, что свидетельствует о низкой активности водных масс в этих частях лагуны (Задкова и др., 1975; Ефанов и др., 2014). В гидродинамически активном мелководном прибрежье содержание пигментов минимально.

Сравнение данных факторного анализа позволяет говорить о преобладающем влиянии биотического фактора на изменчивость продукционных характеристик в лагуне Буссе во все периоды, тогда как в зал. Анива – морском водоеме, связанном с лагуной, летом наиболее значимым был биотический фактор, а осенью – гидрологический (Коренева, Сигарева, 2019).

Особенности распределения пигментов в бенте лагуны Буссе обуславливают различия оце-

нок трофического статуса по содержанию пигментов в ДО. В июле по среднему уровню концентрации Хл + Ф в ДО (21.4 ± 5.6 мкг/г сухого осадка или 0.77 ± 0.21 мг/г ОВ) лагуна Буссе в целом попадает в разряд мезотрофных водоемов, при этом прибрежные районы – олиготрофные, а центральный район – мезотрофный (Möller, Scharf, 1986). Эвтрофное состояние характерно для участка, расположенного в зоне влияния морских и пресных поверхностных вод (станция 20), с концентрацией Хл + Ф, равной 70.2 мкг/г сухого осадка (3.79 мг/г ОВ). Осенью, как и летом, содержание Хл + Ф в ДО (6.1 ± 1.9 мкг/г сухого осадка или 0.23 ± 0.05 мг/г ОВ) характеризует прибрежные районы в лагуне Буссе как олиготрофные участки.

В мелководной лагуне Буссе концентрация Хл + Ф (0.2 – 70.2 мкг/г, среднее 16.3 ± 4.4 мкг/г сухого осадка) в ДО выше, чем содержание осадочных пигментов в более глубоких морских водоемах – в зал. Анива Охотского моря (1.9 – 19.5 мкг/г, среднее 6.5 ± 0.7 мкг/г сухого осадка) (Коренева, Сигарева, 2019) и в Амурском заливе Японского моря (3.0 – 10.0 мкг/г) (Марьяш и др., 2010). Однако концентрация Хл + Ф в ДО лагуны существенно меньше, чем в мелководном пресноводном оз.

Неро (Ярославская область), в котором средняя концентрация осадочных пигментов (Хл + Ф) достигает 300 мкг/г сухого осадка (Сигарева и др., 2019). При сравнении содержания осадочных пигментов в лагуне, расположенной в области умеренно-муссонного климата, в водоемах муссонной области Вьетнама и европейской части России обнаружены аналогичные закономерности распределения и характер связей с типологическими свойствами осадков, несмотря на то, что основные факторы продуктивности (температурный и световой режимы) заметно различались (Сигарева, 2012; Тимофеева и др., 2018). Известно, что показатели продуктивности фитопланктона в лагуне ниже, чем в ближайшем более крупном морском водоеме зал. Анива (Кантаков и др., 2007), и существенно ниже, чем в пресноводном оз. Неро (Бабаназарова и др., 2018). Однако и в морских, и в пресных водоемах с разным уровнем трофии сохраняется универсальная связь содержания осадочных пигментов с физико-химическими характеристиками ДО (Коренева, Сигарева, 2019; Сигарева и др., 2019). Следовательно, концентрации пигментов в ДО разнотипных по трофии водоемах (морской и пресноводный) обусловлены прежде всего взаимодействием гидрологических факторов с продуктивностью фитопланктона. Несмотря на разный уровень трофии, в обоих озеровидных водоемах отмечены признаки терминального этапа эволюции экосистемы — регулярная гибель гидробионтов и илонакопление (Тепалева, Калганова, 2012; Бабаназарова и др., 2018). Очевидно, признаки “умирания” экосистем могут проявляться при разном уровне продуктивности фитопланктона и разном содержании пигментов в ДО. Возраст превращения водных экосистем (гипертрофного пресноводного озера и мезотрофной морской лагуны), например, в болота (или другие природные объекты) будет зависеть от всего комплекса биотических и абиотических условий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты дополняют сведения о содержании и закономерностях распределения осадочных пигментов в морских водоемах, расположенных в районе умеренно-муссонного климата. Концентрации растительных пигментов в мелководной лагуне Буссе изменяются в зависимости от типа ДО и их физико-химических характеристик, отражая влияние растительных организмов на формирование структуры осадочного комплекса. Содержание пигментов минимально в гидродинамически активном мелководном прибрежье и максимально в статической глубоководной зоне центральной части лагуны. Неоднородное пространственное распределение осадочных пигментов связано с различиями условий форми-

рования ДО и продуцирования ОВ. Трофическое состояние лагуны Буссе, оцененное по средним концентрациям пигментов в ДО, изменяется от олиготрофного (в прибрежных районах) до мезотрофного (в центральной части).

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 договора о сотрудничестве между ФГБНУ “СахНИРО” и ИБВВ им. И.Д. Папанова РАН, а также по темам государственного контракта (№ 34-01/2013) и государственного задания (№ НИОКТР 121051100099-5).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны сотрудникам Лаборатории исследований среды и мониторинга антропогенного воздействия Сахалинского филиала ФГБНУ ВНИРО (СахНИРО) за помощь в выполнении экспедиционных работ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агатова А.И. Органическое вещество в морях России. М.: Изд-во ВНИРО. 2017. 260 с.
- Бабаназарова О.В., Сиделев С.И., Жданова С.М. и др. Уровень воды в мелководном высокоэвтрофном озере — фактор развития по макрофитовому или фитопланктонному типу (оз. Неро, Ярославская область) // Вод. ресурсы. 2018. Т. 45. № 6. С. 645—655.
- Балконская Л.А., Чумаков А.А. Современное состояние полей *Ahnfeltia tobuchiensis* (Kannoet Matsub.) Makijenko и запасы ее фитомассы в лагуне Буссе (остров Сахалин) // Растит. ресурсы. 2002. Т. 38. № 1. С. 34—43.
- Бровко П.Ф. Развитие прибрежных лагун. Владивосток: Изд-во ДВГУ. 1990. 148 с.
- Бровко П.Ф., Микишин Ю.А., Рыбаков В.Ф. и др. Лагуны Сахалина. Владивосток: ДВГУ. 2002. 80 с.
- ГОСТ 26213-91. Почвы. Методы определения органического вещества. М.: Изд-во стандартов. 1991. 7 с.
- ГОСТ 25100-2011. Грунты. Классификация. М.: Стандартинформ. 2013. 46 с.
- Дмитриев В.В., Мякишева Н.В., Третьяков В.Ю., Хованов Н.В. Многокритериальная оценка экологического состояния и устойчивости геосистем на основе метода сводных показателей. II. Трофиче-

- ский статус водных экосистем // Вестн. СПбГУ. 1997. Сер. 7. Вып. 1. № 7. С. 51–67.
- Евсеева Н.В.* Современное состояние ресурсов анфельдии тобучинской Сахалино-Курильского региона и перспективы их рационального использования // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование: Материалы VII Всерос. научно-практ. конф. с междунар. участием (Петропавловск-Камчатский, 22–24 марта 2016 г.). 2016. С. 85–88.
- Ефанов В.Н., Выпряхкин Е.Н., Латковская Е.М.* Современное состояние донных отложений лагуны Буссе (залив Анива) // Наука и бизнес: пути развития. 2013. № 11(41). С. 31–37.
- Ефанов В.Н., Выпряхкин Е.Н., Латковская Е.М.* Гидрохимическая характеристика и видовой состав организмов спата лагуны Буссе (залив Анива) в июне 2012 года // Инновации и инвестиции. 2014. № 12. С. 159–163.
- Ефанов В.Н., Калганова Т.Н.* О микро- и нанопланктоне лагуны Буссе (залив Анива) // Глобальный науч. потенциал. 2014. № 11(44). С. 27–30.
- Ефанов В.Н., Тепаева А.Е.* Сезонное развитие и количественные показатели фитопланктона лагуны Буссе // Перспективы науки. 2014. № 11(62). С. 22–30.
- Задкова И.И., Малюшко Л.Д., Сарочан В.Ф.* Геохимия лагуны Буссе на Сахалине. Новосибирск: Наука. 1975. 90 с.
- Калганова Т.Н.* Питание приморского гребешка и использование им кормовой базы в лагуне Буссе (о. Сахалин). // Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование экосистем и их отдельные компоненты: Межуз. сб. науч. тр. М.: МПУ. 1993. С. 71–75.
- Кантаков Г.А., Стоник И.В., Селина М.С., Орлова Т.Ю.* Адвекция, вертикальная устойчивость вод и особенности пространственно-временного распределения фитопланктона в заливе Анива Охотского моря в 2001–2003 гг. // Тр. СахНИРО. 2007. Т. 9. С. 295–324.
- Кобленц-Мишке О.И., Ведерников В.И.* Первичная продукция // Океанология. Биология океана. Т. 2. Биологическая продуктивность океана. М.: Наука. 1977. С. 183–209.
- Коновалова Н.В.* Современное состояние фитопланктона лагуны Буссе (о. Сахалин) // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Материалы V Международ. науч. конф. (Минск–Нарочь, 12–17 сентября 2016 г.). Минск: БГУ. 2016. С. 150.
- Коренева Т.Г., Сigareва Л.Е.* Распределение хлорофилла *a* в донных отложениях залива Анива (Охотское море) // Биол. моря. 2019. Т. 45. № 5. С. 299–308.
- Лакин Г.Ф.* Биометрия. М.: Высшая школа. 1990. 352 с.
- Мазуркин П.М., Тойшева Н.П.* Факторный анализ химических веществ почвы // Охрана и защита, обустройство, индентация и тестирование природной среды: Сб. статей. М.: Академия естествознания. 2010. С. 153–157.
- Марьяш А.А., Ходоренко Н.Д., Звализкий В.И., Тищенко П.Я.* Хлорофилл, гуминовые вещества и органический углерод в эстуарии реки Раздольная в период ледостава // Вестн. ДВО РАН. 2010. № 6. С. 44–51.
- Мордасова Н.В.* Косвенная оценка продуктивности вод по содержанию хлорофилла // Тр. ВНИРО. 2014. Т. 152. С. 41–56.
- Объемная концентрация растворенного кислорода в морских водах. Методика измерений йодометрическим методом: РД 52.10.736-2010. М.: ФГУ ГОИН. 2010. 27 с.
- Огородников В.С., Сергеенко В.А.* История промысла и состояние запасов анфельдии лагуны Буссе // Рыб. хоз-во. 2001. № 1. С. 34–35.
- Сigareва Л.Е.* Хлорофилл в донных отложениях волжских водохранилищ. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 2012. 217 с.
- Сigareва Л.Е., Тимофеева Н.А., Законнов В.В. и др.* Признаки естественного эвтрофирования мелководного оз. Неро по осадочным пигментам // Биол. внутр. вод. 2019. № 4–2. С. 27–35.
- Тарасевич Ю.Н.* Третичная система: Геология СССР. Т. 33. М.: Недра. 1970. С. 168–173.
- Тепаева А.Е., Калганова Т.Н.* Развитие фитопланктона в лагуне Буссе летом 2011 года // Международ. журн. прикл. и фундамент. исслед. 2012. № 1. С. 104–106.
- Тимофеева Н.А., Сigareва Л.Е., Гусаков В.А., Законнов В.В.* Содержание растительных пигментов в донных отложениях водоемов Вьетнама // Биол. внутренних вод. 2018. № 3. С. 45–53.
- Фурсенко А.В., Фурсенко К.Б.* О фораминиферах лагуны Буссе и условиях их существования // Общие вопросы изучения микрофауны Сибири, Дальнего Востока и других районов // Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. М.: Наука. 1970. Вып. 71. С. 114–135.
- Хендерсон-Селлерс Б., Маркленд Х.* Умирающие озера. Причины и контроль антропогенного эвтрофирования. Л.: Гидрометеиздат. 1990. 279 с.
- Чернышова Ю.С., Прохорова Н.Ю.* Перспективы использования лагуны Буссе как природного источника для получения спата приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* // Изв. ТИНРО. 2018. Т. 195. С. 219–228.
- Bianchi T.S., Rolff C., Widbom B., Elmgren R.* Phytoplankton pigments in Baltic Sea seston and sediments: seasonal variability, fluxes, and transformations // Estuarine, Coastal Shelf Sci. 2002. V. 55. № 3. P. 369–383.
- Buchaca T., Kosten S., Lacerot G. et al.* Pigments in surface sediments of South American shallow lakes as an integrative proxy for primary producers and their drivers // Freshwater Biol. 2019. V. 64. P. 1437–1452.
- Krajewska M., Szymczak-Żyła M., Kowalewska G.* Algal pigments in Hornsund (Svalbard) sediments as biomarkers of Arctic productivity and environmental conditions // Pol. Polar Res. 2017. V. 38. № 4. P. 423–443.
- Leavitt P.R.* A review of factors that regulate carotenoid and chlorophyll deposition and fossil pigment abundance // J. Paleolimnol. 1993. V. 9. Iss. 2. P. 109–127.
- Lorenzen C.J.* Determination of chlorophyll and pheo-pigments: Spectrophotometric equations // Limnol. Oceanogr. 1967. V. 12. № 2. P. 343–346.

