

СОДЕРЖАНИЕ

Том 46, номер 6, 2020

Обзор

Вариативность механизмов регенерации у иглокожих

И. Ю. Долматов

363

Оригинальные статьи

Колониально гнездящиеся птицы залива Петра Великого Японского моря
(Пеликанообразные Pelecaniformes, Аистообразные Ciconiiformes)

И. М. Туунов, И. О. Катин

377

Яровой экотип проходной микижи *Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss* (Walbaum, 1792)
(Salmonidae, Salmoniformes) на Камчатке

К. В. Кузицин, М. А. Груздева, А. В. Семенова, Д. С. Павлов

384

Гельминты моевки *Rissa tridactyla* Linnaeus, 1758 и толстоклювой кайры *Uria lomvia* Linnaeus,
1758 в заливе Русская Гавань (Северный остров Новой Земли)

В. В. Куклин, М. М. Куклина, А. В. Ежов

392

Долговременные изменения ихтиофауны Каркинитского залива Черного моря

Р. Е. Белогурова, Е. П. Карпова, Э. Р. Аблязов

402

Протеиназы с желатиназной активностью и их участие в регенерации амбулакра
у голотурий *Eupentacta fraudatrix* (D'yakonov & Varanova, 1958) и *Cucumaria japonica*
(Semper, 1868) (Echinodermata: Holothuroidea)

А. П. Шульга, Н. Е. Ламаш

410

Инвентаризация бентосной флоры литорали и верхней сублиторали бухты Троицы
(залив Петра Великого, Японское море)

О. С. Белоус, Т. В. Титлянова, Э. А. Титлянов

420

Contents

Volume 46, No 6, 2020

Review

- Variability of Regeneration Mechanisms in Echinoderms
I. Yu. Dolmatov 363
-

Original papers

- Colonial Nesting Birds of Peter the Great Bay, Sea of Japan (Pelecaniformes, Ciconiiformes)
I. M. Tiunov, I. O. Katin 377
- The Spring-Run Ecotype of the Steelhead Trout *Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss* (Walbaum, 1792) (Salmonidae, Salmoniformes) in the Kamchatka Peninsula
K. V. Kuzishchin, M. A. Gruzdeva, A. V. Semenova, D. S. Pavlov 384
- Helminths of the Black-Legged Kittiwake *Rissa tridactyla* Linnaeus, 1758 and the Brünnich's Guillemot *Uria lomvia* Linnaeus, 1758 in Russkaya Gavan Bay, Severny Island, Novaya Zemlya Archipelago
V. V. Kuklin, M. M. Kuklina, A. V. Ezhov 392
- Long-Term Changes in the Fish Fauna of the Karkinitzky Gulf of the Black Sea
R. E. Belogurova, E. P. Karpova, E. R. Ablyazov 402
- Proteinases with Gelatinase Activity and their Role in Ambulacrum Regeneration in Holothurians *Eupentacta fraudatrix* (D'yakonov & Baranova, 1958) and *Cucumaria japonica* (Semper, 1868) (Echinodermata: Holothuroidea)
A. P. Shulga, N. E. Lamash 410
- Inventory of Benthic Flora in the Intertidal and Upper Subtidal Zones of Troitsa Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan)
O. S. Belous, T. V. Titlyanova, E. A. Titlyanov 420
-
-

УДК 593.9:591.169

ВАРИАТИВНОСТЬ МЕХАНИЗМОВ РЕГЕНЕРАЦИИ У ИГЛОКОЖИХ¹

© 2020 г. И. Ю. Долматов*

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

**e-mail: idolmatov@mail.ru*

Поступила в редакцию 15.06.2020 г.

После доработки 10.07.2020 г.

Принята к публикации 12.07.2020 г.

На примере пищеварительной системы иглокожих описан феномен наличия нескольких принципиально разных вариантов восстановления какой-либо структуры у близкородственных видов или у одного вида многоклеточных животных. Данное явление предлагается назвать вариативностью механизмов регенерации. У иглокожих этот феномен проявляется в различных пространственной организации процесса восстановления и в использовании разных клеточных источников регенерации. Предполагается, что вариативность механизмов регенерации в типе Echinodermata обусловлена наличием у предковых форм вторичноротых животных нескольких вариантов восстановления, которые различаются вовлеченностью разных типов клеток, глубиной процесса репрограммирования их генома (дедифференцировка или трансдифференцировка) и ролью эпителио-мезенхимной трансформации.

Ключевые слова: иглокожие, регенерация, вариативность

DOI: 10.31857/S0134347520060054

Способность к регенерации – одно из важнейших свойств живых существ, которое, вероятно, сформировалось у первых многоклеточных животных и видоизменялось в процессе эволюции вместе с усложнением их строения. Помимо теоретического интереса к регенерации как к биологическому явлению внимание к этому процессу определяется и его практической значимостью. Известно, что у высших позвоночных, в том числе у человека, способность к восстановлению значительно ниже, чем у животных многих других групп (Carlson, 2007; Maden, 2018). И хотя изучению разных аспектов регенерации посвящено большое число работ (см., например, обзоры: Grillo et al., 2016; Lai, Aboobaker, 2018; Maden, 2018; Mokalled, Poss, 2018; West et al., 2019; Ельчанинов, Фатхудинов, 2020), многие вопросы, связанные с восстановлением утраченных органов, до сих пор обсуждаются.

Одной из особенностей восстановительных морфогенезов является их значительная гетерогенность (Короткова, 1997). Полнота и механизмы регенерации варьируют в зависимости от характера повреждения, локализации раны, стадии индивидуального развития животного и других факторов (Воронцова, Лиознер, 1957; Короткова, 1997). Даже у близких видов способность к вос-

становлению и процесс формирования утраченной структуры могут сильно различаться (Borisov, 1999; Bely, Nyberg, 2010; Biressi et al., 2010; Sikes, Newmark, 2013). Тем не менее во многих случаях такая гетерогенность имеет “количественный” характер и связана с видовыми особенностями строения, а также с различиями в величине и клеточном составе оставшейся части органа, уровнях экспрессии определенных генов и/или функциональной активности задействованных в регенерации белков.

В то же время известны примеры регенерации, когда одни и те же структуры формируются за счет кардинально различающихся механизмов. В частности, стенка тела у губок класса Demospongiae восстанавливается в результате миграции отдельных клеток, их дедифференцировки и образования бластемы, а у представителей классов Homoscleromorpha и Calcarea – за счет эпителиального морфогенеза (Ereskovsky et al., 2020). Наличие столь разных механизмов регенерации одних и тех же структур нельзя объяснить лишь количественными флуктуациями морфогенетических механизмов. К сожалению, это интересное явление практически не изучено, что, вероятно, связано с большой трудоемкостью подобных исследований, поскольку для поиска различий в механизмах регенерации какого-то органа у определенной группы животных необходимо проводить сравнительный анализ морфогенезов у большого числа видов.

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

Несмотря на плохую изученность, имеющийся фактический материал позволяет предположить, что феномен наличия разных механизмов регенерации одних и тех же органов у близких видов достаточно широко распространен в животном мире. Он известен не только у Porifera, но и у Platyhelminthes (Maden, 2018; Reddien, 2018), Annelida (Bely et al., 2014; Костюченко и др., 2016; Ribeiro et al., 2019; Никанорова и др., 2020), Echinodermata (Долматов, 2009; Mashanov, García-Arrarás, 2011; Dolmatov et al., 2020) и Chordata, в том числе у Mammalia (Borisov, 1999; Ельчанинов, Фатхудинов, 2020). Изучение этого феномена, несомненно, имеет большое значение для понимания сути регенерации. Для более четкого определения данного явления предлагается использовать термин “вариативность механизмов регенерации”, под которым подразумевается наличие нескольких принципиально разных вариантов формирования какой-либо структуры у близкородственных видов или у одного вида.

Рассматривая данный феномен, мы исходим только из морфологических характеристик восстановительных морфогенезов, таких как клеточная миграция, преобразование эпителиев, эпителио-мезенхимный или мезенхимо-эпителиальный переходы (соответственно ЭМП и МЭП), клеточная пролиферация, тип изменения фенотипа клеток (редифференцировка или трансдифференцировка) и происхождение клеточного материала (клеточные источники регенерации). Очевидно, что в конечном итоге все эти процессы можно представить в виде межгенных и белок-белковых взаимодействий, однако данных по молекулярным особенностям регенерации для проведения сравнительного анализа пока недостаточно.

Следует заметить, что до сих пор отсутствует четкое определение понятия “механизм регенерации”. В разных публикациях под ним понимают разные события — от динамики активности отдельных генов (Sebastião et al., 2019) до таких сложных явлений, как эпиморфоз и морфаллаксис (Bely, Nyberg, 2010). Рассмотрение понятия “механизм регенерации” не является целью данной статьи. Укажем только, что в своих рассуждениях мы исходим из следующих соображений. Очевидно, что при восстановлении любого органа или части тела запускается множество строго скоординированных и взаимосвязанных процессов. Соответственно, в качестве “механизма регенерации” логично рассматривать совокупность процессов, разворачивающихся в организме после его повреждения и направленных на формирование утраченной структуры. Это образование бластемы, ЭМП, эпителиальный морфогенез, дедифференцировка, активация стволовых клеток и другие. Такой подход к пониманию механизмов регенерации позволяет проводить комплексный анализ восстановления конкретной структуры и выявлять сходные и отличающиеся компоненты (процессы) морфогенеза у разных видов.

Иглокожие — одна из групп животных, наиболее удобных для детального рассмотрения феномена вариативности механизмов регенерации. Данные по регенерации одних и тех же структур, прежде всего пищеварительной системы, известны для большого числа видов типа Echinodermata (Долматов, 1999; Candia Carnevali, 2006; Долматов, Машанов, 2007; Долматов, 2009; Gahn, Baumiller, 2010; García-Arrarás, Dolmatov, 2010; Mashanov, García-Arrarás, 2011; Lawrence, 2013). Во многих случаях у этой группы животных достаточно детально описаны механизмы регенерации на тканевом и клеточном уровнях. Представленный обзор посвящен анализу вариативности механизмов регенерации на примере восстановления пищеварительной системы у иглокожих.

РЕГЕНЕРАЦИЯ У ИГЛОКОЖИХ

О способности иглокожих терять, а затем регенерировать части тела известно уже несколько столетий. Первое упоминание о том, что у морских лилий можно легко удалить висцеральную массу (комплекс расположенных в чашечке внутренних органов, состоящий главным образом из пищеварительной системы и осевого органа), встречается в работах итальянского ботаника Фаббио Колонны (Fabius Columna, 1592, цит. по: Dendy, 1886). Способность голотурий к аутономии была хорошо известна в первой половине XIX века (Quatrefages, 1842; Фогт, 1864), а во второй его половине и позже появились работы, посвященные изучению регенерации у разных видов иглокожих (Dendy, 1886; Monticelli, 1896; Clark, 1921; Hyman, 1955).

Говоря о регенерации у иглокожих, необходимо отметить одну особенность этих животных. Дело в том, что до сих пор отсутствуют достоверные доказательства наличия у них стволовых клеток (Долматов, Машанов, 2007; Vogt, 2012). Исключением являются первичные половые клетки и, вероятно, стволовые клетки целомочитов (Eli-seikina et al., 2010; Завальная и др., 2020). Регенерация у иглокожих осуществляется лишь за счет дифференцированных клеток остатка органа (Mladenov et al., 1989; Dolmatov et al., 1996; Долматов, 1999; Dolmatov, Ginanova, 2001, 2009; Frolova, Dolmatov, 2010; García-Arrarás, Dolmatov, 2010; Mashanov, García-Arrarás, 2011). Хорошие способности к регенерации у этих животных обусловлены легкостью дедифференцировки и трансдифференцировки специализированных клеток, в частности, целомического эпителия (Долматов, Машанов, 2007). В последнее время некоторые авторы предлагают считать стволовыми клетками дифференцированные клетки взрослого организма, которые при повреждении легко дедифференцируются и способны к пролиферации и трансдифференцировке (adult stem cells) (см.: Funayama, 2018; Ereskovsky et al., 2020). Однако нам кажется, что называть, например, миоэпителиальные клетки целомического эпителия иглокожих

стволовыми лишь на основании того, что они легко подвергаются де- и трансдифференцировке, не совсем верно. Поэтому в данной статье предполагается, что у иглокожих стволовые клетки не принимают участия в регенерации; при обсуждении вариативности механизмов регенерации они не учитываются.

Несмотря на то, что у иглокожих стволовые клетки отсутствуют или не принимают участия в регенерации, восстановительные реакции у этих животных достаточно разнообразны. Иглокожие способны заживлять кожные раны и регенерировать небольшие придатки тела, такие как щупальца, амбулакральные ножки, цирри и иглы. У этих животных восстанавливаются практически все внутренние органы, в том числе гонада (Kille, 1942; Долматов, 1999; Candia Carnevali, Bonasoro, 2001; Candia Carnevali, 2006; Dolmatov, 2014). Кроме этого иглокожие могут регенерировать крупные отделы тела (например, лучи), а также восстанавливаться из небольшого фрагмента после поперечного деления или разрезания на две или три части (Monticelli, 1896; Torelle, 1910; Нупман, 1955; Долматов, 1999, 2014). При этом отмечены различия в регенерации одних и тех же структур у близких видов (Долматов, 2009; Viressi et al., 2010; Dolmatov et al., 2020). Однако наиболее ярко вариативность механизмов регенерации у иглокожих проявляется при восстановлении пищеварительной системы.

РЕГЕНЕРАЦИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ У МОРСКИХ ЛИЛИЙ

Формирование пищеварительной системы в той или иной степени исследовано у 18 видов отряда Comatulida (см.: Dendy, 1886; Mozzi et al., 2006; Kalacheva et al., 2017; Kalacheva, Dolmatov, 2019; Dolmatov et al., 2020). Показано, что у морских лилий имеются межвидовые вариации в скорости восстановления кишки и всей висцеральной массы. Наиболее быстро восстановление происходит у видов надсемейства Himerometroidea, у которых ротовое отверстие появляется уже через 2 сут, а анальный конус – через 4 сут после полного удаления висцеральной массы (Kalacheva et al., 2017; Dolmatov et al., 2020). У видов надсемейств Antedonoidea и Comatulioidea формирование кишки происходит медленнее, регенерация занимает 7–25 сут (Mozzi et al., 2006; Kalacheva, Dolmatov, 2019; Dolmatov et al., 2020).

Такое различие в сроках регенерации зависит, вероятно, не от внешних факторов, поскольку эксперименты в большинстве случаев проводились в сходных условиях, а от видовых особенностей исследованных животных: строения висцеральной массы, наличия или отсутствия способности к аутомии внутренних органов, от различий в механизмах регенерации (Dolmatov et al., 2020). Показано, что к аутомии висцеральной массы способны все виды с быстрыми темпами регене-

рации (надсемейство Himerometroidea). Детальное исследование регенерации кишки у представителей этого надсемейства *Himerometra robustipinna* (Carpenter, 1881) и *Lamprometra palmata* (Müller, 1841) показало, что формирование пищеварительного эпителия у данных видов осуществляется за счет трансдифференцировки юксталигаментных клеток – специфического типа мезенхимо-подобных клеток (Kalacheva et al., 2017; Kalacheva, Dolmatov, 2019). Эти клетки, расположенные в соединительной ткани дна чашечки, по-видимому, участвуют в аутомии висцеральной массы (Wilkie, 2001; Bobrovskaya, Dolmatov, 2014). После удаления внутренних органов оставшиеся юксталигаментные клетки мигрируют на поверхность чашечки, где образуют обширные скопления (рис. 1а, 1б). В процессе перемещения юксталигаментные клетки трансформируются в предшественников энтероцитов, которые затем претерпевают МЭП и формируют пищеварительный эпителий (рис. 1в, 1г). Показано, что у данных видов пролиферация не играет заметной роли в восстановительном процессе (Kalacheva et al., 2017). Таким образом, основой регенерации кишки у Himerometroidea является миграция клеток-предшественников мезенхимной природы (юксталигаментных клеток), их трансдифференцировка и МЭП.

Представители надсемейств Antedonoidea и Comatulioidea, у которых восстановление кишки идет более медленными темпами, не способны к аутомии висцеральной массы (Dolmatov et al., 2020). У них в процессе регенерации отмечена заметная митотическая активность (Mozzi et al., 2006), формирование пищеварительного эпителия происходит за счет мезодермальных клеток (Mozzi et al., 2006; Kalacheva, Dolmatov, 2019). В качестве клеточного источника регенерации задействованы клетки целомического эпителия (рис. 1д–1з), которые в процессе трансдифференцировки претерпевают ЭМП и мигрируют на поверхность чашечки, где формируют пищеварительный эпителий. Следовательно, у представителей надсемейств Antedonoidea и Comatulioidea восстановительный морфогенез характеризуется трансдифференцировкой клеток целомического эпителия, их ЭМП, заметным вкладом пролиферации и МЭП.

Таким образом, у морских лилий отчетливо прослеживается вариативность механизмов регенерации пищеварительной системы. В одном и том же отряде при сходном повреждении (полное удаление висцеральной массы) разворачиваются разные механизмы восстановления, которые различаются вкладом пролиферации и ЭМП в морфогенез, а также клеточными источниками регенерации пищеварительного эпителия.

РЕГЕНЕРАЦИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ У ГОЛОТУРИЙ

Из шести отрядов голотурий способность к регенерации пищеварительной системы описана у

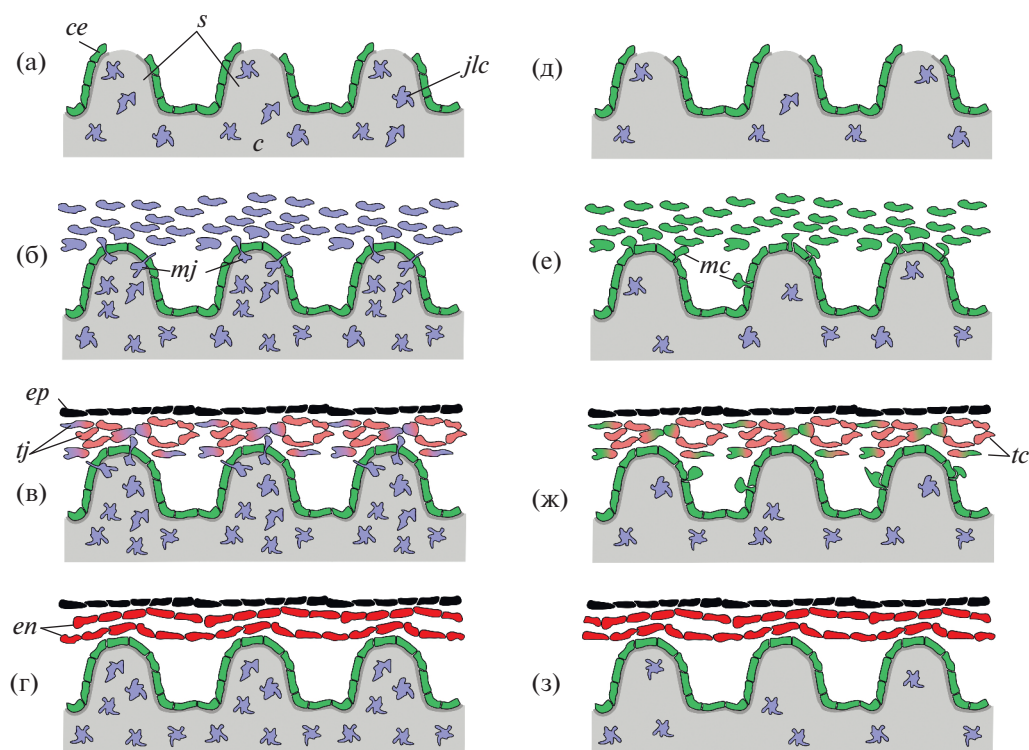


Рис. 1. Схема регенерации кишечного эпителия после аутомии висцеральной массы у разных групп Crinoidea. а – поверхность чашечки сразу после аутомии у представителей надсемейства Himerometroidea; б – выселение юксталигаментных клеток из соединительной ткани на поверхность чашечки у представителей надсемейства Himerometroidea; в – трансдифференцировка юксталигаментных клеток в энтероциты у представителей надсемейства Himerometroidea; г – формирование кишечного эпителия у представителей надсемейства Himerometroidea; д – поверхность чашечки сразу после аутомии у представителей надсемейств Antedonoidea и Comatuloidea; е – эпителио-мезенхимный переход клеток целомического эпителия и их миграция на поверхность чашечки у представителей надсемейств Antedonoidea и Comatuloidea; ж – трансдифференцировка клеток целомического эпителия в энтероциты у представителей надсемейств Antedonoidea и Comatuloidea; з – формирование кишечного эпителия у представителей надсемейств Antedonoidea и Comatuloidea. Условные обозначения: *c* – чашечка, *ce* – целомический эпителий, *en* – энтероциты, *ep* – эпидермис, *jlc* – юксталигаментные клетки, *mc* – мигрирующие клетки целомического эпителия, *mj* – мигрирующие юксталигаментные клетки, *s* – септа аборального целома, *tc* – клетки целомического эпителия на разных стадиях трансдифференцировки в энтероциты, *tj* – юксталигаментные клетки на разных стадиях трансдифференцировки в энтероциты.

представителей четырех отрядов: Apodida, Dendrochirotida, Holothuriida и Synallactida. Регенерация в каждом из данных таксонов обладает определенными особенностями. К настоящему времени этот феномен в разной степени исследован у 21 вида голотурий.

Отряд Apodida

Голотурии этого отряда могут аутомировать задние отделы тела (Human, 1955; Smith Jr., 1971a, 1971b; Emson, Wilkie, 1980). У всех исследованных видов только передние фрагменты способны регенерировать утраченные органы; неспособные к восстановлению задние фрагменты погибают. После поперечного разрезания голотурий на разных уровнях вдоль передне-задней оси тела передние части также могут формировать задние структуры (Smith Jr., 1971b).

Более детально регенерация кишки в передних фрагментах исследована у двух голотурий рода

Leptosynapta: *L. crassipatina* Clark, 1924 и *L. clarki* Heding, 1928. Животных разрезали поперек между кишкой и желудком (рис. 2а). После такой операции у голотурий оставался пищевод и желудок, а длина остатка пищеварительной системы приблизительно соответствовала длине самого фрагмента тела (рис. 2б). На всех стадиях регенерации сохранялась целостность пищеварительного эпителия; ни выселения клеток, ни формирования бластемы не происходило. Восстановление кишки осуществлялось за счет морфаллактической перестройки желудочного отдела (рис. 2в) (см.: Smith Jr., 1971a; Gibson, Burke, 1983). Энтероциты задней части желудка постепенно трансформировались в энтероциты кишки. В итоге в переднем фрагменте голотурии восстанавливалось характерное для нормы соотношение между отделами пищеварительной трубки. Несмотря на сходство морфогенезов, регенерация у этих двух голотурий различается по вкладу клеточного размножения

и, соответственно, эпиморфоза. По данным Смита (Smith Jr., 1971a), у *L. crassipatina* в процессе восстановления происходит активная пролиферация клеток пищеварительного тракта и стенки тела вблизи заднего конца животного. У *L. clarki* ни на одной из стадий регенерации ДНК-синтезирующие клетки в тканях пищеварительного тракта не обнаружены (Gibson, Burke, 1983).

Таким образом, аподиды способны регенерировать только заднюю часть пищеварительной системы. Кишечная выстилка формируется за счет перестройки оставшейся части желудка и трансформации энтероцитов. При этом отмечены видовые различия в участии в восстановительном процессе элементов эпиморфоза, в частности, клеточного размножения.

Отряд Dendrochirotida

Многие виды этого отряда способны к аутономии пищеварительной системы (эвисцерации). Одни виды выбрасывают кишку через передний конец тела (передняя эвисцерация), другие – через анальное отверстие (задняя эвисцерация) (Emson, Wilkie, 1980; Долматов, 2014). У видов с передней эвисцерацией удаляются вся пищеварительная трубка и передний комплекс органов (аквафарингеальный комплекс, АК) (Kille, 1935; Trasey, 1972; Emson, Wilkie, 1980; Лейбсон, Долматов, 1989; Leibson, 1992). В результате у животных из пищеварительной системы сохраняются лишь клоака и кишечный мезентерий (рис. 3а). При задней эвисцерации удаляется большая часть кишки; у животных сохраняются клоака на заднем конце и АК с участком пищеварительной трубки (желудок) на переднем конце, а также кишечный мезентерий (рис. 4а).

Регенерация после эвисцерации. Регенерация кишки после передней эвисцерации у всех исследованных видов происходит примерно одинаково (Kille, 1935; Trasey, 1972; Лейбсон, Долматов, 1989; Leibson, 1992; Mashanov et al., 2005). Вначале на переднем конце животного развивается зачаток АК, от него по краю кишечного мезентерия отрастает передний зачаток кишки в виде соединительно-тканного тяжа (рис. 3б). Сходный тяж (задний зачаток кишки) появляется по краю мезентерия на границе с клоаккой. Последующая регенерация сводится к формированию пищеварительного эпителия, врастанию его в соединительно-тканый тяж и к росту зачатков кишки навстречу друг другу по мезентерию (рис. 3в), что в конечном итоге приводит к их слиянию и образованию непрерывной пищеварительной трубки.

Ультраструктурные особенности регенерации кишки у дендрохиротид после передней эвисцерации описаны для голотурии *Eupentacta fraudatrix* (D'yakonov & Baranova in D'yakonov, Baranova & Savel'eva, 1958) (Leibson, 1992; Mashanov et al., 2005; Долматов, Машанов, 2007). Показано, что после такого повреждения пищеварительный эпителий образуется за счет двух клеточных источников (рис. 3г–3и). В заднем зачатке он формируется из внутреннего эпителия передней части клоаки, имеющего у голотурий энтодермальное происхождение (рис. 3в, 3ж) (Машанов и др., 2004; Kamenev et al., 2013; Dolmatov et al., 2017). Энтероциты клоаки начинают дедифференцироваться и митотически делиться. При этом клетки не теряют связь друг с другом и межклеточные контакты не разрушаются (рис. 3з). В результате пролиферации и миграции наблюдаются врастание внутреннего эпителия клоаки в соединительно-тканное утолщение и его дальнейший рост в составе заднего зачатка (рис. 3и). В передней части животного клетки энтодермального происхождения не сохраняются (рис. 3а, 3г). Пищеварительный эпителий в переднем зачатке образуется за счет клеток целомического эпителия, покрывающего кишечный мезентерий (рис. 3д). Группы клеток целомического эпителия погружаются в соединительную ткань зачатка, претерпевают трансдифференцировку и дают начало энтероцитам передней части кишки (рис. 3в, 3е) (Mashanov et al., 2005).

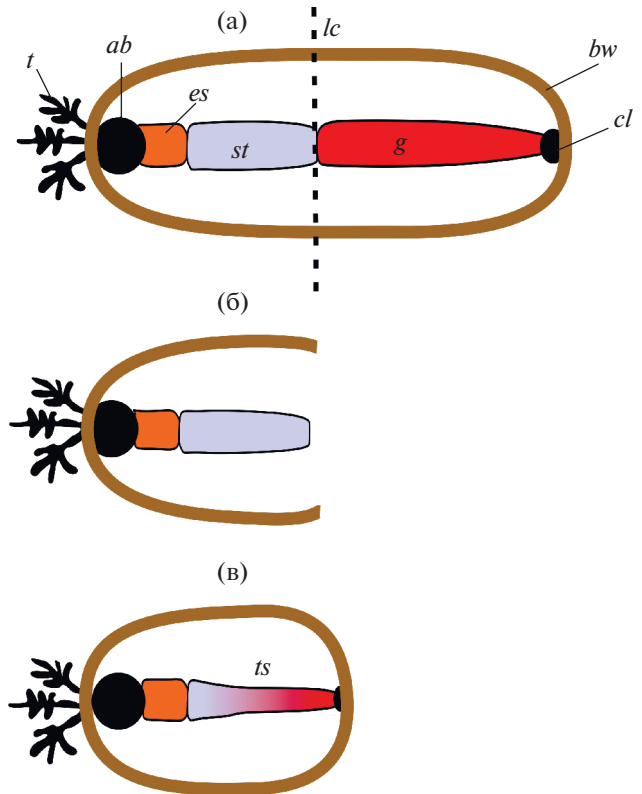


Рис. 2. Схема регенерации кишки у голотурий отряда Apodida после аутономии или поперечного разрезания (вид с дорзальной стороны). а – неповрежденная особь; б – передний фрагмент голотурии сразу после удаления задней части тела; в – регенерация кишки за счет трансформации оставшейся части пищеварительной трубки. Условные обозначения: ab – аквафарингеальный комплекс, bw – стенка тела, cl – клоака, es – пищевод, g – кишка, lc – плоскость аутономии или разреза, st – желудок, t – щупальца, ts – трансформирующийся желудок.

мируется из внутреннего эпителия передней части клоаки, имеющего у голотурий энтодермальное происхождение (рис. 3в, 3ж) (Машанов и др., 2004; Kamenev et al., 2013; Dolmatov et al., 2017). Энтероциты клоаки начинают дедифференцироваться и митотически делиться. При этом клетки не теряют связь друг с другом и межклеточные контакты не разрушаются (рис. 3з). В результате пролиферации и миграции наблюдаются врастание внутреннего эпителия клоаки в соединительно-тканное утолщение и его дальнейший рост в составе заднего зачатка (рис. 3и). В передней части животного клетки энтодермального происхождения не сохраняются (рис. 3а, 3г). Пищеварительный эпителий в переднем зачатке образуется за счет клеток целомического эпителия, покрывающего кишечный мезентерий (рис. 3д). Группы клеток целомического эпителия погружаются в соединительную ткань зачатка, претерпевают трансдифференцировку и дают начало энтероцитам передней части кишки (рис. 3в, 3е) (Mashanov et al., 2005).

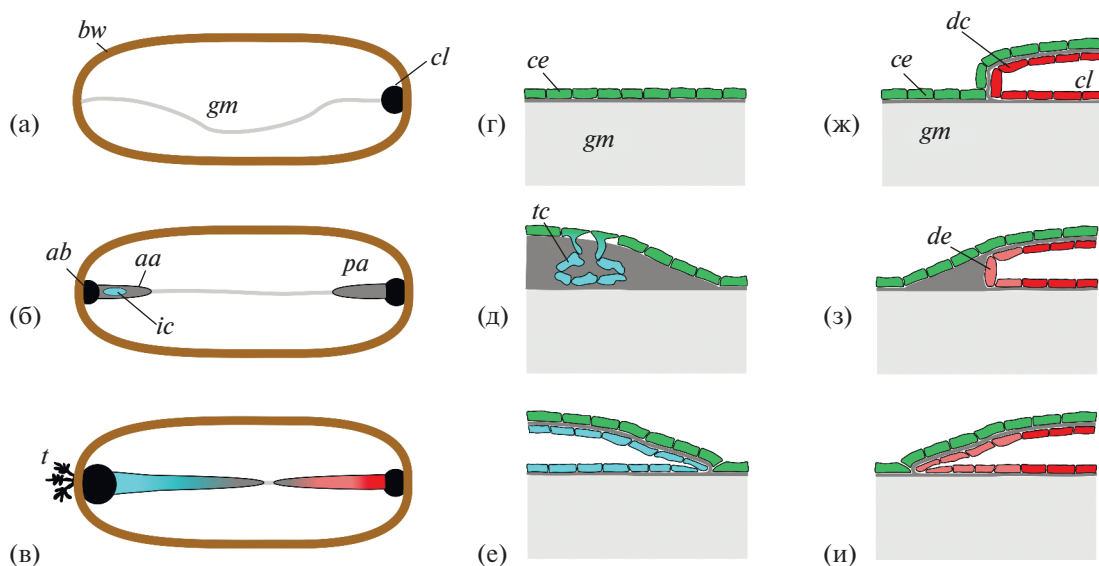


Рис. 3. Схема регенерации кишки у голотурий после передней эвисцерации. а – строение животного сразу после эвисцерации (вид с дорзальной стороны); б – формирование переднего и заднего зачатков кишечной трубки (вид с дорзальной стороны); в – рост зачатков по кишечному мезентерию (вид с дорзальной стороны); г – продольный дорзо-вентральный срез передней части кишечного мезентерия сразу после эвисцерации; д – продольный дорзо-вентральный срез переднего зачатка кишки на стадии погружения целомического эпителия; е – продольный дорзо-вентральный срез передней части клоаки сразу после эвисцерации; ж – продольный дорзо-вентральный срез заднего зачатка кишки; и – продольный дорзо-вентральный срез растущего конца заднего зачатка кишки. Условные обозначения: *aa* – передний зачаток кишки, *ab* – аквафарингеальный комплекс, *bw* – стенка тела, *ce* – целомический эпителий, *cl* – клоака, *dc* – пищеварительный эпителий, *de* – дедифференцированный энтероцит, *gm* – кишечный мезентерий, *ic* – место погружения целомического эпителия в зачаток кишки, *pa* – задний зачаток кишки, *t* – щупальца, *tc* – трансдифференцировка клеток целомического эпителия.

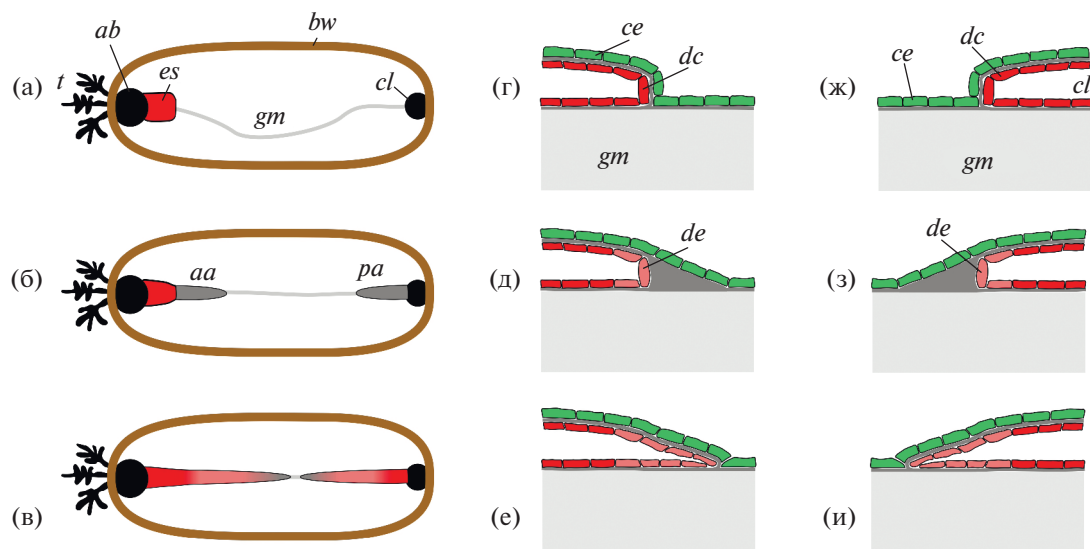


Рис. 4. Схема регенерации кишки у голотурий после задней эвисцерации. а – строение животного сразу после эвисцерации (вид с дорзальной стороны); б – формирование переднего и заднего зачатков кишечной трубки (вид с дорзальной стороны); в – рост зачатков по кишечному мезентерию (вид с дорзальной стороны); г – продольный дорзо-вентральный срез концевой участка переднего остатка кишки сразу после эвисцерации; д – продольный дорзо-вентральный срез переднего зачатка кишки; е – продольный дорзо-вентральный срез растущего конца переднего зачатка кишки; ж – продольный дорзо-вентральный срез передней части клоаки сразу после эвисцерации; з – продольный дорзо-вентральный срез растущего конца заднего зачатка кишки. Условные обозначения: *aa* – передний зачаток кишки, *ab* – аквафарингеальный комплекс, *bw* – стенка тела, *ce* – целомический эпителий, *cl* – клоака, *dc* – пищеварительный эпителий, *de* – дедифференцированный энтероцит, *es* – пищевод, *gm* – кишечный мезентерий, *pa* – задний зачаток кишки, *t* – щупальца.

В настоящее время имеются только макроморфологические данные по регенерации кишки после задней эвисцерации у голотурий отряда *Dendrochirotida* (см.: Долматов, 2014). Пищеварительная система восстанавливается с формированием двух зачатков (рис. 4а–4в). Пищеварительный эпителий в обоих зачатках образуется за счет оставшихся энтероцитов клоаки (задний зачаток) и переднего конца кишечной трубки (передний зачаток). Сохранившийся пищеварительный эпителий врастает в соединительно-тканное утолщение и вместе с ними распространяется по краю мезентерия навстречу друг другу.

Регенерация после поперечного разрезания. Некоторые виды дендрохиротид могут регенерировать после поперечного разрезания на две части. После такой операции в переднем фрагменте сохраняются АК, гонада и передняя половина кишечной трубки, а в заднем фрагменте — задняя часть кишки, клоака и органы дыхания (водные легкие) (рис. 5). Полная регенерация обеих половинок, за небольшим исключением, характерна только для видов, способных к бесполому размножению (Torelle, 1910; Долматов, 2014; Dolmatov, 2014).

Наиболее подробно регенерация пищеварительной системы в обоих фрагментах исследована у голотурий *Cladolabes schmeltzii* (Ludwig, 1875) (см.: Kamenev, Dolmatov, 2015, 2017). В переднем фрагменте *C. schmeltzii* в первые дни после повреждения начинается трансформация оставшейся части кишки. Она немного укорачивается, вероятно, за счет разрушения части клеток, а ее концевой участок утончается (рис. 5в). От кишки по краю кишечного мезентерия отрастает соединительно-тканное утолщение, которое постепенно распространяется назад. Одновременно с этим процессом энтероциты в районе раны начинают дедифференцироваться и митотически делиться. Межклеточные контакты между ними не разрушаются. Пищеварительный эпителий врастает в соединительно-тканное утолщение. В дальнейшем зачаток постепенно растет назад и достигает задней стенки тела, где к этому времени уже сформировалась клоака (рис. 5г). Регенерация кишки в заднем фрагменте происходит сходным образом, за счет преобразования передней части пищеварительной трубки (рис. 5е, 5ж). У всех изученных к настоящему времени видов дендрохиротид, не обладающих бесполом размножением, способность к регенерации имеется только у задних фрагментов. Передняя часть кишки у этих видов формируется так же, как и у *C. schmeltzii* (Nase, 1972; Долматов, 2014) (рис. 5д–5ж).

У голотурии *E. fraudatrix* способность регенерировать передние и задние структуры после поперечного разрезания меняется в онтогенезе (Долматов, 1994). У пятимесечных особей *E. fraudatrix* восстанавливаются только задние отделы тела. Пищеварительный эпителий в передних фрагментах формируется за счет трансформации и роста

внутреннего эпителия сохранившейся части пищеварительного тракта (рис. 5в, 5г) (Mashanov, Dolmatov, 2001). При этом наблюдается заметная митотическая активность энтероцитов. У животных в возрасте одного года и младше, и задние фрагменты могут регенерировать утраченные структуры (рис. 5). Половозрелые особи *E. fraudatrix* теряют способность восстанавливать клоаку; после поперечного разрезания передняя половина животного погибает. Задний фрагмент эвисцерированной оставшуюся часть кишки и восстанавливает пищеварительную систему и АК. Регенерация кишки происходит так же, как после передней эвисцерации (рис. 3).