- Möller W.A.A., Scharf B.W. The content of chlorophyll in the sediment of the volcanic maar lakes in the Eifel region (Germany) as an indicator for eutrophication // *Hydrobiologia*. 1986. V. 143. P. 327–329.
- Naeher S., Suga H., Ogawa N.O. et al. Compound-specific carbon and nitrogen isotopic compositions of chlorophyll *a* and its derivatives reveal the eutrophication history of Lake Zurich (Switzerland) // *Chem. Geol.* 2016. V. 443. P. 210–219.
- Reavie E.D., Edlund M.B., Andresen N.A. et al. Paleolimnology of the Lake of the Woods southern basin: continued water quality degradation despite lower nutrient influx // *Lake Reservoir Manage.* 2017. V. 33. Iss. 4. P. 369–385.
- Szymczak-Żyła M., Kowalewska G., Louda J.W. Chlorophyll-*a* and derivatives in recent sediments as indicators of productivity and depositional conditions // *Mar. Chem.* 2011. V. 125. P. 39–48.
- Szymczak-Żyła M., Krajewska G., Winogradow A. et al. Tracking trends in eutrophication based on pigments in recent coastal sediments // *Oceanologia*. 2017. V. 59. Iss. 1. P. 1–17.

Chlorophyll *a* Content in Bottom Sediments of the Shallow Busse Lagoon, Sakhalin Island

T. G. Koreneva^a, L. E. Sigareva^b, and E. M. Latkovskaya^a

^a*Sakhalin Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (SakhNIRO), Yuzhno-Sakhalinsk 693023, Russia*

^b*I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok 152742, Russia*

The present study provides the first results of measurements of chlorophyll *a* and chlorophyll degradation products in bottom sediments of the Busse Lagoon, Sakhalin Island, that were carried out in nearshore and central sites of different types in this body of water. A relationship between the sedimentary pigment content and the physicochemical characteristics of bottom sediments has been identified. Determined by the sedimentary phytopigment content, the trophic level of the lagoon varies from oligo- to eutrophic in its different parts. The nearshore waters with an average content of chlorophyll *a* and pheopigments can be assigned the oligotrophic category; the waters of the central part, the mesotrophic category. The concentration of chlorophyll with derivatives in sediments decreased from $21.4 \pm 5.6 \mu\text{g/g}$ dry weight (d.w.) in the summer to $6.1 \pm 1.9 \mu\text{g/g}$ d.w. in the autumn; for the entire lagoon, it averaged at $16.3 \pm 4.4 \mu\text{g/g}$. The seasonal dynamics of sedimentary pigments does not correlate with that of phytoplankton and can depend, to a greater extent, on the hydrodynamic activity. With the relatively low sedimentary pigment content, the lagoon ecosystem shows signs of the terminal phase of oligotrophic–eutrophic succession: periodic mortality of aquatic organisms and silt accumulation.

Keywords: Busse Lagoon, chlorophyll *a*, pheopigments, bottom sediments, trophic level

УДК 597.556.331.7

ПЕРВОЕ ОБНАРУЖЕНИЕ В ВОДАХ РОССИИ МАЛОГО МАСЛЮКА *PHOLIS NEA* PEDEN ET HUGHES, 1984 (PISCES: ZOARCOIDEI: PHOLIDAE)

© 2021 г. В. В. Земнухов¹*, А. А. Баланов¹, О. А. Радченко², А. В. Петровская²

¹Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия

²Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан 685000, Россия

*e-mail: zemnukhov1@ya.ru

Поступила в редакцию 30.06.2020 г.

После доработки 10.11.2020 г.

Принята к публикации 01.04.2021 г.

Приведены данные о первых находках *Pholis nea* Peden et Hughes, 1984 в российских водах Японского моря (Татарский пролив) с описанием морфологии вида. Проведена генетическая идентификация на основе анализа участка гена COI митохондриальной ДНК (мтДНК). Для *Pholis nea* предложено новое русское название – малый маслюк.

Ключевые слова: *Pholis nea*, малый маслюк, морфология, Японское море

DOI: 10.31857/S0134347521050132

В списке ихтиофауны российских вод Японского моря исследователи неоднократно указывали разукрашенного маслюка *Pholis ornata* (Girard, 1854) (Павленко, 1910; Солдатов, Линдберг, 1930; Линдберг, Красюкова, 1975). Долгое время считали, что этот вид имеет обширный ареал, охватывающий всю Северную Пацифику (Hubbs, 1927; Yatsu, 1981; The fishes of..., 1984), хотя П.Ю. Шмидт определенно указывал на отсутствие экземпляров данного вида из Охотского моря (Шмидт, 1950).

Ясность в этот вопрос внесли канадские ихтиологи А.Е. Педен и Г.В. Хьюз (Peden, Hughes, 1984). Проанализировав около 5 тыс. рыб рода *Pholis* из Северной Пацифики, они установили, что *P. ornata* встречается только на западном побережье Северной Америки. В данной работе по материалам с южного побережья о-ва Хоккайдо был описан новый вид – *Pholis nea* Peden et Hughes, 1984. Авторы упомянули, что имеющиеся в литературе указания на обитание в Японском море *P. ornata*, скорее всего, относятся к *P. nea*. Однако ни одна достоверная находка *P. nea* в российских водах до сих пор не описана. Цели настоящей работы – восполнение этого пробела, а также получение более подробной информации о виде, обнаруженном на некотором удалении от типового местообитания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в экспедиции Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН на НИС “Профессор Гагаринский” в

Татарском проливе (Японское море) на литорали и в верхней сублиторали (до глубины 0.5 м) в июле–августе 2017 г. Исследованные рыбы хранятся в коллекции музея центра (МИМБ, Владивосток) и в Лаборатории ихтиологии Института биологических проблем Севера ДВО РАН (Магадан).

Всего для анализа использовали 21 экз. *Pholis nea* (табл. 1): МИМБ 40058, 1 экз. *SL* 86 мм, 27.07.17, зал. Рында (MW115530); МИМБ 40059, 1 экз. *SL* 84 мм (MW115531); МИМБ 40060, 1 экз. *SL* 85 мм (MW115532), 27.07.2017, зал. Рында, 44°47'8 N, 136°23'6 E; МИМБ 40061, 1 экз. *SL* 100 мм, 08.08.2017, зал. Александровский, 50°53'7 N, 142°07'1 E (MW115534); МИМБ 40062, 1 экз. *SL* 74 мм (MW115533), 09.08.2017, зал. Чихачева, 51°29'1 N, 140°49'3 E; МИМБ 40063, 11 экз. *SL* 81–111 мм, зал. Чихачева, 51°25'5 N, 140°48'9 E; МИМБ 40064, 1 экз. *SL* 81 мм, 21.08.2017, зал. Рында, 44°48'1 N, 136°23'6 E; МИМБ 40065, 4 экз. *SL* 81–111 мм, зал. Чихачева, 51°25'5 N, 140°48'9 E. В скобках указан номер в GenBank/NCBI.

Все измерения и подсчеты выполнены в соответствии со стандартными методиками (Hubbs, Lagler, 1958; Правдин, 1966), измененными с учетом особенностей морфологии изучаемого вида. Количество лучей в плавниках и позвонков подсчитано по рентгенограммам. Уростиль принимали за последний позвонок. Поры сейсмочувствительной системы головы анализировали по схеме, предложенной ранее (Макушок, 1958).

Сокращения, принятые в работе: *SL* – стандартная длина, мм; *D*, *A*, *P*, *C* – количество лучей

Таблица 1. Пластические и меристические признаки малого маслюка *Pholis nea*

Признак	Собственные данные (<i>N</i> = 21 экз.)	По: Peden, Hughes, 1984 (<i>N</i> = 11 экз.)	
		голотип	паратипы
Длина <i>SL</i> , мм	74–111 (92.7)	85.3	36.8–92.2
В % от <i>SL</i>			
Высота тела на вертикали начала анального плавника	11.7 (10.7–13.0)	10	10–12
Антедорсальное расстояние	11.6 (10.8–12.5)	12	11–16
Антеанальное расстояние	57.1 (54.3–60.7)	58	56–62
Длина основания спинного плавника	86.2 (84.2–87.8)	–	–
Длина основания анального плавника	40.1 (37.8–42.6)	–	–
Длина грудного плавника	5.2 (4.6–6.1)	5	4–5
Длина головы	12.2 (11.4–13.0)	12	12–15
В % от длины головы			
Длина рыла	18.1 (16.0–20.8)	17	16–18
Горизонтальный диаметр глаза	21.5 (16.7–26.1)	20	19–25
Заглазничное расстояние	66.3 (61.1–68.2)	–	–
Длина грудного плавника	42.5 (36.4–47.8)	–	27–41
Длина хвостового плавника	7.8 (6.7–8.5)	7	6–8
Счетные признаки			
<i>D</i>	73–78		74–77
<i>A</i>	35–38		34–37
<i>P</i>	10–12	11	11–12
Туловищных позвонков	38–40	–	–
Хвостовых позвонков	42–46	–	–
Всего позвонков	80–84		81–84

Примечание. *D*, *A* и *P* – количество лучей в спинном, анальном и грудном плавниках соответственно.

в спинном, анальном, грудном и хвостовом плавниках соответственно. Указаны размеры маслюков, фиксированных в формалине и хранящихся в растворе изопропилового спирта.