Таким образом, у дендрохиротид выявлено два варианта регенерации кишки, которые различаются происхождением энтероцитов. После передней эвисцерации восстановление пищеварительного эпителия происходит за счет двух источников. В переднем зачатке пищеварительный эпителий формируется из производных мезодермы (целомический эпителий), а в заднем — из энтодермального эпителия клоаки. После задней эвисцерации и при поперечном разрезании регенерация кишки осуществляется за счет перестройки оставшихся частей пищеварительной системы, а также дедифференцировки энтероцитов. Для *E. fraudatrix* показано наличие вариативности механизмов регенерации кишки в онтогенезе.

Отряды Holothuriida и Synallactida

Эти таксоны выделены недавно в результате разделения отряда *Aspidochirotida* (Miller et al., 2017). У представителей данных отрядов регенерация протекает сходным образом, поэтому рассмотрена в одном разделе.

Регенерация после эвисцерации. Эвисцерация у представителей *Holothuriida* и *Synallactida* осуществляется через задний конец тела или в результате разрыва стенки тела (Emson, Wilkie, 1980; Долматов и др., 2012). В обоих случаях удаляется большая часть пищеварительной трубки (рис. 4а). В передней части голотурий сохраняются АК и небольшой участок кишки (пищевод и/или желудок), а в задней части остается клоака. Регенерация у большинства изученных видов осуществляется в результате образования двух зачатков (рис. 4б, 4в), как и у дендрохиротид после задней эвисцерации. Пищеварительный эпителий формируется за счет энтероцитов оставшихся частей пищеварительной системы (рис. 4г–4и) (Bertolini, 1932; Kille, 1936; Leibson, 1992; García-Arrarás et al., 1998; García-Arrarás, Greenberg, 2001; Шукалюк, Долматов, 2001; Odintsova et al., 2005; Долматов и др., 2012).

Для некоторых представителей отрядов *Holothuriida* и *Synallactida* описан совершенно иной способ регенерации кишки. У голотурий *Actinopyga agassizii* (Selenka, 1867) (*Holothuriida*), *Parastichopus (Stichopus) regalis* (Cuvier, 1817) и *Australostichopus (Stichopus) mollis* (Hutton, 1872) (*Synallactida*) зачаток пищеварительной трубки в виде соединительно-тканного утолщения развивается сразу по

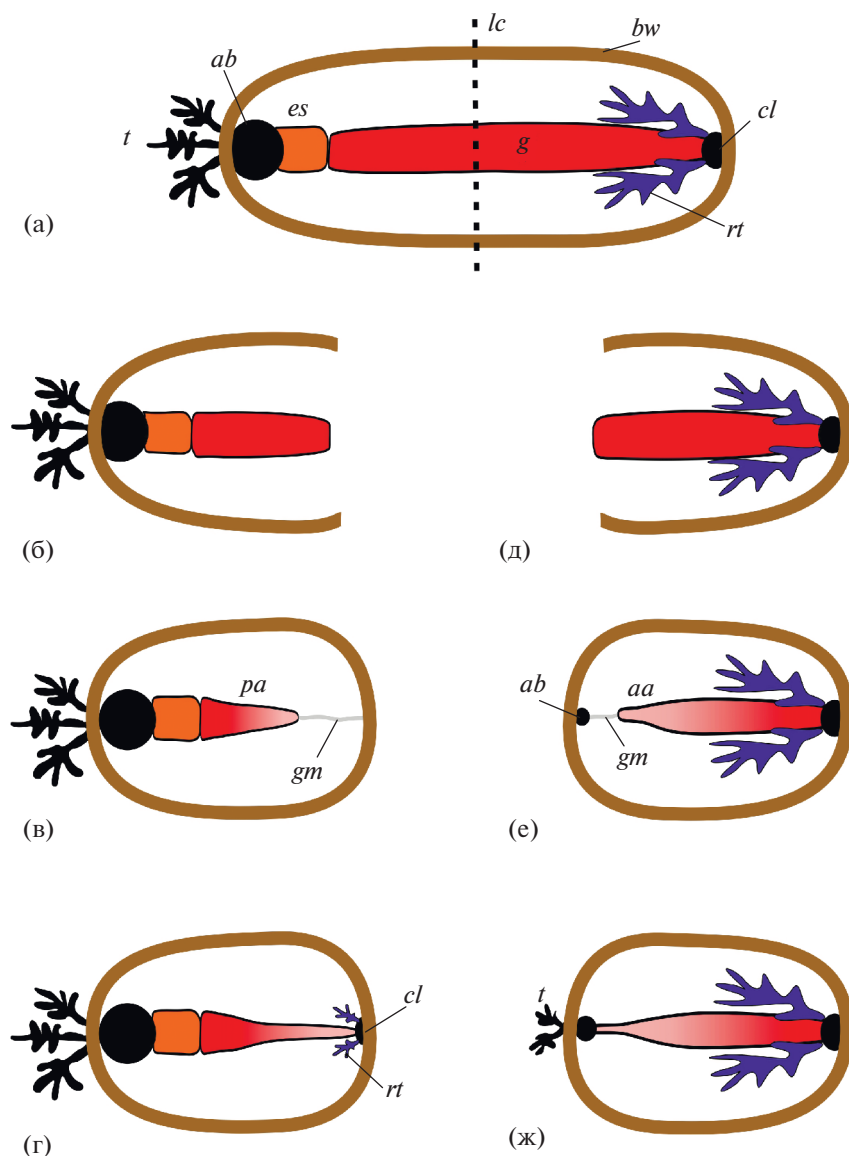


Рис. 5. Схема регенерации кишки у голотурий после поперечного разрезания (вид с дорзальной стороны). а – неповрежденная особь; б – передний фрагмент голотурии сразу после разрезания; в – формирование заднего зачатка кишки; г – рост зачатка кишки по кишечному мезентерию; д – задний фрагмент голотурии сразу после разрезания; е – формирование переднего зачатка кишки; ж – рост зачатка кишки по кишечному мезентерию. Условные обозначения: *aa* – передний зачаток кишки, *ab* – аквафарингеальный комплекс, *bw* – стенка тела, *cl* – клоака, *es* – пищевод, *g* – кишка, *gm* – кишечный мезентерий, *lc* – плоскость разреза, *pa* – задний зачаток кишки, *rt* – водные легкие, *t* – щупальца.

всей длине свободного края кишечного мезентерия – от пищевода до клоаки (Bertolini, 1930; Dawbin, 1949; Mosher, 1956). Цитируемые авторы высказали предположение, что пищеварительный эпителий формируется за счет мезенхимных клеток мезодермального происхождения (Dawbin, 1949) или благодаря погружению целомического эпителия в подлежащую соединительную ткань зачатка (Mosher, 1956), а пищевод и клоака не принимают участия в регенерации. Однако эти данные нуждаются в проверке. Во-первых, анализ регенерации у *A. agassizii*, *P. regalis* и *A. mollis* проводили с использованием парафиновых срезов и световой микроскопии, что не позволяет

достоверно проследить преобразование клеток при восстановлении кишки. Во-вторых, такой же способ регенерации изначально был описан и для голотурии *Holothuria (Metriatyla) scabra* Jaeger, 1833 (см.: Bai, 1971). Более детальное исследование показало, что у этого вида формируются два зачатка, как и у большинства видов отрядов Holothuriida и Synallactida (Долматов и др., 2012). Ошибка в определении способа регенерации могла произойти из-за высокой скорости восстановления кишки у данного вида.

Регенерация после поперечного разрезания. Передние и задние половинки голотурий обоих отрядов обладают разным восстановительным по-

тенциалом (Reichenbach, Holloway, 1995; Reichenbach et al., 1996; Долматов и др., 2012). Как и дендрохиротиды, большинство исследованных представителей Holothuriida и Synallactida способны регенерировать лишь передние структуры в задних фрагментах тела. Клоака и задние отделы кишки восстанавливаются только у видов, способных к бесполому размножению, за редким исключением.

Во фрагментах, способных к регенерации, формирование утраченных отделов пищеварительной системы происходит за счет клеток оставшихся частей кишки (рис. 5). Данные о клеточных механизмах регенерации отсутствуют, однако на основе макроморфологических наблюдений и по аналогии с голотуриями отряда Dendrochirotida можно предположить, что происходит перестройка концевой участка кишки в месте повреждения. Вероятно, этот процесс сопровождается дедифференцировкой оставшихся энтероцитов и эпителиальным морфогенезом.

Регенерация после эвисцерации и поперечного разрезания. У голотурий обоих отрядов можно экспериментально удалить почти всю пищеварительную систему и симитировать состояние, свойственное дендрохиротидам после передней эвисцерации. Этого можно достичь, если у животного сначала вызвать заднюю эвисцерацию, а затем разрезать его поперечно на две половины. В результате операции задний фрагмент тела утрачивает АК, а также всю кишечную трубку и содержит лишь клоаку и кишечный мезентерий (рис. 3а). Регенерация после такого способа повреждения изучена лишь у *Apostichopus japonicus* (Selenka, 1867) и только макроморфологически, без применения методов микроскопии (Долматов, Машанов, 2007). Как показали проведенные исследования, несмотря на высокий процент гибели животных, регенерация пищеварительной системы у выживших особей все-таки происходила. Восстановление осуществлялось в результате формирования двух зачатков, как у голотурии *E. fraudatrix*. Это позволяет предположить, что образование пищеварительного эпителия в переднем зачатке может происходить за счет трансдифференцировки клеток целомического эпителия.

Как осуществляется регенерация пищеварительной системы у передних половинок *A. japonicus* после такой операции, неизвестно. Тем не менее наличие АК, переднего участка кишки (пищевод) и отсутствие клоаки позволяют предположить, что утраченные структуры в данном фрагменте формируются аналогично тому, как это происходит у аподид (рис. 2) и в раннем онтогенезе у *E. fraudatrix* (рис. 5б–5г).

Таким образом, у Holothuriida и Synallactida выявлено несколько вариантов регенерации кишки в зависимости от вида повреждения и наличия остатка органа. После эвисцерации у голотурий, образующих два отдельных зачатка, пищеварительный эпителий развивается за счет преобра-

зования и роста эпителиев оставшихся частей пищеварительной системы (клоаки и пищевода). У животных, формирующих единственный зачаток, источником энтероцитов, возможно, являются клетки целомического эпителия, мигрирующие с поверхности соединительно-тканного утолщения. Этот вариант регенерации близок к варианту, описанному для половозрелых особей *E. fraudatrix* (рис. 3). При поперечном разрезании утраченные части кишки, скорее всего, развиваются из клеток остатка пищеварительной системы. При полном удалении кишечной трубки в результате эвисцерации и последующего поперечного разрезания восстановление в заднем фрагменте голотурии может происходить аналогично формированию кишки у взрослых особей *E. fraudatrix*, а в переднем – как у аподид и пятимесячных особей *E. fraudatrix*.

Вариативность механизмов регенерации кишки у голотурий

Анализ опубликованных данных показал, что в целом голотурии обладают достаточно широким спектром способов регенерации пищеварительной системы. В зависимости от того, на каком уровне происходит разрыв, утраченные части могут восстанавливаться за счет разных отделов кишечной трубки и, соответственно, разных типов энтероцитов. В ряде случаев, например, после задней эвисцерации, кишечник регенерирует за счет пищевода или желудка, которые, предположительно, имеют эктодермальное происхождение (Féral, Massin, 1982; Машанов, Долматов, 2001; Машанов и др., 2004; Kamenev et al., 2013). Кроме этого, по-видимому, имеются различия в пролиферативной активности, зависящие от вида животного и способа повреждения. Но в большинстве случаев отличия способов восстановления пищеварительной системы у голотурий носят количественный характер.

Среди представителей класса Holothuroidea отмечена ярко выраженная вариативность механизмов регенерации пищеварительной системы. У голотурий четко выявляются три варианта восстановления кишки, которые реализуются в зависимости от размера оставшейся части пищеварительной системы. Первый вариант запускается, если у животного или его фрагмента сохраняется значительный участок кишки (рис. 2, 5). Это происходит при аутомии, бесполом размножении или искусственном разрезании. После данных типов повреждений формируется один зачаток, а пищеварительный эпителий утраченных отделов кишки образуется из эпителия оставшейся ее части. Второй вариант реализуется при задней эвисцерации (рис. 4). В этом случае у голотурий сохраняется небольшой передний отдел (пищевод и/или желудок) и клоака, за счет преобразования которых закладываются два зачатка и в дальнейшем формируется кишка. Третий вариант восста-

новительного морфогенеза у голотурий наблюдается после передней эвисцерации (рис. 3). При таком повреждении энтодермальные ткани у животного сохраняются только в составе клоаки. Как и в предыдущем варианте, закладываются два зачатка, однако пищеварительный эпителий в переднем зачатке формируется из клеток целомического эпителия в результате их трансдифференцировки. Насколько распространен такой тип регенерации у голотурий, пока непонятно, поскольку участие мезодермальных клеток в морфогенезе достоверно подтверждено только для одного вида дендрохиротид – *E. fraudatrix* (см.: Mashanov et al., 2005). Однако предварительные данные, полученные для *A. japonicus* (Synallactida), дают основание говорить об участии механизмов трансдифференцировки при формировании кишечного эпителия и в других отрядах Holothuroidea.

Интересно, что один и тот же вид голотурий может обладать не одним, а двумя или даже всеми тремя вариантами восстановительных морфогенезов, которые реализуются в зависимости от нанесенного повреждения. У *E. fraudatrix* в раннем онтогенезе запускается первый вариант, а у взрослых особей – третий. У *A. japonicus*, по-видимому, возможны все три механизма регенерации кишки, которые активируются в зависимости от степени травмирующего воздействия (эвисцерация, поперечное разрезание или сочетание обоих способов повреждения).

Таким образом, у голотурий вариативность механизмов регенерации кишки наблюдается как между видами, так и у одного вида. Она проявляется в различиях пространственной организации процесса восстановления и в используемых источниках регенерации энтероцитов.

ВОЗМОЖНЫЕ ПРИЧИНЫ ВАРИАТИВНОСТИ МЕХАНИЗМОВ РЕГЕНЕРАЦИИ У ИГЛОКОЖИХ

В настоящем обзоре представлен материал, показывающий, что у иглокожих имеется несколько механизмов регенерации пищеварительной системы. Они различаются по вкладу пролиферации, роли МЭП, типам клеток, за счет которых формируется пищеварительный эпителий, и по участию механизмов репрограммирования генома (дедифференцировка и/или трансдифференцировка). У морских лилий вариативность механизмов регенерации имеет, по-видимому, только межвидовой характер, так как пока отсутствуют данные о том, что у одного и того же вида Crinoidea регенерация кишки может осуществляться с помощью разных механизмов. У голотурий вариативность проявляется как на межвидовом, так и внутривидовом уровнях. В зависимости от стадии онтогенеза и/или способа повреждения пищеварительный эпителий может регенерировать либо за счет энтероцитов остатка кишки, либо в ре-

зультате трансдифференцировки клеток целомического эпителия.

Представленный материал показывает, что у современных видов Echinodermata в случае сохранения части пищеварительной системы регенерация кишки происходит за счет оставшихся энтероцитов. Помимо голотурий дедифференцировка энтероцитов и вовлечение их в восстановительный процесс описаны также у офиур (Фролова, Долматов, 2006; Frolova, Dolmatov, 2010). В связи с этим можно предположить, что способность к дедифференцировке энтероцитов является общей для всех иглокожих. Отсутствие сведений для других классов Echinodermata можно объяснить меньшей изученностью данных групп. Регенерация за счет дедифференцировки клеток оставшихся органов известна и в таких группах низших вторичноротых, как Hemichordata (Humphreys et al., 2010; Arimoto, Tagawa, 2018) и Cephalochordata (Somorjai et al., 2012), что может указывать на наличие этого механизма у общего предка Deuterostomia.

При удалении всей пищеварительной системы или ее значительной части для формирования кишечного эпителия должны быть задействованы клетки других тканей, имеющих мезодермальное или эктодермальное происхождение. Механизмы регенерации кишечного эпителия на основе трансдифференцировки можно считать анцестральными для современных иглокожих, поскольку они встречаются у наиболее древних из ныне живущих представителей Echinodermata – у морских лилий. У морских звезд, офиур и морских ежей регенерация пищеварительной системы за счет трансдифференцировки не описана. Непонятно, связано это с утратой способности к глубокой трансформации клеток или с малой изученностью регенерации у представителей данных классов. В то же время трансдифференцировка обнаружена у других представителей Deuterostomia, например, у асцидий (Fujiwara, Kawamura, 1992; Kawamura, Fujiwara, 1994; Kawamura et al., 2008; Scelzo et al., 2019). Это может означать, что у общего предка всех вторичноротых имелись и механизмы трансдифференцировки, следовательно, предковые формы Deuterostomia обладали вариативностью механизмов регенерации пищеварительной системы. Разные варианты могли запускаться в зависимости от типа повреждения и/или стадии онтогенеза.

Несмотря на использование трансдифференцировки и даже сходных источников регенерации (целомический эпителий), механизмы регенерации пищеварительной системы у морских лилий и голотурий существенно различаются по одному важному компоненту – участию ЭМП в морфогенезе. У всех изученных видов Crinoidea клетки, задействованные в формировании пищеварительного эпителия, либо изначально имеют мезенхимную природу (юксталигаментные клетки) (Kalacheva et al., 2017; Kalacheva, Dolmatov, 2019),

либо претерпевают ЭМП при трансформации (целомический эпителий) (Kalacheva, Dolmatov, 2019). У голотурий наличие ЭМП не установлено ни для одного варианта регенерации. Основной восстановлению даже в случае трансдифференцировки является эпителиальный морфогенез (García-Arrarás et al., 1998; Шукалюк, Долматов, 2001; Mashanov et al., 2005). Неизвестно, на каком этапе эволюции Echinodermata сформировался вариант восстановления кишки без участия ЭМП, за счет эпителиального морфогенеза, а также не ясно, стал ли он новоприобретением голотурий или существовал у предковых форм иглокожих. Интересно, что анализ транскриптома регенерирующей кишки у *E. fraudatrix* выявил значительный кластер генов, связанных с ЭМП (Boyko et al., 2020). Авторы предположили, что при преобразовании целомического эпителия в пищеварительный может происходить частичный ЭМП, как при росте трубчатых органов (Schöck, Perrimon, 2002). В этом случае клетки, не теряя межклеточные контакты, приобретают, некоторые мезенхимные черты: уплощаются, формируют псевдоподии и проявляют способность к миграции в составе эпителия. Поскольку Holothuroidea более молодой таксон по сравнению с Crinoidea, можно предположить, что трансдифференцировка с участием ЭМП – это более древняя форма регенерации кишечного эпителия, а сокращение полноты ЭМП могло произойти в филогенезе иглокожих, например, для оптимизации морфогенеза и ускорения процесса восстановления.

Таким образом, вариативность механизмов регенерации у иглокожих, очевидно, обусловлена наличием у предковых форм вторичноротых животных нескольких вариантов восстановления, различающихся вовлеченностью разных типов клеток, глубиной процесса репрограммирования их генома (дифференцировка или трансдифференцировка) и ролью эпителио-мезенхимной трансформации.

Вариативность механизмов регенерации представляет собой интересную, но пока практически не исследованную область регенерации. Анализ имеющихся данных по иглокожим обозначил несколько общих проблем, связанных с этим феноменом, в том числе проблему происхождения разных вариантов механизмов регенерации. Представляют ли эти варианты самостоятельные не связанные друг с другом механизмы или же они сформировались на базе одного древнего механизма, а затем дивергировали и менялись в разных таксонах? С одной стороны, вариативность механизмов регенерации, очевидно, возникла еще у первых многоклеточных животных, на что указывает наличие разных механизмов восстановления у Porifera (Ereskovsky et al., 2020). С другой стороны, вариативность механизмов регенерации могла сформироваться в эволюции многоклеточных животных позднее. В этом случае ее

причиной могла стать полифилетичность восстановительных процессов (Долматов, 1996; Долматов, Машанов, 2007; Bely, Nyberg, 2010). Предполагается, что регенерация возникла на основе механизмов развития, бесполого размножения и роста (Долматов, 1996; Короткова, 1997; Carlson, 2007; Bely, Nyberg, 2010; Ribeiro et al., 2019). Соответственно, восстановление разных структур могло сформироваться на основе разных морфогенезов. Возможно, такая “первичная” вариативность сохранилась в филогенезе многоклеточных животных и может проявляться в наличии разных механизмов восстановления одних и тех же структур у близких таксонов.

Нельзя исключить и возникновение регенерации *de novo* в какой-то группе организмов в результате активации имеющихся морфогенетических механизмов развития или роста (Bely, Nyberg, 2010). Если эта гипотеза верна, она может объяснить наличие разных механизмов восстановления одной и той же структуры у близких видов или у одного вида. Причиной вариативности механизмов регенерации может быть также использование в восстановлении травмированного органа процессов, которые свойственны морфогенезу другого органа. В настоящее время вовлечение (co-option) отдельных звеньев генных сетей в регуляцию новых для них процессов рассматривается как одна из причин становления разнообразия структур в эволюции животных (Shubin et al., 2009; Hu et al., 2018).

Важной проблемой, связанной с феноменом вариативности механизмов регенерации и требующей изучения, является проблема регуляции вариантов восстановительных морфогенезов. Каким образом организм “понимает”, какой механизм необходимо активировать при данном повреждении? Как запускаются разные варианты морфогенеза? Имеется ли единый пусковой механизм, а регенерация в дальнейшем протекает в зависимости от конкретных особенностей (состояние животного, степень повреждения органа, внешние условия и т.д.) или же для каждого варианта восстановительного морфогенеза существует своя регуляторная система? Можно ли запустить вариант регенерации, который в норме у данного вида не реализуется? Получить ответы на эти вопросы важно как для понимания сущности феномена регенерации, так и для разработки методов стимуляции регенерации тех органов и тканей, которые не имели или утратили эту способность.

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 поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 20-04-00574).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воронцова М.А., Лиознер Л.Д. Бесполое размножение и регенерация. М.: Советская наука. 1957. 416 с.
- Долматов И.Ю. Способность к регенерации и ее изменение в онтогенезе у голотурий // Онтогенез. 1994. Т. 25. № 1. С. 31–37.
- Долматов И.Ю. Бесполое размножение, эвисцерация и регенерация у голотурий // Онтогенез. 1996. Т. 27. № 4. С. 256–265.
- Долматов И.Ю. Регенерация у иглокожих // Биол. моря. 1999. Т. 25. № 3. С. 191–200.
- Долматов И.Ю. Регенерация пищеварительной системы у голотурий // Журн. общ. биол. 2009. Т. 70. № 4. С. 316–327.
- Долматов И.Ю. Новые данные по бесполому размножению, аутогамии и регенерации голотурий из отряда Dendrochirotida // Биол. моря. 2014. Т. 40. № 3. С. 240–244.
- Долматов И.Ю., Машанов В.С. Регенерация у иглокожих. Владивосток: Дальнаука. 2007. 212 с.
- Долматов И.Ю., Нгуен Ан Хан, Каменев Я.О. Особенности бесполого размножения, эвисцерации и регенерация у голотурий (Holothuroidea) из залива Нячанг Южно-Китайского моря // Биол. моря. 2012. Т. 38. № 3. С. 227–236.
- Ельчанинов А.В., Фатхудинов Т.Х. Регенерация печени млекопитающих. Межклеточные взаимодействия. М.: Наука. 2020. 126 с.
- Завальная Е.Г., Шамигурина Е.В., Елисейкина М.Г. Иммуноцитохимическая идентификация PIWI-позитивных клеток в ходе восстановления популяции целомочитов после эвисцерации у голотурии *Eupentacta fraudatrix* (Djakonov et Baranova, 1958) (Holothuroidea: Dendrochirota) // Биол. моря. 2020. Т. 46. № 2. С. 117–125.
- Короткова Г.П. Регенерация животных. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та. 1997. 480 с.
- Костюченко Р.П., Козин В.В., Купряшова Е.Е. Регенерация и бесполое размножение у аннелид: клетки, гены и эволюция // Изв. РАН. Сер. биол. 2016. Т. 43. № 3. С. 231–241.
- Лейбсон Н.Л., Долматов И.Ю. Эвисцерация и регенерация внутреннего комплекса голотурии *Eupentacta fraudatrix* (Holothuroidea, Dendrochirota) // Зоол. журн. 1989. Т. 68. № 8. С. 67–74.
- Машанов В.С., Долматов И.Ю. Ультраструктура пищеварительного тракта у пятимесячных пентактул голотурии *Eupentacta fraudatrix* // Биол. моря. 2001. Т. 27. № 5. С. 363–371.
- Машанов В.С., Фролова Л.Т., Долматов И.Ю. Строение пищеварительной трубки у голотурии *Eupentacta fraudatrix* (Holothuroidea, Dendrochirota) // Биол. моря. 2004. Т. 30. № 5. С. 366–374.
- Никанорова Д.Д., Купряшова Е.Е., Костюченко Р.П. Регенерация у аннелид: клеточные источники, тканевые перестройки и дифференциальная экспрессия генов // Онтогенез. 2020. Т. 51. № 3. С. 177–192.
- Фогт К. Из жизни людей и животных. СПб.: Типография О.И. Бакста. 1864. 347 с.
- Фролова Л.Т., Долматов И.Ю. Регенерация эпителиальной выстилки желудка после аутогамии диска у офиуры *Amphipholis kochii* (Lütken) (Echinodermata: Ophiuroidea) // Биол. моря. 2006. Т. 32. № 1. С. 73–75.
- Шукалюк А.И., Долматов И.Ю. Регенерация пищеварительной трубки у голотурии *Apostichopus japonicus* после эвисцерации // Биол. моря. 2001. Т. 27. № 3. С. 202–206.
- Arimoto A., Tagawa K. Regeneration in the enteropneust hemichordate, *Ptychodera flava*, and its evolutionary implications // Dev., Growth Differ. 2018. V. 60. P. 400–408.
- Bai M.M. Regeneration in the holothurian, *Holothuria scabra* Jager // Indian J. Exp. Biol. 1971. V. 9. P. 467–471.
- Bely A.E., Nyberg K.G. Evolution of animal regeneration: re-emergence of a field // Trends Ecol. Evol. 2010. V. 25. P. 161–170.
- Bely A.E., Zattara E.E., Sikes J.M. Regeneration in spiralians: evolutionary patterns and developmental processes // Int. J. Dev. Biol. 2014. V. 58. P. 623–634.
- Bertolini F. Rigenerazione dell'apparato digerente nello *Stichopus regalis* // Pubbl. Staz. Zool. Napoli. 1930. V. 10. P. 439–449.
- Bertolini F. Rigenerazione dell'apparato digerente nello *Holothuria* // Pubbl. Staz. Zool. Napoli. 1932. V. 12. P. 432–443.
- Biressi A.C.M., Zou T., Dupont S. et al. Wound healing and arm regeneration in *Ophioderma longicaudum* and *Amphiura filiformis* (Ophiuroidea, Echinodermata): comparative morphogenesis and histogenesis // Zoomorphology. 2010. V. 129. P. 1–19.
- Bobrovskaya N.V., Dolmatov I.Yu. Autotomy of the visceral mass in the feather star *Himerometra robustipinna* (Crinoidea, Comatulida) // Biol. Bull. 2014. V. 226. P. 81–91.
- Borisov A.B. Regeneration of skeletal and cardiac muscle in mammals: do nonprimate models resemble human pathology? // Wound Repair Regener. 1999. V. 7. P. 26–35.
- Boyko A.V., Girich A.S., Tkacheva E.S., Dolmatov I.Y. The *Eupentacta fraudatrix* transcriptome provides insights into regulation of cell transdifferentiation // Sci. Rep. 2020. V. 10. № 1. P. 1522.
- Candia Carnevali M.D., Bonasoro F. Microscopic overview of crinoid regeneration // Microsc. Res. Tech. 2001. V. 55. P. 403–426.
- Candia Carnevali M.D. Regeneration in echinoderms: repair, regrowth, cloning // Invertebr. Survival J. 2006. V. 3. P. 64–76.
- Carlson B.M. Principles of regenerative biology. San Diego, CA: Academic Press-Elsevier. 2007. 379 p.
- Clark A.H. A monograph of the existing crinoids. V. 1. The comatulids. Part 2 // United States National Museum, Bulletin 82. Washington: Government Printing Office. 1921. 795 p.
- Dawbin W.H. Auto-evisceration and the regeneration of viscera in the holothurian *Stichopus mollis* (Hutton) // Trans. R. Soc. N. Z. 1949. V. 77. P. 497–523.
- Dendy A. On the regeneration of the visceral mass in *Antedon rosaceus* // Stud. Biol. Lab. Owens Coll. 1886. V. 1. P. 299–312.
- Dolmatov I.Yu. Asexual reproduction in holothurians // Sci. World J. 2014. V. 2014. Art. ID 527234. <https://doi.org/10.1155/2014/527234>
- Dolmatov I.Y., Eliseikina M.G., Ginanova T.T. et al. Muscle regeneration in the holothurian *Stichopus japonicus* // Roux's Arch. Dev. Biol. 1996. V. 205. P. 486–493.

- Dolmatov I.Yu., Ginanova T.T.* Muscle regeneration in holothurians // *Microsc. Res. Tech.* 2001. V. 55. P. 452–463.
- Dolmatov I.Y., Ginanova T.T.* Post-autotomy regeneration of respiratory trees in the holothurian *Apostichopus japonicus* (Holothuroidea, Aspidochirotida) // *Cell Tissue Res.* 2009. V. 336. P. 41–58.
- Dolmatov I.Yu., Ginanova T.T., Frolova L.T.* Digestive system formation during the metamorphosis and definitive organogenesis in *Apostichopus japonicus* // *Zoomorphology.* 2017. V. 136. P. 191–204.
- Dolmatov I.Yu., Kalacheva N.V., Mekhova E.S., Frolova L.T.* Autotomy and regeneration of the visceral mass in feather stars // *Zoomorphology.* 2020. V. 139. P. 171–187.
- Eliseikina M.G., Magarlamov T.Y., Dolmatov I.Y.* Stem cells of holothuroid coelomocytes // *Echinoderms: Durham. Boca Raton: CRC Press.* 2010. P. 163–166.
- Emson R.H., Wilkie I.C.* Fission and autotomy in echinoderms // *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 1980. V. 18. P. 155–250.
- Ereskovsky A.V., Tokina D.B., Saidov D.M. et al.* Transdifferentiation and mesenchymal-to-epithelial transition during regeneration in Demospongiae (Porifera) // *J. Exp. Zool., Part B.* 2020. V. 334. P. 37–58.
- Féral J.P., Massin C.* Digestive systems: Holothuroidea // *Echinoderm nutrition. Rotterdam: Balkema.* 1982. P. 191–212.
- Frolova L.T., Dolmatov I.Yu.* Microscopic anatomy of the digestive system in normal and regenerating specimens of the brittlestar *Amphipholis kochii* // *Biol. Bull.* 2010. V. 218. P. 303–316.
- Fujiwara S., Kawamura K.* Ascidian budding as a transdifferentiation-like system: multipotent epithelium is not undifferentiated // *Dev., Growth Differ.* 1992. V. 34. P. 463–472.
- Funayama N.* The cellular and molecular bases of the sponge stem cell systems underlying reproduction, homeostasis and regeneration // *Int. J. Dev. Biol.* 2018. V. 62. P. 513–525.
- Gahn F.J., Baumiller T.K.* Evolutionary history of regeneration in crinoids (Echinodermata) // *Integr. Comp. Biol.* 2010. V. 50. P. 514a–514m.
- García-Ararrás J.E., Dolmatov I.Yu.* Echinoderms: potential model systems for studies on muscle regeneration // *Curr. Pharm. Des.* 2010. V. 16. P. 942–955.
- García-Ararrás J.E., Estrada-Rodgers L., Santiago R. et al.* Cellular mechanisms of intestine regeneration in the sea cucumber, *Holothuria glaberrima* Selenka (Holothuroidea: Echinodermata) // *J. Exp. Zool.* 1998. V. 281. P. 288–304.
- García-Ararrás J.E., Greenberg M.J.* Visceral regeneration in holothurians // *Microsc. Res. Tech.* 2001. V. 55. P. 438–451.
- Gibson A.W., Burke R.D.* Gut regeneration by morphallaxis in the sea cucumber *Leptosynapta clarki* (Heding, 1928) // *Can. J. Zool.* 1983. V. 61. P. 2720–2732.
- Grillo M., Konstantinides N., Averof M.* Old questions, new models: unraveling complex organ regeneration with new experimental approaches // *Curr. Opin. Genet. Dev.* 2016. V. 40. P. 23–31.
- Hu Y., Schmitt-Engel C., Schwirz J. et al.* A morphological novelty evolved by co-option of a reduced gene regulatory network and gene recruitment in a beetle // *Proc. R. Soc. B.* 2018. V. 285. N. 1885. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1373>
- Humphreys T., Sasaki A., Uenishi G. et al.* Regeneration in the Hemichordate *Ptychodera flava* // *Zool. Sci.* 2010. V. 27. P. 91–95.
- Hyman L.H.* The invertebrates: Echinodermata // *The coelome Bilateria. New York: McGraw-Hill.* 1955. 763 p.
- Kalacheva N.V., Dolmatov I.Y.* Cellular source of digestive system regeneration in *Lamprometra palmata* and *Aneissia bennetti* // Abstracts of 10th European conference on echinoderms, Borissiak Paleontological Institute RAS, Moscow. 2019. P. 42.
- Kalacheva N.V., Eliseikina M.G., Frolova L.T., Dolmatov I.Yu.* Regeneration of the digestive system in the crinoid *Himerometra robustipinna* occurs by transdifferentiation of neurosecretory-like cells // *PLoS One.* 2017. V. 12. Art. ID. e0182001. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0182001>
- Kamenev Ya.O., Dolmatov I.Yu.* Posterior regeneration following fission in the holothurian *Cladolabes schmeltzii* (Dendrochirotida: Holothuroidea) // *Microsc. Res. Tech.* 2015. V. 78. P. 540–552.
- Kamenev Ya.O., Dolmatov I.Y.* Anterior regeneration after fission in the holothurian *Cladolabes schmeltzii* (Dendrochirotida: Holothuroidea) // *Microsc. Res. Tech.* 2017. V. 80. P. 183–194.
- Kamenev Ya.O., Dolmatov I.Yu., Frolova L.T., Khang N.A.* The morphology of the digestive tract and respiratory organs of the holothurian *Cladolabes schmeltzii* (Holothuroidea, Dendrochirotida) // *Tissue Cell.* 2013. V. 45. P. 126–139.
- Kawamura K., Fujiwara S.* Transdifferentiation of pigmented multipotent epithelium during morphallactic development of budding tunicates // *Int. J. Dev. Biol.* 1994. V. 38. P. 369–377.
- Kawamura K., Sugino Y., Sunanaga T., Fujiwara S.* Multipotent epithelial cells in the process of regeneration and asexual reproduction in colonial tunicates // *Dev., Growth Differ.* 2008. V. 50. P. 1–11.
- Kille F.R.* Regeneration in *Thyone briareus* Lesueur following induced autotomy // *Biol. Bull.* 1935. V. 69. P. 82–108.
- Kille F.R.* Regeneration in holothurians // *Annu. Rep. Tortugas Lab., Carnegie Inst. Wash.* 1936. V. 35. P. 85–86.
- Kille F.R.* Regeneration of the reproductive system following binary fission in the sea-cucumber, *Holothuria parvula* (Selanka) // *Biol. Bull.* 1942. V. 83. P. 55–66.
- Lai A.G., Aboobaker A.A.* EvoRegen in animals: Time to uncover deep conservation or convergence of adult stem cell evolution and regenerative processes // *Dev. Biol.* 2018. V. 433. P. 118–131.
- Lawrence J.M.* Arm loss and regeneration in stellate echinoderms: an organismal view // *Echinoderms in a changing world. Boca Raton: CRC Press.* 2013. P. 53–66.
- Leibson N.L.* Regeneration of digestive tube in holothurians *Stichopus japonicus* and *Eupentacta fraudatrix* // *Monogr. Dev. Biol.* 1992. V. 23. P. 51–61.
- Maden M.* The evolution of regeneration – where does that leave mammals? // *Int. J. Dev. Biol.* 2018. V. 62. P. 369–372.
- Mashanov V.S., Dolmatov I.Yu.* Regeneration of digestive tract in the pentactulae of the far-eastern holothurian *Eupentacta fraudatrix* (Holothuroidea, Dendrochirota) // *Invertebr. Reprod. Dev.* 2001. V. 39. P. 143–151.
- Mashanov V.S., Dolmatov I.Yu., Heinzeller T.* Transdifferentiation in holothurian gut regeneration // *Biol. Bull.* 2005. V. 209. P. 184–193.

- Mashanov V.S., García-Arrarás J.E.* Gut regeneration in holothurians: a snapshot of recent developments // *Biol. Bull.* 2011. V. 221. P. 93–109.
- Miller A.K., Kerr A.M., Paulay G. et al.* Molecular phylogeny of extant Holothuroidea (Echinodermata) // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2017. V. 111. P. 110–131.
- Mladenov P.V., Bisgrove B., Asotra S., Burke R.D.* Mechanisms of arm-tip regeneration in the sea star, *Leptasterias hexactis* // *Roux's Arch. Dev. Biol.* 1989. V. 198. P. 19–28.
- Mokalled M.H., Poss K.D.* A regeneration toolkit // *Dev. Cell.* 2018. V. 47. P. 267–280.
- Monticelli F.S.* Sull' autotomia delle *Cucumaria planci* (Br.) // *Atti Accad. Naz. Lincei, Cl. Sci. Fis., Mat. Nat., Rend., Sez. 5.* 1896. V. 5. P. 231–239.
- Mosher C.* Observation on evisceration and visceral regeneration in the sea cucumber, *Actinopyga agassizi* Selenka // *Zoologica.* 1956. V. 41. P. 17–26.
- Mozzi D., Dolmatov I.Yu., Bonasoro F., Candia Carnevali M.D.* Visceral regeneration in the crinoid *Antedon mediterranea*: basic mechanisms, tissues and cells involved in gut re-growth // *Centr. Eur. J. Biol.* 2006. V. 1. P. 609–635.
- Nace A.G.* The digestive system and lantern complex of *Thyonella gemmata* (Pourtales): structure and regeneration // PhD Dissertation, Florida State University. 1972. V. 32B. P. 5539.
- Odintsova N.A., Dolmatov I.Yu., Mashanov V.S.* Regenerating holothurian tissues as a source of cells for long-term cell cultures // *Mar. Biol.* 2005. V. 146. P. 915–921.
- Quatrefages A. de.* Memoire sur la Synapte de Duvernoy (Synapta Duvernaea A. de Q.) // *Ann. Sci. Nat., Ser. 2.* 1842. V. 17. P. 19–93.
- Reddien P.W.* The cellular and molecular basis for planarian regeneration // *Cell.* 2018. V. 175. P. 327–345.
- Reichenbach N., Holloway S.* Potential for asexual propagation of several commercially important species of tropical sea cucumbers (Echinodermata) // *J. World Aquacult. Soc.* 1995. V. 26. P. 272–278.
- Reichenbach N., Nishar Y., Saeed A.* Species and size-related trends in asexual propagation of commercially important species of tropical sea cucumbers (Holothuroidea) // *J. World Aquacult. Soc.* 1996. V. 27. P. 475–482.
- Ribeiro R.P., Ponz-Segrelles G., Bleidorn C., Aguado M.T.* Comparative transcriptomics in Syllidae (Annelida) indicates that posterior regeneration and regular growth are comparable, while anterior regeneration is a distinct process // *BMC Genomics.* 2019. V. 20. Art. ID 855. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-6223-y>
- Scelzo M., Alié A., Pagnotta S. et al.* Novel budding mode in *Polyandrocarpa zorritensis*: a model for comparative studies on asexual development and whole body regeneration // *EvoDevo.* 2019. V. 10. Art. ID 7. <https://doi.org/10.1186/s13227-019-0121-x>
- Schöck F., Perrimon N.* Molecular mechanisms of epithelial morphogenesis // *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.* 2002. V. 18. P. 463–493.
- Sebastião M.J., Serra M., Pereira R. et al.* Human cardiac progenitor cell activation and regeneration mechanisms: exploring a novel myocardial ischemia/reperfusion in vitro model // *Stem Cell Res. Ther.* 2019. V. 10. Art. ID 77. <https://doi.org/10.1186/s13287-019-1174-4>
- Shubin N., Tabin C., Carroll S.* Deep homology and the origins of evolutionary novelty // *Nature.* 2009. V. 457. P. 818–823.
- Sikes J.M., Newmark P.A.* Restoration of anterior regeneration in a planarian with limited regenerative ability // *Nature.* 2013. V. 500. P. 77–80.
- Smith G.N. Jr.* Regeneration in the sea cucumber *Leptosynapta*. I. The process of regeneration // *J. Exp. Zool.* 1971a. V. 177. P. 319–330.
- Smith G.N. Jr.* Regeneration in the sea cucumber *Leptosynapta*. II. The regenerative capacity // *J. Exp. Zool.* 1971b. V. 177. P. 331–342.
- Somorjai I.M.L., Somorjai R.L., Garcia-Fernández J., Escrivã H.* Vertebrate-like regeneration in the invertebrate chordate amphioxus // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2012. V. 109. P. 517–522.
- Torelle E.* Regeneration in holothuria // *Zool. Anz.* 1910. V. 35. P. 15–22.
- Tracey D.J.* Evisceration and regeneration in *Thyone okeni* (Bell 1884) // *Proc. Linn. Soc. N. S. W.* 1972. V. 97. P. 72–81.
- Vogt G.* Hidden treasures in stem cells of indeterminate growing bilaterian invertebrates // *Stem Cell Rev. Rep.* 2012. V. 8. P. 305–317.
- West M.D., Sternberg H., Labat I. et al.* Toward a unified theory of aging and regeneration // *Regener. Med.* 2019. V. 14. P. 867–886.
- Wilkie I.C.* Autotomy as a prelude to regeneration in echinoderms // *Microsc. Res. Tech.* 2001. V. 55. P. 369–396.

Variability of Regeneration Mechanisms in Echinoderms

I. Yu. Dolmatov

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

The phenomenon of presence of several fundamentally different pathways to restore a lost structure in closely related species or in the same species of multicellular animals is described using the example of echinoderm digestive system. This phenomenon is here proposed to be termed as “variability of regeneration mechanisms”. In echinoderms, it is manifested as differences in the spatial organization of the regeneration process and in the cell sources involved. The variability of regeneration mechanisms in the phylum Echinodermata can probably be explained by the availability of several restoration pathways in the ancestral forms of deuterostomes, which differ in the involvement of different cell types, the depth of reprogramming of their genome (dedifferentiation or transdifferentiation), and the role of epithelial–mesenchymal transition.

Keywords: echinoderms, regeneration, variability

УДК 598.434(571.63)

КОЛОНИАЛЬНО ГНЕЗДЯЩИЕСЯ ПТИЦЫ ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ (ПЕЛИКАНООБРАЗНЫЕ PELECANIFORMES, АИСТООБРАЗНЫЕ CICONIIFORMES)

© 2020 г. И. М. Тиунов^{1, *}, И. О. Катин^{2, **}

¹Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,
Владивосток 690022, Россия

²Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток 690041, Россия

*e-mail: ovsianka11@yandex.ru

**e-mail: katinpelis@gmail.com

Поступила в редакцию 23.01.2019 г.

После доработки 31.01.2020 г.

Принята к публикации 19.03.2020 г.

Приведены современные данные о распределении и численности семи видов колониально гнездящихся птиц в границах зал. Петра Великого. За последние 30 лет значительно увеличилась численность трех видов бакланов (большого, японского, берингова) и малой колпицы. Количество размножающихся пар серой и желтоклювой цапель уменьшилось, а малой белой цапли не изменилось.

Ключевые слова: колониальные птицы, численность, распределение, залив Петра Великого

DOI: 10.31857/S0134347520060108

Расположенный в северо-западной части Японского моря зал. Петра Великого (ЗПВ) по биоразнообразию один из самых богатых заливов в России. Географическое положение залива, протяженные берега со сложным геоморфологическим строением, множество бухт и заливов второго порядка, а также многочисленные острова предоставляют разнообразные условия для обитания птиц, в том числе морских. По этой причине ЗПВ является акваторией с наибольшей концентрацией гнездящихся птиц на материковом побережье Японского моря.

Разрозненная информация о морских птицах в ЗПВ была получена в 1910–1930-х гг., а целенаправленное их изучение началось в 1960-е гг. Систематизированные орнитологические исследования проводили с 1963 по 1968 г. и с 1979 по 1982 г. В дальнейшем основные учетные работы были сосредоточены преимущественно на о-ве Фуругельма в Дальневосточном государственном морском заповеднике (с 2006 г. Дальневосточный морской биосферный государственный природный заповедник ДВО РАН – ДВМБГПЗ). На большей части акватории ЗПВ изучение морской орнитофауны вновь приобрело нерегулярный характер. Необходимо подчеркнуть, что за период исследований ни разу не проводился учет колоний морских птиц в течение одного гнездового сезона на всей акватории ЗПВ. Основные цели

настоящего исследования – изучение распределения птиц в период гнездования и определение их численности на побережье и островах зал. Петра Великого для оценки изменений, произошедших в структуре и численности колоний за несколько последних десятилетий, а также для выяснения возможных причин этих изменений.

Предполагается, что данные, полученные в ходе учетов в 2017 и 2018 гг., станут отправной точкой для дальнейшего мониторинга численности и распределения птиц, колониально гнездящихся на побережье и островах залива. В работе представлены сведения о численности птиц, относящихся к отрядам Пеликанообразные и Аистообразные. Информацию о численности колониально гнездящихся видов из отрядов Трубноносые (буревестники, качурки) и Ржанкообразные (чайки, крачки, чистики), обитающих на островах ЗПВ, планируется предоставить позже.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В период с 4 мая по 15 июля 2017 г. обследовали все материковое побережье, а также периметры островов зал. Петра Великого от мыса Островок Фальшивый до мыса Поворотный (рис. 1). Общая длина маршрутов составила около 4500 км. В 2018 г. в ходе учетов на этих же маршрутах уточнено распределение колоний птиц и повторно оценена их

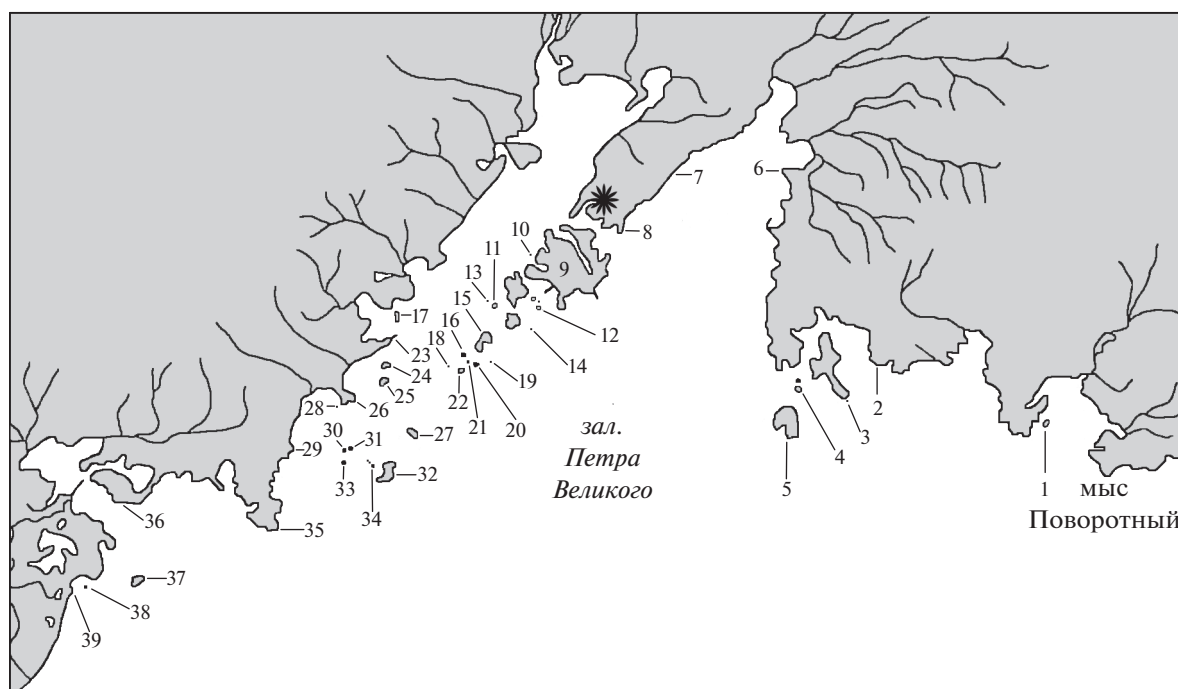


Рис. 1. Карта-схема мест проведения учета птиц. *Владивосток, 1 — о-в Лисий, 2 — мыс Трамбецкого, 3 — кекуры Пять Пальцев, 4 — о-ва Камни Унковского, 5 — о-в Аскольд, 6 — мыс Чэнюай, 7 — мыс Трех Камней, 8 — п-ов Басаргина, 9 — о-в Русский, 10 — о-в Камень Матвеева, 11 — о-в Козлова, 12 — о-в Клыкова, 13 — о-ва Два Брата, 14 — о-ва Верховского, 15 — о-в Рикорда, 16 — о-в Кротова, 17 — о-в Герасимова, 18 — о-в Циволько, 19 — о-в Карамзина, 20 — о-в Моисеева, 21 — о-в Сергеева, 22 — о-в Желтухина, 23 — п-ов Брюса, 24 — о-в Антипенко, 25 — о-в Сибирякова, 26 — п-ов Клерка, 27 — о-в Стенина, 28 — о-в Клерка, 29 — мыс Льва, 30 — о-в Гильдебрандта, 31 — о-в Де-Ливрона, 32 — о-в Большой Пелис, 33 — о-в Дурново, 34 — острова Матвеевская гряда, 35 — мыс Гамова, 36 — п-ов Краббе, 37 — о-в Фуругельма, 38 — Камни Бутакова, 39 — мыс Островок Фальшивый.

численность для выявления динамических процессов в дальнейшем.

В качестве основного метода учета использовали осмотр побережья с борта моторной лодки с помощью биноклей Olympus 12 × 50. Для более точной оценки численности плотных скоплений птиц, а также при неблагоприятных погодных условиях применяли фоторегистрацию (фотоаппарат Panasonic Lumix FZ 50) с дальнейшей камеральной обработкой данных. В ряде случаев проводили наземные учеты с высадкой на берег, что позволяло более тщательно осмотреть участки колоний, скрытые складками рельефа.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На материковом побережье и островах зал. Петра Великого гнездятся 3 вида бакланов: большой баклан *Phalacrocorax carbo* (Linnaeus, 1758), японский баклан *P. capillatus* (Temminck et Schlegel, 1849) и берингов баклан *P. pelagicus* Pallas, 1811; 3 вида цапель: малая белая цапля *Egretta garzetta* (Linnaeus, 1766), желтоклювая цапля *E. eulophotes* (Swinhoe, 1860) и серая цапля *Ardea cinerea* Linnaeus, 1758, а также малая колпица *Platalea minor* Temminck et Schlegel, 1849.

При проведении учета на о-ве Фуругельма 30 мая 2017 г. и 4–5 июня 2018 г. отмечено 1200–1300 жилых гнезд большого баклана. В новой совместной колонии большого и японского бакланов, обнаруженной в восточной части залива на о-ве Лисий, численность большого баклана в июне 2017 г. была оценена в 500 пар, а при более внимательном осмотре в 2018 г. — в 160 пар. Таким образом, общая численность большого баклана, гнездившегося в пределах зал. Петра Великого в 2017–2018 гг., составляла 1360–1460 пар. Численность японского и берингова бакланов оценена как 4300–5100 и 2500–3100 пар соответственно.

В ходе наблюдений в 2017 г. на о-ве Фуругельма отмечены одна гнездившаяся пара малой белой цапли, 7 пар желтоклювой цапли и 11 пар малой колпицы. В 2018 г. на острове гнездились соответственно 3, 6 и 12 пар этих видов птиц. Все гнезда цапель были обнаружены на булыжных пляжах, при этом гнезда обычно размещались в нишах под камнями.

Согласно проведенным в 2017–2018 гг. учетам, численность серой цапли составляла около 1000 пар, из них 500 пар обитали в колонии на о-ве Русский, 450 пар — на о-ве Фуругельма, 30–40 пар — на Камнях Бутакова, 7–10 пар — на о-ве Гильдебрандта и одна пара серой цапли гнездилась в 2017 г.

на Втором камне островов Матвеевской гряды. Кроме этого колония, состоявшая из пяти гнезд, впервые обнаружена в 2017 г. на Камнях Унковского. Это единственная колония в восточной части залива.

ОБСУЖДЕНИЕ

Большой баклан *Phalacrocorax carbo*. На морском побережье Приморского края гнездование большого баклана (менее 10 пар) впервые зарегистрировано на Камнях Бутакова (юго-западная часть зал. Петра Великого) в 1979 г. (Назаров, Шибаяев, 1984). В 1982 г. гнездившиеся птицы этого вида здесь не отмечены, но обнаружены 15 гнезд на о-ве Фуругельма (Шибаяев, 1987). В последующие годы численность колонии увеличивалась и составляла 60–70 пар в 1984 г., 202 пары в 1989 г. (Литвиненко, Шибаяев, 1996), немногим более 500 пар в 2000 г. (Литвиненко, Шибаяев, 2001) и 1200–1300 пар в 2017–2018 гг. согласно нашим данным.

До обнаружения в 2017 г. на о-ве Лисий совместной колонии японского и большого бакланов о-в Фуругельма считался единственным местом “морского” гнездования большого баклана в Приморье. Предыдущие исследования на о-ве Фуругельма показали, что, устраивая свои гнезда на земле, данные виды занимают практически одни и те же биотопы, но проявляют строгую пространственную обособленность. Исходя из этой закономерности, в 2017 г. при учете птиц на о-ве Лисий с лодки мы оценили численность большого баклана в 500 пар (Тиунов, Катин, 2018). Наземный учет в 2018 г. позволил не только достоверно определить количество гнездящихся пар (160), но и выявить строгое ярусное распределение видов, поскольку большие бакланы гнездились только на деревьях.

Различия в выборе мест гнездования большим бакланом в этих двух колониях, расположенных на островах морского побережья, позволяют предположить, что птицы, обитающие на о-ве Лисий, ранее гнездились на пресноводных водоемах внутренней части Приморского края. Именно для внутриматериковых колоний характерно строительство гнезд лишь на деревьях. Кроме этого, в последнее десятилетие отмечено снижение числа птиц, гнездящихся на пресноводных водоемах (Глушенко и др., 2016), что также может быть аргументом в пользу нашего предположения. В то же время за последнее десятилетие 2018 г. был наиболее маловодным годом для бассейна оз. Ханка в гнездовой период и поэтому наиболее благоприятным для гнездования большого баклана. Следовательно, разницу между учетными данными 2017 и 2018 гг. на о-ве Лисий можно объяснить оттоком части гнездившихся на острове птиц на исконные места размножения. Однако мы не исключаем возможного переучета численности больших бакланов на о-ве Лисий в 2017 г.

Японский баклан *Phalacrocorax capillatus*. Обычный гнездящийся вид зал. Петра Великого. В первой половине XX века количество птиц, гнездившихся в ЗПВ, существенно сократилось. Постепенное увеличение численности отмечено после 1969 г. В 1980-е гг. численность японского баклана оценивалась в 1100–1300 гнездившихся пар, распределенных в 15 колониях (Шибаяев, 1987). По другим источникам (Litvinenko, Shibaev, 1991; Литвиненко, 2011) к 1989 г. численность птиц в границах ЗПВ составляла 1500 пар. Рост численности японского баклана определялся в первую очередь увеличением количества птиц, гнездившихся на о-ве Фуругельма. В 1979 г. здесь зарегистрировано около 500 пар, в 1989 г. – 725 пар, а в 2000 г. – 1200 пар (Шибаяев, 2016), однако общая численность японского баклана в границах зал. Петра Великого оставалась неизвестной.

Согласно нашим данным, полученным в ходе обследования зал. Петра Великого, в 2017–2018 гг., общая численность японского баклана составляла 4300–5100 пар (табл. 1).

Берингов баклан *Phalacrocorax pelagicus*. Для зал. Петра Великого гнездование этого вида впервые доказано в 1965 г. на о-ве Карамзина (Нечаев, Юдаков, 1968). В 1960-е гг. 3–4 пары берингова баклана обитали на о-ве Большой Пелис (Лабзюк и др., 1971). В 1973 г. вид отмечен на о-ве Гильдебрандта, в 1979 г. – на острове Стенина и Матвеевской гряды, а в 1993 г. – на о-ве Фуругельма. Согласно учету морских птиц на островах ЗПВ, проведенному в 1982 г., численность берингова баклана составляла около 140 пар (Шибаяев, 1987). Было отмечено, что из-за дефицита мест гнездования такая численность берингова баклана для ЗПВ может быть предельной или близкой к ней. Однако с 1993 по 1999 г. зарегистрировано увеличение численности берингова баклана не только в колонии, расположенной на о-ве Фуругельма (с семи до 35 пар) (Литвиненко, Шибаяев, 2001), но и в заливе в целом (Катин и др., 2004).

Наши учеты на островах и побережье зал. Петра Великого показали, что численность берингова баклана за последние несколько десятков лет заметно увеличилась. В период учетов 2017–2018 гг. количество гнездившихся пар этого вида изменялось от 2.5 до 3.1 тыс. (табл. 2). Кроме этого, если раньше все гнездовья располагались в границах Морского заповедника, то в настоящее время берингов баклан гнездится практически на всей акватории зал. Петра Великого.

Малая белая цапля *Egretta garzetta*. Впервые отмечена в гнездовании на о-ве Фуругельма в 1998 г. (Литвиненко, Шибаяев, 2016). Птицы гнездились как совместно с желтоклювой цаплей на кустах бузины *Sambucus* sp., так и отдельно на булыжных пляжах. Практически ежегодно встречалось от одной до трех пар цапель (Литвиненко, Шибаяев, 2016).

При осмотре о-ва Фуругельма в 2017 г. была обнаружена одна гнездившаяся пара малой белой

Таблица 1. Численность японского баклана *Phalacrocorax capillatus* (пары) на островах и побережье зал. Петра Великого (Японское море)

Район	Год			
	до 1950	1963–1969	1980–1989	2017/2018
О-в Лисий	–	–	+	1000
Мыс Трамбецкого	–	–	–	10
Кекуры Пять Пальцев	–	–	30	100/200
Камни Унковского	–	–	Несколько десятков	80/300
О-в Аскольд	Много	50	20	150/220
Мыс Чэнюай	–	–	–	10
Мыс Трех Камней	–	–	–	116
П-в Басаргина	–	–	–	245/270
О-в Русский	0	0	0	190/220
Камень Матвеева	–	–	–	40
О-в Козлова	–	–	0	260/280
О-в Клыкова	–	0	0	170/185
О-ва Верховского	–	0	0	84/117
О-в Рикорда	–	0	–	24/34
О-в Кротова	–	–	0	2/9
О-в Герасимова	–	–	–	210
О-в Циволько	–	0	0	30/40
О-в Карамзина	–	100	14	250/270
О-в Моисеева	–	+	0	50
О-в Сергеева	–	–	0	10/28
О-в Желтухина	–	0	0	5/7
П-ов Брюса	–	–	–	3/6
О-в Антипенко	–	–	0	8/12
О-в Сибирякова	–	–	–	140/180
П-ов Клерка	–	–	–	3/5
О-в Стенина	–	0	55–64	24/44
О-в Клерка	–	–	–	15/30
Побережье мыс Льва–мыс Гамова	–	–	217	170/200
О-в Гильдебрандта	–	–	89–106	10/42
О-в Большой Пелис	–	40–50	33–55	25/28
О-в Дурново	–	–	6–30	12/14
О-ва Матвеевская гряда	–	+	0	22/29
П-ов Краббе	–	–	–	3/4
О-в Фуругельма	Много	50	600–750	770/780
Камни Бутакова	–	–	23–31	0
Мыс Островок Фальшивый	–	–	8	70/90
Всего	+	250+	1095–1325	4311/5080

Примечание. Здесь и в табл. 2: “–” – учет не проводили, 0 – при учете гнездящихся птицы не обнаружены.

Таблица 2. Численность берингова баклана *Phalacrocorax pelagicus* (пары) на островах и побережье зал. Петра Великого (Японское море)

Район	Год			
	до 1950	1963–1969	1980–1986	2017/2018
Кекуры Пять Пальцев	—	—	0	0/8
Камни Унковского	—	—	0	75/113
О-в Аскольд	—	0	0	60/89
П-ов Басаргина	—	—	—	190/200
О-в Русский	—	0	0	182
Камень Матвеева	—	—	—	37
О-в Козлова	—	—	0	290/312
О-в Клыкова	—	0	0	16/28
О-ва Два Брата	—	—	0	63/96
О-ва Верховского	—	0	0	94/107
О-в Рикорда	—	0	—	6/35
О-в Кротова	—	—	0	42/61
О-в Циволько	—	0	0	116/152
О-в Карамзина	—	10–15	23	404/443
О-в Сергеева	—	—	0	0/9
О-в Желтухина	—	0	0	32/51
П-ов Брюса	—	—	—	40/54
О-в Антипенко	—	—	0	40/65
О-в Сибирякова	—	—	—	120/135
П-ов Клерка	—	—	—	3
О-в Стенина	—	0	20–35	128/274
Побережье мыс Льва—мыс Гамова	—	—	0	41/84
О-в Гильдебрандта	—	—	7–12	64/67
О-в Де-Ливрона	—	—	0	3
О-в Большой Пелис	—	3–4	15–54	73/91
О-в Дурново	—	—	0	74/96
О-ва Матвеевская гряда	—	—	7–13	44/57
О-в Фуругельма	—	0	0	190/195
Всего	—	13–19	72–137	2427/3047

Примечание. Обозначения, как в табл. 1.

цапли, а при посещении острова в 2018 г. найдены 3 пары. Все гнезда находились в поселениях желтоклювой цапли на булыжных пляжах; три гнезда из четырех располагались в нишах под огромными камнями.

Желтоклювая цапля *Egretta eulophotes*. Данный вид впервые был обнаружен гнездящимся на о-ве Фуругельма в 1998 г., когда было зарегистрировано размножение 35–40 пар (Литвиненко, Шибаяев, 1999; Litvinenko, Shibaev, 2000). В 2000 г. размножалось 45 пар (Тюрин и др., 2004), в 2006 г. — около 20 пар и в 2014 г. — 11 пар (Шибаяев, 2015).

Согласно учетам, проведенным в 2017–2018 гг., численность желтоклювой цапли на о-ве Фуру-

гельма продолжает снижаться. Зарегистрировано всего 7 пар этого вида в 2017 г. и 6 пар в 2018 г. Обнаруженные гнезда размещались на булыжных пляжах, как правило, в нишах под камнями. Не найдено гнезд и на кустах бузины или барбариса *Berberis amurensis*, на которых раньше гнезда желтоклювой цапли встречались чаще всего (Шибаяев, 2011).

Серая цапля *Ardea cinerea*. На островах зал. Петра Великого этот вид отмечали на гнездовании с 1960-х гг. Наиболее крупные колонии располагались на островах Русский и Фуругельма, небольшие — на Камнях Бутакова и о-ве Гильдебрандта. В 1982 г. две пары гнездились на о-ве

Большой Пелис. Численность серой цапли в границах зал. Петра Великого в 1982 г. составляла около 1200–1250 пар, из них на о-ве Фуругельма – 600–650 пар, на о-ве Русский – приблизительно 500 пар, на о-ве Гильдебрандта – 23 пары, на Камнях Бутакова – 69 пар и на о-ве Большой Пелис – 2 пары. В 2003 г. на о-ве Гильдебрандта отмечено гнездование 18 пар (Катин и др., 2004) этого вида. Проведенные в 2017–2018 гг. учеты показали некоторое снижение численности серой цапли в ЗВП, которое произошло в результате уменьшения количества пар в колонии на о-ве Фуругельма.

Малая колпица *Platalea minor*. Отмечена на гнездовании на о-ве Фуругельма с 2003 г. В период с 2004 по 2009 г. здесь ежегодно гнездились 1–3 пары (Shibaev, 2010; Литвиненко, Шибаев, 2011). В 2017 г. отмечено 11 размножающихся пар малой колпицы, а в 2018 г. – 12 пар.

Новые сведения о численности семи видов птиц, гнездящихся на островах и побережье зал. Петра Великого, уникальны по объему. Все побережье островов и материка в заливе было охвачено учетами в течение одного гнездового сезона, причем такую работу проводили два года подряд – в 2017 и 2018 гг. Ранее численность колониально гнездящихся птиц в заливе наиболее активно изучали в 1960-е и 1980-е гг., однако данные по всем местам за один год гнездования отсутствуют, что значительно усложняет выявление динамики популяционных процессов.

Сравнение результатов единовременных учетов, проведенных нами в 2017 и 2018 гг., показало, что количество гнездящихся пар японского и берингова бакланов значительно флуктуирует в разных колониях. При этом изменяется их численность как в отдельных колониях, так и общая численность в зал. Петра Великого. В настоящее время невозможно однозначно определить причины колебания численности этих птиц, гнездящихся на участках побережья, малодоступных для людей и большей части хищников. Следует отметить, что за последние 30 лет численность четырех из семи рассматриваемых нами видов значительно увеличилась. И если у малой колпицы прирост составляет 9–10 пар, то у бакланов исчисляется тысячами. Ю.В. Шибаев (1987) отмечал, что рост численности морских птиц в зал. Петра Великого начался в 1970-х гг. благодаря созданию в 1978 г. Дальневосточного государственного морского заповедника. По данным учетов 1980-х гг., на территории заповедника обитало 100% “морской” популяции большого баклана, более 95% пар японского баклана, 83% берингова баклана и почти 60% серой цапли (от числа пар, гнездившихся в границах ЗПВ).

По учетным данным, полученным в 2017–2018 гг., доля гнездящихся на территории Морского заповедника японского и берингова бакланов значительно снизилась и составляет соответственно 24

и 28%, а доля большого баклана и серой цапли уменьшилась незначительно – соответственно до 89 и 50%. При этом снижение фактического числа гнездящихся пар отмечено лишь для серой цапли (с 650 до 500 пар). Численность японского баклана, обитающего на островах и побережье Морского заповедника, практически не изменилась: 1260 пар в 1980-е гг. и 1230 пар в 2017–2018 гг. Фактическая численность гнездящихся пар большого и берингова бакланов в границах Морского заповедника увеличилась соответственно до 800 и 750 пар. Причем рост численности большого баклана связан с увеличением количества гнездящихся птиц в одной колонии на о-ве Фуругельма, а берингова баклана – как с увеличением числа птиц в ранее известных поселениях, так и с появлением новых гнездовий на близлежащих островах.

Снижение долевого участия при стабильной (для японского баклана) или увеличившейся (для берингова баклана) фактической численности гнездящихся птиц может свидетельствовать о том, что Морской заповедник благодаря определенным условиям (охраняемая территория, достаточная кормовая база) стал районом расселения этих бакланов в зал. Петра Великого.

Таким образом, после более чем 30-летнего перерыва в “морских” орнитологических исследованиях получены оригинальные данные о численности и распределении колониально гнездящихся видов птиц на островах и побережье зал. Петра Великого Японского моря. В результате исследования отмечены три тенденции в изменении численности вида за определенный промежуток времени. Зарегистрировано значительное увеличение численности большого, японского и берингова бакланов, а также малой колпицы. За прошедший период количество размножающихся пар серой и желтоклювой цапель уменьшилось, а численность малой белой цапли не изменилась. Увеличение численности рассматриваемых видов стало возможным в том числе благодаря Морскому заповеднику, который для одних видов стал территорией “спокойного” размножения, а для других – центром расселения.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Глуценко Ю.Н., Нечаев В.А., Редькин Я.А. Птицы Приморского края: краткий фаунистический обзор. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 2016. 523 с.

- Катин И.О., Семенова О.А., Тюрин А.Н. Биота островов: распределение, состав и структура // Дальневосточный морской биосферный заповедник. Биота. Т. 2. Владивосток: Дальнаука. 2004. С. 673–786.
- Лабзюк В.И., Назаров Ю.Н., Нечаев В.А. Птицы островов северо-западной части залива Петра Великого // Орнитологические исследования на юге Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1971. С. 52–78.
- Литвиненко Н.М. Японский, или уссурийский баклан *Phalacrocorax capillatus* (Temminck et Schlegel, 1849) // Птицы России и сопредельных регионов: Пеликанообразные, Аистообразные, Фламингообразные. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 2011. С. 83–95.
- Литвиненко Н.М., Шibaев Ю.В. Значение низовий реки Туманган для поддержания разнообразия птиц (Материалы для создания национального парка и представления нового водно-болотного угодья международного значения) // Птицы пресных вод и морских побережий юга Дальнего Востока России и их охрана. Владивосток: Дальнаука. 1996. С. 49–75.
- Литвиненко Н.М., Шibaев Ю.В. Желтоклювая цапля – *Egretta eulophotes* – новый гнездящийся вид в орнитофауне России // Рус. орнитол. журн. Экспресс-выпуск. 1999. № 70. С. 7–9.
- Литвиненко Н.М., Шibaев Ю.В. Птицы водно-болотного угодья “Туманган” (биоразнообразие и проблемы охраны) // Экологическое состояние и биота юго-западной части залива Петра Великого и устья р. Туманган. Т. 2. Владивосток: Дальнаука. 2001. С. 5–10.
- Литвиненко Н.М., Шibaев Ю.В. Малая колпица *Platylea minor* Temminck et Schlegel, 1849 // Птицы России и сопредельных регионов: Пеликанообразные, Аистообразные, Фламингообразные. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 2011. С. 497–507.
- Литвиненко Н.М., Шibaев Ю.В. О гнездовании малой белой цапли *Egretta garzetta* на крайнем юго-западе Приморья (о-в Фуругельма) // Дальневост. орнитол. журн. 2016. № 5. С. 61–68.
- Назаров Ю.Н., Шibaев Ю.В. Список птиц Дальневосточного государственного морского заповедника // Животный мир Дальневосточного морского заповедника. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1984. С. 75–95.
- Нечаев В.А., Юдаков А.Г. О гнездовании морских птиц на островах залива Петра Великого (Южное Приморье) // Изв. Сибир. отд. АН СССР. Новосибирск. 1968. № 15. Вып. 3. С. 93–97.
- Тиунов И.М., Катин И.О. Численность и распределение большого баклана *Phalacrocorax carbo* (Linnaeus, 1758) в заливе Петра Великого Японского моря // Биол. моря. 2018. Т. 44. № 2. С. 141–142.
- Тюрин А.Н., Маркевич А.И., Мельникова Л.А. Аннотированный список биоты островов // Дальневосточный морской биосферный заповедник. Биота. Т. 2. Владивосток: Дальнаука. 2004. С. 475–494.
- Шibaев Ю.В. Кадастр колоний и мониторинг некоторых видов птиц залива Петра Великого (Японское море) // Распространение и биология морских птиц Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. 1987. С. 43–59.
- Шibaев Ю.В. Желтоклювая цапля *Egretta eulophotes* (Swinhoe, 1860) // Птицы России и сопредельных регионов: Пеликанообразные, Аистообразные, Фламингообразные. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 2011. С. 295–298.
- Шibaев Ю.В. Желтоклювая цапля – редкий вид на северном пределе гнездования (современное состояние, элементы биологии) // XIV Международ. орнитол. конф. Северной Евразии: Тез. докл. Алматы. 2015. С. 544.
- Шibaев Ю.В. Остров Фуругельма и дельта реки Туманная // Морские ключевые орнитологические территории Дальнего Востока России. М.: РОСИП. 2016. С. 122–124.
- Litvinenko N.M., Shibaev Y.V. Status and conservation of the seabirds nesting in southeast USSR // Seabirds status and conservations: A supplement. Cambridge: International Council for Bird Preservation. Techn. Publ. № 11. 1991. P. 175–204.
- Litvinenko N.M., Shibaev Y.V. Importance of Furugelm Island in the Sea of Japan for wetland birds: the first record of a breeding colony of the Chinese egret *Egretta eulophotes* // Oryx. 2000. V. 34. № 4. P. 335–337.
- Shibaev Y.V. Breeding of the Black-faced Spoonbill (*Platylea minor*) in the Peter the Great Bay (Primorye, Russia). Situation and prospects // Annu. Rep. Pro Natura Fund. 2010. V. 19. P. 151–163.

Colonial Nesting Birds of Peter the Great Bay, Sea of Japan (Pelecaniformes, Ciconiiformes)

I. M. Tiunov^a and I. O. Katin^b

^aFederal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022, Russia

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

This study reports recent data on the distribution and breeding abundance of seven species of colonial birds on the coast of Peter the Great Bay, Sea of Japan. Over the past 30 years, three species of cormorants (great, Japanese, and pelagic cormorants), as well as black-faced spoonbill, have significantly increased their numbers. The number of breeding pairs of gray heron and Chinese egret decreased, while the number of little egret did not change.

Keywords: colonial birds, abundance, distribution, Peter the Great Bay, Sea of Japan

УДК 575.21:575.857:597.552.5

ЯРОВОЙ ЭКОТИП ПРОХОДНОЙ МИКИЖИ *PARASALMO* (*ONCORHYNCHUS*) *MYKISS* (WALBAUM, 1792) (SALMONIDAE, SALMONIFORMES) НА КАМЧАТКЕ

© 2020 г. К. В. Кузищин^{1, 2, *}, М. А. Груздева¹, А. В. Семенова¹, Д. С. Павлов^{1, 2}

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва 119234, Россия

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

*e-mail: KK_office@mail.ru

Поступила в редакцию 05.07.2019 г.

После доработки 16.12.2019 г.

Принята к публикации 30.01.2020 г.

Впервые на Камчатке установлено существование ярового сезонного экотипа проходной микижи. Рыбы этого экотипа заходят в реки в мае, нерестятся с рыбами озимого экотипа в те же сроки и на тех же нерестилищах. Установлено, что яровой и озимый экотипы представляют единую популяцию, так как в результате анализа изменчивости микросателлитных локусов двух экотипов не обнаружено различий между ними. Яровой и озимый экотипы проходной микижи Камчатки не являются аналогами зимнего и летнего стальноголового лосося Северной Америки. Проходную микижу ярового экотипа из рек Камчатки можно рассматривать как временную адаптивную форму, свойственную теплым периодам крупномасштабных климатических и океанических флуктуаций в Северной Пацифике.

Ключевые слова: микижа, симпатричные сезонные экотипы, озимый, яровой, западная Камчатка, адаптации

DOI: 10.31857/S013434752006008X

Микижа *Parasalmo mykiss* (Walbaum) – полиморфный вид лососевых рыб. В его состав входят разные экологические группы: жилые, полупроходные и проходные; у проходной микижи известны сезонные экотипы (расы), которые рассматривают как важные элементы структуры вида. До недавнего времени считали, что озимый и яровой сезонные экотипы (расы) существуют в Северной Америке, а в Азии представлен лишь озимый экотип (Whitler, 1966; Light et al., 1989; Павлов и др., 2001; Behnke, 2002). Однако в начале XXI века появились, а к настоящему времени пополнились сведения о существовании яровой микижи на Камчатке (Кузищин и др., 2007).

Цели данного исследования – изучить биологические и морфологические особенности яровой микижи на Камчатке, определить уровень генетической дифференциации ярового и озимого экотипов, а также оценить разнообразие сезонных экотипов микижи в Азии и Северной Америке.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в мае–октябре в 2003–2008 гг. в реках Коль, Кехта и Утхолок. Река Коль горного и предгорного типа длиной около 130 км и шириной в устье около 70 м, расход воды в межень 55–57 м³/с, площадь водосборного бассейна

1580 км²; размножение микижи приурочено к тундровым притокам. Река Кехта тундровая, ее длина 62 км, площадь водосборного бассейна 657 км², расход воды в межень в устье 2.2 м³/с; микижа размножается в основном русле среднего течения. Река Утхолок горно-тундровая, ее длина около 140 км, площадь водосборного бассейна 1350 км², расход воды в межень 12.3 м³/с; микижа нерестится в основном русле и в тундровых притоках среднего течения (собственные данные).

У пойманных рыб измеряли длину и обхват тела, брали пробы чешуи и ткани для генетического анализа; затем рыб метили индивидуальными номерными метками. Большую часть рыб после измерений отпускали; несколько особей использовали для полного биологического и морфометрического анализа в соответствии с разрешениями Министерства природных ресурсов и экологии РФ (Павлов и др., 2001). Нерестилища микижи определяли по результатам обловов участков рек с последующим нелетальным сбором материала; проводили визуальные подводные наблюдения для изучения нереста. Соотношение яровых и озимых рыб определяли методом облова нерестилищ и визуально в ходе подводных наблюдений (продолжительность наблюдений 54 ч); принадлежность конкретной особи к сезонному экотипу устанавливали по окраске и строению чешуи.

Таблица 1. Особенности анадромной миграции микижи ярового экотипа в реках западной Камчатки

Река	Сроки хода	Температура, °С		Соленость воды в прибрежной зоне моря, ‰
		в реке	в прибрежной зоне моря	
Коль	15–18.05	2.2–2.8	3.1–3.6	20–24
Кехта	15–16.05	3.2–3.8	3.1–3.6	20–24
Утхолок	28.05–05.06	3.0–3.5	3.0–3.5	18–22

Микросателлитный анализ. Методики выделения и амплификации ДНК опубликованы ранее (Павлов и др., 2011). Проанализированы 6 микросателлитных локусов, разработанных для исследований лососевых рыб: *Ssa197*, *Ssa20.19*, *One103*, *One112*, *Oki10* и *Ots3* (Sánchez et al., 1996; Small et al., 1998; Smith et al., 1998; Olsen et al., 2000). Эффективность и высокая разрешающая способность данной панели локусов для популяционно-генетического анализа микижи азиатской части ареала подтверждена нами ранее (Семенова и др., 2010; Павлов и др., 2011, 2019).