Для генетического анализа использовали участки гена *COI* мтДНК длиной 582 пары нуклеотидов пяти видов рода *Pholis* с привлечением данных из GenBank/NCBI (www.ncbi.nlm.nih.gov). Выделение, амплификацию и секвенирование мтДНК проводили на основе предложенных ранее методик (Радченко и др., 2009). Последовательности мтДНК депонировали в GenBank/NCBI; инвентарные номера указаны в табл. 2. Выравнивание последовательностей, расчет *p*-расстояний, построение филогенетического дерева с использованием метода максимального правдоподобия (ML) выполнены в программе MEGA 6 (Tamura et al., 2013). Для оценки устойчивости топологии ML-дерева использовали бутстрэп-анализ в 1000 псевдослучайных выборок.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Pholis nea Peden et Hughes, 1984 – малый маслюк (рис. 1). *D* LXXIII–LXXIX, *A* II 35–38, *P* 10–12, *V* I 1, *vert* 38–40 + 42–46 = 80–84 (табл. 1)

Тело удлинненное, сильно сжатое с боков. Длина рыла равна или меньше горизонтального диаметра глаза и составляет около 1/5 от длины головы. Зубы на челюстях удлинненные, конические, среднего размера; на верхней челюсти 24–26 зубов, на нижней – 18–20.

Каналы сейсмодатчика системы головы открываются постоянным количеством пор: 2 носовых, 6 подглазничных, 6 заглазничных, 3 затылочных, 4 нижнечелюстных и 5 предкрышечных. Межглазничная пора отсутствует.

Антедорсальное расстояние приблизительно равно высоте тела на вертикали начала анального плавника и укладывается в длине тела около 10 раз. Антеанальное расстояние составляет чуть больше половины длины тела. Грудной плавник сравнительно мал, менее половины от длины головы; его лучи ветвятся 2–3 раза. Спинной плав-

Таблица 2. Значения *p*-дистанций (в %) между нуклеотидными последовательностями участка гена *COI* мтДНК некоторых видов рода *Pholis* (*данные из GenBank/NCBI)

Вид (ген. номер; номер в GenBank/NCBI)	Место сбора	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Pholis crassispina</i> (1189; FJ932604)	О-в Кунашир	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. picta</i> (1981; MW115535)	Татарский пролив, зал. Чихачева	1.20	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. picta</i> (1987; MW115536)	Там же	1.04	0	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. nea</i> (2100; MW115530)	Северное Приморье, зал. Рында	2.58	2.75	2.60	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. nea</i> (2101; MW115531)	Там же	2.58	2.75	2.60	0.34	—	—	—	—	—	—
<i>P. nea</i> (2102; MW115532)	Там же	2.75	2.92	2.77	0.86	0.86	—	—	—	—	—
<i>P. nea</i> (2104; MW115533)	Татарский пролив, зал. Чихачева	2.58	2.75	2.60	0.69	0.69	0.86	—	—	—	—
<i>P. nea</i> (2103; MW115534)	Татарский пролив, Александровск-Сахалинский	2.43	2.60	2.44	0.35	0.35	0.87	0.69	—	—	—
<i>P. fasciata</i> (HQ712713)*	Аляска, Чукотское море	2.06	1.20	1.21	2.41	2.41	2.58	2.41	2.43	—	—
<i>P. fasciata</i> (HQ712711)*	Аляска, Берингов пролив	2.06	1.20	1.21	2.41	2.41	2.58	2.41	2.43	0	—
<i>P. ornata</i> (FJ165016)*	Канада, Британская Колумбия	6.36	6.19	5.89	6.19	6.20	6.01	5.84	6.24	6.01	6.01

ник длинный, занимает в длине тела в среднем 86.2%; в плавнике присутствуют лишь короткие толстые колючки (табл. 1). Толщина первых 4–6 шипов спинного плавника заметно меньше, чем последующих. В начале анального плавника 2 толстых шипа; лучи мягкой части плавника членистые, ветвятся один раз. Спинной и анальный плавники соединены перепонками с хвостовым плавником. Брюшной плавник состоит из толстого шипа, а также редуцированного неветвящегося и нечленистого мягкого луча, длина которого составляет 2/3 от длины шипа.

Чешуйный покров на голове отсутствует; чешуя не заходит за границы заглазничного канала и затылочной комиссуры, на теле располагается равномерно, у хвостового плавника более редкая. Прижизненная окраска: общий фон тела красновато-коричневый с многочисленными мелкими сероватыми пятнами; на спинном плавнике 11–16 выделяющихся узких белых вертикальных полосок, слегка заходящих на его основание; на анальном плавнике до 14 светлых пятен, не заходящих на его основание; на голове под глазом характерная только для этого вида белая полоса (рис. 1). Спир-

товые экземпляры темно-желтые, окраска плавников в значительной мере выцветает.

По результатам молекулярно-генетических исследований *P. nea* и *P. ornata* демонстрируют четкие видовые отличия. Гаплотипы *P. ornata* занимают позицию в основании дерева (рис. 2), отличаясь от таковых остальных видов рода *Pholis* более чем на 6%, в том числе от гаплотипов *P. nea* на 6.2% (табл. 2). Нуклеотидные последовательности всех исследованных экземпляров *P. nea* образуют один кластер, в пределах которого значения *p*-дистанций составляют 0.34–0.87%. Основные узлы ветвления филогенетического дерева поддержаны достоверными значениями бутстрэп-оценок. Несмотря на небольшую длину участка гена *COI*, этот маркер надежно дифференцирует изученные виды рода *Pholis*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительные замечания. Исследованные экземпляры относятся к *Pholis nea* Peden et Hughes, 1984, поскольку соответствуют диагнозу, данному авторами, описавшими вид (Peden,

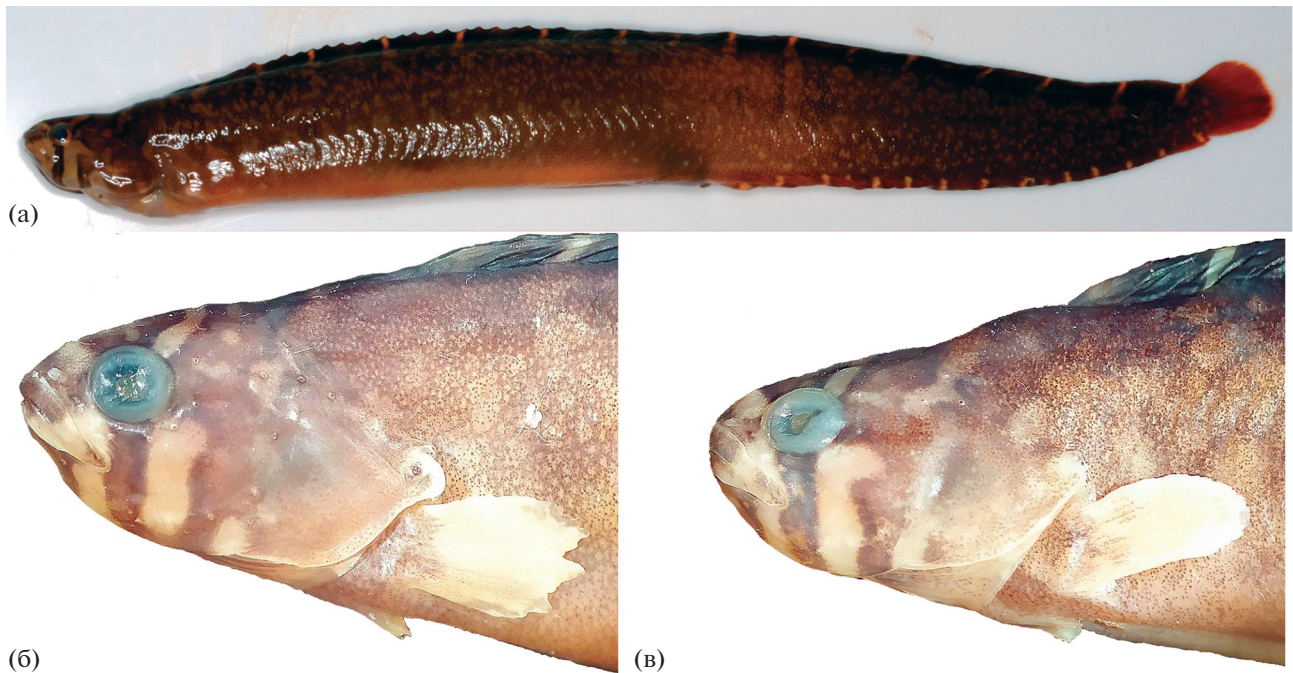


Рис. 1. Общий вид и прижизненная окраска малого маслюка *Pholis nea* МИМБ 40061, 98 мм *SL* (а); вариации окраски головы МИМБ 40063, 94 мм *SL* (б) и МИМБ 40063, 103 мм *SL* (в).

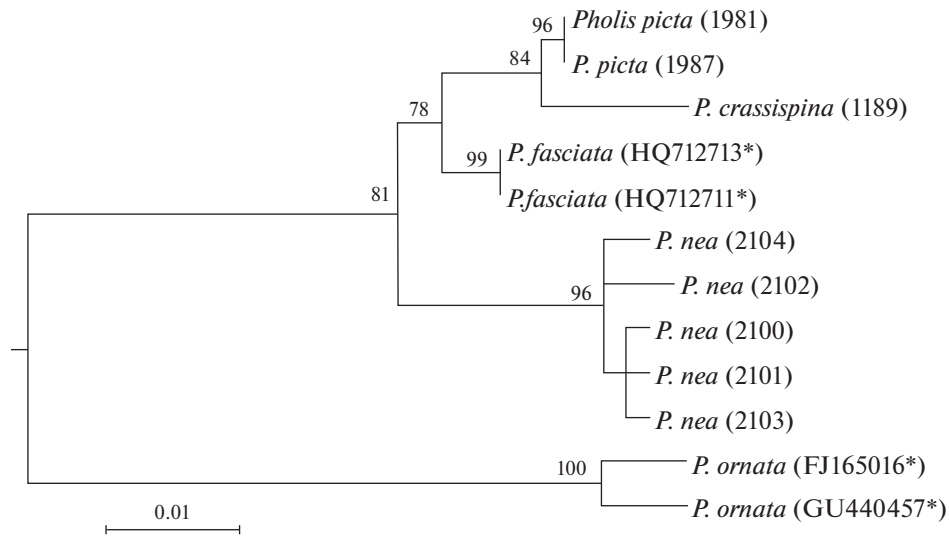


Рис. 2. Максимально правдоподобное (ML) дерево видов рода *Pholis*, полученное на основе анализа нуклеотидных последовательностей участка гена *COI* мтДНК. Цифры в скобках – номера в GenBank/NCBI (*данные о нуклеотидной последовательности участка гена *COI* взяты из GenBank/NCBI); цифры над ветвями – бутстрэп-поддержки (в % от 1000 реплик бутстрэп-анализа).

Hughes, 1984): межглазничная пора отсутствует, грудной плавник сравнительно небольшой, присутствуют небольшие заметные полосы на нижней части головы и отчетливые белые пятна на анальном плавнике. Помимо этого исследованные нами экземпляры соответствуют описанию вида почти по всем пластическим и счетным признакам (табл. 1, рис. 1). Имеющиеся различия

(длина головы и грудного плавника), скорее всего, являются следствием возрастной изменчивости. Средняя длина (*SL*) исследованных нами особей 92.7 мм, в то время как в работе канадских коллег длина самого крупного экземпляра составляла 92.2 мм (Peden, Hughes, 1984). Новый максимальный размер для *P. nea* – 111 мм *SL* (МИМБ 40063).

По счетным признакам и наличию характерных полос ниже глаза к *P. nea* наиболее близок разукрашенный маслюк *P. ornata*, обитающий у западного побережья США и не встречающийся к северу от о-ва Ванкувер (Peden, Hughes, 1984). *P. nea* отличается от него меньшими размерами, окраской тела, головы и особенно анального плавника. У *P. ornata* анальный плавник светлый и без полос, у *P. nea* — темный со светлыми пятнами (Peden, Hughes, 1984).

От *P. picta*, *P. fasciatus* и *Rhodimenichthys doli-chogaster* вид *P. nea* отличается меньшим количеством позвонков (80–84 против 87–102 у остальных видов), лучей в спинном плавнике (73–78 против 80–95 у остальных) и мягких лучей в анальном плавнике (35–38 против 38–51). Некоторое внешнее сходство *P. nea* имеет с видами *P. nebulosa* и *P. crassispina*, а отличается от них отсутствием чешуи на голове и характерной окраской головы, спинного и анального плавников.

Молекулярно-генетические данные также показывают четкие видовые различия между *P. nea* и *P. ornata* (рис. 2, табл. 2).

Этимология. Вместо употреблявшегося ранее другими отечественными авторами названия вида “разукрашенный маслюк” (Парин и др., 2014) мы предложили новое русское название вида *P. nea* — “малый маслюк”. Название “разукрашенный маслюк” давно закреплено за видом *P. ornata* и его использование может вносить путаницу. Название “малый маслюк” отражает особенности морфологии *P. nea*, так как среди маслюков, обитающих в водах дальневосточных морей России, он имеет наименьшие предельные размеры.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Линдберг Г.У., Красноякова З.В. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Л.: Наука. 1975. Ч. 4. 463 с.
- Макушок В.М. Морфологические основы системы стихеевых и близких к ним семейств рыб (Stichaeoidea, Blennioidei, Pisces) // Тр. ЗИН АН СССР. 1958. Т. 25. С. 3–129.
- Павленко М.Н. Рыбы залива Петр Великий. Типография Императорского университета. Казань. 1910. 95 с.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 2014. 733 с.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб, преимущественно пресноводных. М.: Пищ. пром-ть. 1966. 377 с.
- Радченко О.А., Черешнев И.А., Петровская А.В. Родственные отношения и дивергенция некоторых таксонов подсемейства Lycodinae (Zoarcidae, Pisces) по молекулярно-генетическим и морфологическим данным // Вопр. ихтиологии. 2009. Т. 49. № 5. С. 603–616.
- Солдатов В.К., Линдберг Г.У. Обзор рыб дальневосточных морей // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океаногр. 1930. Т. 5. 576 с.
- Шмидт П.Ю. Рыбы Охотского моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1950. 379 с.
- Hubbs C.L. Notes on the blennioid fishes of western North America // Pap. Mich. Acad. Sci., Arts Lett. 1927. V. 7. P. 351–394.
- Hubbs C.L., Lagler K.F. Fishes of the Great Lakes region. Ann Arbor, Mich.: Univ. of Michigan Press. 1958. 213 p.
- The fishes of the Japanese Archipelago. 2 vols. Masuda H., Amaoka K., Araga C., Eds. Tokyo: Tokai Univ. Press. 1984. 437 p.
- Peden A.E., Hughes G.W. Distribution, morphological variation, and systematic relationship of *Pholis laeta* and *P. ornata* (Pisces: Pholididae) with a description of the related form *P. nea* n. sp. // Can. J. Zool. 1984. V. 62. № 2. P. 291–305.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D. et al. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0 // Mol. Biol. Evol. 2013. V. 30. P. 2725–2729.
- Yatsu A. A revision of the gunnel family Pholididae (Pisces, Blennioidei) // Bull. Natl. Sci. Mus., Ser. A (Tokyo). 1981. V. 7. № 4. P. 165–190.

The First Record of the Lesser Gunnel, *Pholis nea* Peden et Hughes, 1984 (Pisces: Zoarcoidei: Pholidae), from Russian Waters

V. V. Zemnukhov^a, A. A. Balanov^a, O. A. Radchenko^b, and A. V. Petrovskaya^b

^aA.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia

^bInstitute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan 685000, Russia

Data on the first records of *Pholis nea* Peden et Hughes, 1984 from Russian waters of the Sea of Japan (Tatar Strait) and a description of the species morphology are presented. Genetic identification has been based on an analysis of the *COI* gene region of mitochondrial DNA (mtDNA). A new common English name is here proposed for *Pholis nea*, the Lesser Gunnel.

Keywords: *Pholis nea*, Lesser Gunnel, morphology, Sea of Japan

УДК 591.5: 594.133

МОРФОЛОГИЯ БИССУСА И ПРОЧНОСТЬ ПРИКРЕПЛЕНИЯ К СУБСТРАТУ ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА *ARCA BOUCARDI* JOUSSEAUME, 1894 (ARCIDAE)

© 2021 г. Н. И. Селин*

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

*e-mail: nikselin@yandex.ru

Поступила в редакцию 15.03.2021 г.

После доработки 21.04.2021 г.

Принята к публикации 22.04.2021 г.

В эксперименте наблюдали за поведением двустворчатого моллюска *Arca boucardi* Jousseauime, 1894 при повторном прикреплении к оргстеклу. Установлено, что после активного перемещения в течение 0.5–4 ч в поисках подходящего места моллюски начинали формировать биссус, выделяя прозрачный секрет. Через 9–10 ч новый биссус, принципиально не отличавшийся от старого, был сформирован. Показано, что биссус – это монолитный относительно эластичный тяж зеленого цвета, имеющий в дистальной части адгезивную подошву, а в проксимальной части полость с системой септ, которые служат для прикрепления мышц, отвечающих за работу биссуса. Полевые исследования прочности прикрепления моллюсков к субстрату показали, что в зависимости от размера животного она изменялась от нескольких сотен граммов до 23.5 кг. Данные обсуждаются с позиции функциональной морфологии и особенностей пространственного распределения *A. boucardi* в верхней сублиторали.

Ключевые слова: *Bivalvia*, *Arca boucardi*, морфология биссуса, повторное прикрепление, прочность прикрепления

DOI: 10.31857/S0134347521050120

Двустворчатые моллюски, во взрослом состоянии ведущие прикрепленный образ жизни с помощью специального образования – биссуса, встречаются в ряде семейств, но наиболее обычны среди *Mylidae* и *Arcidae*. Обширные натурные и экспериментальные наблюдения дают представление о морфофизиологических особенностях биссусного аппарата митилид, что позволяет объяснить процветание моллюсков этой группы в современных условиях. Для семейства *Arcidae* подобная информация отсутствует; сведения, встречающиеся в литературе, фрагментарны, порой противоречивы или вызывают сомнения. Например, указано, что биссус у *Arca boucardi*, как и у мидий, включает биссусные нити (Евсеев, Яковлев, 2006). Однако по мнению других исследователей биссус у этого вида имеет вид плоского тяжа, не разделенного на нити (Скарлато, 1981). Двустворчатый моллюск *A. boucardi* широко распространен от юга Охотского моря до о-ва Тайвань и является массовым в ряде биотопов прибрежных донных мелководий, где, по-видимому, играет важную роль (Скарлато и др., 1967; Скарлато, 1981). В связи с этим цель настоящей работы

заключалась в изучении внешней морфологии и динамики образования биссуса у *A. boucardi*, а также в оценке прочности прикрепления моллюска к субстрату.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в апреле 2020 г. на биостанции “Восток” Национального научного центра морской биологии ДВО РАН в зал. Восток (зал. Петра Великого Японского моря). Образование биссуса изучали экспериментально у 40 взрослых особей с длиной раковины (L) 30–40 мм, которых после акклиматизации к температуре 15°C на 1 сут помещали в прозрачные пластиковые аквариумы с проточной морской водой. Из них 20 экз. тестировали без грунта, полагая, что таковым для животных станет оргстекло аквариума. Для оценки возможности образования моллюсками биссуса на мягком дне остальные 20 экз. были помещены в аквариумы с песком. Высота слоя песка – 10 см, размер частиц – менее 2 мм. Морфологические особенности организации биссуса изучали на нескольких препарированных

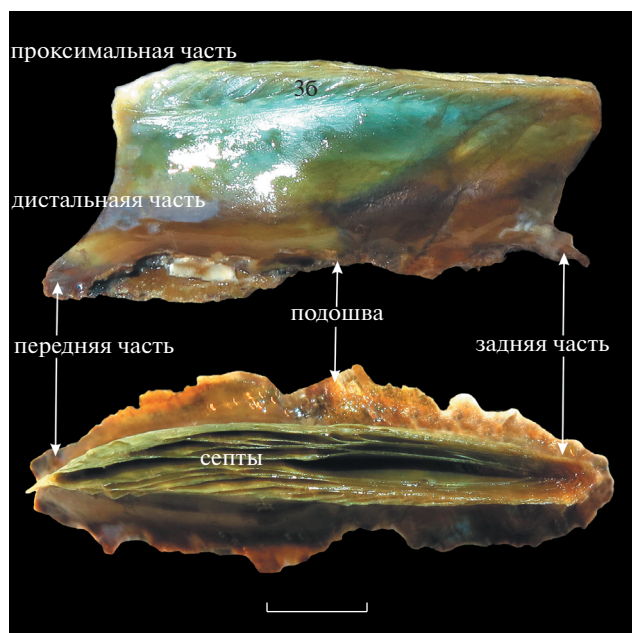


Рис. 1. Биссус *Arca boucardi*. Вверху — вид сбоку, 3б — зубчики на внешней латеральной стороне; внизу — проксимальная часть, вид сверху. Масштаб — 5 мм.

моллюсках, используя световой бинокляр. Прочность прикрепления животных оценивали под водой на глубине 3–6 м в месте их обитания в другах модиолуса *Modiolus kurilensis* и мидии Грея *Crenomytilus grayanus* (Селин, 2018а). Определяли силу (F, кг), которую необходимо приложить для отрыва животного от субстрата, по аналогии с исследованиями прочности прикрепления митилид (Price, 1980; Селин, 2018б). В работе использовали пружинные динамометры разной мощности с ценой деления 10, 100 и 500 г.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Внешне биссус у *Arca boucardi* представляет собой гибкий монолитный плоский тяж с отблеском серебристо-зеленого перламутра (рис. 1). У взрослой особи с длиной раковины 68 мм высота тяжа спереди и сзади составляет соответственно 8.3 и 7.9 мм, длина проксимальной части — 28 мм, дистальной — 25.3 мм. Дистальная часть биссуса заканчивается эллипсоидной клейкой подошвой (диском), которой моллюск крепится к субстрату на площади 100.9 мм². В проксимальной части биссуса находится полость, охватывающая около 1/3 его высоты. Полость несет септы, которые полураскрытым веером распространяются от заднего края к переднему. У крупных моллюсков центральные тяжи обычно соединяются между собой перемычками вблизи переднего края, образуя ячеистую структуру. Крайние латеральные тяжи небольшим бугорком огибают верхнюю часть

биссуса и на наружной его части видны как регулярно расположенные наклонные зубчики. К этим зубчикам, как и к септам внутри полости, количество и выраженность которых у моллюсков заметно варьируют, крепятся мышцы, отвечающие за функционирование биссуса.