Статистическую обработку результатов микросателлитного анализа проводили с использованием программ GDA 1.0; Micro-Checker 2.2.3, GENEPOP 4.2, FSTAT 2.9.3 (Van Oosterhout et al., 2004; Rousset, 2008). Достоверность различий показателей генетической дифференциации между выборками оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) в программе Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анадромная миграция производителей. *Нерест.* В 2005–2006 гг. впервые были получены неопровержимые доказательства весеннего захода проходной микижи в р. Кехта, куда она заходит только после прорыва устья реки в середине мая, так как с декабря до этого времени через заблокированное устье невозможна анадромная или катадромная миграция любых рыб (Кузищин и др., 2007). Доказательства весеннего захода яровой микижи в реки Коль и Утхолок получены в результате обловов устьевой зоны.

Анадромная миграция микижи ярового экотипа происходит в разные сроки, но при сходных значениях температуры воды в реках и в прибрежной части моря (табл. 1). Река Утхолок расположена приблизительно на 450 км севернее двух других рек; этим обусловлен более поздний заход в нее яровой микижи. В южных реках Коль и Кехта период захода яровой микижи составляет 2–3 дня, в северной р. Утхолок – около недели (табл. 1).

По данным повторных поимок меченых рыб ($n = 11$) яровая микижа после захода из моря в реки Коль и Кехта за 4–5 дней достигает нерестилищ в среднем течении реки, преодолевая по 9–15 км (в среднем 13.4) в день. Визуальные наблюдения показали, что яровая микижа размножается совместно

с озимой на одних и тех же нерестилищах. В р. Утхолок яровая микижа за 7–10 дней достигает нерестилищ, которые удалены от устья на 30–50 км. Здесь, как и в реках Кехта и Коль, особи разных экотипов нерестятся в одних и тех же местах и образуют совместные пары производителей.

Описание производителей ярового экотипа. При заходе из моря яровая микижа имеет типичную пелагическую окраску: верх головы и спина темно-серые с резким переходом на серебристые бока головы и тела, а низ головы, жаберные лучи и брюхо белые; розовая окраска на боках тела и голове отсутствует. Хвост темно-серый; нижние неветвистые лучи хвоста светлые, средние лучи серебристые с перламутровым отливом; парные плавники белые или светлые.

На нерестилищах проходная микижа ярового экотипа приобретает брачный наряд, который выражен слабее, чем у рыб озимого экотипа. Яровые рыбы зеленовато-оливковые; бока тела и жаберная крышка светло-розовые, однако серебристый отенок боков тела не исчезает; брюхо светло-серое; серебристый цвет средних лучей хвостового плавника становится более блеклым, но не исчезает; чешуя не вырастает в кожу. Достигшая нерестилищ озимая микижа бурого цвета, брюхо темное, на боках яркая красная полоса, все плавники почти черные, чешуя глубоко вырастает в кожу. На нерестилищах яровая микижа хорошо отличается от озимой, особенно самки.

Строение чешуи. Особи яровой и озимой микижи хорошо различаются между собой по строению чешуи. У яровой микижи при заходе из моря (весна) наружный край сформирован 5–7 (в среднем 6.1) широкими склеритами после годовой морской зоны (рис. 1а). У озимой микижи при заходе из моря (осень) на наружном крае чешуи 3–5 узких (“зимних”) склеритов (рис. 1б). Весной на чешуе озимых рыб начинает формироваться нерестовая метка, которая у некоторых особей может появляться еще до нереста (рис. 1б).

Соотношение экотипов. Во всех трех реках резко преобладала озимая микижа, яровая микижа составляла менее 5% локальной популяции (табл. 2).

Размерный, весовой и половой состав. Длина и масса тела яровой и озимой микижи из отдельных рек сходны, хотя пределы варьирования показателей всегда были больше у озимых рыб (табл. 3). Среди ярового экотипа в разные годы и в разных реках самки составляли 50–60%; среди озимого

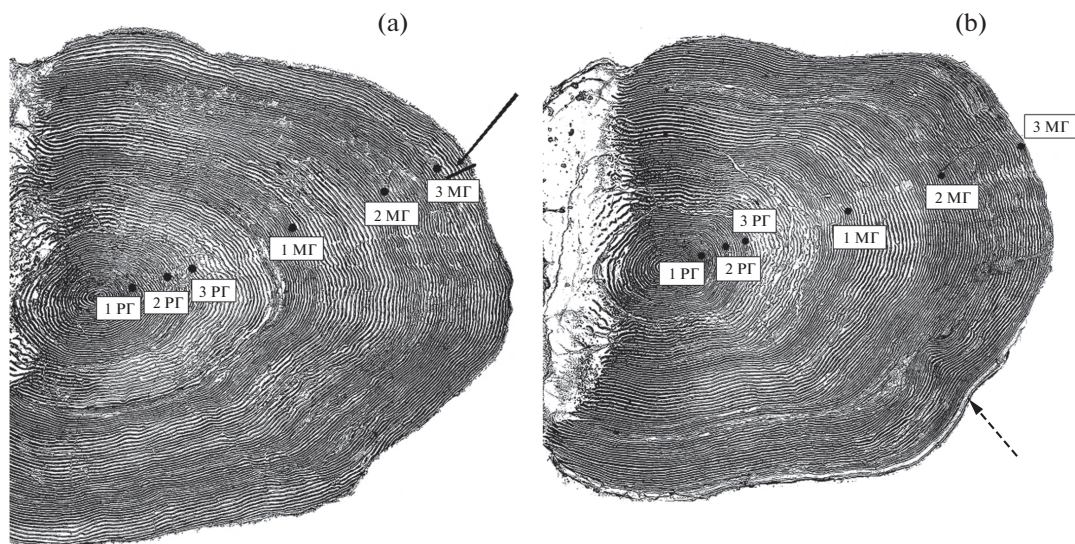


Рис. 1. Чешуя яровой и озимого экотипов проходной микижи на примере р. Кехта. а – яровая самка, возраст 3.3+, $FL = 813$ мм, 17.05.2006 г.; сплошной стрелкой указан наружный край, образованный семью широкими “весенними” склеритами после морского зимнего годового кольца. б – озимая самка, возраст 3.3, $FL = 854$ мм, 21.05.2006 г.; наружный край образован четырьмя узкими “зимними” склеритами; пунктирной стрелкой указана формирующаяся нерестовая метка. Черными точками обозначены границы годовых зон. Обозначения: 1 РГ–3 РГ – первый–третий речные годы; 1 МГ–3 МГ – первый–третий морские годы.

экотипа доля самок достигала 63–74%. Плодовитость самок и диаметр икры у яровой и озимой микижи были сходны (табл. 4).

Возрастной состав микижи яровой и озимого экотипов был сходен. У озимого экотипа биографических групп было больше, чем у яровой, но модальная не различалась и составляла 3.3+ (табл. 5).

Морфологические особенности. У микижи яровой и озимого экотипов из одной реки не выявлено достоверных различий в значениях меристических признаков (табл. 6).

Изменчивость микросателлитных локусов. Программа Micro-Checker не обнаружила возможных ошибок генотипирования или присутствия нуль-аллелей в выборках ни в одном из изученных локусов. Достоверных отклонений в распределении генотипов от теоретического равновесия Харди–Вайнберга не выявлено (табл. 7). Генотипические распределения при объединении в одну выборку яровой и озимой микижи из одной реки были также равновесны.

У микижи обоих экотипов из р. Утхолок значения генетического разнообразия были меньше, чем у яровой и озимой микижи из рек Коль и Кехта (табл. 7), однако достоверных различий между всеми выборками ни по оценкам средней ожидаемой гетерозиготности, ни по аллельному разнообразию не обнаружено (ANOVA, $H_E: p = 0.83$; $A_R: p = 0.87$). Ни в одной из изученных рек не выявлено достоверных различий по оценкам генетического разнообразия между яровой и озимой микижей в пределах одной реки ($p > 0.05$).

Общая оценка генетической дифференциации микижи из разных рек достоверна: $\theta = 0.039$ с 95% доверительным бутстреп-интервалом CI [0.007; 0.092]. В пределах каждой реки между микижей с разными экотипами отсутствовали достоверные генетические различия: р. Утхолок $\theta = -0.017$, 95% CI [-0.0027; -0.004]; р. Коль $\theta = -0.017$, 95% CI [-0.0027; -0.004]; р. Кехта $\theta = 0.012$, 95% CI [-0.013; 0.034]. Все точные тесты общей дифференциации для каждого локуса отдельно, рассчитанные на

Таблица 2. Оценки соотношения проходной микижи яровой и озимого экотипов в реках западной Камчатки

Река, год	Доля обследованных нерестилищ, %	Метод оценки	Количество учтенных рыб, экз.		Доля яровых рыб, %
			озимые	яровые	
Коль, 2004	100	Контрольный облов	94	5	4.7
Коль, 2006	100	»	82	4	4.8
Кехта, 2004	~70	Подводные наблюдения	4750	200	4.2
Кехта, 2006	~65	»	4380	180	4.1
Утхолок, 2004	~10	Контрольный облов	224	11	4.9

Таблица 3. Длина и масса тела у разных экотипов проходной микижи из рек западной Камчатки

Река	Яровой экотип	Озимый экотип
Коль	743.3 (720–792)[15]	739.3 (594–854)[67]
	4758 (4153–6012)	4476 (2541–6852)
Кехта	712.6 (703–813)[29]	745.2 (688–850)[175]
	3822 (3270–5850)	4132 (3018–6675)
Утхолок	789.2 (725–835)[34]	775.9 (553–873)[279]
	5126 (4004–5876)	4953 (1737–7883)

Примечание. Над чертой – длина тела по Смитту, мм; под чертой – масса тела, г. В круглых скобках – пределы варьирования; в квадратных скобках – число рыб, экз.

Таблица 4. Плодовитость и диаметр икры у самок ярового и озимого экотипов проходной микижи из рек западной Камчатки

Река	Яровой экотип		Озимый экотип	
	плодовитость, экз.	диаметр икры, мм	плодовитость, экз.	диаметр икры, мм
Коль	7916 (6975–8753) [10]	5.35 (5.0–5.7)	7797 (6043–9964) [18]	5.34 (5.0–5.7)
Кехта	7477 (6885–8896) [16]	5.34 (5.1–5.6)	7803 (5979–10302) [23]	5.31 (5.0–5.6)
Утхолок	8071 (6696–9344) [12]	5.37 (5.1–5.6)	8005 (5270–11766) [34]	5.27 (5.1–5.5)

Примечание. Данные для весеннего периода года, все самки на 5-й стадии зрелости; у каждой самки брали 20 икринок и получали средний диаметр икринки у одной самки, затем данные по всем самкам усредняли. В круглых скобках – пределы варьирования, в квадратных скобках – число рыб, экз.

основании частот аллелей и генотипов, также недостоверны.

Попарные сравнения по F_{ST} -показателям недостоверны для яровой и озимой микижи из одной реки, а также для микижи из рек Коль и Кехта. Яровая и озимая микижа из р. Утхолок в большинстве попарных сравнений достоверно отличалась от микижи из рек Коль и Кехта (табл. 8).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученный материал убедительно доказывает существование на Камчатке ярового экотипа проходной микижи, важнейшей особенностью которого является отсутствие изоляции от микижи озимого экотипа. В пределах одной реки яровая и озимая микижа характеризуются близкими значениями показателей генетической изменчивости и отсутствием генетической дифференциации по исследованным локусам, что предполагает отсутствие репродуктивной изоляции между ними. Значительная пространственная генетическая дифференциация камчатских популяций вида, выяв-

ленная с помощью сходной панели микросателлитных локусов (Павлов и др., 2011, 2019), позволяет считать выводы об отсутствии генетической дифференциации между микижей разных экотипов обоснованными и не связанными с недостаточной разрешающей способностью выбранных генетических маркеров. Отличие микижи р. Утхолок от остальных азиатских популяций вида было показано и ранее (Павлов и др., 2011, 2019); оно обусловлено значительной географической удаленностью. Генетическое сходство микижи рек Коль и Кехта можно объяснить близостью этих рек и возможным обменом мигрантами между ними. Таким образом, данные микросателлитного анализа позволяют заключить, что яровой и озимый экотипы микижи внутри одной речной системы представляют собой репродуктивно единую популяцию.

Обнаружение яровой расы микижи стало возможным благодаря мониторингу, проводимому с 1965 г. по настоящее время. Полученный материал указывает на более сложную, чем считали ранее, структуру этого вида в азиатской части ареала. Не-

Таблица 5. Биографические группы ярового и озимого экотипов проходной микижи из рек западной Камчатки

Река	Яровой экотип	Озимый экотип
Коль	3.2+, 3.3+ , 4.2+, 4.3+	2.2+, 3.1+, 3.2+, 3.3+ , 3.4+, 4.2+, 4.3+
Кехта	2.3+, 3.2+, 3.3+ , 4.3+	2.2+, 3.1+, 3.2+ , 3.3+ , 3.4+, 3.5+, 4.2+, 4.3+, 4.4+
Утхолок	2.3+, 3.2+, 3.3+ , 4.3+	2.3+, 2.4+, 3.1+, 3.2+, 3.3+ , 3.4+, 3.5+, 3.6+, 4.1+, 4.2+, 4.3+, 4.4+

Примечание. Жирным шрифтом выделены модальные биографические группы.

Таблица 6. Морфометрическая характеристика микижи ярового и озимого экотипов из рек западной Камчатки

Признак	р. Коль		р. Кехта		р. Утхолок	
	яровой, $n = 8$	озимый, $n = 18$	яровой, $n = 11$	озимый, $n = 25$	яровой, $n = 15$	озимый, $n = 50$
<i>ll</i>	127.1 ± 1.1 (121–133)	127.6 ± 0.7 (119–134)	125.4 ± 1.1 (122–130)	126.1 ± 1.1 (123–130)	125.5 ± 1.0 (122–129)	126.4 ± 0.8 (124–130)
<i>D</i>	9.71 ± 0.12 (9–10)	9.83 ± 0.13 (9–11)	9.63 ± 0.16 (9–11)	9.85 ± 0.11 (9–11)	9.22 ± 0.19 (8–10)	9.00 ± 0.17 (8–10)
<i>A</i>	9.78 ± 0.13 (9–10)	9.50 ± 0.11 (9–10)	9.80 ± 0.15 (9–11)	9.76 ± 0.11 (9–10)	9.00 ± 0.24 (8–10)	8.88 ± 0.14 (8–10)
<i>P</i>	13.07 ± 0.16 (12–14)	13.21 ± 0.18 (11–14)	13.02 ± 0.17 (12–14)	12.84 ± 0.12 (12–14)	13.00 ± 0.20 (12–14)	12.68 ± 0.17 (12–15)
<i>V</i>	8.28 ± 0.10 (8–9)	8.45 ± 0.12 (8–10)	8.85 ± 0.18 (8–9)	8.61 ± 0.11 (8–9)	8.89 ± 0.11 (8–9)	8.78 ± 0.15 (8–9)
<i>rb1</i>	12.01 ± 0.19 (11–13)	11.73 ± 0.13 (10–12)	11.55 ± 0.19 (11–13)	11.84 ± 0.13 (11–13)	11.48 ± 0.31 (10–13)	12.00 ± 0.24 (11–13)
<i>rb2</i>	11.28 ± 0.12 (11–12)	11.08 ± 0.14 (10–12)	11.28 ± 0.21 (11–13)	11.38 ± 0.12 (11–13)	11.11 ± 0.21 (10–12)	11.44 ± 0.18 (11–13)
<i>sp.br</i>	19.00 ± 0.39 (17–21)	19.46 ± 0.18 (18–22)	19.27 ± 0.42 (18–21)	19.00 ± 0.25 (18–21)	19.56 ± 0.24 (19–21)	19.78 ± 0.22 (19–23)
<i>pc</i>	46.07 ± 1.55 (41–61)	49.12 ± 1.22 (38–63)	42.77 ± 1.78 (49–51)	49.23 ± 1.33 (44–56)	40.67 ± 1.04 (39–42)	41.40 ± 0.87 (38–44)
<i>vert</i>	63.85 ± 0.29 (62–65)	63.50 ± 0.20 (62–66)	62.22 ± 0.73 (61–64)	62.38 ± 0.56 (61–64)	62.00 ± 0.37 (60–63)	62.22 ± 0.40 (60–63)

Примечание. *ll* – число прободенных чешуй в боковой линии; *D*, *A*, *P*, *V* – число ветвистых лучей соответственно в спинном, анальном, грудных и брюшных плавниках; *rb1* и *rb2* – число жаберных лучей слева и справа; *sp.br* – число жаберных тычинок; *pc* – число пилорических придатков; *vert* – число позвонков.

обходимо отметить, что яровой и озимый экотипы проходной микижи Камчатки отличаются от сезонных экотипов проходной микижи из рек Северной Америки.

В Северной Америке описаны два сезонных экотипа проходной микижи: стальноголовый лосось зимнего хода (winter run steelhead – *WRS*), который заходит из моря в реки в декабре–марте со зрелыми половыми продуктами и размножается через несколько недель после захода, а также стальноголовый лосось летнего хода (summer run steelhead – *SRS*), заходящий на нерест из моря в реки в августе–ноябре с незрелыми половыми продуктами и нерестящийся через 6–8 мес. весной следующего года. Данные экотипы имеют мозаичное распространение: *WRS* населяет относительно короткие реки к западу от Скалистых гор; *SRS* приурочен к крупным речным системам и выделен в особую филогенетическую группировку в ранге подвида (Withler, 1966; Busby et al., 1996; Behnke, 2002; Brannon et al., 2004). При симпатрии в крупном речном бассейне экотип *WRS* для размножения использует притоки нижнего течения, а экотип *SRS* нерестится далеко вверх по течению (Leider et al., 1984; Busby et al., 1996; Brannon et al., 2004). В коротких реках побережья экотипы *SRS* и *WRS* также встречаются совместно, однако и в этом случае наблюдаются пространственное разобщение нерестилищ и репродуктивная изоляция между ними (Leider et al., 1984; Van Hulle, 1989; Matala et al., 2009) и, как следствие, генетические различия между экотипами (Busby et al., 1996; Nielsen, Fountain, 1999; Brannon et al., 2004).

В реках Северной Америки сезонные экотипы проходной микижи представляют собой обособленные самостоятельные дивергировавшие группировки, тогда как экотипы проходной микижи на Камчатке – это неразделимые компоненты одной нерестовой совокупности, элементы изменчивости на внутривидовом уровне орга-

низации. Таким образом, яровой и озимый экотипы проходной микижи на Камчатке, несмотря на некоторые черты сходства, не тождественны экотипам *WRS* и *SRS* Северной Америки, поэтому их следует рассматривать как особые единицы природного разнообразия вида.

В 1970-е гг., когда были начаты исследования биологии вида на Камчатке, яровой экотип проходной микижи не был обнаружен (Савваитова и др., 1973), хотя его поиск был одной из задач экспедиций 1965–1973 гг. (персональное сообщение К.А. Савваитовой, 2006 г.). Предположение о существовании яровой микижи в р. Большая высказывал В.А. Максимов (1976), однако ему не удалось найти достоверных доказательств. Поэтому есть основания полагать, что в 1960–1970-х гг. яровой экотип проходной микижи в реках Камчатки отсутствовал. Обнаружение в начале XXI века на Камчатке яровой проходной микижи может быть следствием масштабных климатических изменений, происходящих в Северной Пацифике. В морских водах северной части Тихого океана с начала XX века до конца 1970-х гг. наблюдалась “холодная эпоха”, а с конца 1990-х гг. здесь отмечено повышение температуры воды (Mantua, Hare, 2002; Overland et al., 2008). Это обусловило смещение в северном направлении нагульной части ареала лососей, особенно в западной части Тихого океана (Welch et al., 2000; Abdul-Aziz et al., 2011; Myers et al., 2016).

Проходная микижа в период морской фазы жизненного цикла чувствительна к температуре поверхностных вод. Низкая температура воды особенно в зимнее время стала причиной ее отсутствия в бассейне Берингова моря (Light et al., 1989; Burgner et al., 1992). В связи с этим представляется вероятным, что на фоне устойчивого увеличения температуры поверхностных морских вод зона нагула проходной микижи Камчатки также изменилась. Известно, что часть проходной микижи Камчатки нагуливается и зимует в

Таблица 7. Генетическая изменчивость микижи ярового и озимого экотипов из рек Коль, Кехта и Утхолок западной Камчатки по микросателлитным локусам

Локус	Показатель	Экотип					
		р. Коль		р. Кехта		р. Утхолок	
		яровой	озимый	яровой	озимый	яровой	озимый
<i>Ssa197</i>	<i>n</i>	6	10	7	21	12	27
	<i>A/A_R</i>	2/2	2/1.99	2/2	2/1.99	2/1.5	1/1
	<i>H_E</i>	0.303	0.394	0.362	0.470	0.083	0.000
	<i>H_O</i>	0.333	0.500	0.428	0.428	0.083	0.000
	<i>p</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	—
<i>Ssa20.19</i>	<i>n</i>	6	10	7	21	12	26
	<i>A/A_R</i>	3/3	3/3	3/2.9	3/2.8	3/2.7	3/2.8
	<i>H_E</i>	0.621	0.568	0.604	0.605	0.583	0.601
	<i>H_O</i>	0.666	0.400	0.571	0.523	0.666	0.692
	<i>p</i>	1.000	0.266	1.000	0.460	1.000	4.434
<i>One103</i>	<i>n</i>	6	10	7	21	12	27
	<i>A/A_R</i>	2/2	2/1.95	2/2	2/1.95	2/1.98	2/1.97
	<i>H_E</i>	0.409	0.268	0.494	0.315	0.344	0.372
	<i>H_O</i>	0.500	0.100	0.428	0.285	0.250	0.333
	<i>p</i>	1.000	0.159	1.000	1.000	0.402	0.616
<i>One112</i>	<i>n</i>	6	9	7	21	12	26
	<i>A/A_R</i>	7/7	6/4.9	7/6.5	9/5.5	8/5.7	10/5.2
	<i>H_E</i>	0.893	0.778	0.879	0.797	0.807	0.729
	<i>H_O</i>	0.833	0.889	0.857	0.809	0.750	0.653
	<i>p</i>	0.734	0.528	0.404	0.340	0.445	0.054
<i>Oki10</i>	<i>n</i>	6	9	6	20	12	27
	<i>A/A_R</i>	7/7	7/5.8	5/5	10/5.7	4/3.9	6/4.1
	<i>H_E</i>	0.878	0.810	0.575	0.805	0.764	0.765
	<i>H_O</i>	0.833	0.778	0.666	0.800	0.916	0.851
	<i>p</i>	0.763	0.763	1.000	0.139	0.969	0.065
<i>Ots3</i>	<i>n</i>	6	10	7	21	12	27
	<i>A/A_R</i>	3/3	3/2.6	3/2.7	3/2.7	2/1.5	2/1.2
	<i>H_E</i>	0.439	0.352	0.274	0.430	0.083	0.037
	<i>H_O</i>	0.500	0.300	0.285	0.523	0.083	0.037
	<i>p</i>	1.000	0.310	1.000	0.767	1.000	1.000
Среднее	<i>n</i>	6	9.6	6.8	20.8	12	26.6
	<i>A/A_R</i>	4/4	3.8/3.4	3.7/3.5	4.8/3.4	3.5/2.9	4/2.7
	<i>H_E</i>	0.590	0.528	0.531	0.570	0.444	0.417
	<i>H_O</i>	0.611	0.494	0.539	0.561	0.458	0.428
	<i>p</i>	1.000	0.574	0.999	0.771	0.898	0.083
Среднее в выборках разных рек	<i>n</i>	15.6		27.6		38.6	
	<i>A/A_R</i>	4.5/4.5		5/4.4		4.3/3.5	
	<i>H_E</i>	0.545		0.564		0.422	
	<i>H_O</i>	0.538		0.556		0.437	
	<i>p</i>	0.727		0.697		0.233	

Примечание. *A* — число аллелей; *A_R* — аллельное разнообразие, скорректированное на размер выборки; *H_E* — ожидаемая гетерозиготность; *H_O* — наблюдаемая гетерозиготность, *p* — значение вероятности отклонения распределения генотипов от теоретического распределения Харди–Вайнберга.

Таблица 8. Оценки попарной генетической дифференциации F_{ST} яровой (Я) и озимой (О) микижи из рек западной Камчатки

	Коль-Я	Коль-О	Кехта-Я	Кехта-О	Утхолок-Я	Утхолок-О
Коль-Я	///	—	—	—	—	—
Коль-О	−0.026	///	—	—	—	—
Кехта-Я	−0.006	0.027	///	—	—	—
Кехта-О	−0.007	−0.018	0.010	///	—	—
Утхолок-Я	0.013	0.038	0.031	0.043	///	—
Утхолок-О	0.049	0.057	0.048	0.061	−0.017	///

Примечание. Жирным шрифтом выделены статистически достоверные значения ($p < 0.05$).

районе южных Курильских островов (Коваленко и др., 2005). Следовательно, повышение температуры поверхностных вод в западной Пацифике в первое десятилетие XXI века могло привести к смещению на север мест зимнего морского обитания микижи, а более ранний прогрев морских и прибрежных вод обеспечил возможность ее миграции к рекам для размножения весной в мае. Известно, что проходная микижа может совершать морские миграции при температуре 2.8–3.0°C в прибрежной зоне с пониженной соленостью (Burgner et al., 1992; Welch et al., 2000; Myers et al., 2016).

Так как к середине мая температура воды в прибрежной морской зоне вблизи устьев рек Коль и Кехта составляет почти 3°C, а соленость существенно ниже океанической, становится возможным подход яровых проходных рыб к устьям рек в середине мая до начала нереста. Скорее всего, яровые особи проходной микижи Камчатки — это часть локальных популяций, которые по каким-то причинам (возможно, из-за более низкого темпа роста, чем у озимых) за лето—осень предыдущего года не достигли физиологического состояния, необходимого для захода в реки, но были готовы к размножению уже следующей весной.

Разные авторы указывают на то, что изменение температурного режима морских вод может приводить к изменениям в структуре популяций лососей. Так, в некоторых реках Калифорнии в локальных стадах стальноголового лосося из-за прогрева морских вод появились так называемые полуфунтовики — особи с 3–4 месяцами морского нагула, которые возвращаются в реки неполовозрелыми. Ранее их здесь не отмечали (Hayes et al., 2016).

В связи с этим появление на Камчатке среди локальных популяций ярового экотипа микижи представляется вполне вероятным адаптивным ответом на масштабные изменения в морской среде обитания. Данная гипотеза объясняет то, что, несмотря на значительные усилия, в 1965–1971 гг. яровая микижа на Камчатке не была обнаружена. В эти годы в морских водах Северной Пацифики наблюдался период низких температур.

Таким образом, яровой экотип проходной микижи Камчатки может рассматриваться как временная адаптивная форма, свойственная теплым периодам крупномасштабных климатических и океанических флуктуаций в Северной Пацифике. Численность и соотношение данного экотипа с озимым экотипом характеризуются изменчивостью и, скорее всего, определяются сложной системой обратных связей в морских экосистемах.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках проекта МГУ “Ноев ковчег” (обработка генетического материала); анализ многолетних данных, подготовка сводных таблиц и рукописи выполнены при поддержке гранта РНФ 19-14-00015.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность участникам экспедиции МГУ–WSC (“Wild Salmon Center”, Портленд, США) 1994–2008 гг. за помощь в сборе полевого материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Коваленко С.А., Шубин А.О., Немчинова И.А. Распределение и биологическая характеристика микижи *Parasalmo mykiss* (Salmonidae) в прикурильских водах Тихого океана и в Охотском море // Вопр. ихтиологии. 2005. Т. 45. № 1. С. 70–80.
- Кузищин К.В., Мальцев А.Ю., Груздева М.А. и др. Симпатричные сезонные расы микижи *Parasalmo mykiss* (Walb.) на Камчатке // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы VIII международ. науч. конф., посвященной 250-летию с начала Второй Камчатской экспедиции (1732–1733 гг.). (Петропавловск-Камчатский, 27–28 ноября 2007 г.). Петропавловск-Камчатский: Изд-во Камчатпресс. 2007. С. 56–59.
- Максимов В.А. Экология популяций камчатской микижи *Salmo mykiss* (Walbaum) р. Большой (западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16. Вып. 1 (96). С. 16–20.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Научный мир. 2001. 200 с.
- Павлов С.Д., Семенова А.В., Рубцова Г.А., Афанасьев К.И. Анализ изменчивости микросателлитных локусов у камчатской микижи (*Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss*) // Генетика. 2011. Т. 47. № 10. С. 1346–1356.
- Павлов С.Д., Семенова А.В., Мельникова М.Н. Дифференциация камчатских популяций микижи *Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss* по локусам микросателлитной ДНК // Изв. РАН. Сер. биол. 2019. Т. 46. № 2. С. 144–153.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Мина М.В. и др. Камчатские благородные лососи. Воронеж: Воронежский ГУ. 1973. 120 с.
- Семенова А.В., Рубцова Г.А., Афанасьев К.И., Павлов С.Д. Анализ микросателлитной ДНК у камчатской микижи (*Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss*). Подбор локусов и оптимизация методики // Генетика. 2010. Т. 46. № 7. С. 1004–1008.
- Abdul-Aziz O.I., Mantua N.J., Myers K.W. Potential climate change impacts on thermal habitats of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the North Pacific Ocean and

- adjacent seas // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2011. V. 68. P. 1660–1680.
- Behnke R.J. Trout and Salmon of North America. New York, London, Toronto, Sydney, Singapore: The Free Press. 2002. 359 p.
- Brannon E.L., Powell M.S., Quinn T.P., Talbot A. Population structure of Columbia River basin Chinook salmon and steelhead trout // *Rev. Fish. Sci.* 2004. V. 12. P. 99–232.
- Burgner R.L., Light J.T., Margolis L. et al. Distribution and origins of steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) in off-shore waters of the North Pacific Ocean // *Int. North Pac. Fish. Comm. Bull.* 1992. № 51. 92 p.
- Busby P.J., Wainwright T.C., Bryant G.J. et al. Status review of west coast steelhead from Washington, Idaho, Oregon, and California // NOAA Technical Memorandum NMFS-NWFSC-27. Springfield, VA: U.S. Department of Commerce. 1996. 223 p.
- Hayes S.A., Ammann A.J., Harding J.A. et al. Observations of steelhead in the California Current lead to a marine-based hypothesis for the “half-pounder” life history, with climate change implications for anadromy // *North Pac. Anadromous Fish Comm. Bull.* 2016. № 6. P. 97–105.
- Leider S.A., Chilcote M.W., Loch J.J. Spawning characteristics of sympatric populations of steelhead trout (*Salmo gairdneri*): evidence for partial reproductive isolation // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1984. V. 41. P. 1454–1462.
- Light J.T., Harris C.K., Burgner R.L. Ocean distribution and migration of steelhead (*Oncorhynchus mykiss*, formerly *Salmo gairdneri*) // International North Pacific Fisheries Commission, no. FRI-UW-8912, Seattle: Fisheries Research Institute, University of Washington 1989. 50 p.
- Mantua N.J., Hare S.R. The Pacific decadal oscillation // *J. Oceanogr.* 2002. V. 58. P. 35–44.
- Matala A.P., French R., Olsen E., Ardren W.R. Ecotype distinctions among steelhead in Hood River, Oregon, allow real-time genetic assignment of conservation broodstocks // *Trans. Am. Fish. Soc.* 2009. V. 138. № 6. P. 1490–1509.
- Myers K.W., Irvine J.R., Logerwell E.A. et al. Pacific salmon and steelhead: life in a changing winter ocean // *North Pac. Anadromous Fish Comm. Bull.* 2016. № 6. P. 113–138.
- Nielsen J.L., Fountain M.C. Microsatellite diversity in sympatric reproductive ecotypes of Pacific steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) from the Middle Fork Eel River, California // *Ecol. Freshwater Fish.* 1999. V. 8. P. 159–168.
- Olsen J.B., Wilson S.L., Kretschmer E.J. et al. Characterization of 14 tetranucleotide microsatellite loci derived from sockeye salmon // *Mol. Ecol.* 2000. V. 9. № 12. P. 2185–2187.
- Overland J., Rodionov S., Minobe S., Bond N. North Pacific regime shifts: definitions, issues and recent transitions // *Prog. Oceanogr.* 2008. V. 77. P. 92–102.
- Rousset F. Genepop'007: a complete reimplementation of the Genepop software for Windows and Linux // *Mol. Ecol. Res.* 2008. V. 8. P. 103–106.
- Sánchez J.A., Clabby C., Ramos D. et al. Protein and microsatellite single locus variability in *Salmo salar* L. (Atlantic salmon) // *Heredity.* 1996. V. 77. P. 423–432.
- Small M.P., Beachem T.D., Withler R.E., Nelson R.J. Discriminating coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) populations within the Fraser River, British Columbia, using microsatellite DNA markers // *Mol. Ecol.* 1998. V. 7. № 2. P. 141–155.
- Smith C.T., Koop B.F., Nelson R.J. Isolation and characterization of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) microsatellites and their use in other salmonids // *Mol. Ecol.* 1998. V. 7. № 11. P. 1614–1616.
- Van Hulle F.D. Steelhead trout. Wildlife Notebook Series, Alaska Dep. of Fish and Game. Tech. rep. 4. 112 p.
- Van Oosterhout C., Hutchinson W.F., Wills D.P.M., Shipley P. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data // *Mol. Ecol. Notes.* 2004. V. 4. P. 535–538.
- Welch D.W., Ward B.R., Smith B.D., Everson J.P. Temporal and spatial responses of British Columbia steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) populations to ocean climate shifts // *Fish. Oceanogr.* 2000. V. 9. P. 17–32.
- Withler I.L. Variability in life history characteristics of steelhead trout (*Salmo gairdneri*) along the Pacific coast of North America // *J. Fish. Res. Board Can.* 1966. V. 23. P. 365–393.

The Spring-Run Ecotype of the Steelhead Trout *Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss* (Walbaum, 1792) (Salmonidae, Salmoniformes) in the Kamchatka Peninsula

K. V. Kuzishchin^{a, b}, M. A. Gruzdeva^a, A. V. Semenova^a, and D. S. Pavlov^{a, b}

^aM.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow 119234, Russia

^bA.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia

The seasonal spring-run (vernal) ecotype of the Steelhead Trout *Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss* (Walbaum, 1792) has been found in western Kamchatka for the first time. Spring-run steelhead makes anadromous migration in May, but the timing and grounds of spawning of the spring- and fall-run (hiemal) ecotypes in Kamchatka completely overlap. An analysis of microsatellite loci of both ecotypes has shown no differences between them and, therefore, they are suggested to represent a single population. The spring- and fall-run steelhead of Kamchatka are not analogous to the winter- and summer-run steelhead of North America. The anadromous spring-run ecotype of steelhead from Kamchatka rivers can be considered a temporal, adaptive form that appeared during the warm periods of the large-scale climate and ocean fluctuations in the North Pacific.

Keywords: steelhead trout, sympatric ecotypes, fall-run, spring-run, western Kamchatka, adaptations

УДК 576.895.1:598.2

ГЕЛЬМИНТЫ МОЕВКИ *RISSA TRIDACTYLA* LINNAEUS, 1758 И ТОЛСТОКЛЮВОЙ КАЙРЫ *URIA LOMVIA* LINNAEUS, 1758 В ЗАЛИВЕ РУССКАЯ ГАВАНЬ (СЕВЕРНЫЙ ОСТРОВ НОВОЙ ЗЕМЛИ)

© 2020 г. В. В. Куклин¹, *, М. М. Куклина¹, А. В. Ежов¹

¹Мурманский морской биологический институт РАН, Мурманск 183010, Россия

*e-mail: VV_Kuklin@mail.ru

Поступила в редакцию 13.08.2019 г.

После доработки 10.10.2019 г.

Принята к публикации 28.11.2019 г.

Приведены результаты изучения гельминтофауны у двух видов морских птиц — моевки *Rissa tridactyla* Linnaeus, 1758 и толстоклювой кайры *Uria lomvia* Linnaeus, 1758 в зал. Русская Гавань на Северном острове Новой Земли. У моевки обнаружено 5 видов паразитов, у кайры — 6 видов. Общими для гельминтофауны этих видов птиц оказались цестода *Tetrabothrius erostris* и нематода *Stegophorus stellaepolaris*. Цестода *T. erostris* и скребень *Corynosoma strumosum* найдены у птиц Новой Земли впервые, а толстоклювая кайра зарегистрирована в качестве нового окончательного хозяина для *C. strumosum* в баренцевоморском регионе. Выявлены основные особенности инвазии птиц в северной части Новой Земли: отсутствие трематод, эндемичных и узкоспецифичных видов паразитов, а также гельминтов с пресноводными жизненными циклами. Проанализировано распределение паразитов у моевки и толстоклювой кайры в разных районах Баренцева моря. Установлено, что наибольшее негативное влияние на физиологическое состояние толстоклювой кайры оказывает нематода *S. stellaepolaris*.

Ключевые слова: моевка, толстоклювая кайра, гельминты, Новая Земля, Баренцево море

DOI: 10.31857/S0134347520060078

Для высокоширотных морских биоценозов характерна своеобразная структура экологических связей, и паразитические организмы служат важными индикаторами этих связей (Ноберг et al., 2013). При определении общего состояния и основных трендов в динамике биоразнообразия паразитов в морских экосистемах Арктики зачастую недостаточно базовых данных и сравнительного анализа результатов долгосрочных исследований (список видов хозяев, географическое распространение, количественные показатели инвазии). Это в полной мере относится и к гельминтофауне арктических птиц. Объем накопленной информации по данной тематике пока невелик, и результаты практически каждого нового этапа исследований заставляют вносить существенные коррективы в оценку паразитологической ситуации в том или ином районе. Еще меньше известно о влиянии гельминтов на морских птиц, которым в Арктике для поддержания нормального физиологического состояния необходимо расходовать больше внутренних ресурсов, чем в более низких широтах.

В Баренцевом море детально изучена гельминтофауна птиц мурманского побережья (Галактионов и др., 1997; Куклин, 2017), Шпицбергена (Куклин, Куклина, 2005), Земли Франца-Иосифа (Galaktionov, 1996), Южного острова Новой Земли

(Марков, 1937, 1941), а также нескольких районов открытой акватории (Куклин, 2013б; Куклин и др., 2018). Сведения о паразитах птиц Северного острова Новой Земли немногочисленны и базируются на результатах исследования, проведенного в губе Архангельская (Куклин, 2001). Между тем именно северо-восточный район Баренцева моря представляет особый интерес для экологической паразитологии. Во-первых, этот район в наименьшей степени подвержен влиянию теплых атлантических вод, привносимых Гольфстримом, вследствие их погружения в более глубокие слои (Матишов и др., 1998; Лебедев, 1999; Ожигин и др., 2016). Во-вторых, благодаря наличию крупных гнездовых колоний здесь обитает большое количество морских птиц — потенциальных окончательных хозяев гельминтов.