Процесс повторного прикрепления *A. boucardi* к субстрату условно можно разделить на два последовательных этапа. Этап поиска подходящего места начинается с момента отбрасывания старого биссуса, характеризуется перемещением моллюска с помощью хорошо развитой ноги и завершается началом выделения биссусной железой прозрачного секрета в области контакта ноги с субстратом. В эксперименте без грунта продолжительность данного этапа составила от 28 мин (20% подопытных животных) до 4 ч (5%). За это время моллюски, передвигаясь по дну и стенкам аквариумов, в большинстве случаев с короткими остановками проделали путь от 4 до 22 см. Второй этап связан с обильным выделением секрета и его полимеризацией до момента, когда биссус и нога приобретут типичные форму и положение. Сначала формировалась подошва, затем моллюск постепенно поднимался над субстратом и вновь образуемым биссусом. Вместе с этим нога моллюска утолщалась и приобретала ярко-морковный цвет. При отвердении секрета и обозначении контура подошвы биссуса краски ноги блекли, она поджималась в переднюю часть раковины, прозрачность секрета исчезала, а новый биссус сначала приобретал цвет ноги, а почти через 9 ч процесса начинал зеленеть. За 1 сут все 20 особей этой серии эксперимента успешно прикрепились к оргстеклу, а 4 моллюска отбросили новый биссус и образовали другой. Наблюдения за поведением 20 особей *A. boucardi*, помещенными на песок, показали, что животные, преодолев участок дна с грунтом, прикрепились к стенкам аквариумов, даже не попытавшись сделать это на песке.

В природных условиях прочность прикрепления моллюсков к субстрату сильно варьирует в зависимости от их размера (рис. 2). Например, чтобы оторвать от субстрата моллюсков размером 30 и 60 мм, необходимо приложить усилие равное соответственно 3.2 и 16.4 кг. Эта зависимость хорошо ($P < 0.001$) аппроксимируется степенным уравнением вида $F = 0.0011L^{2.3473}$ (стандартная ошибка линейного коэффициента SEa равна 0.0006, степенного $SEb = 0.0506$; коэффициент детерминации равен 95.3%; объем наблюдений — 107 экз.). Как правило, отрыв происходит на участке подошва—субстрат.

ОБСУЖДЕНИЕ

С позиций функциональной морфологии современные представители порядка Arcoida имеют богатую предысторию многократного перехода

через неотению от закапывающегося в осадок образа жизни к прикрепленному на поверхности грунта (см., например: Stanley, 1972). Это сопровождалось значительными морфологическими преобразованиями моллюсков, в частности, при переходе к эпибентосному образу жизни раковина стала вытянутой и плоской в вентральной части, где появилось зияние, связанное с формированием особого органа фиксации на субстрате — биссуса. Сходный путь развития прошли моллюски другой обширной группы обладателей биссуса — митилиды. Отличительные черты организации и функционирования биссуса у представителей этих двух родов ярко демонстрируют приспособленность современных форм к обитанию в разных биотопах и объясняют картину пространственного распределения *Arca boucardi* в контрастных условиях верхней части сублиторали.

Моллюски рода *Arca* прикрепляются к субстрату с помощью одного мощного тяжа в отличие от моллюсков рода *Mytilus*, которые используют для этого многочисленные эластичные нити толщиной 0.04–0.33 мм и менее (Селин, Вехова, 2002). Дистальная часть тяжа заканчивается своеобразной прикрепительной подошвой, для образования и функционирования которой необходима сравнительно большая площадь субстрата, характерная для твердых грунтов (скалы, валунов). Маленькие адгезивные диски биссусных нитей мидий и модиолусов способны крепиться даже к отдельным песчинкам, что в совокупности придает моллюскам устойчивое (стабильное) положение (Meadows, Shand, 1989; Селин, Вехова, 2004). Поэтому митилиды обитают как на твердых, так и на мягких грунтах, а указания о находках представителей рода *Arca* на песке и илу, скорее всего, являются артефактом, связанным, в частности, со случайным заносом моллюсков в несвойственный биотоп. Экспериментальные наблюдения за поведением моллюсков в аквариумах с песком служат наглядным подтверждением этого.

Успех и прочность прикрепления моллюсков обеспечиваются не только характером грунта, но и организацией биссуса. У митилид он довольно универсальный благодаря способности нитей обеспечить прикрепление животного по всем направлениям воздействия внешних сил (волн). Моллюски существуют как бы на растяжках, направленных в разные стороны и пружинящих своей эластичной проксимальной частью при нагрузке. Биссус *A. boucardi* лишен такой возможности и способен противостоять лишь силам, воздействующим фронтально и вверх, создавая сопротивление не меньшее, чем, например, биссус мидии *Mytilus unguiculatus* (*M. coruscus*) (Селин, Вехова, 2002). Однако малейшее отклонение арки от вертикального положения в сторону приводит к нарушению связи с субстратом и к смыву. Этим

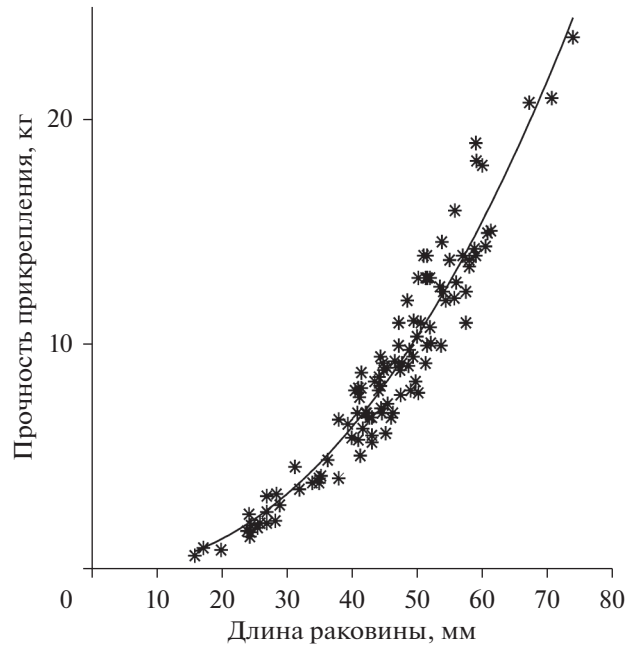


Рис. 2. Изменение прочности прикрепления к субстрату у *Arca boucardi* в зависимости от длины раковины.

объясняется отсутствие *A. boucardi* на открытых прибойных участках и обилие в местах, относительно защищенных от прямого воздействия штормовых волн (личные наблюдения), а также во внутренних частях заливов и бухт (Скарлато и др., 1967; Погребов, Кашенко, 1976, и др.).

В заключение следует отметить, что в расселении и процветании *A. boucardi* существенную роль играет способность моллюска легко отбрасывать биссус, активно переползать в места с благоприятными условиями и быстро формировать новое прикрепление. Не исключено, что небольшая асимметричность раковины и наличие вогнутости обеих створок в районе биссусного зияния у многих взрослых особей являются отражением неоднократной смены биссуса.

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

- Евсеев Г.А., Яковлев Ю.М. Двустворчатые моллюски дальневосточных морей. Владивосток: ПК Поликон. 2006. 120 с.
- 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. Состав и структура смешанных поселений *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) и *Modiolus kurilensis* (Bernard, 1983) (Bivalvia: Mytilidae) в заливе Петра Великого Японского моря // Биол. моря. 2018а. Т. 44. № 5. С. 307–316.
- Селин Н.И. Онтогенетическая изменчивость прочности прикрепления к субстрату у *Modiolus kurilensis* F.R. Bernard, 1983 (Bivalvia: Mytilidae) в связи с дружным характером организации // Биол. моря. 2018б. Т. 44. № 6. С. 418–420.
- Селин Н.И., Вехова Е.Е. Морфология двустворчатых моллюсков *Crenomytilus grayanus* и *Mytilus coruscus* в связи с особенностями их пространственного распределения в верхней сублиторали // Биол. моря. 2002. Т. 28. № 3. С. 228–232.
- Селин Н.И., Вехова Е.Е. Влияние условий среды на образование биссусных нитей у некоторых представителей семейства Mytilidae из Японского моря // Биол. моря. 2004. Т. 30. № 5. С. 359–365.
- 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.
- Meadows P.S., Shand P. Experimental analysis of byssus thread production by *Mytilus edulis* and *Modiolus modiolus* in sediments // Mar. Biol. 1989. V. 101. № 2. P. 219–226.
- Price H.A. Seasonal variation in the strength of byssal attachment of the common mussel *Mytilus edulis* L. // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1980. V. 60. № 4. P. 1035–1037.
- Stanley S.M. Functional morphology and evolution of byssally attached bivalve mollusks // J. Paleontol. 1972. V. 46. № 2. P. 165–212.

Byssus Morphology and Strength of Attachment to Substrate in the Bivalve Mollusk *Arca boucardi* Jousseume, 1894 (Arcidae)

N. I. Selin

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

The experiments observed the behavior of the bivalve mollusk *Arca boucardi* at reattachment of the mollusk to plexiglass. According to our observations, after 0.5–4 h of active movement in search of a suitable place, the mollusks began to form a byssus, secreting a transparent discharge. After 9–10 hours, a new byssus formed, which did not fundamentally differ from the old one. It was shown that the byssus is a monolithic relatively elastic band of green color with an adhesive sole in the distal part, and a system of septa in the proximal cavity that serves for attaching the muscles responsible for the byssus function. Field studies evaluating the adhesion strength of mollusks to the substrate have shown that the strength varies from a few hundred grams to 23.5 kg, depending on the size of mollusk individuals. The data are discussed in terms of the functional morphology and peculiarities of the spatial distribution of *A. boucardi* in the upper subintertidal zone.

Keywords: Bivalvia, *Arca boucardi*, byssus morphology, reattachment, attachment strength

УДК 550.7:581.5

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ БУРЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ *LAMINARIA DIGITATA* (HUDSON) J.V. LAMOUREUX, 1813 И *FUCUS DISTICHUS* (LINNAEUS, 1767) ИЗ ЗАЛИВОВ АРХИПЕЛАГА НОВАЯ ЗЕМЛЯ (КАРСКОЕ МОРЕ)

© 2021 г. Н. В. Лобус^{1, *}, А. А. Удалов²

¹Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва 127276, Россия

²Институт океанологии им. П.П. Шишова РАН, Москва 117997, Россия

*e-mail:lobus.nikolay@gmail.com

Поступила в редакцию 29.12.2020 г.

После доработки 22.03.2021 г.

Принята к публикации 22.04.2021 г.