Цели настоящего исследования — описание гельминтофауны моевки *Rissa tridactyla* и толстоклювой кайры *Uria lomvia* в зал. Русская Гавань на Северном острове Новой Земли, определение особенностей инвазии этих птиц в указанном районе на основании сравнительного анализа их зараженности гельминтами в разных частях баренцевоморского региона, а также оценка влияния паразитов на физиологическое состояние птиц.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал был собран в июле 2017 и 2018 гг. в зал. Русская Гавань (76°13' N, 62°35' E) на Северном острове архипелага Новая Земля в ходе экспедиций ассоциации “Морское наследие: исследуем и сохраним” по проекту “Открытый океан: архипелаги Арктики” на яхте “Alter Ego”. Обследовано по 20 взрослых особей толстоклювой кайры *Uria lomvia* (11 самцов, 9 самок) и моевки *Rissa tridactyla* (8 самцов, 12 самок).

Птиц ловили в гнездовых колониях с помощью орнитологических петель. У 10 особей каждого вида для прижизненной диагностики физиологического состояния из подкрыльцовой вены отбирали кровь, из которой изготавливали мазки. Затем птиц усыпляли хлороформом, снимали кожу и осматривали поверхность тела. Внутренние органы препарировали и фиксировали 70% этанолом для транспортировки и последующего лабораторного анализа.

Камеральную обработку материала проводили в Лаборатории орнитологии и паразитологии Мурманского морского биологического института (ММБИ РАН) по стандартным паразитологическим методикам (Галактионов и др., 1997; Куклин, 2013в). Из обнаруженных плоских червей и скребней изготавливали тотальные препараты, которые окрашивали муцикармином (Fluka, Germany). Перед определением нематод просветляли 10% раствором глицерина и идентифицировали на временных препаратах. Устанавливали таксономический состав гельминтофауны и количественные параметры заражения птиц: экстенсивность инвазии (ЭИ), интенсивность инвазии (ИИ) и индекс обилия (ИО). При статистической обработке результатов исследований рассчитывали и сравнивали границы доверительных интервалов ЭИ и ИО при 5% уровне значимости; достоверность обнаруженных различий проверяли, используя точный критерий Фишера (F). Разнообразие цестодофауны птиц в разных районах Баренцева моря оценивали, вычисляя индекс Симпсона:

$$D = \frac{\sum n_i (n_i - 1)}{N(N - 1)},$$

где n_i – количество экземпляров i -го вида гельминтов, N – общее количество экземпляров всех видов гельминтов.

Для расчетов использовали компьютерную программу Quantitative Parasitology 3.0 (Rózsa et al., 2000).

При обработке материала анализировали содержимое желудков птиц и устанавливали относительную встречаемость разных групп кормов. При расчете относительной встречаемости кормов определяли отношение количества встреч данной группы кормов к сумме встреч всех групп кормов:

$$F_{\text{отн}} = \frac{n}{N} \times 100\%,$$

где n – количество встреч данной группы кормов, N – общее количество встреч всех групп кормов.

Мазки крови окрашивали по методу Паппенгейма с использованием эозина, метиленового синего и азура-эозина фирмы “Абрис+” (Россия). По 2 мазка крови от каждой особи исследовали под световым микроскопом Микмед-2 (ЛОМО, Россия) при увеличении $\times 1500$ с использованием масляной иммерсии. Проводили идентификацию и подсчет лейкоцитов; лейкоцитарную формулу крови определяли при учете 100 лейкоцитов для каждого мазка. На основании полученных результатов рассчитывали гематологические индексы – соотношение количества гетерофилов к таковому лимфоцитов (Г/Л) и количества эозинофилов к таковому лимфоцитов (Э/Л). Полученные данные систематизировали в виде средних значений и стандартных ошибок. Результаты обрабатывали с помощью статистического пакета Microsoft Excel. Достоверность различий между гематологическими параметрами оценивали с использованием однофакторного дисперсионного анализа.

Препараты, мазки крови и образцы питания птиц хранятся в гельминтологической коллекции Лаборатории орнитологии и паразитологии ММБИ РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ

У обитающей в зал. Русская Гавань моевки *Rissa tridactyla* найдено 5 видов гельминтов (4 вида цестод и 1 вид нематод) (табл. 1). Самые высокие значения ЭИ и ИО отмечены для цестоды *Anomotaenia micracantha micracantha* и нематоды *Stegophorus stellaepolaris*; ленточный червь *Tetrabothrius morschtini* найден лишь у одной птицы. Подавляющее большинство цестод *Alcataenia larina* и *Anomotaenia m. micracantha* обнаружено в передней части тонкого кишечника, представители рода *Tetrabothrius* чаще встречались в средних отделах кишки, а нематоды – в полости желудка. У одной птицы половозрелая самка нематоды *S. stellaepolaris* найдена под кутикулой, выстилающей мускульный отдел желудка.

Для моевок характерно тотальное заражение гельминтами. Моноинвазия цестодой *A. m. micracantha* зарегистрирована у трех птиц. У девяти птиц обнаружено по 2 вида гельминтов: у четырех птиц – *A. m. micracantha* + *S. stellaepolaris*, у двух птиц – *A. m. micracantha* + *Tetrabothrius erostris*, у трех птиц отмечены варианты *A. larina* + *S. stellaepolaris*, *T. erostris* + *S. stellaepolaris* и *A. larina* + *T. erostris*. Трехвидовые комплексы паразитических червей обнаружены у восьми особей: у трех птиц – *A. m. micracantha* + *T. erostris* + *S. stellaepolaris*, у двух птиц – *A. m. micracantha* + *T. erostris* + *A. larina*, еще у двух птиц – *A. m. micracantha* + *A. larina* + *S. stellaepolaris* и у одной птицы – *A. m. micracantha* + *A. larina* + *T. morschtini*.

У толстоклювой кайры *Uria lomvia* в зал. Русская Гавань обнаружено 2 вида цестод, 3 вида нематод и найден 1 вид скребней (табл. 2). Наиболь-

Таблица 1. Состав гельминтофауны и показатели заражения моевки *Rissa tridactyla* в зал. Русская Гавань (Северный остров Новой Земли) в 2017–2018 гг. ($n = 20$)

Вид гельминта	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.
Тип Plathelminthes			
Класс Cestoda			
<i>Alcataenia larina</i> (Krabbe, 1869)	35.00 (15.39–59.22)	2–10	2.10 (0.80–4.10)
<i>Anomotaenia micracantha micracantha</i> (Krabbe, 1869)	85.00 (62.10–96.80)	1–48	14.10 (8.75–20.55)
<i>Tetrabothrius erostris</i> (Loennberg, 1889)	45.00 (23.05–68.48)	1–5	0.80 (0.40–1.45)
<i>Tetrabothrius morschtini</i> (Muravijova, 1968)	5.00 (0.12–24.88)	2	0.10 (0.00–0.30)
Тип Nematoda			
Класс Chromadorea			
<i>Stegophorus stellaepolaris</i> (Parona, 1901)	55.00 (31.52–76.95)	1–12	2.60 (1.30–4.50)

Примечание. Здесь, а также в табл. 2, 5 и 6 для экстенсивности инвазии (ЭИ) и индекса обилия (ИО) в скобках приведены значения нижней и верхней границ точного 95% доверительного интервала; ИИ – интенсивность инвазии.

шие величины ЭИ и ИО отмечены для цестоды *Alcataenia armillaris* и нематоды *S. stellaepolaris*. Находки ленточного червя *T. erostris*, круглого червя *Contracaecum* sp. и скребня *Corynosoma strumosum* были единичными. При этом гельминты *Anisakis* sp., *Contracaecum* sp. и *C. strumosum*, завершающие свое развитие в морских млекопитающих, найдены в кайрах только в неполовозрелом состоянии. Цестоды были обнаружены в основном во второй половине тонкого кишечника, нематоды – в пищеводе или в полости желудка. У кайры, зараженной скребнем *C. strumosum*, 6 молодых паразитов найдено в заднем отделе кишки и 1 паразит обнаружен в полости желудка. Среди 11 кайр, инвазированных цестодой *A. armillaris*, у четырех птиц обнаружены только сколексы червей с шейками и 1–2 молодыми члениками.

Из 20 обследованных кайр у двух птиц гельминты не найдены. Моноинвазии отмечены у восьми птиц (у четырех найдены только особи *S. stellaepolaris*, у двух – *Anisakis* sp. и еще у двух – *A. armillaris*). У девяти кайр обнаружено по 2 вида гельминтов (*A. armillaris* + *S. stellaepolaris* – у семи птиц, *A. armillaris* + *T. erostris* – у одной птицы, *S. stellaepolaris* + *Contracaecum* sp. – также у одной птицы). Заражение тремя видами паразитических червей (*A. armillaris* + *S. stellaepolaris* + *C. strumosum*) зарегистрировано у одной кайры.

Общими видами для паразитофауны обоих видов птиц оказались цестода *T. erostris* (не достигающая половозрелого состояния в кайрах) и нематода *S. stellaepolaris*. Инвазии цестодой *T. erostris* и скребнем *C. strumosum* у птиц Новой Земли отмечены впервые, а толстоклювая кайра – это новый окончательный хозяин для *C. strumosum* в баренцевоморском регионе.

Согласно результатам анализа содержимого желудков птиц, в питании толстоклювой кайры преобладали сайка и молодь тресковых рыб, из беспозвоночных обнаружены лишь планктонные ракообраз-

ные – эвфаузииды (табл. 3). В спектре питания моевки доминирующей группы кормов не выявлено; в целом он оказался разнообразнее, чем у кайры.

При сравнительном анализе гематологических показателей кайр разделили на группы в соответствии с видовым составом их гельминтофауны. Незараженные птицы составили группу I; их показатели использовали в качестве контрольных значений. В группу II объединили кайр, зараженных нематодой *S. stellaepolaris* (как моноинвазия, так и совместное заражение *S. stellaepolaris* и цестодой *A. armillaris*). В группу III включили зараженных кайр, в гельминтофауне которых отсутствовала нематода *S. stellaepolaris* (табл. 4). У всех зараженных птиц в крови обнаружены моноциты и базофилы, которые отсутствовали у кайр, свободных от инвазии. У птиц из группы II количество эозинофилов было выше ($F_{4,6} = 6.75$, $P < 0.021$), а лимфоцитов ниже ($F_{4,6} = 6.88$, $P < 0.01$), чем в контроле. Указанные изменения способствовали повышению значений гематологических индексов Э/Л в 1.8 раза ($F_{4,6} = 8.8$, $P < 0.01$) и Г/Л в 1.6 раза ($F_{4,6} = 6.7$, $P < 0.022$) у кайр из группы II по сравнению с аналогичными показателями у птиц из группы I. У кайр из группы III не отмечено статистически достоверных различий в значениях изученных параметров по сравнению с таковыми в контрольной группе.

У моевки при анализе зависимости гематологических показателей от инвазии паразитами выраженных закономерностей не выявлено.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные, а также результаты ранее проведенных исследований позволяют определить особенности инвазии гельминтами у моевки и толстоклювой кайры на Северном острове Новой Земли, а также провести ревизию распределения паразитов этих птиц в разных районах Баренцева моря.

Таблица 2. Состав гельминтофауны и показатели заражения толстоклювой кайры *Uria lomvia* в зал. Русская Гавань (Северный остров Новой Земли) в 2017–2018 гг. ($n = 20$)

Вид гельминта	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.
Тип Plathelminthes			
Класс Cestoda			
<i>Alcataenia armillaris</i> (Rudolphi, 1810)	55.00 (31.52–76.95)	1–15	2.00 (0.75–4.30)
<i>Tetrabothrius erostris</i> (Loennberg, 1889)	5.00 (0.12–24.88)	2	0.10 (0.00–0.30)
Тип Nematoda			
Класс Chromadorea			
<i>Anisakis</i> sp. larvae	10.00 (1.23–31.70)	1	0.10 (0.00–0.20)
<i>Contracecum</i> sp. larvae	5.00 (0.12–24.88)	1	0.05 (0.00–0.15)
<i>Stegophorus stellaepolaris</i> (Parona, 1901)	65.00 (40.78–84.61)	2–58	9.65 (5.30–18.40)
Тип Acanthocephala			
Класс Palaeacanthocephala			
<i>Corynosoma strumosum</i> (Rudolphi, 1802)	5.00 (0.12–24.88)	9	0.45 (0.00–1.35)

Таблица 3. Состав и относительная встречаемость кормов (%) в желудках толстоклювой кайры и моевки в зал. Русская Гавань (2017–2018 гг.)

Группа корма	Относительная встречаемость корма	
	толстоклювая кайра ($n = 20$)	моевка ($n = 20$)
Сайка	52.6	28.0
Молодь тресковых рыб	36.8	16.0
Мойва	5.3	–
Эвфаузииды	5.3	4.0
Амфиподы	–	4.0
Двустворчатые моллюски	–	28.0
Полихеты	–	20.0

К сожалению, детальный и комплексный анализ их гельминтофауны затруднен в силу многих обстоятельств (неодинаковое количество обследованных птиц в разных районах, отсутствие информации о паразитических нематодах птиц Земли Франца-Иосифа, фрагментарность сведений о жизненных циклах многих паразитов). Тем не менее имеющиеся материалы позволяют выявить некоторые региональные различия в зараженности птиц.

Прежде всего необходимо отметить, что в северной части Новой Земли у моевки и толстоклювой кайры не найдено эндемичных гельминтов – каждый вид паразита зарегистрирован по меньшей мере еще в одном районе Баренцева моря (табл. 5, 6). Кроме этого, ни один из обнаруженных гельминтов не проявлял строгой специфичности к окончательным хозяевам: количество видов птиц в баренцевоморском регионе, у которых они были зарегистрированы, варьировало от трех до 10 (наши данные). В районе проведения исследований ни у моевок, ни у кайр не обнаружены трематоды. У птиц также отсутствовали гельминты с пресноводным жизненным циклом. Эти характерные отличительные признаки гельминтофауны птиц в зоне Арктики ранее были неодно-

кратно описаны и детально обсуждены (Ваер, 1956; Galaktionov, 1996; Галактионов, 2016).

Найденные у моевок Северного острова Новой Земли цестоды *Anomotaenia m. micracantha* и *Alcataenia larina* распространены повсеместно, а *Tetrabothrius erostris* к настоящему времени не обнаружен только у птиц Южного острова Новой Земли (табл. 5). Первый вид доминирует в цестодофауне моевок на севере Новой Земли, и во многом благодаря этому значение индекса Симпсона оказалось наивысшим (0.73) именно для данного района (для сравнения: на Мурмане – 0.69, на Южном острове Новой Земли – 0.35, на Земле Франца-Иосифа – 0.55, на Шпицбергене – 0.59). Учитывая низкие величины ЭИ и ИО цестоды *A. m. micracantha* у птиц мурманского побережья, можно предположить, что экологические условия в высоких широтах более благоприятны для циркуляции указанного паразита. Промежуточные хозяева *A. m. micracantha* в Баренцевом море точно пока не установлены, но, вероятно, реализация жизненных циклов этих гельминтов происходит в прибрежных биоценозах, поскольку у моевок на открытой акватории моря они не обнаружены (в отличие от *A. larina* и *T. erostris*)

Таблица 4. Лейкоцитарный состав крови и гематологические индексы толстоклювой кайры *Uria lomvia* в зал. Русская Гавань (2017–2018 гг.)

Показатель	Группа I	Группа II	Группа III
Лимфоциты, %	52.75 ± 1.5	41.8 ± 2.0*	51.5 ± 2.8
Моноциты, %	0	1.1 ± 0.16	1.25 ± 0.65
Базофилы, %	0	1.4 ± 0.39	0.75 ± 0.4
Эозинофилы, %	16.0 ± 1.1	21.8 ± 1.2*	15.5 ± 0.56
Гетерофилы, %	27.25 ± 2.0	32.9 ± 2.0	28.0 ± 2.8
Э/Л	0.3 ± 0.02	0.54 ± 0.04*	0.3 ± 0.014
Г/Л	0.51 ± 0.02	0.81 ± 0.08*	0.56 ± 0.084

Примечание. Группа I – птицы, свободные от инвазии гельминтами; группа II – птицы, зараженные нематодой *Stegophorus stellaepolaris* (моноинвазия и совместное заражение *S. stellaepolaris* и другими гельминтами); группа III – зараженные птицы, у которых в составе гельминтофауны нематода *S. stellaepolaris* отсутствовала. *Различия достоверны по сравнению с показателями птиц из группы I.

(см.: Куклин, 2013б). Известно, что развитие цистицеркоидов североамериканского подвида *A. micracantha dominicana* происходит в гаммаридях (Jarecka et al., 1984), которые, возможно, участвуют в циркуляции *A. m. micracantha* и в биоценозах Баренцева моря.

Значения количественных параметров инвазии моевок Северного острова Новой Земли цестодами *A. larina* и *T. erostris* почти не имеют статистически достоверных отличий от показателей заражения птиц в других районах (за исключением величин ИО *A. larina* на мурманском побережье и на Шпицбергене). Относительно равномерному распределению этих гельминтов, очевидно, способствуют автономность их жизненного цикла (отсутствие свободноплавающих личиночных стадий), повсеместное распространение промежуточных хозяев (планктонных ракообразных и пелагических рыб) и широкая специфичность к окончательным хозяевам (*A. larina* в Баренцевом море обнаружена у семи видов птиц, *T. erostris* – у шести).

Единственный вид цестод, обнаруженный у моевок в зал. Русская Гавань и отмеченный только в баренцевоморском регионе, – это *Tetrabothrius morschtini*. Более ранние находки данного гельминта относятся к восточным и северным районам моря. Заслуживает внимания и тот факт, что к этим областям приурочено распространение самой крупной баренцевоморской чайки – бургомистра *Larus hyperboreus*, который, вероятно, является основным окончательным хозяином для *T. morschtini*. Инвазия бургомистров этой тетработриидой зарегистрирована на п-ве Канин Нос (Муравьева, 1968), на Земле Франца-Иосифа (Galaktionov, 1996) и в Печорском море (наши данные). Возможно, система “*T. morschtini* – бургомистр” сформировалась в одном из северных рефугиумов Атлантики в эпоху плейстоценовых оледенений. При расселении в последниково-бургомистры занесли цестод в баренцевоморский регион, где в районах совместного гнездования птиц позднее гельминты освоили моевок в качестве новых окончательных хозяев, наиболее близких к прежним по систематическому положению и экологическому статусу. Этим можно объяс-

нить наличие *T. morschtini* в гельминтофауне моевок Северного острова Новой Земли, а также Земли Франца-Иосифа. Впрочем, жизненный цикл *T. morschtini* еще нуждается в детальной расшифровке. Заметим, что на Шпицбергене указанная тетработриида ни у моевок, ни у бургомистров к настоящему времени не обнаружена.

Отсутствие информации о жизненном цикле нематоды *Stegophorus stellaepolaris* и о нематофауне птиц Земли Франца-Иосифа затрудняет анализ данных о зараженности моевок на севере Новой Земли круглыми червями. Эти гельминты не найдены у моевок в южной части Новой Земли и на Шпицбергене, а значения ЭИ и ИО *S. stellaepolaris* у птиц Мурмана и Северного острова Новой Земли статистически достоверно различаются ($P < 0.01$) (табл. 5). Полученные результаты могут представлять интерес в дальнейшем, поскольку нематода *S. stellaepolaris* в Баренцевом море распространена повсеместно, а в качестве ее окончательных хозяев зарегистрировано 10 видов птиц (Куклин и др., 2018).

Из шести видов гельминтов, найденных у толстоклювой кайры на Северном острове Новой Земли, половозрелого состояния достигают лишь цестода *Alcataenia armillaris* и нематода *S. stellaepolaris*. Для остальных паразитов кайра, скорее всего, служит тупиковым хозяином, хотя инвазия некоторыми видами обнаружена у этих птиц и в других районах Баренцева моря (табл. 6). Необходимо также отметить, что у всех неспецифических паразитов кайры на севере Новой Земли (*T. erostris*, *Anisakis* sp., *Contracaecum* sp., *C. strumosum*) роль вторых промежуточных либо паратенических хозяев играют рыбы (Петроченко, 1958; Hoberg, 1994; Køie, Fagerholm, 1995; Карасев, 2003).

Во всех районах Баренцева моря (включая северную часть Новой Земли) ЭИ кайры цестодой *A. armillaris* варьировала в незначительных пределах (табл. 6). Данный паразит циркулирует в пелагических экосистемах, а роль его единственных промежуточных хозяев играют планктонные ракообразные семейства Euphausiidae (Shimazu, 2006). Отсутствие значимых различий в ЭИ птиц можно объяснить тем, что распределение личи-

Таблица 5. Состав гельминтофауны и показатели заражения моевки *Rissa tridactyla* в разных районах Баренцева моря

Вид гельминта	Мурманское побережье (n = 154) (по: Куклин, 2017)		Южный остров Новой Земли (n = 21) (по: Марков, 1941)		Северный остров Новой Земли (n = 25) (по: Куклин, 2001; наши данные)		Земля Франца-Иосифа (n = 21) (по: Galaktionov, 1996)		Шпицберген (n = 20) (по: Куклин, 2013a)	
	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.
Тип Plathelminthes										
Класс Trematoda										
<i>Sturpocotyle lingua</i> (Creplin, 1825) Lühe, 1899	27.27 (20.41–35.03)	3.05 (1.60–7.51)	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Cryptocotyle concavum</i> (Creplin, 1825) Lühe, 1899	14.29 (9.17–20.83)	5.19 (2.22–11.05)	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Mesorchis pseudoechinatus</i> (Olsson, 1876)	3.90 (1.44–8.29)	0.21 (0.03–0.87)	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Diplostomum indistinctum</i> (Guberlet, 1923)	4.55 (1.84–9.15)	0.12 (0.04–0.27)	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Diplostomum spathaceum</i> (Rudolphi, 1819)	1.30 (0.15–4.62)	0.04 (0.00–0.17)	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Diplostomum nordmanni</i> (Shigin, Sharipov, 1986)	1.95 (0.40–5.59)	0.14 (0.01–0.64)	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Diplostomum</i> sp.	1.30 (0.15–4.62)	0.03 (0.00–0.12)	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Microphallus</i> sp.	1.95 (0.40–5.59)	0.05 (0.01–0.15)	–	–	–	–	–	–	–	–
Класс Cestoda										
<i>Alcataenia larina</i> (Krabbe, 1869)	54.55 (46.33–62.58)	12.71 (8.36–21.44)	19.05 (5.44–41.91)	0.95 (0.19–2.29)	28.00 (12.07–49.39)	1.68 (0.64–3.28)	28.57 (11.28–52.18)	0.38 (0.10–0.67)	75.00 (50.88–91.35)	10.75 (6.10–18.35)
<i>Alcataenia armillaris</i> (Rudolphi, 1810)	1.95 (0.40–5.59)	0.04 (0.01–0.10)	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Alcataenia dominicana</i> (Raillet, Henry, 1912)	2.60 (0.71–6.52)	0.11 (0.02–0.29)	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Alcataenia</i> sp. larvae	0.65 (0.01–3.57)	0.06 (0.00–0.18)	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Anomotaenia micracantha</i> <i>micracantha</i> (Krabbe, 1869)	0.65 (0.01–3.57)	0.01 (0.00–0.02)	38.10 (18.10–61.57)	2.19 (1.00–4.57)	88.00 (68.78–97.46)	15.44 (8.75–20.55)	28.57 (11.28–52.18)	0.62 (0.19–1.38)	60.00 (36.05–80.89)	41.20 (21.15–65.45)
<i>Paricrateriaenia porosa</i> (Rudolphi, 1810)	–	–	28.57 (11.28–52.18)	1.43 (0.48–3.00)	–	–	–	–	–	–
<i>Diphyllobothrium ditremum</i> (Creplin, 1825)	–	–	4.76 (0.12–23.82)	0.05 (0.00–0.14)	–	–	–	–	–	–
<i>Diphyllobothrium</i> sp.	0.65 (0.01–3.57)	0.01 (0.00–0.02)	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Microsomacanthus ductilis</i> (Linton, 1927)	–	–	–	–	–	–	14.29 (3.04–36.35)	0.71 (0.10–2.38)	5.00 (0.12–24.88)	0.20 (0.00–0.60)

Таблица 5. Продолжение

Вид гельминта	Мурманское побережье (n = 154) (по: Куклин, 2017)		Южный остров Новой Земли (n = 21) (по: Марков, 1941)		Северный остров Новой Земли (n = 25) (по: Куклин, 2001; наши данные)		Земля Франца-Иосифа (n = 21) (по: Galaktionov, 1996)		Шпицберген (n = 20) (по: Куклин, 2013а)	
	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.
<i>Microsomacanthus diorchis</i> (Fuhrmann, 1913)	—	—	—	—	—	—	—	—	5.00 (0.12–24.88)	0.10 (0.00–0.30)
<i>Nadejolepis nutidulans</i> (Krabbe, 1882)	0.65 (0.01–3.57)	0.01 (0.00–0.02)	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Wardium manubriatum</i> (Spassky, Dao, 1963)	—	—	4.76 (0.12–23.82)	0.05 (0.00–0.14)	—	—	—	—	—	—
<i>Tetrahobthrius erosiris</i> (Loennberg, 1889)	33.77 (26.35–41.82)	1.60 (1.12–2.29)	—	—	36.00 (17.97–57.48)	0.64 (0.28–1.20)	71.43 (47.82–88.72)	4.62 (2.95–6.90)	35.00 (15.39–59.22)	3.10 (1.10–7.35)
<i>Tetrahobthrius cylindraceus</i> (Rudolphi, 1819)	5.19 (2.26–9.98)	0.55 (0.17–1.35)	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tetrahobthrius immerinus</i> (Abildgaard, 1790)	3.25 (1.06–7.42)	0.36 (0.08–0.95)	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tetrahobthrius morschitini</i> (Muravijova, 1968)	—	—	—	—	16.00 (4.53–36.09)	0.44 (0.08–1.04)	4.76 (0.12–23.82)	0.05 (0.00–0.14)	—	—
Тип Nematoda										
Класс Chromadorea										
<i>Anisakis</i> sp. larvae	16.23 (10.78–23.03)	0.48 (0.28–0.83)	—	—	—	—	—	—	5.00 (0.12–24.88)	0.05 (0.00–0.20)
<i>Parascaris adunca</i> (Creplin, 1846) Anderson, Wong, 1981	34.42 (26.95–42.49)	0.90 (0.62–1.29)	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Stegophorus stelaepolaris</i> (Patona, 1901)	4.55 (1.84–9.15)	0.21 (0.03–0.91)	—	—	44.00 (24.40–65.08)	2.08 (1.00–3.56)	—	—	—	—
<i>Streptocara crassicauda</i> (Creplin, 1829)	0.65 (0.01–3.57)	0.01 (0.00–0.04)	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Quasiamidostomum fulicae</i> (Rudolphi, 1819)	0.65 (0.01–3.57)	0.01 (0.00–0.02)	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Seuratia</i> sp.	—	—	23.81 (8.21–47.17)	0.38 (0.14–1.00)	—	—	—	—	—	—
<i>Contracaecum spiculigerum</i> (Rudolphi, 1809)	—	—	4.76 (0.12–23.82)	0.05 (0.00–0.14)	—	—	—	—	—	—
<i>Contracaecum</i> sp. larvae	3.25 (1.06–7.42)	0.03 (0.01–0.06)	—	—	—	—	—	—	—	—
Класс Dorylaimea										
<i>Capillaria contorta</i> (Creplin, 1839)	0.65 (0.01–3.57)	0.01 (0.00–0.02)	—	—	—	—	—	—	—	—
Тип Acanthocephala										
Класс Palaeanthocephala										
<i>Corynosoma strumosum</i> (Rudolphi, 1802)	0.65 (0.01–3.57)	0.03 (0.00–0.08)	—	—	—	—	9.52 (1.17–30.38)	0.29 (0.00–0.86)	5.00 (0.12–24.88)	0.05 (0.00–0.20)

Таблица 6. Состав гельминтофауны и показатели заражения толстокилевой кайры *Uta lotuia* в разных районах Баренцева моря

Вид гельминта	Мурманское побережье (n = 53) (по: Куклин, 2017)		Южный остров Новой Земли (n = 52) (по: Марков, 1941)		Северный остров Новой Земли (n = 25) (по: Куклин, 2001; наши данные)		Земля Франца-Иосифа (n = 18) (по: Galaktionov, 1996)		Шпицберген (n = 3) (по: Куклин, Куклина, 2013)	
	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.
Тип Plathelminthes										
Класс Trematoda										
<i>Cryptocotyle lingua</i> (Creplin, 1825) Lühe, 1899	11.32 (4.26–23.03)	0.60 (0.13–2.11)	–	–	–	–	–	–	–	–
Класс Cestoda										
<i>Alcataenia armillaris</i> (Rudolphi, 1810)	50.94 (36.83–64.94)	6.79 (3.91–11.75)	32.69 (20.32–47.11)	8.12 (5.23–11.67)	44.00 (24.40–65.08)	1.60 (0.64–3.64)	55.56 (30.75–78.47)	2.61 (1.39–3.67)	2 из 3	23.33 (0.00–44.67)
<i>Tetрабоthritus jaegerskioeldi</i> (Nybelin, 1916)	–	–	–	–	–	–	–	–	1 из 3	1.00 (0.00–2.00)
<i>Tetрабоthritus erosiris</i> (Loennberg, 1889)	5.66 (1.18–15.67)	0.06 (0.00–0.11)	–	–	4.00 (0.10–20.36)	0.08 (0.00–0.24)	–	–	–	–
<i>Tetрабоthritus</i> sp.	–	–	–	–	–	–	16.67 (3.57–41.42)	1.78 (0.50–3.94)	–	–
<i>Neovalipora</i> sp.	5.66 (1.18–15.67)	0.23 (0.02–0.75)	–	–	–	–	16.67 (3.57–41.42)	1.17 (0.00–2.33)	1 из 3	0.67 (0.00–1.33)
<i>Microsomacanthus ductilis</i> (Linton, 1927)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Тип Nematoda										
Класс Chromadorea										
<i>Anisakis</i> sp. larvae	43.40 (29.83–68.48)	2.49 (1.15–5.47)	–	–	12.00 (2.54–31.22)	0.12 (0.00–0.24)	?	?	–	–
<i>Contracaecum</i> sp. larvae	3.77 (0.46–12.98)	0.19 (0.00–0.70)	–	–	4.00 (0.10–20.36)	0.04 (0.00–0.12)	?	?	–	–
<i>Stegophorus stellaepolaris</i> (Patona, 1901)	24.53 (13.75–38.29)	1.75 (0.81–3.38)	–	–	52.00 (31.30–72.21)	7.72 (4.20–14.76)	?	?	2 из 3	8.33 (0.00–15.67)
<i>Streptocara crassicauda</i> (Creplin, 1829)	7.55 (2.09–18.22)	0.17 (0.04–0.43)	–	–	–	–	?	?	–	–
<i>Cosmocephalus obvelatus</i> (Creplin, 1825)	1.89 (0.04–10.08)	0.02 (0.00–0.06)	–	–	–	–	?	?	–	–
<i>Hysterothylacium aduncum</i> (Rudolphi, 1810)	1.89 (0.04–10.08)	0.13 (0.00–0.40)	–	–	–	–	?	?	–	–
<i>Seuraita</i> sp.	–	–	25.00 (14.03–38.95)	2.25 (1.33–3.54)	–	–	?	?	–	–
<i>Eustrongylides mergorum</i> (Rudolphi, 1809)	–	–	9.62 (3.18–21.03)	0.10 (0.02–0.17)	–	–	?	?	–	–
Тип Acanthocephala										
Класс Palaeacanthocephala										
<i>Corynosoma strumosum</i> (Rudolphi, 1802)	–	–	–	–	4.00 (0.10–20.36)	0.36 (0.00–1.08)	–	–	–	–

нок гельминтов в популяциях эвфаузиид в Баренцевом море не имеет выраженной очаговости. Показатели *I.O. A. armillaris* у кайры Северного острова Новой Земли и Земли Франца-Иосифа были самыми низкими в регионе. Вероятно, в арктических широтах значимость такого корма для поддержания энергобаланса невелика и птицы потребляют зоопланктон в меньших объемах, чем в более южных районах.

Интерпретация материала по инвазии толстоклювой кайры нематодой *S. stellaepolaris* связана с такими же сложностями, как и для моевки. Заражение *S. stellaepolaris* (моноинвазия и совместное паразитирование с цестодами) вызывает наиболее выраженные изменения в физиологическом состоянии кайр (табл. 4). У птиц, зараженных этой нематодой, наблюдаются выраженные признаки эозинофилии, которая, как правило, является следствием аллергических и воспалительных процессов, происходящих в организме (Behm, Ovington, 2000), а главный щелочной белок эозинофилов представляет собой эффективное средство против паразитов (Колобовникова и др., 2012). Возможно, это обусловлено тем, что гельминты раздражают слизистую оболочку железистого отдела желудка птиц благодаря наличию мощного прикрепительного аппарата, так как головной участок тела нематоды *S. stellaepolaris* вооружен шлемообразной структурой с расположенными по краю 54–56 заостренными зубцами (Varuš et al., 1978). Необходимо подчеркнуть, что у других видов баренцевоморских птиц (в частности, у атлантических глупышей) инвазия этими паразитами не вызывала выраженных клинических последствий даже при высоких значениях ИИ (Куклин и др., 2018). Очевидно, здесь наблюдается “эффект неспецифического паразитирования”, неоднократно описанный при изучении гельминтофауны птиц в Арктике (Галкин и др., 1999; Куклин, Куклина, 2005; Галактионов, Атрашкевич, 2015). В таких случаях антагонизм взаимоотношений гельминтов с малоспецифичными хозяевами выражен заметно сильнее, чем при паразитировании гельминтов в облигатных дефинитивных хозяевах. Для *S. stellaepolaris* толстоклювая кайра, по-видимому, является факультативным окончательным хозяином, и изменения лейкоцитарной формулы крови зараженных птиц могут свидетельствовать о недостаточной сбалансированности подобной системы паразит–хозяин.

Для видового состава гельминтов моевки и толстоклювой кайры, обитающих на Северном острове Новой Земли, характерны все основные отличительные черты, свойственные паразитофауне птиц в арктических широтах: отсутствие трематод, эндемичных и узкоспецифичных видов цестод, нематод и скребней, а также гельминтов с пресноводными жизненными циклами. Большинство обнаруженных паразитов имеет автономный жизненный цикл, в котором отсутствуют свободноплавающие личиночные стадии, а роль промежуточных и паратенических хозяев играют морские ракообразные и рыбы. Регистрация на

Северном острове Новой Земли цестод *A. larina* у моевки и *A. armillaris* у кайры позволила установить, что указанные гельминты имеют повсеместное распространение в баренцевоморском регионе. Находки у птиц на севере Новой Земли ленточного червя *T. erostris* и скребня *C. strumosum* дополнили сведения о распространении этих паразитов в границах Баренцева моря, но для окончательного решения вопроса необходимо продолжить исследования на Южном острове Новой Земли.

Большинство обнаруженных гельминтов не оказывают существенного патогенного влияния на организм окончательных хозяев. Однако выявленные изменения лейкоцитарной формулы и гематологических индексов у кайр, зараженных нематодой *S. stellaepolaris*, позволяют говорить о необходимости учета фактора инвазии гельминтами (особенно в случаях “неспецифического паразитирования”) при оценке физиологического состояния арктических птиц.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках программы исследований по Государственному заданию № 0228-2019-0002 (№ госрегистрации 2013 66844).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Галактионов К.В. Особенности трансмиссии паразитов в прибрежье арктических морей и возможный эффект климатических изменений // Зоол. журн. 2016. Т. 95. № 9. С. 996–1016.
- Галактионов К.В., Атрашкевич Г.И. Специфика циркуляции паразитов морских птиц в высокой Арктике на примере паразитарной системы скребня *Polymorphus phippsi* (Palaecanthosephala, Polymorphidae) // Паразитология. 2015. Т. 49. № 6. С. 393–411.
- Галактионов К.В., Куклин В.В., Ишкулов Д.Г. и др. К гельминтофауне птиц побережья и островов Восточного Мурмана (Баренцево море) // Экология птиц и тюленей в морях северо-запада России. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 1997. С. 67–153.
- Галкин А.К., Галактионов К.В., Марасаев С.Ф. Находка *Microsomacanthus ductilis* (Cestoda: Hymenolepididae) у гаги Земли Франца-Иосифа // Паразитология. 1999. Т. 33. № 2. С. 113–117.
- Карасев А.Б. Каталог паразитов рыб Баренцева моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 2003. 150 с.
- Колобовникова Ю.В., Уразова О.И., Новицкий В.В. и др. Эозинофил: современный взгляд на кинетику, структуру и функцию // Гематол. и трансфузиол. 2012. Т. 51. № 1. С. 30–36.