Представлены первые данные по содержанию золы, органического углерода, белков, липидов, а также широкого спектра макро- (Na, Mg, P, S, K, Ca), микро- (Li, Be, B, Al, Ti, V, Cr, Mn, Fe, Co, Ni, Zn, Ga, As, Se, Rb, Sr, Mo, Ag, Cd, Sn, Sb, Cs, Ba, Re, Hg, Tl, Pb, Bi, Th, U) и редкоземельных элементов (Sc, Y, La, Ce, Pr, Nd, Sm, Eu, Gd, Tb, Dy, Ho, Er, Tm, Yb, Lu) в бурых водорослях *Laminaria digitata* и *Fucus distichus* из заливов восточного побережья Архипелага Новая Земля (Карское море).

Ключевые слова: Арктика, бурые водоросли, зола, органический углерод, белки, липиды, химические элементы

DOI: 10.31857/S0134347521050107

Изучение химического состава макрофитов, а также оценка их роли в концентрировании и преобразовании форм нахождения и миграции макро- и микроэлементов в океане являются одним из приоритетных разделов морской биогеохимии (Саенко, 1992; Христофорова, Чернова, 2005). Несмотря на длительную историю исследований, получение новых данных до сих пор остается актуальной задачей. Это связано с широким использованием элементного состава водорослей в экологическом мониторинге и оценке антропогенного воздействия на морские экосистемы (Саенко, 1992; Чернова, Шулькин, 2019). Исторически в большинстве публикаций оценивалось содержание сравнительно небольшого набора элементов, как правило, макроэлементов и/или некоторых тяжелых металлов и металлоидов (Саенко, 1992; Чернова, Шулькин, 2019). Однако современное развитие высоких технологий, создание новых композитных материалов и сплавов определяют интенсивное промышленное использование широкого спектра микро- и редкоземельных элементов, которым до недавнего времени уделялось очень мало внимания со стороны исследователей в области экологического мониторинга и охраны морских экосистем (Adeel et al., 2019; Pooja et al., 2020). Из-за потенциальных экотоксикологических рисков, связанных с антропогенным поступлением в окружающую среду этой группы элементов, недавно она была определена как “новые возникающие загрязнители” (new

emerging pollutants) (MacMillan et al., 2017; Gwenzi et al., 2018). Необходимо отметить, что в настоящее время комплексные данные о фоновых концентрациях элементов, относящихся к новой группе загрязняющих веществ в морских организмах, ограничены единичными публикациями (Лобус, 2016; Лобус и др., 2018; Lobus et al., 2019), а роль первичных продуцентов в их биоаккумуляции и трофодинамике в морских экосистемах не исследована (Gwenzi et al., 2018; Pooja et al., 2020).

Целью нашей работы являлось комплексное изучение химического состава бурых водорослей *Laminaria digitata* (Hudson) J.V. Lamouroux, 1813 и *Fucus distichus* (Linnaeus, 1767) из заливов восточного побережья архипелага Новая Земля (Карское море).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для исследований был собран в 128-м рейсе НИС “Профессор Штокман” (сентябрь 2014 г.) и 63-м рейсе НИС “Академик Мстислав Келдыш” (сентябрь–октябрь 2015 г.) в поясе фитали четырех заливов восточного побережья архипелага Новая Земля (рис. 1).

Поселения макрофитов, основу которых составляли талломы *Laminaria digitata*, располагались в зоне верхней сублиторали на глубине от 2 до 20 м. Исключением являлся *Fucus distichus*, фрагментарные скопления которого также встре-

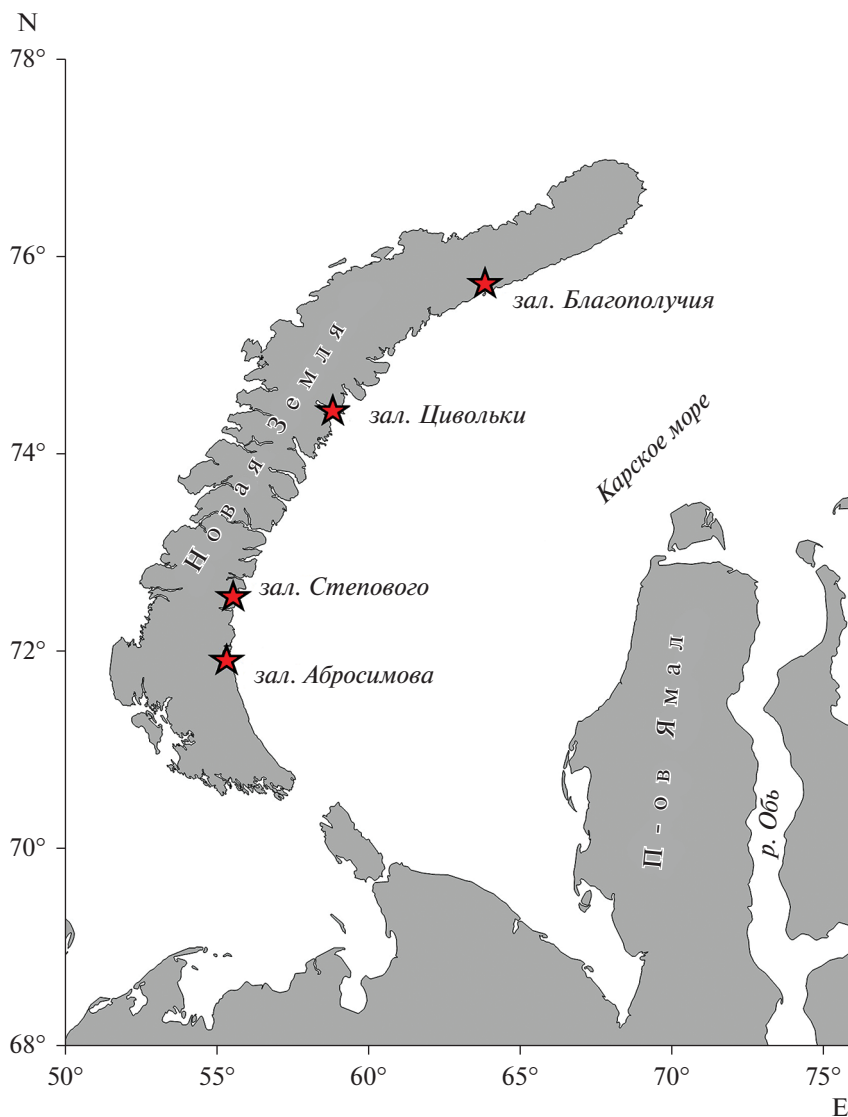


Рис. 1. Карта района исследований.

чались на более освещенных участках с глубинами до 0.5–1 м. Биотопические различия фитопланктона, определяющие поступление различных химических элементов, в том числе биогенных, связаны с особенностями питания и водообмена данных заливов. Заливы Благополучия и Цивольки (о-в Северный) характеризуются большей глубиной (до 180–200 м) и узкой сублиторальной зоной, а также ледниковым питанием и интенсивным поступлением мелкодисперсного терригенного материала. Это определяет высокое содержание взвешенного вещества в водах заливов и их очень низкую прозрачность. Макрофиты встречаются здесь достаточно фрагментарно. Заливы Степового и Абросимова (о-в Южный), напротив, обладают обширными мелководьями с глубиной от 5 до 30 м, что способствует развитию богатых поселений макрофитов. За счет впадения нескольких рек данные заливы характеризуются смешан-

ным типом питания. При этом для всех заливов характерен активный водообмен с прилегающей акваторией Карского моря (Недоспасов, Поярков, 2021).

В судовой лаборатории талломы водорослей тщательно промывали фильтрованной морской водой (Millipore, \varnothing 0.45 мкм) для удаления слизи и ассоциированных с ней частиц органоминерального детрита. Затем пробы дважды промывали дистиллированной водой и однократно Milli-Q, высушивали в сушильном шкафу при температуре 50°C до постоянной массы и хранили в герметичных контейнерах. В стационарной лаборатории пробы водорослей измельчали в шаровой агатовой мельнице и разделяли на 5 равных частей. В каждом заливе было отобрано по 3 образца соответствующего вида водорослей.

Содержание золы определяли гравиметрическим методом. Пробы водорослей нагревали при

Таблица 1. Содержание органического углерода, золы, белков и липидов (в % сух. массы) в *Laminaria digitata* и *Fucus distichus* из заливов архипелага Новая Земля

Соединение	<i>Laminaria digitata</i>				<i>Fucus distichus</i>			
	зал. Благополучия	зал. Степового	зал. Абросимова	среднее*	зал. Цивольки	зал. Степового	зал. Абросимова	среднее*
ОУ	32.92	29.18	32.21	33.77 ± 3.19	34.89	36.54	33.68	35.04 ± 1.02
Зола	20.05	32.08	24.22	25.45 ± 4.32	15.02	14.92	20.37	16.77 ± 2.21
Белки	4.31	9.03	6.47	6.60 ± 1.67	5.94	6.01	9.77	7.24 ± 1.55
Липиды	1.31	1.01	1.49	1.27 ± 0.17	2.52	3.21	1.63	2.45 ± 0.56

Примечание (здесь и далее): * среднее значение и стандартная ошибка.

Таблица 2. Концентрация макроэлементов (в % сух. массы) в *Laminaria digitata* и *Fucus distichus* из заливов архипелага Новая Земля

Элемент	п/о × 10 ⁻⁴	<i>Laminaria digitata</i>				<i>Fucus distichus</i>			
		зал. Благополучия	зал. Степового	зал. Абросимова	среднее	зал. Цивольки	зал. Степового	зал. Абросимова	среднее
Na	1	1.85	2.83	1.71	2.13 ± 0.44	2.12	0.91	2.95	1.99 ± 0.72
Mg	0.2	0.46	0.85	0.64	0.65 ± 0.14	0.81	0.84	0.87	0.84 ± 0.02
P	0.6	0.26	0.32	0.21	0.26 ± 0.04	0.11	0.10	0.25	0.15 ± 0.06
S	1	0.48	0.92	1.03	0.81 ± 0.21	1.93	1.78	2.18	1.96 ± 0.14
K	0.2	2.86	6.0	11.86	6.91 ± 3.23	1.65	3.36	6.54	3.85 ± 1.75
Ca	1	0.62	0.97	1.12	0.91 ± 0.18	1.35	1.66	1.54	1.52 ± 0.11
Σ		6.53	11.88	16.53	11.65 ± 4.22	7.95	8.65	14.32	10.31 ± 2.47

Примечание (здесь и далее): п/о – предел обнаружения.

температуре 225 ± 25°C в течение 1 ч, а затем сжигали при температуре 525 ± 25°C в течение 5 ч (Лобус и др., 2020).

Содержание органического углерода (ОУ) рассчитывали по разности общего и неорганического углерода, концентрацию которых определяли высокотемпературным сжиганием на анализаторе TOC 5000-V-CPH с использованием приставки SSM-5000A (Shimadzu, Япония) по стандартной методике (Лобус, 2016; Lobus et al., 2019).

Общее содержание белков определяли спектрофотометрическим методом по Лоури (Postel et al., 2000), концентрацию липидов – гравиметрическим методом по Фолчу (Postel et al., 2000). Трехкратную экстракцию липидов проводили смесью растворителей метилен-метанол в соотношении 2 : 1 с использованием ультразвуковой бани "Branson-1210". Нелипидные примеси удаляли 0.05% раствором CaCl₂ (Лобус и др., 2018, 2020).