- Куклин В.В. К гельминтофауне морских птиц губы Архангельской (Северный остров Новой Земли) // Паразитология. 2001. Т. 35. № 2. С. 124–134.
- Куклин В.В. Гельминтофауна моевки (*Rissa tridactyla*) Баренцева моря // Зоол. журн. 2013а. Т. 92. № 7. С. 781–789.
- Куклин В.В. Особенности гельминтофауны птиц открытой акватории Баренцева моря // Рос. паразитол. журн. 2013б. № 3. С. 16–21.
- Куклин В.В. Модифицированная методика изготовления тотальных препаратов паразитических плоских червей // Рос. паразитол. журн. 2013в. № 4. С. 66–67.
- Куклин В.В. Комплексный и сравнительный анализ гельминтофауны массовых видов колониальных морских птиц Мурманского побережья // Зоол. журн. 2017. Т. 96. № 1. С. 3–20.
- Куклин В.В., Куклина М.М. Гельминты птиц Баренцева моря: фауна, экология, влияние на хозяев. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 2005. 290 с.
- Куклин В.В., Куклина М.М. Гельминтофауна птиц Баренцева и Карского морей и взаимоотношения в системе гельминты – морские птицы // Птицы северных и южных морей России: фауна, экология. Отв. ред. Макаревич П.Р. Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 2013. С. 159–177.
- Куклин В.В., Куклина М.М., Ежов А.В. Гельминты атлантического глупыша *Fulmarus glacialis* (Procellariiformes: Procellariidae) Баренцева моря: состав, влияние на хозяев, индикаторные свойства // Зоол. журн. 2018. Т. 97. № 9. С. 1089–1099.
- Лебедев К.В. Атлантические воды в северо-восточной части Баренцева моря // Океанология. 1999. Т. 39. № 6. С. 832–842.
- Марков Г.С. Возрастные изменения паразитофауны новоземельской кайры // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. 1937. Т. 66. № 3. С. 456–465.
- Марков Г.С. Паразитические черви птиц губы Безымянной (Новая Земля) // Докл. АН СССР. 1941. Т. 30. № 6. С. 573–576.
- Матишов Г.Г., Волков В.А., Денисов В.В. О структуре циркуляции теплых атлантических вод в северной части Баренцева моря // Докл. Акад. наук. 1998. Т. 362. № 4. С. 553–556.
- Муравьева С.И. Новая тетработрида от полярной чайки *Tetrabothrius morschtini* sp. n. // Биол. науки. 1968. № 4. С. 11–13.
- Ожигин В.К., Ившин В.А., Трофимов А.Г. и др. Воды Баренцева моря: структура, циркуляция, изменчивость. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 2016. 260 с.
- Петроченко В.И. Акантоцефалы домашних и диких животных. М.: Изд-во АН СССР. 1958. 458 с.
- Baer J.G. Parasitic helminths collected in West Greenland // Medd. Groenl. 1956. Bd. 124. № 10. P. 5–55.
- Baruš V., Sergeeva T.P., Sonin M.D., Ryzhikov K.M. Helminths of fish-eating birds of the Palaearctic region I: Nematoda. Prague: Academia. 1978. 318 p.
- Behm C.A., Ovington K.S. The role of eosinophils in parasitic helminth infections: insights from genetically modified mice // Parasitol. Today. 2000. V. 16. № 5. P. 202–209.
- Galaktionov K.V. Life cycles and distribution of seabird helminths in arctic and sub-arctic regions // Bull. Scand. Soc. Parasitol. 1996. V. 6. № 2. P. 31–49.
- Hoberg E.P. Order Tetrabothriidea Baer, 1954 // Keys to the cestode parasites of vertebrates. Wallingford, UK: CAB Int. 1994. P. 295–304.
- Hoberg E.P., Kutz S.J., Cook J. et al. Parasites // Arctic biodiversity assessment: Status and trends in Arctic biodiversity. Akureyri, Iceland: Conserv. Arctic Flora Fauna/Arctic Council. 2013. Ch. 15. P. 420–449.
- Jarecka L., Bance G.N., Burt M.D.B. On the life cycle of *Anomotaenia micracantha dominicana* (Railliet et Henry, 1912), with ultrastructural evidence supporting the definition cercoscolex for dilepidid larvae (Cestoda, Dilepididae) // Acta Parasitol. Pol. 1984. V. 29. P. 27–34.
- Koie M., Fagerholm H.-P. The life cycle of *Contracaecum osculatum* (Rudolphi, 1802) sensu stricto (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae) in view of experimental infections // Parasitol. Res. 1995. V. 81. № 6. P. 481–489.
- Rózsa L., Reiczigel J., Majoros G. Quantifying parasites in samples of hosts // J. Parasitol. 2000. V. 86. № 2. P. 228–232.
- Shimazu T. Trematodes and cestodes parasitic in euphausiids // Bull. Plankton Soc. Jpn. 2006. V. 53. № 1. P. 45–53.

Helminths of the Black-Legged Kittiwake *Rissa tridactyla* Linnaeus, 1758 and the Brünnich's Guillemot *Uria lomvia* Linnaeus, 1758 in Russkaya Gavan Bay, Severny Island, Novaya Zemlya Archipelago

V. V. Kuklin^a, M. M. Kuklina^a, and A. V. Ezhov^a

^aMurmansk Marine Biological Institute, Russian Academy of Sciences, Murmansk 183010, Russia

This article provides results of a helminthological study of two seabird species, the Black-Legged Kittiwake *Rissa tridactyla* Linnaeus, 1758 and the Brünnich's Guillemot *Uria lomvia* Linnaeus, 1758, from Russkaya Gavan Bay, Severny Island, Novaya Zemlya Archipelago. A total of five species of helminth parasites were identified in kittiwakes and six species in guillemots. The cestode *Tetrabothrius erostris* and the nematode *Stegophorus stellaepolaris* proved to be common helminth parasites for both seabird species. Two species, *T. erostris* and the acanthocephalan *Corynosoma strumosum*, were found for the first time in seabirds on Novaya Zemlya. Brünnich's guillemot was recorded as a new definitive host for *C. strumosum* in the Barents Sea region. The main characteristic feature of the helminth infestation in birds from northern Novaya Zemlya is the absence of trematodes, endemic and highly specific parasite species, as well as helminths with freshwater life cycle. The prevalence of helminth parasites in kittiwakes and guillemots from different parts of the Barents Sea is analyzed. It has been established that the nematode *S. stellaepolaris* exerts the most pronounced negative impact on the physiological condition of Brünnich's guillemots.

Keywords: Black-Legged Kittiwake, Brünnich's Guillemot, helminths, Novaya Zemlya Archipelago, Barents Sea

УДК 537.2/.5:591.9(262.5)

ДОЛГОВРЕМЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ИХТИОФАУНЫ КАРКИНИТСКОГО ЗАЛИВА ЧЕРНОГО МОРЯ¹

© 2020 г. Р. Е. Белогурова¹, *, Е. П. Карпова¹, Э. Р. Аблязов¹

¹Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН, Севастополь 299011, Россия

*e-mail: prishchepa.raisa@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.08.2019 г.

После доработки 12.11.2019 г.

Принята к публикации 28.11.2019 г.

На основе литературных и оригинальных данных установлен обобщенный состав ихтиофауны Каркинитского залива (Черное море), за весь период исследований насчитывающий 108 видов рыб. Зарегистрировано 23 новых для акватории вида рыб, среди которых составляющие основу разнообразия западной части залива представители средиземноморского фаунистического комплекса. Показано, что влияние разных форм хозяйственной деятельности привело к исчезновению у берегов Крыма 16 видов рыб, в том числе 8 видов семейства Карповые и по одному виду из семейств Центранхвовые, Колюшковые и Бычковые, места обитания которых были приурочены к районам сброса пресных вод из Северо-Крымского канала в восточной части залива. В связи с прекращением работы канала отмечено изменение локализации рыб разных экологических групп.

Ключевые слова: Черное море, Каркинитский залив, соленость, ихтиофауна, антропогенное воздействие, трансформация

DOI: 10.31857/S0134347520060030

Физико-географические и биоценотические условия прибрежной зоны Черного моря неоднородны, они характеризуются разнообразием качественного и количественного распределения жизни, что позволило только в пределах Крымского полуострова выделить 5 естественных районов (Водяницкий, 1949). Каркинитский залив – один из таких районов. Он расположен в северо-западной части Черного моря и уникален по физико-географическим, гидролого-гидрохимическим, биологическим, а также промысловым характеристикам. Бакальская коса и Бакальская банка делят его на два подрайона, каждый из которых специфичен по своим экологическим условиям (Болтачев и др., 2009а). Западный глубоководный район имеет свободный водообмен с морем, а относительно замкнутая восточная мелководная часть изрезана многочисленными заливами, глубина которых не превышает 1 м (Зенкович, 1960; Egemeev et al., 2012; Карпова и др., 2016; Болтачев, Карпова, 2017).

В последние 50 лет Каркинитский залив подвергся масштабному антропогенному воздействию. Функционирование, а затем прекращение работы Северо-Крымского канала привело к коренным перестройкам ихтиофауны в восточной ча-

сти залива (Болтачев и др., 2009а, б; Болтачев, Карпова, 2012б; Egemeev et al., 2012; Карпова и др., 2016; Болтачев, Карпова, 2017). Добыча песка в районе Бакальской косы способствовала ее постепенному размыву, который начался в середине 1990-х гг. и активизировался после шторма в ноябре 2007 г. (Иванов и др., 2012). После разрушения Бакальской косы стало возможным свободное перемещение водных масс из глубоководной части залива в мелководную (Карпова и др., 2016; Болтачев, Карпова, 2017). Браконьерство привело практически к полному исчезновению в Каркинитском заливе осетровых рыб (Acipenseridae). Масштабный промысел травяной креветки *Palaemon adspersus* Rathke, 1837, который ведется в зарослях морских трав залива, наносит урон молодежи промысловых рыб и видам, включенным в Красную книгу Республики Крым (Красная книга..., 2015; Болтачев и др., 2017).

До начала XXI века ихтиофауну Каркинитского залива целенаправленно не изучали. Работы, проводившиеся в 1950-х гг., были фрагментарными и осуществлялись в связи с комплексными гидробиологическими исследованиями высокопродуктивной северо-западной части Черного моря. Результатом этих работ стала монография К.А. Виноградова (1960), в которой состав ихтиофауны (67 видов) указан лишь для двух участков Каркинитского залива: Джарьылгачского залива (49 видов) и акватории п-ва Тарханкут (47 видов).

¹ Посвящается светлой памяти выдающегося российского и украинского ихтиолога Александра Романовича Болтачева (21.07.1952–30.01.2019).



Рис. 1. Схема станций отбора проб в Каркинитском заливе с 2008 по 2018 г.

Преимущественно для западной части залива А.Н. Световидов (1964) указывал около 50 видов рыб. На основе собственных и литературных данных Ю.В. Мовчан (2000) отмечал в Джарылгачском заливе и в окрестностях о-ва Джарылгач 56 видов и подвидов рыб. В 2006 г. была опубликована монография, в которой были обобщены результаты гидробиологических работ, проводившихся в 1960-е гг. в северо-западной части Черного моря, однако и в ней состав ихтиофауны непосредственно Каркинитского залива целенаправленно не рассматривался (Северо-западная..., 2006).

В ходе систематических ихтиологических и гидробиологических исследований, проводившихся в Каркинитском заливе с 2008 г., всего отмечено 65 видов рыб (Егемеев et al., 2012; Болтачев, Карпова, 2012б; Карпова и др., 2016; Болтачев, Карпова, 2017). Тем не менее в связи с недостаточной изученностью ихтиофауны Каркинитского залива, а также учитывая комплексное воздействие антропогенных факторов и кардинальные изменения гидрохимических и морфологических условий в последние годы, необходимо уточнить современный состав ихтиофауны этого залива.

Цели настоящей работы — анализ изменений в составе ихтиофауны Каркинитского залива за прошедшие 50 лет и оценка ее современного состояния на фоне значительной антропогенной трансформации экологических условий в данном районе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для изучения собран в ходе экспедиционных исследований в Каркинитском заливе от мыса Тарханкут до Джарылгачского залива. Пробы отбирали на 34 станциях (рис. 1) в теплый период года в 2008–2014 гг. и 2016–2018 гг., а также в ноябре 2015 г.

Для сбора ихтиологического материала использовали разные орудия лова: ручные сачки с диаметром ячеи 2–5 мм; буксируемый креветочный сак с входным отверстием полукруглой формы площадью 1 м², оснащенный хамсаросом с ячеей 6.5 мм; жаберные сети с размером ячеи 12–14 и 18–20 мм, а также креветочные вентери с ячеей 6.5–8.0 мм. Проводили подводные наблюдения. Кроме этого учитывали результаты экспертного анализа браконьерских уловов, задержанных пограничной службой ФСБ РФ по Республике Крым.

Полученный ихтиологический материал идентифицировали до вида с помощью определителей (Световидов, 1964; Васильева, 2007). Систематика приведена согласно опубликованной сводке (Parin et al., 2014).

РЕЗУЛЬТАТЫ

За время изучения ихтиофауны Каркинитского залива на основании литературных данных (Виноградов, 1960; Световидов, 1964; Мовчан, 2000; Северо-западная..., 2006; Болтачев, Карпо-

ва, 2017) и с учетом оригинальных исследований отмечено 108 видов рыб, принадлежащих к 73 родам из 44 семейств 16 отрядов (табл. 1).

Наибольшим видовым богатством отличается семейство Бычковые (Gobiidae) – 19 видов; семейство Карповые (Cyprinidae) представлено 8 видами рыб, Иглобые (Syngnathidae) – 7 видами. По 6 видов рыб насчитывают семейства Сельдевые (Clupeidae), Губановые (Labridae) и Собачковые (Blenniidae), 5 – Осетровые (Acipenseridae). Семейства Кефалевые (Mugilidae) и Присосковые (Gobiesocidae) представлены 4 видами рыб каждое; по 3 вида насчитывают семейства Смаридовые (Centranchidae) и Скумбриевые (Scombridae); по 2 вида рыб в семействах Атериновые (Atherinidae), Колюшковые (Gasterosteidae), Спаровые (Sparidae) и Горбылевые (Sciaenidae). Остальные 29 семейств насчитывают по одному виду рыб.

ОБСУЖДЕНИЕ

За 10 лет наших наблюдений в Каркинитском заливе зарегистрировано 23 новых для этой акватории вида. Изменение видового состава и количественных характеристик рыбного населения в восточной части залива связано с резкими изменениями гидрохимических характеристик акватории. В результате сброса пресных вод появились и стали многочисленными виды пресноводного комплекса: амурский чебачок *Pseudorasbora parva*, плотва *Rutilus rutilus*, горчак *Rhodeus amarus*, красноперка *Scardinius erythrophthalmus*, укля *Alburnus alburnus*, серебряный карась *Carassius gibelio* и солнечный окунь *Lepomis gibbosus*, которые исчезли после прекращения функционирования Северо-Крымского канала. В настоящее время их местообитание, вероятно, ограничено зонами сброса пресных вод у берегов Херсонской области; в другие районы залива они не проникают, как и еще 4 довольно широко распространенных ранее вида: белый толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix*, белый амур *Stenopharyngodon idella*, а также солоноватоводные малая южная колюшка *Pungitius platygaster* и бычок-гонец *Ponticola gymnotrachelus*. Другие новые виды, отмеченные нами в Каркинитском заливе, – это представители преимущественно средиземноморского фаунистического комплекса; они составляют основу видового разнообразия ихтиофауны западной глубоководной части залива. Новый вид лисун Бата *Pomatoschistus bathi* в настоящее время широко распространен в прибрежной акватории Черного моря, включая Каркинитский залив, местами его численность чрезвычайно высокая (Boltachev et al., 2016). Статус еще одного криптобентического вида – малоголовой присоски *Apletodon dentatus* – остается неясным (Карпова и др., 2017; Слынько и др., 2019). Возможно, этот вид является эндемичным, а его находки отсутствовали из-за малой численности и скрытного образа жизни. Остальные от-

меченные нами виды довольно обычны у всех черноморских берегов в районах скально-каменистых субстратов; их обнаружение в основном связано с применением методик подводных наблюдений и ручных обловов.

Отсутствие в современных сборах 28 видов, которые были указаны для залива ранее, можно объяснить несколькими причинами. Два крупных пелагических мигранта (меч-рыба *Xiphias gladius* и обыкновенный тунец *Thunnus thynnus*), встречавшиеся в промысловых уловах (Виноградов, 1960), исчезли в Черном море, вероятно, из-за общего снижения их численности в пределах всего ареала, а также в результате прекращения миграций через прол. Босфор (Зайцев, 2006). К исчезнувшим, очевидно, относятся и два вида осетровых рыб (шип *Acipenser nudiiventris* и атлантический осетр *A. sturio*), единичные особи которых крайне редко встречаются в восточной части Черного моря у берегов Грузии и Турции (Guchmanidze, 2009). Однако существование локальных популяций данных осетровых в этих районах недостаточно подтверждено. Пять видов – активные мигранты катран *Squalus acanthias*, черноморская шиповатая игла-рыба *Syngnathus schmidtii*, светлый горбыль *Umbrina cirrosa*, пелагида *Sarda sarda* и скумбрия *Scomber scombrus*, вероятно, относятся к случайным видам и редко заходят в залив, так как придерживаются удаленных от берегов районов. Очень редкой может быть скумбрия, популяция которой в Черном море, очевидно, была истреблена в результате перелова (Болтачев, Карпова, 2019). Отсутствие в наших уловах активных мигрантов связано и с методическими особенностями ихтиофаунистических исследований: мы не использовали активные орудия лова, а также крупноячейные сети и проводили работы главным образом в прибрежной зоне Каркинитского залива. Для еще одного солоноватоводного вида – тюльки *Clupeonella cultriventris*, массовой населяющей лиманы и устья рек северо-западной части Черного моря, проникновение в залив, вероятно, связано с процессами распространения трансформированных речных вод устьевых зон Днепра и Дуная (Большаков, 1970), а поэтому случалось очень редко.

Присутствие в заливе мэнолы *Spicara maena*, обыкновенной смариды *S. smaridus* и узорчатого лиссуна *Pomatoschistus pictus*, по нашему мнению, спорно. Находки первых двух видов не подтверждены последующими исследованиями, и, учитывая разночтения в систематике рода *Spicara*, можно предположить, что оба названия относятся к обычному для Каркинитского залива виду спикара *S. flexuosa*. Узорчатый лиссун, указанный К.А. Виноградовым (1960), для Черного моря известен лишь по двум экземплярам, пойманным у берегов Анапы (Васильева, 2007). Возможно, экземпляры узорчатого лиссуна в заливе были неверно определены, а здесь обитала молодь лео-

Таблица 1. Таксономический состав ихтиофауны Каркинитского залива Черного моря

№ п/п	Вид	Период*			
		1	2	3	4
	Семейство Катрановые – Squalidae				
1	Катран <i>Squalus acanthias</i> Linnaeus, 1758	+	+	–	–
	Семейство Скатовые – Rajidae				
2	Морская лисица <i>Raja clavata</i> Linnaeus, 1758	+	+	–	–
	Семейство Хвостоколовые – Dasyatidae				
3	Морской кот <i>Dasyatis pastinaca</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+
	Семейство Осетровые – Acipenseridae				
4	Осетр русский <i>Acipenser gueldenstaedtii</i> Brandt et Ratzeburg, 1833	+	+	+	+
5	Севрюга <i>Acipenser stellatus</i> Pallas, 1771	+	+	–	–
6	Белуга <i>Acipenser huso</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+
7	Шип <i>Acipenser nudiventris</i> Lovetzky, 1828	+	+	–	–
8	Атлантический осетр <i>Acipenser sturio</i> Linnaeus, 1758	+	–	–	–
	Семейство Угревые – Anguillidae				
9	Речной угорь <i>Anguilla anguilla</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	+	+
	Семейство Анчоусовые – Engraulidae				
10	Европейский анчоус <i>Engraulis encrasicolus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+
	Семейство Сельдевые – Clupeidae				
11	Каспийско-черноморский пузанок <i>Alosa caspia</i> (Eichwald, 1838)	+	–	+	+
12	Черноморско-азовская проходная сельдь <i>Alosa immaculata</i> Bennett, 1835	+	–	+	+
13	Черноморско-азовская морская сельдь <i>Alosa maeotica</i> (Grimm, 1901)	+	+	+	+
14	Тюлька <i>Clupeonella cultriventris</i> (Nordmann, 1840)	+	+	–	–
15	Европейская сардина <i>Sardina pilchardus</i> (Walbaum, 1792)	–	–	+	+
16	Черноморский шпрот <i>Sprattus sprattus phalericus</i> (Risso, 1826)	+	+	+	+
	Семейство Карповые – Cyprinidae				
17	Уклея <i>Alburnus alburnus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	+	–
18	Карась серебряный <i>Carassius gibelio</i> (Bloch, 1782)	–	–	+	–
19	Белый амур <i>Stenopharyngodon idella</i> (Valenciennes, 1844)	–	+	+	–
20	Белый толстолобик <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Valenciennes, 1844)	–	+	+	–
21	Амурский чебачок <i>Pseudorasbora parva</i> (Temminck & Schlegel, 1846)	–	–	+	–
22	Горчак <i>Rhodeus amarus</i> (Bloch, 1782)	–	–	+	–
23	Плотва <i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	+	–
24	Красноперка <i>Scardinius erythrophthalmus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	+	–
	Семейство Лососевые – Salmonidae				
25	Черноморская кумжа <i>Salmo trutta labrax</i> Pallas, 1814	+	+	+	+
	Семейство Тресковые – Gadidae				
26	Черноморский мерланг <i>Merlangius merlangus euxinus</i> (Nordmann, 1840)	+	+	+	+
	Семейство Нитеперые налимы – Phycidae				
27	Средиземноморский налим <i>Gaidropsarus mediterraneus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+
	Семейство Ошибневые – Ophidiidae				
28	Ошибень <i>Ophidion rochei</i> Muller, 1845	+	+	+	+
	Семейство Кефалевые – Mugilidae				
29	Сингиль <i>Liza aurata</i> (Risso, 1810)	+	+	+	+
30	Пиленгас <i>Liza haematocheilus</i> (Temminck & Schlegel, 1845)	–	+	+	+
31	Остронос <i>Liza saliens</i> (Risso, 1810)	+	+	+	+
32	Лобан <i>Mugil cephalus</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+
	Семейство Атериновые – Atherinidae				
33	Черноморская атерина <i>Atherina boyeri pontica</i> (Eichwald, 1831)	+	+	+	+
34	Атлантическая атерина <i>Atherina hepsetus</i> Linnaeus, 1758	+	–	+	+

Таблица 1. Продолжение

№ п/п	Вид	Период*			
		1	2	3	4
	Семейство Саргановые – Belonidae				
35	Сарган <i>Belone belone euxini</i> Gunther, 1866	+	+	+	+
	Семейство Солнечниковые – Zeidae				
36	Обыкновенный солнечник <i>Zeus faber</i> Linnaeus, 1758	+	–	–	–
	Семейство Колюшковые – Gasterosteidae				
37	Трехиглая колюшка <i>Gasterosteus aculeatus</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+
38	Малая южная колюшка <i>Pungitius platygaster</i> (Kessler, 1859)	–	+	+	–
	Семейство Иглобые – Syngnathidae				
39	Морской конек <i>Hippocampus hippocampus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+
40	Морское шило <i>Nerophis ophidion</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	–	–
41	Пухлощекая игла <i>Syngnathus nigrolineatus</i> Eichwald 1831	+	+	+	+
42	Черноморская шиповатая игла-рыба <i>Syngnathus schmidti</i> Popov, 1927	+	+	–	–
43	Тонкорылая игла-рыба <i>Syngnathus tenuirostris</i> Rathke, 1837	+	+	–	–
44	Высокорылая игла-рыба <i>Syngnathus typhle</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+
45	Толсторылая игла-рыба <i>Syngnathus variegatus</i> Pallas, 1814	+	+	+	+
	Семейство Скорпеновые – Scorpaenidae				
46	Морской ерш <i>Scorpaena porcus</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+
	Семейство Тригловые – Triglidae				
47	Желтая тригла <i>Chelidonichthys lucerna</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	+	+
	Семейство Каменные окуни – Serranidae				
48	Каменный окунь <i>Serranus scriba</i> (Valenciennes, 1834)	+	–	–	–
	Семейство Центранховые – Centrarchidae				
49	Солнечный окунь <i>Lepomis gibbosus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	+	+
	Семейство Луфаревые – Pomatomidae				
50	Луфарь <i>Pomatomus saltatrix</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+
	Семейство Ставридовые – Carangidae				
51	Черноморская ставрида <i>Trachurus mediterraneus ponticus</i> Aleev, 1956	+	+	+	+
	Семейство Спаровые – Sparidae				
52	Ласкирь <i>Diplodus annularis</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+
53	Зубарик <i>Diplodus puntazzo</i> (Cetti, 1777)	–	–	+	+
	Семейство Смаридовые – Centracanthidae				
54	Спикара <i>Spicara flexuosa</i> Rafinesque, 1810	+	–	+	+
55	Мэнола <i>Spicara maena</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	–	–
56	Обыкновенная смарида <i>Spicara smaris</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	–	–
	Семейство Горбылевые – Sciaenidae				
57	Темный горбыль <i>Sciaena umbra</i> Linnaeus, 1758	+	–	+	+
58	Светлый горбыль <i>Umbrina cirrosa</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	–	–
	Семейство Султанковые – Mullidae				
59	Султанка <i>Mullus barbatus</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+
	Семейство Помацентровые – Pomacentridae				
60	Морская ласточка – <i>Chromis chromis</i> Linnaeus, 1758	–	+	–	–
	Семейство Губановые – Labridae				
61	Рябчик <i>Crenilabrus cinereus</i> (Bonnaterre, 1788)	+	+	+	+
62	Глазчатый губан <i>Crenilabrus ocellatus</i> Forsskål, 1775	+	+	+	+
63	Перепелка <i>Crenilabrus roissali</i> (Risso, 1810)	+	–	+	+
64	Рулена <i>Crenilabrus tinca</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+
65	Гребенчатый губан <i>Ctenolabrus rupestris</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	–	–
66	Зеленый губан <i>Labrus viridis</i> Linnaeus, 1758	–	–	+	+

Таблица 1. Продолжение

№ п/п	Вид	Период*			
		1	2	3	4
	Семейство Песчанковые – Ammodytidae				
67	Голая песчанка <i>Gymnamodytes cicerelus</i> (Rafinesque, 1810)	+	–	–	+
	Семейство Драконовые – Trachinidae				
68	Морской дракон <i>Trachinus draco</i> Linnaeus, 1758	+	+	–	–
	Семейство Звездочетовые – Uranoscopidae				
69	Черноморский звездочет <i>Uranoscopus scaber anostomus</i> Pallas, 1814	+	+	–	–
	Семейство Троеперовые – Tripterygiidae				
70	Троепер – <i>Tripterygion tripteronotus</i> (Risso, 1810)	–	–	+	+
	Семейство Собачковые – Blenniidae				
71	Морская собачка-сфинкс <i>Aidablennius sphynx</i> (Valenciennes, 1836)	–	–	+	+
72	Хохлатая морская собачка <i>Coryphoblennius galerita</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	–	–
73	Обыкновенная морская собачка <i>Parablennius sanguinolentus</i> (Pallas, 1814)	+	+	+	+
74	Длиннощупальцевая морская собачка <i>Parablennius tentacularis</i> (Brünnich, 1768)	+	–	+	+
75	Морская собачка Звонимира <i>Parablennius zvonimiri</i> (Kolombatović, 1892)	+	–	+	+
76	Морская собачка-павлин <i>Salaria pavo</i> (Risso, 1810)	–	–	+	+
	Семейство Присосковые – Gobiesocidae				
77	Малоголовая присоска <i>Apletodon dentatus</i> (Facciola, 1887)	–	–	+	+
78	Пятнистая присоска <i>Diplecogaster bimaculata euxinica</i> Murgoci, 1964	+	–	+	+
79	Толсторылая присоска <i>Lepadogaster candolii</i> Risso, 1810	–	–	+	+
80	Одноцветная рыба присоска <i>Lepadogaster lepadogaster</i> Risso, 1810	–	–	+	+
	Семейство Лировые – Callionymidae				
81	Бурая пескарка <i>Callionymus pusillus</i> Delarocche, 1809	+	–	–	–
	Семейство Бычковые – Gobiidae				
82	Бланкет <i>Aphia minuta</i> (Risso, 1810)	+	–	+	+
83	Бурый бычок <i>Gobius bucchichi</i> Steindachner, 1870	–	–	+	+
84	Бычок-кругляш <i>Gobius cobitis</i> Pallas, 1814	–	–	+	+
85	Черный бычок <i>Gobius niger</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+
86	Бычок-травяник <i>Gobius ophiocephalus</i> (Pallas, 1814)	+	+	+	+
87	Бычок-паганель <i>Gobius paganellus</i> Linnaeus, 1758	–	–	+	+
88	Бычок-мартовик <i>Mesogobius batrachocephalus</i> (Pallas, 1814)	+	+	+	+
89	Бычок-песочник <i>Neogobius fluviatilis</i> (Pallas, 1814)	+	+	+	+
90	Бычок-кругляк <i>Neogobius melanostomus</i> (Pallas, 1814)	+	+	+	+
91	Лысун Бата <i>Pomatoschistus bathi</i> Miller, 1982	–	–	+	+
92	Леопардовый лысун <i>Pomatoschistus marmoratus</i> (Risso, 1810)	+	+	+	+
93	Бычок-губан <i>Ponticola platyrostris</i> (Pallas, 1814)	–	–	+	+
94	Бычок-ротан <i>Ponticola ratan</i> (Pallas, 1814)	+	–	+	+
95	Малый лысун <i>Pomatoschistus minutus</i> (Pallas, 1770)	+	+	–	–
96	Узорчатый лысун <i>Pomatoschistus pictus</i> (Malm, 1865)	+	–	–	–
97	Бычок-сурман <i>Ponticola cephalargoides</i> Pinchuk, 1976	–	–	+	+
98	Бычок-рыжик <i>Ponticola eurycephalus</i> (Kessler, 1874)	–	–	+	+
99	Бычок-гонец <i>Ponticola gymnotrachelus</i> (Kessler, 1857)	–	+	–	–
100	Бычок цуцик <i>Proterorhinus marmoratus</i> (Pallas, 1814)	+	+	+	+
	Семейство Скумбриевые – Scombridae				
101	Пелагида <i>Sarda sarda</i> (Bloch, 1793)	+	+	–	–
102	Скумбрия <i>Scomber scombrus</i> Linnaeus, 1758	+	+	–	–
103	Обыкновенный тунец <i>Thunnus thynnus</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	–	–
	Семейство Меч-рыбы – Xiphiidae				
104	Меч-рыба <i>Xiphias gladius</i> Linnaeus, 1758	+	–	–	–

Таблица 1. Окончание

№ п/п	Вид	Период*			
		1	2	3	4
105	Семейство Ромбовые – <i>Scophthalmidae</i> Черноморский калкан <i>Scophthalmus maoticus</i> (Pallas, 1814)	+	+	+	+
106	Семейство Ботусовые – <i>Bothidae</i> Арноглосс Кесслера <i>Arnoglossus kessleri</i> Schmidt, 1915	+	–	–	–
107	Семейство Камбаловые – <i>Pleuronectidae</i> Глосса <i>Platichthys luscus</i> (Pallas, 1814)	+	+	+	+
108	Семейство Солевые – <i>Soleidae</i> Морской язык <i>Pegusa lascaris</i> (Risso, 1810)	+	+	+	+
	ВСЕГО	79	60	79	71

*1 – 1950-е – 1960-е гг. (Виноградов, 1960; Световидов, 1964); 2 – 2000–2006 гг. (Мовчан, 2000; Северо-западная..., 2006); 3 – 2008–2014 гг. (наши данные); 4 – 2014 г. – настоящее время (наши данные).

пардового лысуна *P. marmoratus*, широко распространенного у берегов Крыма.

Остальные оседлые и маломигрирующие виды рыб, зарегистрированные ранее по немногочисленным находкам икры, личинок или взрослых особей (Дехник, Павловская, 1950; Зайцев, 1959; Виноградов, 1960; Зайцев, 1960, 1961), очевидно, и сейчас редки или малочисленны на акватории залива и не были обнаружены по методическим причинам.

Таким образом, ихтиофауна Каркинитского залива среди других районов Азово-Черноморского бассейна выделяется высоким видовым богатством, по количеству видов незначительно уступая лишь прибрежной зоне юго-западного Крыма (Болтачев, Карпова, 2012а). Одна из основных причин этого – большое разнообразие биоценологических условий, в том числе сложившихся под влиянием такого антропогенного фактора, как перераспределение стока Днепра через Северо-Крымский канал.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в соответствии с Государственным заданием “Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана”, номер гос. регистрации АААА-А18-118020890074-2, а также по теме НИР “Фундаментальные исследования популяционной

биологии морских животных, их морфологического и генетического разнообразия”, номер гос. регистрации АААА-А19-119060690014-5.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность И.В. Хуторенко (пгт Раздольное, Крым) за помощь в организации экспедиционных исследований, а также всем коллегам, принявшим участие в обработке ихтиологических проб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Болтачев А.Р., Карпова Е.П. Ихтиофауна прибрежной зоны Севастополя (Черное море) // Мор. экол. журн. 2012а. Т. XI. № 2. С. 10–27.
- Болтачев А.Р., Карпова Е.П. Особенности структуры ихтиоценов биоценоза морских трав западного Крыма и Каркинитского залива // Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона: Материалы VII Международ. конф. (Керчь, Крым, 20–23 июня 2012 г.). Керчь: ЮгНИРО. 2012б. С. 140–147.
- Болтачев А.Р., Карпова Е.П. Морские рыбы Крымского полуострова. 2-е изд. Симферополь: БизнесИнформ. 2017. 376 с.
- Болтачев А.Р., Карпова Е.П., Бобко Н.И. Некоторые особенности гидрохимических характеристик и ихтиофауны восточной части Каркинитского залива на современном этапе // 36. науч. статей до Міжнар. наук.-практ. конф. “Екологічні проблеми Чорного моря” (29–30 жовтня, 2009, Одеса) (за загальн. ред. В.М. Небрата). Одеса: Інновац.-інформ. центр “ІНВАЦ”. 2009а. С. 28–31.
- Болтачев А.Р., Карпова Е.П., Данилюк О.Н. Сравнительная характеристика ихтиоценов крымских эстуариев различного генезиса // Рыбне господарство України. 2009б. № 5. С. 28–29.
- Болтачев А.Р., Статкевич С.В., Карпова Е.П. и др. Черноморская травяная креветка *Palaemon adspersus* (Decapoda, Palaemonidae): биология, промысел, проблемы // Вопр. рыболовства. 2017. Т. 18. № 3. С. 313–327.
- Болтачев А.Р., Карпова Е.П. О регистрации атлантической скумбрии *Scomber scombrus* Linnaeus, 1758

- (Scombridae) в прибрежной зоне Севастополя и о перспективах возрождения ее промысла // Мор. биол. журн. 2019. Т. 4. № 2. С. 3–10.
- Большаков В.С.* Трансформация речных вод в Черном море. Киев: Наукова думка. 1970. 328 с.
- Васильева Е.Д.* Определитель морских, солоноватоводных, эвригалинных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С.В. Богородским. М.: Изд-во ВНИРО. 2007. 238 с.
- Виноградов К.О.* Ихтиофауна північно-західної частини Чорного моря. Київ: Вид. АН УССР. 1960. 116 с.
- Водяницкий В.А.* О естественно-историческом районировании Черного моря и в частности у берегов Крыма // Тр. Севастоп. биол. ст. Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР. 1949. Т. VII. С. 249–255.
- Дехник Т.В., Павловская Р.М.* Распределение икры и личинок некоторых рыб Черного моря // Тр. Азовско-Черномор. научно-исслед. ин-та мор. рыб. хоз-ва и океаногр. 1950. Вып. 14. С. 151–176.
- Зайцев Ю.П.* Нові дані про іхтіопланктон північно-західної частини Чорного моря // Наук. зап. Одеської біол. ст. 1959. Вип. 1. С. 77–90.
- Зайцев Ю.П.* Про нерест луфаря (*Pomatomus saltatrix* L.) в північно-західній частині Чорного моря // Наук. зап. Одеської біол. ст. 1960. Вип. 2. С. 109–110.
- Зайцев Ю.П.* Показники нересту камси та ставриди в північно-західній частині Чорного моря, визначені за допомогою нової методики // Наукові записки Одеської біол. ст. 1961. Вип. 3. С. 45–59.
- Зайцев Ю.П.* Введение в экологию Черного моря. Одесса: Эвен. 2006. 224 с.
- Зенкович В.П.* Морфология и динамика советских берегов Черного моря. М.: Изд-во АН СССР. 1960. Т. 2. 216 с.
- Иванов В.А., Горячкин Ю.Н., Удовик В.Ф. и др.* Современное состояние и эволюция Бакальской косы // Екологічна безпека прибережної та шельфової зон та комплексне використання ресурсів шельфу: Зб. наук. пр. Севастополь. 2012. Т. 1. Вип. 26. С. 8–15.
- Карпова Е.П., Болтачев А.Р., Аблязов Э.Р., Прищепина Р.Е.* Сообщества рыб Каркинитского залива // Морские биологические исследования: достижения и перспективы: Сб. материалов Всерос. научно-практ. конф. с международ. участием, приуроченной к 145-летию Севастопольской биологической станции: В 3 т. (Севастополь, 19–24 сентября 2016 г.). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. 2016. Т. 2. С. 86–89.
- Карпова Е.П., Болтачев А.Р., Данилюк О.Н.* Распространение редкого вида морских уточек – малоголовой присоски *Apletodon dentatus* (Actinopterygii, Gobiosocidae) – у берегов Крыма // Мор. биол. журн. 2017. Т. 2. № 2. С. 41–48.
- Красная книга Республики Крым. Животные / Отв. ред. С.П. Иванов, А.В. Фатерыга. Симферополь: ООО ИТ “АРИАЛ”. 2015. 440 с.
- Мовчан Ю.В.* Список видов рыб Джарылгачского залива // Вестн. зоологии. Биоразнообразие Джарылгача: современное состояние и пути сохранения. 2000. Отд. вып. С. 182–184.
- Световидов А.Н.* Рыбы Черного моря. М.; Л.: Наука. 1964. 551 с.
- Северо-западная часть Черного моря: биология и экология. Киев: Наукова думка. 2006. 700 с.
- Сльнько Ю.В., Карпова Е.П., Болтачев А.Р., Сльнько Е.Е.* Молекулярно-генетическая ревизия таксономического разнообразия Gobiosocidae р. *Apletodon* и Gobiidae р. *Pomatoschistus* Черного моря // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы VII международ. науч. конф. Йошкар-Ола: ООО “Вертола”. 2019. С. 99–102.
- Boltachev A., Karpova E., Vdodovich I.* Distribution, Biological and Ecological Characteristics of Alien Species *Pomatoschistus bathi* Miller, 1982 (Gobiidae) in the Black Sea // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. 2016. V. 16. № 1. P. 113–122.
- Eremeev V.N., Boltachev A.R., Aleksandrov B.G. et al.* Biological Diversity of the Coastal Zone of the Crimean Peninsula: Problems, Preservations and Restoration Pathways. NAS Ukraine, Institute of Biology of the Southern Seas. Sevastopol. 2012. 92 p.
- Guchmanidze A.* Current and Historical Status of Sturgeon (Acipenseridae, Osteichthyes) in Georgia // Status and Protection of Globally Threatened Species in the Caucasus. Tbilisi: CEPF, WWF. Contour Ltd. 2009. P. 171–177.
- Parin N.V., Evseenko S.A., Vasil'eva E.D.* Fishes of Russian Seas: Annotated Catalogue. Moscow: KMK Scientific Press. 2014. 733 p.

Long-Term Changes in the Fish Fauna of the Karkinitzky Gulf of the Black Sea

R. E. Belogurova^a, E. P. Karpova^a, and E. R. Ablyazov^a

^aA.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol 299011, Russia

The summarized composition of the fish fauna of the Karkinitzky Gulf of the Black Sea was established for the first time on the basis of literary and original data for the entire period of research; 108 fish species were recorded in total. Twenty-three new fish species, among them representatives of the Mediterranean faunistic complex, form the basis of the faunistic diversity of the western part of the Karkinitzky Gulf. Influence of various anthropogenic activities has led to the disappearance of 16 fish species from the Crimean coast: 8 species of the family Cyprinidae and one species from each of the families Centrarchidae, Gasterosteidae and Gobiidae; natural ranges of these species were confined earlier to the areas of freshwater discharge from the North Crimean Canal in the eastern part of the Karkinitzky Gulf. The cease of the Canal function caused a change in the ranges of fish species of different ecological groups.