Содержание макро- (Na, Mg, P, S, K, Ca), микро- (Li, Be, B, Al, Ti, V, Cr, Mn, Fe, Co, Ni, Zn, Ga, As, Se, Rb, Sr, Mo, Ag, Cd, Sn, Sb, Cs, Ba, Re, Hg, Tl, Pb, Bi, Th, U) и редкоземельных элементов (Sc, Y, La, Ce, Pr, Nd, Sm, Eu, Gd, Tb, Dy, Ho, Er, Tm, Yb, Lu) определяли, применяя методы атомно-эмиссионной спектроскопии и масс-спектрометрии с индуктивно связанной плазмой с использованием спектрометров iCAP-6500 Duo и X-7 (Thermo Scientific, США). Разложение анализируемых образцов проводили в смеси концентрированных HNO₃ и H₂O₂ в соотношении 3 : 1 с ис-

пользованием автоклава Анкон-АТ-2 (Россия) (Лобус, 2016; Lobus et al., 2019). Пределы обнаружения содержания элементов представлены в таблицах 2–4. Для каждой пробы анализ содержания золы, белков, липидов, органического углерода и химических элементов выполнен в трех повторностях. Концентрацию определяемых показателей для отдельной пробы рассчитывали как среднее значение по трем параллельным измерениям.

Метрологический контроль полученных данных элементного анализа осуществляли с использованием стандартных сертифицированных образцов (Элодея канадская ГСО 8921-2007 ЭК-1; Листья табака восточного INCT-OBTL-5; Листья табака Вирджиния INCT-PVTL-5 и INCT-PVTL-6), которые случайным образом были распределены в каждой серии определений. Расхождение между сертифицированным и измеренным содержанием элементов во всех случаях находилось в пределах доверительных интервалов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Согласно полученным результатам, концентрация основных компонентов органического вещества у *Fucus distichus* была выше, а содержание золы было ниже, чем у *Laminaria digitata* (табл. 1). В элементном составе *L. digitata* и *F. distichus* наблюдались более существенные различия (табл. 2–4). Суммарная концентрация макроэлементов была примерно в 1.5 раза выше у *L. digitata*, тогда

Таблица 3. Концентрация микроэлементов (в мкг/г сух. массы) в *Laminaria digitata* и *Fucus distichus* из заливов архипелага Новая Земля

Элемент	<i>Laminaria digitata</i>				<i>Fucus distichus</i>				среднее
	п/о	зал. Благополучия	зал. Степового	зал. Абросимова	среднее	зал. Цивольки	зал. Степового	зал. Абросимова	
Li	0.0004	0.26	0.57	0.52	0.45 ± 0.12	0.61	0.32	0.63	0.52 ± 0.12
Be	0.0001	0.0014	<п/о	0.011	—	0.03	0.012	0.012	0.02 ± 0.01
B	0.04	91.86	113	110	105.9 ± 8.1	67.1	147	101	105 ± 28.4
Al	0.1	27.1	44.2	231	100.5 ± 80.2	510	280	327	372.2 ± 85.6
Ti	0.03	<п/о	<п/о	<п/о	—	5.6	7.4	7.6	6.9 ± 0.78
V	0.07	<п/о	<п/о	2.8	—	<п/о	<п/о	5.5	—
Cr	0.04	<п/о	0.8	1.3	—	1.05	1.12	1.51	1.22 ± 0.16
Mn	0.02	5.47	28.1	198.8	77.51 ± 75.7	82.87	61.1	90.2	78.1 ± 10.7
Fe	0.4	32.5	125.3	301.4	152.8 ± 96.5	489	214	1276	660 ± 390
Co	0.01	0.24	0.52	2.7	1.16 ± 0.95	5.12	2.14	2.83	3.33 ± 1.12
Ni	0.03	0.42	0.91	2.1	1.15 ± 0.63	11.3	5.9	5.1	7.43 ± 2.39
Cu	0.01	1.22	9.63	<п/о	—	10.1	4.9	6.2	7.08 ± 1.9
Zn	0.09	26.6	65.9	85.5	59.3 ± 21.2	173.7	61.6	67.1	100.8 ± 44.7
Ga	0.003	0.02	<п/о	<п/о	—	0.14	0.11	0.11	0.12 ± 0.02
As	0.005	79.88	127.3	96.2	101.2 ± 17.1	31.33	49.1	66.8	49.1 ± 12.54
Se	0.02	0.12	0.83	1.61	0.85 ± 0.53	0.52	0.73	0.78	0.68 ± 0.12
Rb	0.003	22.3	23.1	40.3	28.51 ± 7.21	12.5	30.2	22.2	21.61 ± 6.25
Sr	0.03	307.6	1280	768.3	785 ± 344	1237	1393	1291	1307 ± 56
Mo	0.004	0.18	0.19	0.53	0.31 ± 0.14	0.28	0.51	0.6	0.46 ± 0.12
Ag	0.002	0.013	0.95	1.18	0.71 ± 0.44	0.12	0.15	0.094	0.12 ± 0.02
Cd	0.001	2.3	0.32	0.79	1.14 ± 0.73	0.53	0.35	0.64	0.51 ± 0.1
Sn	0.005	0.011	<п/о	<п/о	—	0.02	0.022	<п/о	—
Sb	0.001	0.023	<п/о	<п/о	—	0.14	0.16	0.15	0.15 ± 0.01
Cs	0.0001	0.04	0.04	0.07	0.05 ± 0.01	0.07	0.075	0.066	0.07 ± 0.001
Ba	0.01	3.82	17.3	15.6	12.25 ± 5.2	83.84	18.7	27.9	43.5 ± 24.9
Re	0.0003	0.004	0.063	0.019	0.035 ± 0.02	0.05	0.007	<п/о	—
Hg	0.001	0.018	<п/о	<п/о	—	0.02	0.0094	0.016	0.015 ± 0.004
Tl	0.0001	0.0015	0.006	0.021	0.01 ± 0.008	0.008	0.0084	0.011	0.009 ± 0.001
Pb	0.005	0.42	0.55	3.18	1.38 ± 1.11	1.28	0.34	0.72	0.78 ± 0.33
Bi	0.0004	0.002	<п/о	0.024	—	0.009	0.0045	0.009	0.008 ± 0.002
Th	0.0007	0.012	<п/о	0.018	—	0.056	0.031	0.042	0.043 ± 0.009
U	0.0003	0.32	0.11	0.16	0.18 ± 0.08	2.37	2.12	0.53	1.65 ± 0.69
Σ		602.7	1838.7	1863	1435 ± 510	2726	2281	3301	2770 ± 361

Примечание (здесь и далее): прочерк — среднее значение не рассчитывали.

Таблица 4. Концентрация скандия, иттрия и редкоземельных элементов (в нг/г сух. массы) в *Laminaria digitata* и *Fucus distichus* из заливов архипелага Новая Земля

Элемент	п/о	<i>Laminaria digitata</i>				<i>Fucus distichus</i>			
		зал. Благополучия	зал. Степового	зал. Абросимова	среднее	зал. Цивольки	зал. Степового	зал. Абросимова	среднее
Sc	10	60	<п/о	<п/о	–	330	268	288	295 ± 22
Y	2	27	89	177	98 ± 53	930	1311	1198	1146 ± 139
La	1.5	90	105	295	162 ± 81	460	949	957	788 ± 201
Ce	0.4	210	364	2085	886 ± 736	840	1219	1583	1214 ± 263
Pr	0.1	13	17	55	28 ± 16	110	246	250	202 ± 56
Nd	0.2	47	93	248	129 ± 74	540	1052	1123	905 ± 225
Sm	0.2	7	15	46	23 ± 15	150	243	257	217 ± 41
Eu	0.3	2	<п/о	10	–	50	62	72	62 ± 8
Gd	0.3	7	19	49	25 ± 15	180	295	303	259 ± 49
Tb	0.2	1	<п/о	<п/о	–	30	41	43	38 ± 5
Dy	0.3	5	15	41	20 ± 13	160	230	226	205 ± 28
Ho	0.3	1.2	<п/о	<п/о	–	30	43	43	39 ± 5
Er	0.2	4	<п/о	26	–	100	125	121	115 ± 9
Tm	0.2	1	<п/о	<п/о	–	10	15	14	13 ± 2
Yb	0.1	3	<п/о	18	–	100	94	97	97 ± 2
Lu	0.2	1	<п/о	<п/о	–	15	13	12	14 ± 1
Σ		478	718	3050	1415 ± 1004	4035	6205	6587	5610 ± 973

как общее содержание микро- и редкоземельных элементов было выше у *F. distichus* (приблизительно в 2–4 раза). При этом суммарная концентрация макро-, микро- и редкоземельных элементов в исследованных видах водорослей у Южного острова архипелага Новая Земля (заливы Степового и Абросимова) была выше, чем в водорослях, произраставших у Северного острова (заливы Благополучия и Цивольки).

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ полученных данных показал, что для химического состава бурых водорослей *Laminaria digitata* и *Fucus distichus* характерны как межвидовые, так и биотопические различия. Средняя концентрация белков, липидов и органического углерода, а также диапазон варьирования и видовые особенности содержания этих соединений в целом сопоставимы с ранее опубликованными данными. Среди бурых водорослей ламинариевые считаются наиболее богатым источником минеральных веществ и, по нашим данным, макроэлементов, а фукусовые могут служить источником разных биологически активных соединений (Боголицын и др., 2012).

Содержание золы и макроэлементов было более высоким в *L. digitata*, однако для *F. distichus* было характерно более интенсивное биоаккумулятивное широкое спектра микро- и редкоземельных элементов. Вероятно, это связано с различиями в накоплении разных групп элементов у гидробионтов (Лобус и др., 2018; Lobus et al., 2019), а также с разной биологической потребно-

стью в данных элементах у двух совместно обитающих видов водорослей (Саенко, 1992; Христофорова, Чернова, 2005). Наряду с этим у *L. digitata* и *F. distichus* отмечены сходные закономерности в формировании элементного состава, связанные с характером биотопа. В настоящее время нет оснований полагать, что концентрация и/или биодоступность растворенных форм элементов в заливах Степового и Абросимова выше, чем в заливах Благополучия и Цивольки (Лобус, 2016). Вероятно, установленные нами биотопические различия связаны с влиянием абиотических факторов среды на накопление элементов макрофитами и/или с химическим составом субстрата, к которому прикреплялись талломы исследованных водорослей (Саенко, 1992).

Несмотря на длительную историю изучения химического состава морских макрофитов, полученные результаты впервые дают комплексное представление о содержании широкого спектра макро-, микро- и редкоземельных элементов в двух видах бурых водорослей, обитающих в арктических условиях. В дальнейшем полученные сведения могут быть использованы при формировании баз данных химического состава живых организмов моря, для оценки динамики и флуктуации морских экосистем в изменяющихся климатических условиях среды, а также при проведении экологического мониторинга и разработке основ безопасности применения водорослей в качестве потенциальных природных источников функционального питания для человека и сельскохозяйственных животных.

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.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят научного руководителя экспедиций академика М.В. Флинта и научный состав, а также команду НИС “Профессор Штокман” и НИС “Академик Мстислав Келдыш” за проявленный интерес к работе и за помощь при проведении исследований.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Экспедиционные исследования выполнены в рамках государственного задания Института океанологии РАН (№ 0128-2021-0007). Исследование химического состава водорослей проведено в рамках государственного задания Института физиологии растений РАН (тема № 121041200194-7). Исследования видового состава и распределения макрофитов выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 18-05-60070).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боголицын К.Г., Каплицын П.А., Ульяновский Н.В. и др. Комплексное исследование химического состава бурых водорослей Белого моря // *Химия растит. сырья*. 2012. № 4. С. 153–160.