Keywords: Black Sea, Karkinitzky Gulf, salinity, fish fauna, anthropogenic impact, transformation

УДК 593.9:591

ПРОТЕИНАЗЫ С ЖЕЛАТИНАЗНОЙ АКТИВНОСТЬЮ И ИХ УЧАСТИЕ В РЕГЕНЕРАЦИИ АМБУЛАКРА У ГОЛОТУРИЙ *EUPENTACTA FRAUDATRIX* (D'YAKONOV & BARANOVA, 1958) И *CUCUMARIA JAPONICA* (SEMPER, 1868) (ECHINODERMATA: HOLOTHUROIDEA)

© 2020 г. А. П. Шульга¹, Н. Е. Ламаш^{1, 2, *}

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

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

*e-mail: ninalamash@yandex.ru

Поступила в редакцию 02.10.2019 г.

После доработки 07.02.2020 г.

Принята к публикации 19.03.2020 г.

У голотурий *Eupentacta fraudatrix* и *Cucumaria japonica* методом количественной зимографии исследовали спектр протеиназ и динамику их активности в структурах амбулакра в норме, а также и после его поперечного разрезания. Установлено, что желатиназы присутствуют только у голотурии *E. fraudatrix*, у которой выявлено два пула желатиназ. Высокомолекулярный пул представлен одним (132 кДа) или двумя (132 и более 250 кДа) белками, а низкомолекулярный пул – белками с молекулярной массой 53 и 47 кДа. По способности лизировать желатин, но не казеин, а также по чувствительности к ингибиторам разных классов ферментов желатиназы *E. fraudatrix* подобны матриксным металлопротеиназам позвоночных животных. Показано, что активность протеиназ увеличивается после повреждения животного, а селективный ингибитор металлопротеиназ GM6001 блокирует их активность. Высказано предположение, что у голотурий протеиназы с желатиназной активностью являются одним из ключевых факторов регенерации.

Ключевые слова: голотурии, *Eupentacta fraudatrix*, *Cucumaria japonica*, амбулакр, желатиназы, матриксные металлопротеиназы, регенерация

DOI: 10.31857/S0134347520060091

Способность к восстановлению поврежденных или утраченных тканей и органов – одна из важных особенностей живых организмов (Короткова, 1997; García-Artaés, Greenberg, 2001; Carlson, 2007). Регенерация осуществляется за счет миграции клеток организма в место повреждения и их участия в морфогенезе. Основным механизмом направленной миграции и дифференцировки клеток является их взаимодействие с внеклеточным матриксом. Свойства соединительной ткани изменяются под воздействием специальных ферментов – матриксных металлопротеиназ (ММП).

Основная часть сведений о ММП, включая доменную структуру, механизмы активации и ингибирования, а также роль в морфогенезе, относится к ферментам позвоночных животных (Huxley-Jones et al., 2007; Page-McCaw et al., 2007). На основании доменной структуры и субстратной специфичности ММП разделяют на пять подсемейств: коллагеназы, желатиназы, стромелизины, ММП мембранного типа и ММП, не относящиеся к известным подсемействам. В то же время информация о ММП беспозвоночных фрагментарна, а данные об участии

этих ферментов в процессе регенерации единичны (Page-McCaw et al., 2007; Ribeiro et al., 2012). Белки с коллагеназной активностью обнаружены в регенерирующих структурах гидры и планарии (Sawada et al., 1999; Yan et al., 2000). Несмотря на существенные различия в доменной структуре, данные белки имеют ряд общих свойств с ММП позвоночных животных: они секретируются в виде проферментов, содержат цинк в активном центре, проферменты активируются хаотропными реагентами и тиолмодифицирующими агентами (Angerer et al., 2006; Page-McCaw et al., 2007).

У иглокожих ММП-подобные белки были впервые обнаружены в развивающихся эмбрионах, а затем в гонадах, спикулах и мышцах морских ежей (Angerer et al., 2006; Ribeiro et al., 2012). Считают, что они регулируют процессы гастрюляции и формирования гиалинового слоя, а также рост спикул у личинок. Высказано предположение о наличии в геноме морского ежа *Strongylocentrotus purpuratus* более 240 генов ММП (Angerer et al., 2006). Несмотря на предполагаемое разнообразие ММП у иглокожих, их роль в регенерации до сих пор не изучена. Имеются лишь единичные

работы по данной проблеме. Так, показано что ММП участвуют в регенерации нерва у морской звезды *Marthasterias glacialis* (см.: Franco et al., 2011), а ММП-подобные протеиназы регулируют развитие скелета эмбрионов морского ежа *Paracentrotus lividus* (см.: Pinsino et al., 2014). Известны работы, посвященные ремоделированию внеклеточного матрикса при регенерации кишечника у голотурий и участию ферментов, обладающих свойствами ММП, в этом процессе (Pasten et al., 2012; Lamash, Dolmatov, 2013). Анализ транскриптомов регенерирующих органов голотурий выявил активность генов, гомологичных генам ММП позвоночных (Sun et al., 2011; Mashanov et al., 2014; Dolmatov et al., 2018). Однако продукты этих генов не идентифицированы.

Ранее у голотурии *Eupentacta fraudatrix* охарактеризованы 4 протеиназы; показана их роль в процессе регенерации кишки и аквафарингеального комплекса (Lamash, Dolmatov, 2013), а также получено экспериментальное подтверждение ингибирования процесса регенерации у этого вида голотурий синтетическим ингибитором ММП — GM6001 (Dolmatov et al., 2019). В тоже время сами протеиназы — возможные мишени данного ингибитора, не были установлены. Кроме этого, показано, что у голотурии *Cucumaria japonica*, не обладающей способностью к заживлению кожной раны (Долматов, Машанов, 2007), отсутствует желатиназная активность в месте повреждения (Dolmatov et al., 2019). Цели настоящего исследования — с помощью биохимических методов выявить протеиназы в амбулакре у голотурий *E. fraudatrix* и *C. japonica*, установить природу этих протеиназ и изучить динамику их активности при регенерации амбулакра у *E. fraudatrix*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использовали следующие реактивы: 1,10-фенантролин (P9375, Sigma), фенолметансульфонил фторид (ФМСФ) (P7626, Sigma), бестатин гидрохлорид (B8385, Sigma), N-этилмалеимид (НЭМ) (128-53-0, Sigma), E-64 (E3132, Sigma), желатин из свиной кожи (G8150, Sigma), казеин из коровьего молока (C6554, Sigma), этилендиаминтетрауксусная кислота (ЭДТА), этиленгликоль-бис (β-аминоэтиловый эфир)-N, N, N', N'-тетрауксусная кислота (ЭГТА), 4-аминофенилртути ацетат (APMA) (A9563, Aldrich), преокрашенные стандарты молекулярных масс PageRuler Plus Prestained Protein Ladder (26620, Thermo Scientific, США), изготовленные фирмой "Bio-Rad" реактивы для электрофореза и дитиотриетол (ДТТ) (161-0611), а также ингибитор матриксных металлопротеиназ GM6001 (2983, Tocris Bioscience, UK).

Исследования проводили на половозрелых особях голотурий *Eupentacta fraudatrix* и *Cucumaria japonica*, собранных в зал. Петра Великого Японского моря. После отлова и во время экспериментов животных содержали в аквариумах с аэрируемой

морской водой. Повреждение наносили ножницами приблизительно в середине тела, перерезая его стенку и правый дорзальный амбулакр. Поскольку скорость восстановления у *E. fraudatrix* зависит от температуры воды, при взятии материала ориентировались на стадии регенерации амбулакра. Материал брали в сроки, соответствующие первой, второй и третьей стадиям. Первая стадия — заживление кожной раны; вторая стадия — начало регенерации структур амбулакра; третья стадия — окончание регенерации, она характеризуется восстановлением целостности перерезанных структур амбулакра (Dolmatov et al., 1996; Dolmatov, Ginanova, 2001; Dolmatov et al., 2007).

Одновременно отбирали образцы тканей у интактных голотурий, которые содержались в таких же условиях, как и экспериментальные животные. Эксперименты с перерезкой амбулакра у *C. japonica* проводили в осенне-зимний период при температуре воды 12–14°C. У этого вида материал для исследования брали через 13 и 28 сут после повреждения.

Для получения гомогенатов в месте ранения вырезали участок амбулакра с подлежащей гиподермой размером 3 × 3 мм у *E. fraudatrix* и 5 × 5 мм у *C. japonica*. У интактных животных вырезали такой же по размеру участок правого дорзального амбулакра в средней части тела. Навеску ткани, полученную от одного животного, гомогенизировали с помощью ультразвукового гомогенизатора 3 раза по 5 с при температуре 4°C в 50 мМ Трис-НСI буфере, рН 7.8, содержащем 1% Тритон X-100 в соотношении 1 : 3. Образец инкубировали на холоде в течение 30 мин, повторно гомогенизировали и центрифугировали 10 мин при 5000 об/мин, 4°C на центрифуге Eppendorf 5417R. Супернатант сразу замораживали и хранили при температуре –80°C не более 30 сут.

ДСН-ПААГ электрофорез и зимография

Активность протеиназ исследовали методом количественной зимографии, подробно описанном ранее (см.: Lamash, Dolmatov, 2013). После электрофореза (10% ДСН-ПААГ, сополимеризованный с 0.1% желатином или казеином в качестве субстрата) додецилсульфат натрия (ДСН) удаляли из гелей несколькими промываниями с помощью 2.5% Тритон X-100 в 50 мМ Трис-НСI, рН 7.5. Затем зимограммы инкубировали в течение 18 ч при температуре 30°C в этом же буфере с 100 мМ NaCl, 5 мМ CaCl₂ и 0.02% NaN₃. При проведении зимографии в инкубационную среду вносили модификаторы ферментативной активности: тиолмодифицирующий агент — ДТТ (1 мМ), ZnCl₂ (2.5 мМ), MgCl₂ (55 мМ), хелаторы двухвалентных ионов — ЭДТА (5 или 10 мМ) и ЭГТА (5 мМ), ингибитор сериновых и треониновых протеиназ — ФМСФ (0.5 мМ), ингибиторы аминопептидаз — бестатин (0.5 мМ) и НЭМ (0.1 мМ), ингибитор цистеиновых протеиназ — E-64 (0.01 мМ), ингибитор цинковых металлопротеиназ — 1,10-фенантролин

(2 мМ) и селективный ингибитор матриксных металлопротеиназ – GM6001 (0.1 мМ).

Для изучения влияния рН на уровень желатиназной активности использовали два буфера: 25 мМ МЭС (2-(N-морфолино)этансульфоновой кислоты гидрат), 100 мМ NaCl, 5 мМ CaCl₂, рН 3.5–5.8 и 25 мМ 4-(2-гидроксиэтил)-1-пиперазинэтансульфоновая кислота (HEPES), 100 мМ NaCl, 5 мМ CaCl₂, рН 6.8–10. Гели окрашивали 2.5% Кумасси синим R-250 в 50% метаноле и 10% ледяной уксусной кислоте в течение 30 мин и промывали в течение 1–2 мин в 30% метаноле и 10% уксусной кислоте. Неокрашенные полосы на зимограмме указывали на присутствие протеиназ, разрушающих желатин.

В качестве активатора желатиназы использовали АРМА – стимулятор ММП позвоночных животных (Springman et al., 1990; Nagase, 1996). Эффект АРМА на желатиназы голотурий исследовали с помощью ранее описанного метода (см.: Knäuper, Murphy, 2010). Готовили 10 мМ стоковый раствор АРМА разведением 70.4 мг АРМА в 400 мкл диметилсульфоксида (ДМСО) с последующим добавлением 19.6 мл буферного раствора 50 мМ Трис-HCl, рН 7.8. Гомогенаты преинкубировали в 50 мМ Трис-HCl, рН 7.8, 10 мМ CaCl₂ без раствора или с раствором АРМА (конечная концентрация 1 мМ) при 37°C в течение 30, 60 и 120 мин. После инкубации образцы анализировали с помощью метода количественной зимографии, как описано выше.

После сканирования зимограмм проводили денситометрический анализ с использованием компьютерных программ ImageQuant 5.2 и GrafPad Prism 3. Об активности ферментов судили по плотности зоны лизиса на инвертированном изображении сканированного геля. Уровни желатинолитической активности определяли по денситометрическим значениям. Активность ферментов выражали в процентах от общей желатиназной активности, измеренной на приведенной зимограмме для фермента этой молекулярной массы. Измерения каждого образца производили не менее трех раз и в трех разных гелях.

Концентрацию белка в пробах для зимографии определяли методом Бредфорда (Kruger, 2009). Предварительно в пробы, содержавшие Тритон X-100, добавляли ДСН до конечной концентрации 2% (Dulley, Grieve, 1975). Содержание белка в пробе рассчитывали по калибровочному графику. Для построения калибровочной кривой использовали бычий сывороточный альбумин (БСА).

Иммуноблоттинг

После проведения электрофореза в 10% ДСН-ПААГ белки переносили из геля на нитроцеллюлозную мембрану. Для блокировки неспецифического связывания мембрану оставляли на ночь в 0.01М Трис-буферном растворе (ТБС, 0.01М Трис-HCl, 0.15М NaCl, рН 8.0), содержавшем 4% БСА. Затем мем-

браны ополаскивали в дистиллированной воде и инкубировали с кроличьими поликлональными антителами, полученными к каталитическому домену ММП-9 человека, в разведении 1/1000 (AB19016, Merck) в ТБС, содержащем 1% БСА и 0.2% Твин-20, в течение 12 ч при 4°C. По окончании инкубации мембраны промывали на шейкере в ТБС, содержащем 0.2% Твин-20, 2 раза по 10 мин. Далее мембраны инкубировали в том же буфере со вторыми антителами, меченными пероксидазой хрена (PI-1000, Vector Laboratories, США, разведение 1/10000), в течение 1.5 ч. После трехкратной промывки в течение 10 мин мембрану окрашивали с использованием системы проявления Vector VIP Substrate (SK4600, Vector Laboratories, Калифорния, США). После проявления окраски мембраны 5 мин промывали в дистиллированной воде и сушили. Молекулярную массу белка определяли по подвижности предварительно окрашенных маркеров молекулярной массы.

Статистический анализ

Результаты представлены в виде средних значений и стандартной ошибки (SE). Количество животных для каждого измерения составляло не менее трех. Сравнительный анализ полученных данных проводили с использованием ANOVA Крускала–Уоллиса для непараметрической статистики, с $p \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Выявление протеиназ

На зимограммах гомогенатов тканей неповрежденных особей *Eupentacta fraudatrix* присутствовали два пула белков, обладающих литической активностью в отношении желатина. Высокомолекулярный пул протеиназ представлен одним (132 кДа) или двумя (132 и более 250 кДа) белками (рис. 1; дорожки 1, 2, 3). Низкомолекулярный пул протеиназ представлен белками с молекулярной массой 53 и 47 кДа. Иногда протеиназы 53 и 47 кДа плохо разделялись при электрофорезе и выявлялись на зимограмме в виде одного пятна с размытыми границами. У некоторых животных активность низкомолекулярных протеиназ была очень низкой или отсутствовала (рис. 1, дорожка 2). Ни один из обнаруженных белков не проявлял протеолитическую активность в отношении казеина. В гомогенатах тканей неповрежденных особей *Cucumaria japonica* белки с протеолитической активностью в отношении желатина не выявлены (рис. 1, дорожка 4).

Иммуноблоттинг гомогенатов тканей интактных особей *E. fraudatrix* показал, что по подвижности два иммунологически подобные ММП-9 белка соответствуют желатиназам 53 и 47 кДа, которые выявляются на зимограмме (рис. 2).

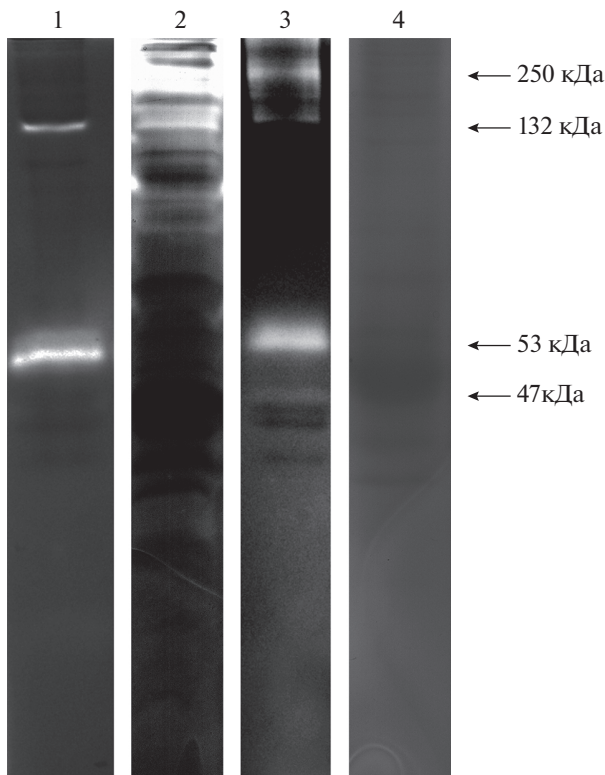


Рис. 1. Состав протеиназ амбулакра интактных особей *Eupentacta fraudatrix* (дорожки 1, 2, 3) и *Cucumaria japonica* (дорожка 4). Стрелки указывают зоны лизиса на зимограмме и молекулярные массы протеиназ (кДа).

Влияние pH на активность протеиназ

Желатиназная активность всех протеиназ зависела от pH инкубационной среды (рис. 3). Высокомолекулярные белки проявляли активность в диапазоне pH 5.8–8.8, а низкомолекулярные – при pH 6.9–8.8. Активность всех протеиназ была максимальной при pH около 7.8. При pH больше 9 все протеиназы быстро теряли активность (рис. 3).

Влияние ингибиторов и активаторов

Для классификации выявленных протеиназ исследовали влияние на их протеолитическую активность низкомолекулярных активаторов и ингибиторов ММП разных классов. ДТТ подавлял активность всех протеиназ. Хелаторы двухвалентных ионов ЭДТА (5 мМ) и ЭГТА (5 мМ) ингибировали активность только низкомолекулярных протеиназ (табл. 1). Однако увеличение концентрации ЭДТА до 10 мМ приводило к подавлению активности и высокомолекулярных белков. Введение в среду инкубации ионов магния не восстанавливало активность ингибированных ЭГТА протеиназ.

ФМСФ, бестатин и НЭМ не влияли на желатинолитическую активность белков. Ингибитор цинковых металлопротеиназ 1,10-фенантролин и ингибитор ММП GM6001 полностью подавляли

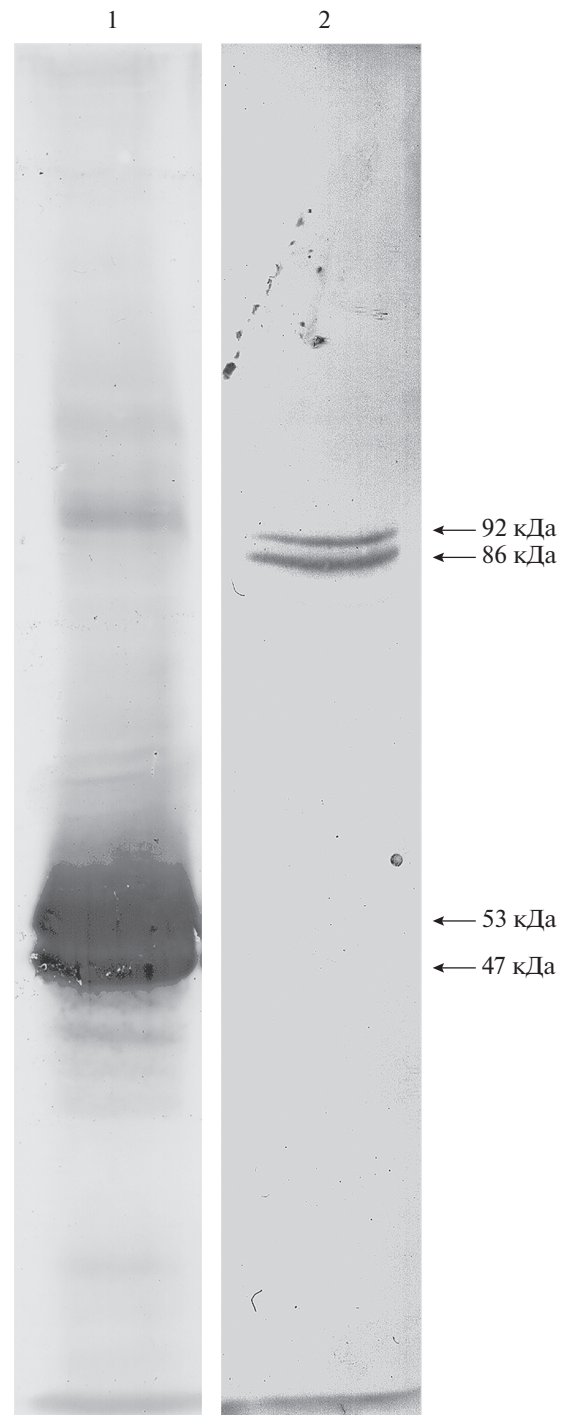


Рис. 2. Иммуноблотт гомогената амбулакра *Eupentacta fraudatrix* с АТ-ММП-9 (1/1000 dilution, АВ19016, Merck) (дорожка 1). Положительный контроль – гомогенат мозга крысы (дорожка 2).

активность низкомолекулярных протеиназ и значительно снижали активность высокомолекулярных комплексов (рис. 4).

При использовании активатора ММП АРМА на зимограммах регистрировали добавочные зоны лизиса, которые соответствовали редуцированным

формам фермента (рис. 5). Уже через 30 мин инкубации с АРМА выявлялись зоны лизиса в области белка с молекулярной массой около 20 кДа. Нарастание литической активности этого белка коррелировало со снижением активности протеиназы 53 кДа и зависело от времени преинкубации с АРМА. Через 60 мин преинкубации с АРМА активность протеиназы в области 53 кДа уже не определялась (рис. 5). Значимого изменения активности высокомолекулярных протеиназ при действии АРМА не выявлено.

Динамика активности протеиназ при регенерации амбулакра

На зимограммах гомогенатов тканей интактных особей *E. fraudatrix* на протяжении всего эксперимента выявлялись только протеиназы 132 и 250 кДа, активность которых поддерживалась на одном уровне. У экспериментальных животных на первой стадии регенерации активность протеиназы 132 кДа увеличивалась более чем в 2 раза, а активность комплекса 250 кДа значительно снижалась (рис. 6). На второй стадии регенерации активность обеих протеиназ возрастала. Кроме этого на зимограммах регистрировалась область лизиса в районе 53 кДа. На третьей стадии регенерации сохранялась высокая активность всех протеиназ. В амбулакре *S. japonica* в месте перерезки белки с желатиназной активностью не выявлены ни через 13 сут, ни через 28 сут после операции.

Сравнительный анализ спектров ММП амбулакра и кишки *E. fraudatrix*

Для сравнения спектра протеиназ при разных способах повреждения проведен анализ желатиназной активности в амбулакре и кишке одной и той же особи *E. fraudatrix* после электрофоретического разделения и зимографии в одном геле. Оказалось, что активность белков в кишке была значительно выше, чем в амбулакре голотурии. Спектры выявляемых желатиназ совпадали и были представлены протеиназами с одинаковыми молекулярными массами (рис. 7). Однако необходимо отметить, что у некоторых животных в амбулакре выявлялись комплексы с молекулярной массой более 250 кДа, тогда как в кишке таковые не обнаружены. Кроме этого в амбулакре, в

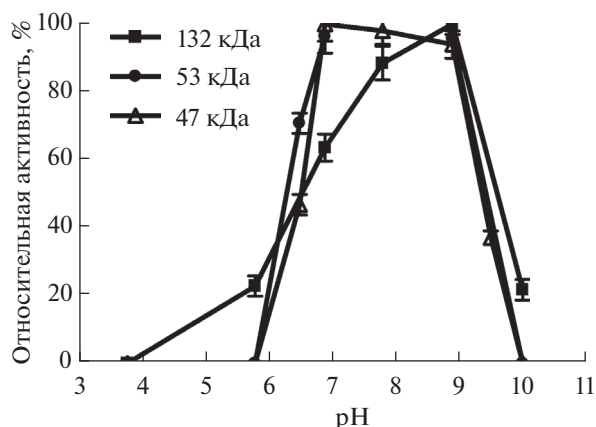


Рис. 3. Влияние pH на активность протеиназ амбулакра *Eupentacta fraudatrix*.

отличие от кишки, число выявляемых желатиназ варьировало и не всегда присутствовал пул низкомолекулярных желатиназ.

ОБСУЖДЕНИЕ

Наше исследование показало, что голотурии могут различаться по наличию в их тканях желатиназ. У неповрежденных особей *Cucumaria japonica* мы не смогли выявить протеиназы с желатиназной активностью. В то же время у *Eupentacta fraudatrix* в структурах амбулакра обнаружены 250, 132, 53 и 47 кДа белки с гидролитической активностью в отношении желатина, но не казеина. Хелаторы двухвалентных ионов ЭДТА и ЭГТА ингибировали их активность, и в безкальциевой среде ионы магния ее не восстанавливали. Полученные результаты свидетельствуют о том, что данные желатиназы являются кальций-зависимыми металлопротеиназами, каталитическая функция которых связана с разрушением белков внеклеточного матрикса. Как и большинство эндопептидаз (Nagase, 1996), желатиназы *E. fraudatrix* максимально активны в нейтральной и слабощелочной среде (оптимум pH 7.8) и теряют активность при pH больше 9. Значение pH-оптимума действия желатиназ голотурий соответствует таковому желатиназ морских ежей (Ribeiro et al., 2012).

Тем не менее высокомолекулярные желатиназы *E. fraudatrix* были активны уже при pH 5.8, что

Таблица 1. Влияние низкомолекулярных ингибиторов ферментов на уровень желатиназной активности тканевых белков голотурии *Eupentacta fraudatrix*

Ингибитор	Концентрация ингибитора, Мм	Ингибирование, %			
		250 кДа	132 кДа	53 кДа	47 кДа
ЭДТА	5	57 ± 3	60 ± 1	100	100
ЭДТА	10	100	100	100	100
ЭГТА	5	21 ± 2	35 ± 3	100	100
ЭГТА + MgCl ₂	5 + 55	30 ± 2	33 ± 2	100	100
ДТТ	2.5	70 ± 1	100	100	100

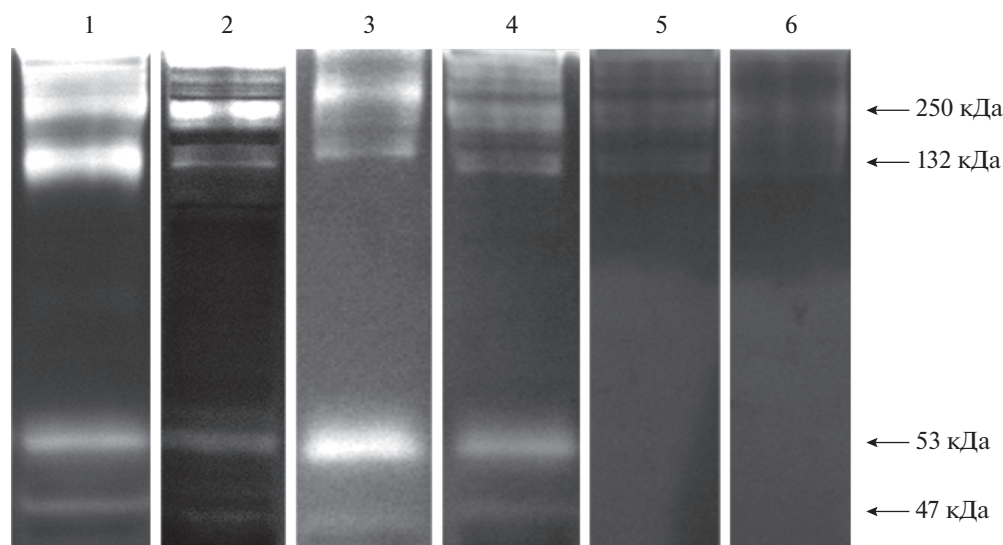


Рис. 4. Эффект ингибиторов на активность протеиназ амбулакра *Eupentacta fraudatrix*. На каждой зимограмме представлены гомогенаты регенератов от двух животных. 1 – без ингибиторов, а также при добавлении: 2 – 0.5 мМ бестаина, 3 – 1 мМ НЭМ, 4 – 0.5 мМ ФМСФ, 5 – 2 мМ 1,10-фенантролина и 6 – 0.1 мМ GM6001.

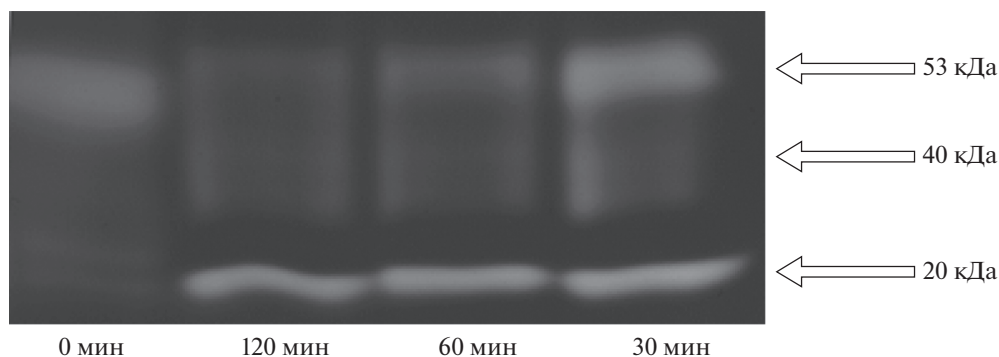


Рис. 5. Эффект активатора ММП – АРМА на протеиназу 53 кДа в зависимости от времени инкубации при температуре 37°C.

указывает на их бóльшую устойчивость к кислой среде по сравнению с низкомолекулярными. Возможно, это связано с тем, что белки 132 и 250 кДа могут представлять собой олигомерные комплексы. В таких комплексах каталитический центр фермента часто экранирован аминокислотными группами и защищен от колебаний рН среды. В пользу этого предположения свидетельствуют данные по влиянию ЭДТА на активность желатиназ: для полного подавления активности высокомолекулярных желатиназ требовались бóльшие его концентрации, чем для ингибирования низкомолекулярных желатиназ.

Для идентификации желатиназ мы использовали метод с применением групповых ингибиторов, который считается достаточно информативным (Barrett, 1980). Ингибиторы сериновых и треониновых протеиназ (ФМСФ), аминопептидаз (бестатин и НЭМ) и цистеиновых протеиназ (E-64) оказались неэффективными в отношении изучаемых ферментов. В то же время хелатирующие ингибиторы цинк-зависимых металлопротеиназ 1,10-фенантролин и GM6001 подавляли или зна-

чительно снижали литическую активность желатиназ *E. fraudatrix*.

GM6001 – достаточно специфичный ингибитор ММП (Yamamoto et al., 1998; Hao et al., 1999; Antczak et al., 2008). Его влияние на активность протеиназ *E. fraudatrix* свидетельствует о том, что все желатиназы, выявленные нами в амбулакре голотурии, могут быть отнесены к семейству ММП. Этот вывод частично подтверждают и данные иммуноблоттинга. Несмотря на большие различия в структуре ММП иглокожих и позвоночных, каталитические домены протеиназ у этих животных очень схожи (Angerer et al., 2006; Dolmatov et al., 2018). Вероятно, использованные нами антитела к ММП-9 человека связывались именно с каталитическими доменами протеиназ 53 и 47 кДа *E. fraudatrix*. Отсутствие ММП-9-иммунореактивности с высокомолекулярными белками, возможно, связано с недоступностью каталитического домена в данных комплексах для иммуноглобулинов.

По молекулярной массе и чувствительности к ингибиторам, а также по способности гидролизовать желатин, но не казеин, выявленные у *E. fraudatrix*

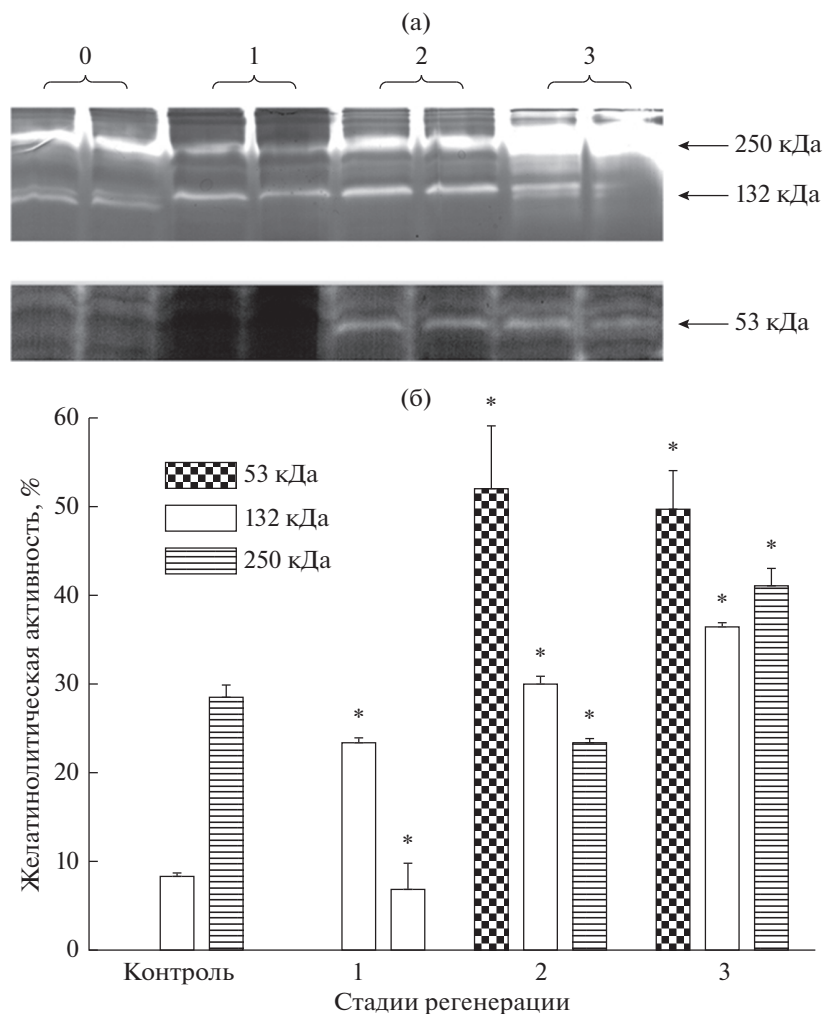


Рис. 6. Динамика активности протеиназ в ходе восстановления стенки тела и мышц *Eupentacta fraudatrix* после перерезки: а – фрагменты зимограммы; б – количественная оценка активности протеиназ.

trix желатиназы 53 и 132 кДа соответствуют протеиназам 53 и 132 кДа, обнаруженным в кишке и аквафарингеальном комплексе этой голотурии (Lamash, Dolmatov, 2013). Отличительными чертами желатиназ амбулакра являются наличие высокомолекулярного комплекса с молекулярной массой более 250 кДа и нестабильность числа низкомолекулярных белков, выявляемых на зимограмме. В наших экспериментах у одних особей низкомолекулярные желатиназы не выявлялись, а у других особей они были представлены лишь белком 53 кДа или, редко, двумя белками (53 и 47 кДа).

Одной из причин появления на зимограмме фрагментов с разной молекулярной массой может быть аутокаталитическое расщепление протеиназ в процессе экстракции их из тканей (Snoek-van Beurden, Von den Hoff, 2005). Чтобы исключить этот эффект, экстракцию протеиназ проводят в присутствии ЭДТА. Мы вводили в состав буфера для гомогенизации 5 мМ ЭДТА, однако это не влияло на число выявляемых на зимограмме желатиназ (данные не приведены).

Известно, что все белки семейства ММП синтезируются в виде неактивного профермента (Woessner, 1991). Его активация сопровождается диссоциацией Zn^{2+} -Cys-связи и отщеплением пептида с молекулярной массой 4–15 кДа (Соловьева, 1998). В большинстве случаев активация проферментов происходит ступенчато и сопровождается образованием частично активированных форм с меньшей молекулярной массой, которые выявляются на зимограмме. В искусственных условиях про-ММП могут быть активированы АРМА с образованием форм ферментов с меньшей молекулярной массой (Nagase, 1996). В наших экспериментах преинкубация гомогенатов тканей с АРМА приводила к ступенчатой деградации желатиназы 53 кДа и к появлению на зимограмме белка с молекулярной массой 20 кДа. Поскольку методом зимографии выявляются все формы ММП – активные, промежуточные и неактивные (Snoek-van Beurden, Von den Hoff, 2005), то невозможно определить, является ли белок 20 кДа активированной формой желатиназы. Нельзя также

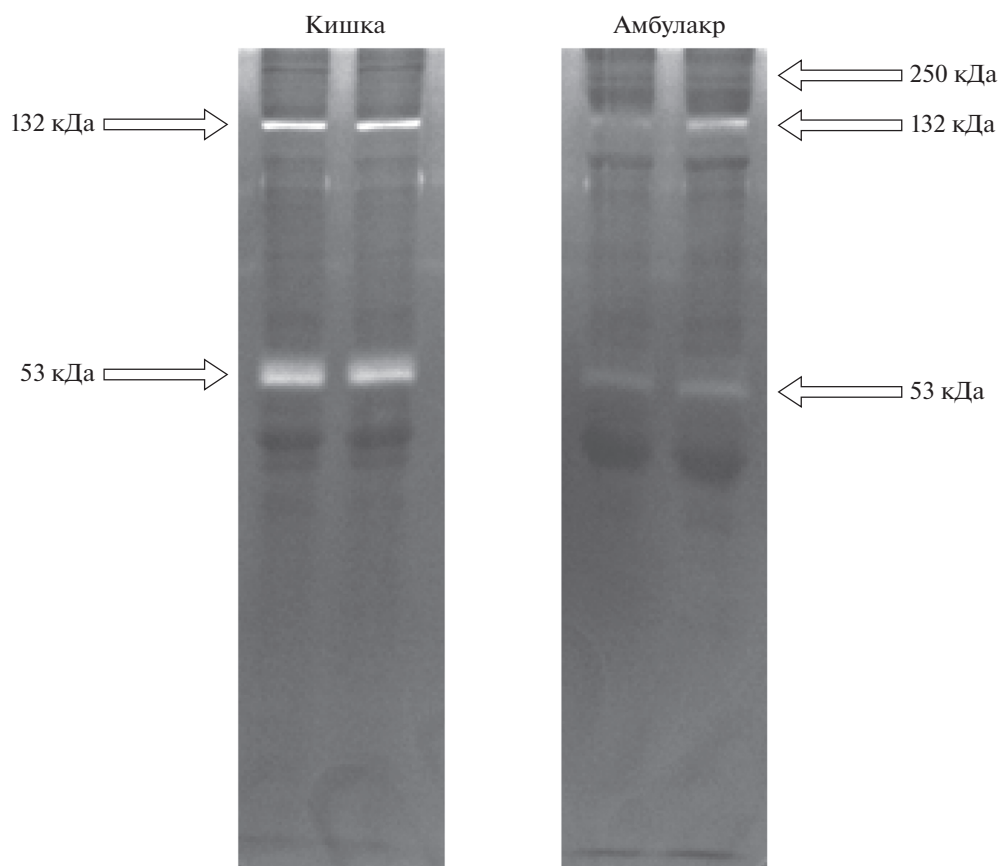


Рис. 7. Экспрессия белков в амбулакре и кишке одной и той же особи *Eupentacta fraudatrix* после электрофоретического разделения и зимографии в одном геле.