Лобус Н.В. Элементный состав зоопланктона Карского моря и заливов восточного побережья Новой Земли // *Океанология*. 2016. Т. 56. № 6. С. 890–900.

Лобус Н.В., Дриц А.В., Флинт М.В. Концентрирование химических элементов доминирующими видами

копепод в эстуарии реки Обь и на прилежащем шельфе Карского моря // *Океанология*. 2018. Т. 58. № 3. С. 431–442.

Лобус Н.В., Флинт М.В., Флерова Е.А. и др. Биохимический состав и содержание энергии в зоопланктоне Карского моря // *Океанология*. 2020. Т. 60. № 6. С. 889–898.

Недоспасов А.А., Поляков С.Г. Особенности гидрофизической структуры и переноса вод в заливах Южного острова архипелага Новая Земля // *Соврем. методы и средства океанол. исслед.* 2021. Т. 1. С. 120–124.

Саенко Г.Н. Металлы и галогены в морских организмах. М.: Наука. 1992. 200 с.

Христофорова Н.К., Чернова Е.Н. Сравнение содержания тяжелых металлов в бурых водорослях и морских травах // *Докл. Акад. наук*. 2005. Т. 400. № 4. С. 571–573.

Чернова Е.Н., Шулькин В.М. Концентрация металлов в воде и в водорослях: биоаккумуляционный фактор // *Биол. моря*. 2019. Т. 45. № 3. С. 177–187.

Adeel M., Lee J.Y., Zain M. et al. Cryptic footprints of rare earth elements on natural resources and living organisms // *Environ. Int.* 2019. V. 127. P. 785–800.

Gwenzi W., Mangori L., Danha C. et al. Sources, behavior, and environmental and human health risks of high-technology rare earth elements as emerging contaminants // *Sci. Total Environ.* 2018. V. 636. P. 299–313.

Lobus N.V., Arashkevich E.G., Flerova E.A. Major, trace, and rare-earth elements in the zooplankton of the Laptev Sea in relation to community composition // *Environ. Sci. Poll. Res.* 2019. V. 26. № 22. P. 23044–23060.

MacMillan G.A., Chételat J., Heath J.P. et al. Rare earth elements in freshwater, marine, and terrestrial ecosystems in the eastern Canadian Arctic // *Environ. Sci. Process. Impacts*. 2017. V.19. P. 336–1345.

Pooja D., Kumar P., Singh P. et al. *Sensors in Water Pollutants Monitoring: Role of Material*. Singapore: Springer. 2020. 319 p.

Postel L., Fock H., Hagen W. Biomass and abundance // *Zooplankton Methodology Manual* / Eds. Harris R., Wiebe P., Lenz J. et al. London: Academic Press. 2000. P. 83–192.

Chemical Composition of Brown Algae *Laminaria digitata* (Hudson) J.V. Lamouroux, 1813 and *Fucus distichus* (Linnaeus, 1767) from the Bays of the Novaya Zemlya Archipelago (the Kara Sea)

N. V. Lobus^a and A. A. Udalov^b

^aTimiryazev Institute of Plant Physiology, Russian Academy of Sciences, Moscow 127276, Russia

^bShirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow 117997, Russia

This article presents the first data on the content of ash, organic carbon, proteins, lipids, major (Na, Mg, P, S, K, and Ca), trace (Li, Be, B, Al, Ti, V, Cr, Mn, Fe, Co, Ni, Zn, Ga, As, Se, Rb, Sr, Mo, Ag, Cd, Sn, Sb, Cs, Ba, Re, Hg, Tl, Pb, Bi, Th, and U) and rare earth elements (Sc, Y, La, Ce, Pr, Nd, Sm, Eu, Gd, Tb, Dy, Ho, Er, Tm, Yb, and Lu) in two species of brown algae *Laminaria digitata* and *Fucus distichus* from four bays of the eastern coast of the Novaya Zemlya Archipelago (the Kara Sea).

Keywords: Arctic, brown algae, ash, organic, carbon, proteins, lipids, chemical elements

К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ АЛЕКСЕЯ ВИКТОРОВИЧА ЖИРМУНСКОГО

DOI: 10.31857/S0134347521050053

Создатель Института биологии моря (в настоящее время – Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН) Алексей Викторович Жирмунский (15.10.1921–20.10.2000) родился в гуманитарной семье. Его отец Виктор Максимович Жирмунский был авторитетным филологом, а мать Татьяна Николаевна Жирмунская (урожденная Яковлева) была членом Союза художников СССР, кандидатом искусствоведения. Казалось бы, судьба предопределила Алексею Викторовичу склонность к гуманитарным занятиям. Однако под влиянием деда по материнской линии Николая Николаевича Яковлева – геолога, одного из создателей и первого председателя Русского палеонтологического общества – он выбрал стезю естествоиспытателя. Пятнадцатилетним подростком Алексей Викторович вместе с дедом участвовал в экспедиции на Урал для сбора ископаемой фауны беспозвоночных. После поездки он стал заниматься в кружке юных геологов при Центральном научно-исследовательском геологоразведочном музее им. академика Ф.Н. Чернышева в Ленинграде, участвовал в геологических экспедициях Всероссийского научно-исследовательского геологического института им. А.П. Карпинского.

Позже, исходя из собственного опыта, Алексей Викторович прекрасно осознавал важность формирования интересов именно в подростковом возрасте. Будучи перегруженным научными и административными обязанностями, он уделял много времени работе со школьниками: читал популярные лекции по линии общества “Знание”, встречался с коллективами учеников и учителей в школах и, наконец, создал при Институте биологии моря Малую академию морской биологии для учащихся старших классов. Ее слушатели должны были обязательно проходить летнюю биологическую практику. Несмотря на первый полевой опыт в геологических экспедициях, в 1939 г. Алексей Викторович поступил на биологический факультет Ленинградского университета. Студенческая жизнь была прервана войной, поэтому университет он закончил только в 1950 г. по специальности “физиология животных”. Алексея Викторовича привлекала экспериментальная биологическая наука, и после университета он поступил в аспирантуру Академии медицинских

наук СССР к цитофизиологу Д.Н. Насонову, соединявшему в своих исследованиях две важнейшие биологические дисциплины: физиологию и цитологию. После защиты диссертации о дегенерации мышц при денервации по физиологической специальности был принят в Лабораторию цитологии Зоологического института АН СССР.

Здесь начал формироваться интерес Алексея Викторовича к морской биологии. В первый же год состоялась его командировка в Крым на Карадагскую и Севастопольскую биостанции для исследования цитологических адаптаций морских беспозвоночных. Перейдя в следующем 1957 г. во вновь созданный Д.Н. Насоновым Институт цитологии АН СССР, Алексей Викторович в первое же лето поехал на Японское море для проведения исследований по экологии беспозвоночных. Удалось поработать во многих местах: о-в Путятин, Зарубино, Антоново, Поронайск, о-в Тюлений, Корсаков, Муравьево). После этой поездки Алексей Викторович влюбился в Японское море: теплое, ласковое и богатое биологическими ресурсами. Рай для биолога. На следующий год состоялась его экспедиция на Мурманскую морскую биологическую станцию “Дальние Зеленцы” на Баренцевом море. Это море тоже богатое, однако температура воды круглый год не выше 4°C, как и в Белом море. Интерес к южным дальневосточным морям укрепился в последующие годы в советско-китайских экспедициях на Южно-Китайское и Желтое моря.

Свою убежденность о необходимости развития морской биологии на Дальнем Востоке Алексей Викторович начал реализовывать в 1965 г., написав соответствующую записку в адрес Президиума Дальневосточного филиала СО АН СССР. О перспективах морской биологии он выступал с докладами на Отделении общей биологии АН СССР, Объединенном ученом совете по биологии ДВФ СО АН СССР и на Президиуме Сибирского отделения СО АН СССР.

Под руководством Алексея Викторовича в 1967 г. был создан Отдел биологии моря ДВФ СО АН СССР, который состоял из двух лабораторий – Лаборатории экспериментальной экологии (заведующий А.В. Жирмунский) и Лаборатории систематики и морской гидробиологии (заведующий О.Г. Кусакин). В январе 1970 г. на базе Отдела был



Рис. 1. Отцы-основатели Института биологии моря академики Алексей Викторович Жирмунский и Олег Григорьевич Кусакин (фото А.Л. Дроздова).

организован Институт биологии моря (ИБМ) ДВФ СО АН СССР, директором которого стал Алексей Викторович. Он руководил Отделом и Институтом более 20 лет, а с 1988 г. являлся Почетным директором ИБМ ДВО РАН. При этом Алексей Викторович продолжал вести научные исследования в области экспериментальной экологии и руководить Лабораторией физиологической экологии.

Деятельность Алексея Викторовича на посту директора ИБМ была многогранной. Пригодился опыт его работы ученым секретарем в Институте цитологии, а также в качестве ответственного секретаря журнала «Цитология». После создания ИБМ началась работа по организации нового научного журнала по морской биологии. По ходатайству ИБМ были приняты соответствующие постановления Бюро Отделения общей биологии АН СССР (1971 г.) и Бюро Отделения океанологии, физики атмосферы и географии АН СССР (1972 г.). В 1974 г. после обсуждений и согласований вопроса в многочисленных инстанциях жур-

нал с окончательным названием «Биология моря» получил путевку в жизнь, а первый номер журнала вышел лишь в 1975 г. Редакции журнала под руководством А.В. Жирмунского удалось так организовать новое дело, что журнал, формально относящийся к изданиям АН СССР в Москве (в современном смысле – учрежденный АН СССР), выпускался во Владивостоке: от приема рукописей в редакции до печати тиража в типографии и его рассылки почтовой экспедицией подписчикам.

Алексей Викторович поддерживал разумные инициативы по улучшению работы журнала. В частности, были установлены контакты ИБМ с Институтом научной информации (Institute Science Information – ISI) в Филадельфии, которые переросли в дружбу с его создателем американцем Юджином Гарфильдом. Несмотря на то, что Владивосток был закрытым для иностранцев городом, его пригласили в ИБМ и привлекли к обсуждению журнала «Биология моря». В результате журнал стал одним из первых российских журналов, включенных в наукометрическую базу данных Web of Science, созданную ISI, импакт-фактор которого неуклонно растёт.

Академик Алексей Викторович Жирмунский – выдающийся организатор морской биологической науки на Дальнем Востоке России. Итоги его деятельности – создание научного пространства, которого до этого не было во Владивостоке, включавшего первый в стране морской заповедник, музей, несколько биостанций от Посыета до Камчатки, Малую академию морской биологии и две университетские кафедры, а также регулярно проводившиеся всесоюзные и международные конференции и школы.

Дальневосточное отделение РАН в целях поощрения ученых за научные труды и открытия, имеющие важное значение для фундаментальных и прикладных исследований, результаты которых опубликованы в ведущих отечественных и зарубежных журналах и монографиях, учредило премию имени А.В. Жирмунского, которая присуждается «за работы в области экологии».

А.Л. Дроздов, С.Л. Кондрашев, Ю.А. Требухова