исключить, что он может быть продуктом автокаталитического распада желатиназы, поскольку на зимограммах выявляется только в экспериментах с АРМА. В любом случае отмеченная нами способность сохранять каталитическую активность при утрате части молекулы свидетельствует о доменной структуре желатиназы 53 кДа, что характерно для ММП (Nagase, 1996).

У позвоночных животных некоторые ММП могут формировать высокомолекулярные олигомерные комплексы (Olson et al., 2000). Эти комплексы диссоциируют при действии АРМА с образованием форм фермента с меньшей молекулярной массой. Отсутствие эффекта АРМА на высокомолекулярные желатиназы амбулакра *E. fraudatrix* и неоднозначность результатов диссоциации желатиназы 53 кДа свидетельствуют о том, что механизм действия АРМА на желатиназы голотурий отличается от такового на желатиназы ММП-2 и ММП-9 позвоночных животных.

Еще одной причиной разнородности спектра выявляемых желатиназ голотурий может быть определенное физиологическое состояние животных. Например, в лиганентах, соединяющих скелетные элементы морского ежа *Paracentrotus lividus*, выявлено несколько белков, обладающих желатинолитической активностью, с молекуляр-

ной массой от 35 до 250 кДа (Ribeiro et al., 2012). Установлено, что число выявляемых на зимограмме желатиназ и их общая активность зависят от механического состояния так называемой изменчивой коллагеновой ткани. Причем основные изменения профиля желатиназной активности наблюдали на зимограммах в области миграции высокомолекулярных белков.

Интересно, что набор протеиназ в разных органах у *E. fraudatrix* различается. В пищеварительной системе и аквафарингеальном комплексе выявлен более широкий спектр низкомолекулярных желатиназ: 58, 53 и 47 кДа (Lamash, Dolmatov, 2013), тогда как в амбулакре присутствует белок 53 кДа и очень редко 47 кДа. Различия в спектре протеиназ в разных органах указывают на разные механизмы поддержания тканевого гомеостаза у голотурий.

Изученные виды голотурий различаются по экспрессии желатиназ после повреждения. У *S. japonica* в месте разреза не обнаружено желатинолитической активности ни биохимическими методами (наши данные), ни методом зимографии *in situ* (см.: Dolmatov et al., 2019). У *E. fraudatrix* выявлено несколько протеиназ, активность которых изменялась в процессе морфогенеза, что говорит об их участии в регенерации. На ранних сроках после перерезки при заживлении раны и подготовке

тканей к регенерации (первая стадия) активируются высокомолекулярные протеиназы. На первой стадии заживления происходит синтез внеклеточного матрикса в месте раны, в результате чего отверстие в стенке тела закрывается, а между перерезанными структурами амбулакра формируется прослойка соединительной ткани. Экспрессия белка 53 кДа возрастает только на стадии начала регенерации (вторая стадия), когда начинается рост перерезанных концов радиального нерва и амбулакрального канала. Между концами продольных мышечных лент формируется соединительно-тканное утолщение — своеобразный каркас будущей мышцы. Мигрирующие на его поверхность клетки целомического эпителия начинают трансформироваться в миогенные клетки. В них появляются миофиламенты. Группы таких клеток погружаются в подлежащий внеклеточный матрикс, формируя в дальнейшем новые мышечные пучки. Высокая активность всех протеиназ сохранялась и на третьей стадии. Эта стадия характеризуется тем, что концы нервных тяжей объединяются, формируя единый нервный тяж. Восстанавливается целостность амбулакрального канала. В соединительно-тканном зачатке продольных мышечных лент заканчивается миграция клеток целомического эпителия и завершается формирование мышечных пучков. Между скоплениями новых мышечных пучков и целомическим эпителием формируется прослойка соединительной ткани. Изменение протеиназной активности ранее отмечено также при регенерации пищеварительной системы и аквафарингеального комплекса у *E. fraudatrix* (см.: Lamash, Dolmatov, 2013).

Сравнительный анализ динамики активности протеиназ после разных типов повреждения (эвисцерация и перерезка амбулакра) выявил общие черты экспрессии этих ферментов при регенерации. На первых этапах восстановления активируются высокомолекулярные протеиназы, а на поздних стадиях регенерации в период дифференцировки и формирования утраченных структур решающее значение имеет экспрессия белков с молекулярной массой от 47 до 58 кДа (Lamash, Dolmatov, 2013, данное исследование). Выявленное нами разнесение во времени экспрессии и результаты зимографии *in situ*, а также литературные данные анализа транскриптомов голотурий (Sun et al., 2011; Mashanov et al., 2014; Dolmatov et al., 2018) свидетельствуют о существовании у голотурий нескольких ММП, которые регулируют разные этапы процесса регенерации.

Таким образом, в органах амбулакра голотурии *E. fraudatrix* нами выявлены 4 протеиназы, которые по своим свойствам сходны с желатиназами позвоночных. Их активность возрастает после повреждения животного, что, вероятно, способствует перестройке внеклеточного матрикса и миграции клеток, а в конечном итоге, восстановлению структур амбулакра. Отсутствие экспрессии ММП у *S. japonica* как в норме, так и после повреждения, по-видимому, является одной из

причин отсутствия регенерации у этого вида. В этой связи мы предполагаем, что ММП с желатиназной активностью являются одним из ключевых факторов регенерации у голотурий.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 20-04-00574.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность И.Ю. Долматову (Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН) за помощь в проведении экспериментов, за обсуждение результатов и постоянное внимание к работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Долматов И.Ю., Машанов В.С. Регенерация у голотурий. Владивосток: Дальнаука. 2007. 212 с.
- Короткова Г.П. Регенерация животных. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та. 1997. 480 с.
- Соловьева Н.И. Матриксные металлопротеиназы и их биологические функции // Биоорганическая химия. 1998. Т. 24. № 4. С. 245–255.
- Angerer L., Hussain S., Wei Z. et al. Sea urchin metalloproteases: a genomic survey of the BMP-1/tolloid-like, MMP and ADAM families // J. Dev. Biol. 2006. V. 300. P. 267–281.
- Antczak C., Radu C., Djaballah H. A profiling platform for the identification of selective metalloprotease inhibitors // J. Biomol. Screening. 2008. V. 13. № 4. p. 285–294.
- Barrett A.J. Fluorimetric assays for cathepsin B and cathepsin H with methylcoumarylamide substrates // Biochem. J. 1980. V. 187. P. 909–912.
- Carlson B.M. Tissue engineering and regeneration // Principles of Regenerative Biology. Elsevier. 2007. P. 259–278.
- Dolmatov I.Y., Afanasyev S.V., Boyko A.V. Molecular mechanisms of fission in echinoderms: transcriptome analysis // PloS One. 2018. V. 13. P. e0195836. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0195836>
- Dolmatov I.Y., Eliseikina M.G., Bulgakov A.A. et al. Muscle regeneration in the holothurian *Stichopus japonicus* // Roux's Arch. Dev. Biol. 1996. V. 205. P. 486–493.
- Dolmatov I.Y., Ginanova T.T. Muscle regeneration in holothurians // Microsc. Res. Tech. 2001. V. 55. P. 452–463.
- Dolmatov I.Y., Mashanov V.S., Zueva O.R. Derivation of muscles of the Aristotle's lantern from coelomic epithelia // Cell Tissue Res. 2007. V. 327. P. 371–384.
- Dolmatov I.Y., Shulga A.P., Ginanova T.T. et al. Metalloproteinase inhibitor GM6001 delays regeneration in holothurians // Tissue Cell. 2019. V. 59. P. 1–9.

- Dulley J.R., Grieve P.A. A simple technique for eliminating interference by detergents in the Lowry method of protein determination // *Anal. Biochem.* 1975. V. 64. № 1. P. 136–141.
- Franco C.F., Santos R., Coelho A.V. Exploring the proteome of an echinoderm nervous system: 2-DE of the sea star radial nerve cord and the synaptosomal membranes subproteome // *Proteomics*. 2011. V. 11. № 7. P. 1359–1364.
- Hao J.L., Nagano T., Nakamura M. et al. Effect of galardin on collagen degradation by *Pseudomonas aeruginosa* // *Exp. Eye Res.* 1999. V. 69. № 6. p. 595–601.
- Huxley-Jones J., Robertson D.L., Boot-Handford R.P. On the origins of the extracellular matrix in vertebrates // *Matrix Biol.* 2007. V. 26. P. 2–11.
- Knäuper V., Murphy G. Methods for studying activation of matrix metalloproteinases // *Matrix Metalloproteinase Protocols. Methods in Molecular Biology (Methods and Protocols)*. Totowa NJ: Humana Press. 2010. P. 233–243.
- Kruger N.J. The Bradford method for protein quantitation // *The Protein Protocols Handbook*. Totowa NJ: Humana Press. 2009. P. 17–24.
- Lamash N.E., Dolmatov I.Y. Proteases from the regenerating gut of the holothurians *Eupentacta fraudatrix* // *PLoS One*. 2013. V. 8. P. e58433. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058433>
- Mashanov V.S., Zueva O.R., Garcia-Ararras J.E. Transcriptomic changes during regeneration of the central nervous system in an echinoderm // *BMC Genomics*. 2014. V.15. P. 357. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-357>
- Nagase H. Matrix metalloproteinases // *Zinc Metalloproteases In Health Disease*. (Ed. Nigel M. Hooper). USA: CRC Press, Taylor & Francis group. 1996. P. 173–224.
- Olson M.W., Bernardo M.M., Pietila M. et al. Characterization of the monomeric and dimeric forms of latent and active matrix metalloproteinase-9 differential rates for activation by stromelysin 1 // *J. Biol. Chem.* 2000. V. 275. P. 2661–2668.
- Page-McCaw A., Ewald A.J., Werb Z. Matrix metalloproteinases and the regulation of tissue remodeling // *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* 2007. V. 8. P. 221–233.
- Pasten C., Rosa R., Ortiz S. et al. Characterization of proteolytic activities during intestinal regeneration of the sea cucumber, *Holothuria glaberrima* // *Int. J. Dev. Biol.* 2012. V. 56. P. 681.
- Pinsino A., Roccheri M.C., Matranga V. Manganese overload affects p38 MAPK phosphorylation and metalloproteinase activity during sea urchin embryonic development // *Mar. Environ. Res.* 2014. V. 93. P. 64–69.
- Ribeiro A.R., Barbaglio A., Oliveira M.J. et al. Matrix metalloproteinases in a sea urchin ligament with adaptable mechanical properties // *PLoS One*. 2012. V. 7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049016>
- Sawada T., Oofusa K., Yoshizato K. Characterization of a collagenolytic enzyme released from wounded planarians *Dugesia japonica* // *Wound Repair Regener.* 1999. V. 7. P. 458–466.
- Snoek-van Beurden P.A.M., Von den Hoff J.W. Zymographic techniques for the analysis of matrix metalloproteinases and their inhibitors // *Biotechniques*. 2005. V. 38. P. 73–83.
- Springman E.B., Angleton E.L., Birkedal-Hansen H. et al. Multiple modes of activation of latent human fibroblast collagenase: evidence for the role of a Cys73 active-site zinc complex in latency and a “cysteine switch” mechanism for activation // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 1990. V. 87. P. 364–368.
- Sun L., Chen M., Yang H. et al. Large scale gene expression profiling during intestine and body wall regeneration in the sea cucumber *Apostichopus japonicus* // *Comp. Biochem. Physiol., Part D: J. Genomics Proteomics*. 2011. V. 6. P. 195–205.
- Woessner Jr J.F. Matrix metalloproteinases and their inhibitors in connective tissue remodeling // *FASEB J.* 1991. V. 5. P. 2145–2154.
- Yamamoto M., Tsujishita H., Hori N. et al. Inhibition of membrane-type 1 matrix metalloproteinase by hydroxamate inhibitors: an examination of the subsite pocket // *J. Med. Chem.* 1998. V. 41. № 8. P. 1209–1217.
- Yan L., Leontovich A., Fei K.Y. et al. Hydra metalloproteinase 1: a secreted astacin metalloproteinase whose apical axis expression is differentially regulated during head regeneration // *Dev. Biol.* 2000. V. 219. P. 115–128.

Proteinases with Gelatinase Activity and their Role in Ambulacrum Regeneration in Holothurians *Eupentacta fraudatrix* (D'yakonov & Baranova, 1958) and *Cucumaria japonica* (Semper, 1868) (Echinodermata: Holothuroidea)

A. P. Shulga^a and N. E. Lamash^{a, b}

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

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

The spectrum of proteinases and the dynamics of proteinase activity in the ambulacrum structures were studied by quantitative gel zymography in the holothurians *Eupentacta fraudatrix* and *Cucumaria japonica* under normal conditions and after transverse cutting of the ambulacrum. Proteinases with gelatinolytic activity were detected only in *E. fraudatrix*; the species had two pools of proteinases. The high-molecular-weight pool was represented by only one (132 kDa) or two (132 and more than 250 kDa) proteins; the low-molecular-weight pool included two proteins with molecular weights of 53 and 47 kDa. By the ability to lyse gelatin, but not casein, and by the sensitivity to inhibitors of different classes of enzymes, gelatinases of *E. fraudatrix* are similar to vertebrates' matrix metalloproteinases. It was shown that the activity of proteinases increased after injury to the animal and that GM6001, a selective inhibitor of metalloproteinases, blocks the proteinase activity. It was suggested that proteinases with gelatinolytic activity are a key factor of regeneration in holothurians.

Keywords: holothurians, *Eupentacta fraudatrix*, *Cucumaria japonica*, ambulacrum, gelatinase, matrix metalloproteinases, regeneration

УДК 591.524:574.587

ИНВЕНТАРИЗАЦИЯ БЕНТОСНОЙ ФЛОРЫ ЛИТОРАЛИ И ВЕРХНЕЙ СУБЛИТОРАЛИ БУХТЫ ТРОИЦЫ (ЗАЛИВ ПЕТРА ВЕЛИКОГО, ЯПОНСКОЕ МОРЕ)

© 2020 г. О. С. Белоус^{1,2,*}, Т. В. Титлянова¹, Э. А. Титлянов¹

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

²Тихоокеанский институт биоорганической химии им. Г.Б. Елякова ДВО РАН, Владивосток 690022, Россия

*e-mail: ksu_bio@mail.ru

Поступила в редакцию 09.07.2019 г.

После доработки 19.12.2019 г.

Принята к публикации 19.03.2020 г.

В 2004–2018 гг. с июня по сентябрь исследовали видовой состав макрофитов в б. Троицы (зал. Петра Великого, Японское море). Найдено 111 видов макрофитов, из них 28 видов – эпифиты. Наиболее широко был представлен отдел Rhodophyta – 58 видов (54% от общего числа обнаруженных видов), найдено 35 видов (32%) из отдела Ochrophyta (класс Phaeophyceae), а также 15 видов (14%) из отдела Chlorophyta; отмечено 3 вида (3%) морских трав. Видовое разнообразие водорослей увеличивалось от литорали к сублиторали. На литорали и в верхней сублиторали б. Троицы выделено 23 растительных сообщества.

Ключевые слова: макроводоросли, видовой состав, растительные сообщества, бухта Троицы, Японское море

DOI: 10.31857/S0134347520060042

Опубликовано большое количество работ, посвященных изучению макробентоса юго-западной части зал. Петра Великого (Перестенко, 1968, 1971а, 1971б, 1980, 1994; Паймеева, 1972; Вышкварцев, Пешеходько, 1982; Кафанов, Жуков, 1986, 1993; Некрасов и др., 2000), однако данные о флоре б. Троицы немногочисленны (Галышева, Христофорова, 2008; Белоус и др., 2013; Белоус, Дроздов, 2015) и ограничены сведениями только о видовом составе макробентоса. Так, в сублиторали б. Троицы найдено 38 видов макрофитов (Галышева, Христофорова, 2008). Показано, что на открытых участках побережья в основном встречались бурые и красные водоросли, а на защищённых от волн участках – зеленые водоросли и морские травы. Ранее на литорали и в верхней сублиторали б. Троицы нами найдено 102 вида макрофитов, из них 48% – красные водоросли, 34% – бурые, 15% – зеленые и 3% – морские травы (Белоус и др., 2013). В результате изучения растительных сообществ в зал. Посыета (Перестенко, 1980; Кафанов, Жуков, 1993; Лебедев и др., 2004), в который входит б. Троицы, обнаружена 21 литоральная ассоциация водорослей (Перестенко, 1980), а в соседней б. Витязь выделено 5 фитоценозов (Кафанов, Жуков, 1993). В б. Троицы сообщ-

ества макробентоса ранее не были исследованы.

Цели настоящей работы – уточнить таксономический состав макрофитов и выделить фитоценозы в пределах литоральной и верхней сублиторальной зон б. Троицы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Место и время исследования

Б. Троицы (42°38'55" с.ш., 131°06'17" в.д.) (рис. 1) – акватория в северо-восточной части зал. Посыета (зал. Петра Великого, Японское море). Общая площадь бухты составляет 16.8 км², максимальная глубина – 30 м (Люция Японского моря, 1972).

Район расположен в умеренном климатическом поясе муссонного типа. Самые теплые месяцы – июль и август; температура воздуха в это время колеблется от 20 до 25°C. Среднее значение температуры в поверхностном слое воды в августе составляет 23°C, а в полужакрытых бухточках достигает 27°C. Движение воды в б. Троицы осуществляется под влиянием как постоянных (например, антициклоническая циркуляция воды в центральной части бухты), так и временных (на-

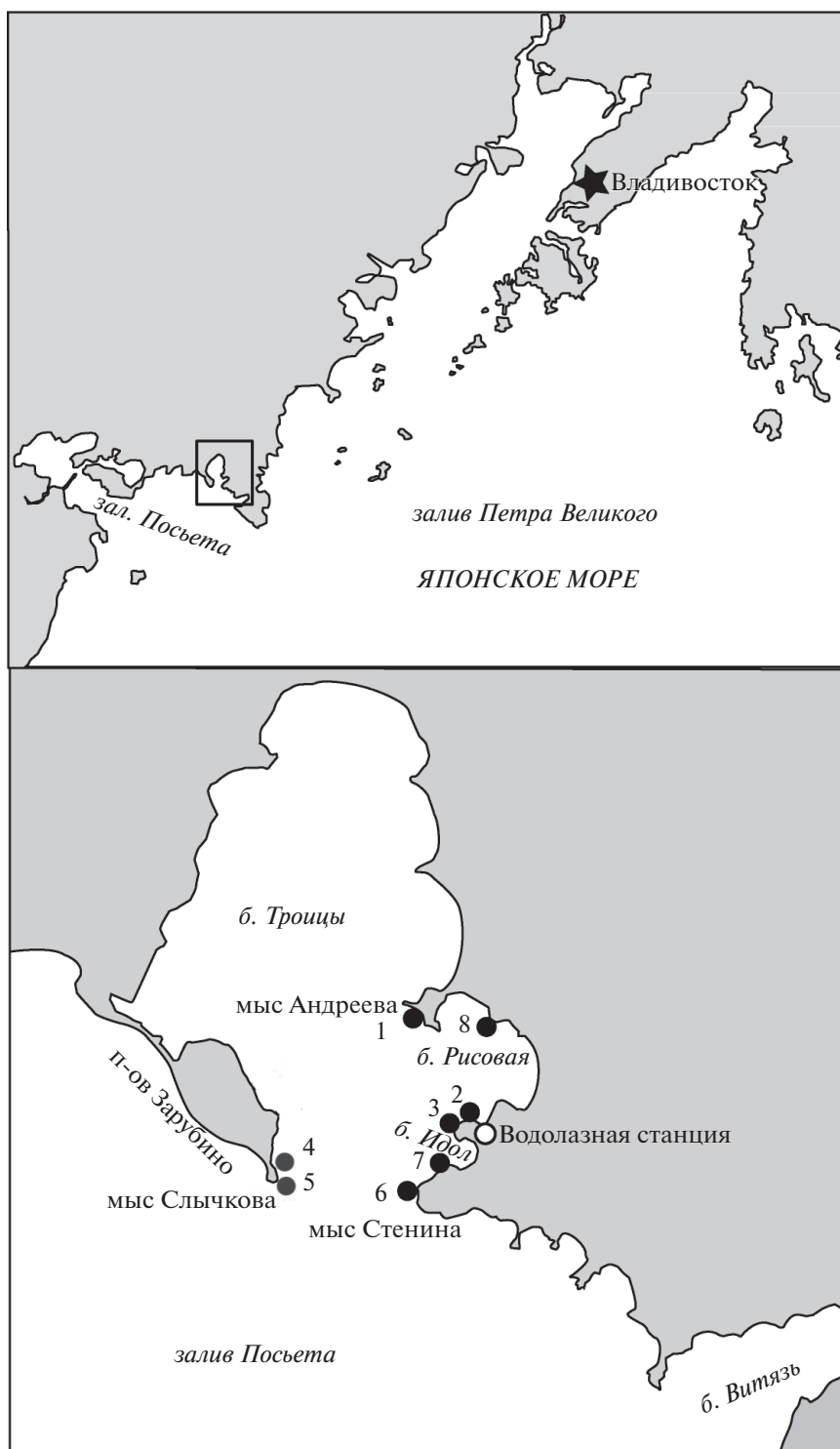


Рис. 1. Карта-схема района исследования. 1–8 – исследованные точки.

гонно-сгонных) течений. От Корейского полуострова до зал. Посьета и б. Троицы доходит ветвь теплого Цусимского течения. С севера от Татарского пролива вдоль берегов Приморья проходит

холодное Приморское течение. Соленость поверхностного слоя воды в бухте в сухой период года колеблется от 30 до 32‰, в дождливый период вода может сильно опресниться (Атлас океанов,



Рис. 2. Места сбора водорослей. а – мыс Андреева (точка 1), б – водолазная станция (точки 2 и 3), в – мыс Слычкова (точки 4 и 5), г – мыс Стенина (точка 6), д – б. Идол (точка 7), е – б. Рисовая (точка 8).

1974). Средняя величина прилива составляет 0.2 м с максимальной амплитудой до 0.5 м (Григорьева и др., 2001).

Водоросли собирали на восьми участках (точки 1–8) побережья (рис. 2) с июня по сентябрь в 2004–2018 гг. в литоральной и верхней сублиторальной зонах на глубине 0–2.5 м. Степень прибойности определяли по: Гурьянова и др., 1930.

Точка 1 – восточное побережье бухты у мыса Андреева, от верхней литорали до верхней сублиторали; характеризуется скалисто-каменистым дном и прибойностью II степени (рис. 2а).

Точка 2 – восточное побережье бухты вблизи водолазной станции; характеризуется песчаным грунтом в верхней литорали и песчано-илистым с

камнями грунтом в верхней сублиторали. Прибойность IV степени (рис. 2б).

Точка 3 – восточное побережье бухты (водолазная станция); верхняя литораль и верхняя сублитораль представлены скалисто-каменистым грунтом. Прибойность IV степени.

Точки 4 и 5 – район у мыса Слычкова (юго-западный входной мыс бухты). Берега мыса возвышенные и обрывистые; дно скалистое в верхней литорали, скалисто-каменистое с галькой и валунами в сублиторали. Дно открытой части побережья покрыто крупными валунами. Прибойность II степени (рис. 2в).

Точка 6 – акватория у мыса Стенина (восточный входной мыс бухты) со скалистым обрывистым берегом; грунт в верхней литорали скалисто-ка-

менистый, в сублиторали песчано-каменистый. Прибойность II степени (рис. 2г).

Точка 7 – восточное побережье (б. Идол); характеризуется песчано-галечно-валунным грунтом с выходами коренных пород. Прибойность IV степени (рис. 2д).

Точка 8 – восточное побережье (б. Рисовая); дно песчаное с отдельно встречающимися камнями и выходами коренных пород. Прибойность III степени (рис. 2е).

Методика сбора образцов; оценка встречаемости водорослей, проективного покрытия и доминирования отдельных видов

Водоросли собирали при отливе на литорали и в верхней сублиторали. В каждой зоне водорослевые сообщества выделяли визуально и фотографировали. Проективное покрытие дна водорослями определяли в процентном соотношении визуально и по фотографиям. Виды с проективным покрытием дна менее 10% считали редкими (+), с проективным покрытием 10–50% – обычными (++) и более 50% – массовыми (+++).

Тип сообщества определяли по количеству доминирующих видов (Титлянов и др., 2018). К монодоминантным относили сообщества, в которых доминирующий вид покрывал более 50% поверхности дна, к бидоминантным – сообщества, в которых два вида водорослей покрывали более чем 50% поверхности дна. В полидоминантных сообществах более 50% дна покрывали несколько доминантных видов. Названия фитоценозов давали без учета ярусности. Термины “фитоценоз” и “сообщество” употребляли как синонимы.

Водоросли, собранные из разных сообществ, помещали в отдельные пластиковые пакеты, которые хранили в холодильнике. При идентификации материала использовали определители (Виноградова, 1979; Перестенко, 1980, 1994; Титлянов и др., 2016). Названия таксонов приведены согласно www.algaebase.org (Guiry, Guiry, 2019). Иерархическая классификация отдела Rhodophyta соответствует предложенной ранее (см.: Saunders, Hommersand, 2004). Система классификации отделов Chlorophyta и Ochrophyta дана по Tsuda, 2003.

Степень видového сходства в разных точках устанавливали по коэффициенту Серенсена–Чекановского (Песенко, 1982). Дендрограммы строили по методу группового среднего с использованием коэффициента сходства Серенсена–Чекановского, рассчитанного на основе данных по встречаемости видов. Для анализа сходства точек по видовому составу использовали пакет статистических программ PRIMER v.6 (Clarke, Gorley, 2006).

Гербарий водорослей хранится в Лаборатории автотрофных организмов Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Видовое разнообразие макрофитов б. Троицы

В б. Троицы обнаружено 108 видов макроводорослей и 3 вида морских трав (табл. 1, 2). В собранной коллекции отдел Rhodophyta содержит 58 видов (54% от всей коллекции), принадлежащих к трем классам (Bangiophyceae, Compsopogonophyceae, Florideophyceae), 12 порядкам, 27 семействам и 45 родам; отдел Ochrophyta представлен 35 видами (32% коллекции) из класса Phaeophyceae, принадлежащими к семи порядкам, 14 семействам и 30 родам; отдел Chlorophyta содержит 15 видов (14%) из класса Ulvophyceae, принадлежащих к четырем порядкам, шести семействам и восьми родам. Среди красных водорослей наибольшее число видов принадлежит к семействам Rhodomelaceae (12 видов), Ceramiaceae (5 видов) и Gigartineaceae (4 вида); среди бурых водорослей – к семействам Chordariaceae (9 видов) и Sargassaceae (4 вида); среди зеленых – к семействам Ulvaceae (6 видов) и Cladophoraceae (4 вида). Отдел морские травы (Tracheophyta) представлен тремя видами, принадлежащими к классу Monocots, порядку Alismatales, семейству Zosteraceae. Это виды родов *Phyllospadix* (1 вид) и *Zostera* (2 вида). Места сбора по мере снижения их видového разнообразия (убывания числа видов) располагаются следующим образом: б. Рисовая (67 видов) > б. Идол (61 вид) > мыс Андреева (49 видов) > водолазная станция (43 вида) > мыс Слычкова (25 видов) > мыс Стенина (24 вида) (табл. 1, 2).

Сходство видového состава, определенное с помощью коэффициента Серенсена–Чекановского, наблюдалось между мысами Слычкова (точки 4 и 5) и Стенина (точка 6) и составляло 87–89%. Результаты иерархической кластеризации показали, что на уровне 55% сходства все исследованные участки сгруппировались в 4 кластера (рис. 3). Самый большой кластер на уровне 87–89% сходства видového состава объединил точки 4, 5 и 6. Точки 1, 3 и 8 также образовали один кластер на уровне сходства 62–64%. Точки 2 и 7 – это отдельные кластеры на уровне сходства 24%.

В исследованном районе доминировали макрофиты, растущие на твердом субстрате (эпилиты), – 100 видов (90% от всех собранных). Водоросли этой группы росли на скалах, крупных валунах, а также на мелких камнях и створках моллюсков, замываемых песком. На мягких грунтах (эпипелиты) отмечены морские травы *Zostera marina* и *Z. asiatica*. В точке 4 (мыс Слычкова) найдена полупаразитическая водоросль *Janczewskia*

Таблица 1. Растительные сообщества, обнаруженные в б. Троицы, и количество представленных в них видов

Точки сбора	Обнаруженные сообщества	Количество видов в сообществе
1	МС – <i>Nemalion vermiculare</i>	1
	МС – <i>Corallina pilulifera</i>	1
	БС – <i>Corallina pilulifera</i> + <i>Neorhodomela aculeata</i>	5
	МС – <i>Mastocarpus pacificus</i>	6
	ПС – <u>доминанты</u> : <i>Dictyota dichotoma</i> , <i>Chondrus armatus</i> , <i>Chordaria flagelliformis</i> , <i>Neorhodomella aculeata</i>	49
2	МС – <i>Gloiopeltis furcata</i>	1
	БС – <i>Polysiphonia morrowii</i> + <i>Desmarestia viridis</i>	6
3	ПС – <u>доминанты</u> : <i>Ulva</i> spp., <i>Leathesia marina</i> , <i>Punctaria plantaginea</i>	43
	БС – <i>Ulva linza</i> + <i>Cladophora stimpsonii</i>	2
	БС – <i>Punctaria plantaginea</i> + <i>Ulva lactuca</i>	8
	МС – <i>Zostera marina</i>	5
4, 5, 6	МС – <i>Ralfsia verrucosa</i>	3
	БС – <i>Corallina pillulifera</i> + <i>Chordaria flagelliformis</i>	4
	ПС – <i>Costaria costata</i> , <i>Undaria pinnatifida</i> , <i>Scytosiphon lomentaria</i> , <i>Melanothamnus japonicus</i> , <i>Chordaria flagelliformis</i> и др.	25 (точки 4, 5) 24 (точка 6)
	МС – <i>Laurencia nipponica</i>	2
	МС – <i>Saccharina angustata</i>	5 (точка 6)
7	МС – <i>Gloiopeltis furcata</i>	1
	МС – <i>Ralfsia verrucosa</i>	1
	БС – <i>Leathesia marina</i> + <i>Nemalion vermiculare</i>	2
	ПС – <u>доминанты</u> : <i>Sargassum miyabei</i> , <i>Dictyota dichotoma</i> , <i>Dictyopteris divaricata</i>	61
	БС – <i>Sargassum miyabei</i> + <i>Chorda filum</i>	15
8	МС – <i>Gloiopeltis furcata</i>	1
	МС – <i>Analipus japonicus</i>	14
	МС – <i>Chaetomorpha moniligera</i>	4
	ПС – <u>доминанты</u> : <i>Melanothamnus japonicus</i> , <i>Analipus japonicus</i> , <i>Chordaria flagelliformis</i>	67
	МС – <i>Sargassum miyabei</i>	13

Примечание. МС – монодоминантное сообщество, БС – бидоминантное сообщество, ПС – полидоминантное сообщество.

morimotoi, живущая на красной водоросли *Laurencia nipponica*. В центральной части бухты в районе антициклонического течения на илистом грунте располагалось поле неприкрепленной к грунту красной водоросли *Ahnfeltia tobuchiensis*. На твердом грунте и эпифитно обитали 23 вида; только эпифитно встречались 5 видов: *Erythrotrichia carnea*, *Hydrolithon farinosum*, *Pneophyllum zostericola*, *Saundersella simplex* и *Coilodesme japonica* (табл. 2).

Распространение водорослей и их сообществ от верхней литорали до верхней сублиторали

Наибольшее число видов (90) найдено в нижней литорали и верхней сублиторали (неосушной зоне), 32 вида обнаружено в верхней и средней

литорали. Во всех приливо-отливных зонах присутствовали красные водоросли *Pachyarthron cretaceum*, *Corallina pillulifera*, *Chondrus pinnulatus*, *Mazzaella japonica*, *Polysiphonia morrowii*, *Grateloupia divaricata*, бурые водоросли *Punctaria plantaginea*, *Colpomenia peregrina*, *Costaria costata*, *Scytosiphon lomentaria* и зеленая водоросль *Ulva lactuca* (табл. 2).

На основе полученных данных выделено 23 растительных сообщества (табл. 1).

Точка 1, мыс Андреева (табл. 1, рис. 2а). В верхней литорали (глубина 0–0.5 м при полном приливе) отвесные скалы были заселены монодоминантным сообществом *Nemalion vermiculare*, ниже располагался пояс монодоминантного сообщества *C. pillulifera* (рис. 4а), сменявшийся би-

Таблица 2. Инвентаризационный список водорослей, найденных в б. Троицы в 2004–2018 гг.

Видовой состав	Зона произрастания	Обилие	Экологическая группировка	Место произрастания
Отдел Rhodophyta				
Класс Bangiophyceae Порядок Bangiales Семейство Bangiaceae <i>Porphyra inaequicrassa</i> L.P. Perestenko	вл	ед	эпп, эф (<i>Chorda fillum</i>)	Ид
<i>Pyropia yezoensis</i> (Ueda) M.S. Hwang & H.G. Choi	вл	+	эл	Ид
Класс Compsorogonophyceae Порядок Erythropeltales Семейство Erythrotrichiaceae <i>Erythrotrichia carnea</i> (Dillwyn) J. Agardh	нл, вс	+	эф	П
Класс Florideophyceae Порядок Nemaliales Семейство Nemaliaceae <i>Nemalion vermiculare</i> Suringar	вл	++	эл	П
Порядок Gelidiales Семейство Gelidiaceae <i>Gelidium amansii</i> (J.V. Lamouroux) J.V. Lamouroux	вс	+	эл	Ид
<i>Gelidium vagum</i> Okamura	вс	ед	эл	Ид
Порядок Corallinales Семейство Corallinaceae <i>Pachyarthron cretaceum</i> (Postels et Ruprecht) Manza	вл, лл, сл, нл, вс	++	эл	П
<i>Corallina pilulifera</i> Postels et Ruprecht	вл, лл, сл, нл, вс	++	эл	П
<i>Pneophyllum zostericola</i> (Foslie) D. Fujita	нл, вс	+	эф	Вод, Рис
Семейство Hydrolithaceae <i>Hydrolithon farinosum</i> (J.V. Lamouroux) Penrose & Y.M. Chamberlain	с	+	эф	Ан
Семейство Lithothamniaceae <i>Lithothamnion phymatodeum</i> Foslie	вл, нл, вс, сл	+	эл	П
Порядок Gigartinales Семейство Dumontiaceae <i>Masudaphycus irregularis</i> (Yamada) Lindstrom	вс	ед	эл	Рис
Семейство Phylloporaceae <i>Mastocarpus pacificus</i> (Kjellman) L.P. Perestenko	вл, лл, нл	+	эл	Ан, Вод, Сл, Ст
<i>Ahnfeltiopsis flabelliformis</i> (Harvey) Masuda	вл, лл, нл, сл	+	эл	Ан
<i>Coccotylus orientalis</i> (A.D. Zinova & Makienko) Perestenko	с	+	эл	Вод
Семейство Gigartinaceae <i>Chondrus armatus</i> (Harvey) Okamura	нл, вс	+	эл	Ан, Вод
<i>Chondrus pinnulatus</i> (Harvey) Okamura	вл, лл, сл, нл, вс	+	эл	Ан
<i>Chondrus yendoi</i> Yamada et Mikami	вл, нл, вс, сл	+	эл	Рис
<i>Mazzaella japonica</i> (Mikami) Hommersand	вл, лл, сл, нл, вс	+	эл	Рис
Семейство Gloiosiphoniaceae <i>Gloiosiphonia capillaris</i> (Hudson) Carmichael	нл, вс	+	эл	Ид
Семейство Tichocarpaceae <i>Tichocarpus crinitus</i> (S.G. Gmelin) Ruprecht	нл, вс	+	эл	Ан, Рис
Семейство Endocladaceae <i>Gloiopeltis furcata</i> (Postels et Ruprecht) J. Agardh	вл	++	эл	П

Таблица 2. Продолжение

Видовой состав	Зона произрастания	Обилие	Экологическая группировка	Место произрастания
Семейство Furcellariaceae				
<i>Opuntella parva</i> Perestenko	с	+	эпп, эл	Вод
Семейство Kallymeniaceae				
<i>Callophyllis rhynchocarpa</i> Ruprecht	вс	+	эл, эпп	Вод
Порядок Halymeniales				
Семейство Halymeniaceae				
<i>Grateloupia acuminata</i> Holmes	нл, вс	+	эл	Сл, Ан
<i>Grateloupia divaricata</i> Okamura	вл, нл, сл, лл, вс	+	эл, эпп	Ид, Рис, Ан, Ст
<i>Grateloupia turuturu</i> Yamada	нл, вс	+	эл	П
Порядок Ahnfeltiales				
Семейство Ahnfeltiaceae				
<i>Ahnfeltia tobuchiensis</i> (Kanno et Matsubara) Makienko	с	++	нф	Вод
Порядок Gracilariales				
Семейство Gracilariaceae				
<i>Gracilariopsis longissima</i> (S.G. Gmelin) M. Steentoft, L.M. Irvine & W.F. Farnham	нл, вс	+	эл, эпп	Ид
Порядок Palmariales				
Семейство Palmariaceae				
<i>Palmaria stenogona</i> Perestenko	нл, вс	+	эл	Ид, Рис, Вод
<i>Halosaccion glandiforme</i> (S.G. Gmelin) Ruprecht	нл, вс	ед	эл	Рис
Порядок Ceramiales				
Семейство Callithamniaceae				
<i>Ptilota filicina</i> J. Agardh	нл, вс	+	эл, эпп	Ид, Рис
Семейство Ceramiaceae				
<i>Campylaephora crassa</i> (Okamura) Nakamura	нл, вс	+	эл, эпп, эф	Ид, Рис
<i>Campylaephora hypnaeoides</i> J. Agardh	вл, нл, вс, сл	+	эл, эпп, эф	Ид
<i>Ceramium cimbricum</i> H.E. Petersen	нл, вс	+	эпп, эф	П
<i>Ceramium japonicum</i> Okamura	нл, вс	+	эл, эпп	Рис
<i>Ceramium kondoi</i> Yendo	нл, вс	++	эл, эпп	П
Семейство Dasyaceae				
<i>Dasya sessilis</i> Yamada	нл, вс	+	эл, эпп	Ид, Вод, Рис
<i>Dasyisiphonia japonica</i> (Yendo) H.-S. Kim	нл, с	+	эл, эпп	Ан
Семейство Delesseriaceae				
<i>Nienburgia angusta</i> A.D. Zinova	с	+	эф, эл	Вод
<i>Cumathamnion serrulatum</i> (Harvey) M.J. Wynne & G.W. Saunders	нл, вс	+	эл, эпп	Ид
<i>Phycodrys riggii</i> N.L. Gardner	с	ед	эл, эпп	Ид
Семейство Rhodomelaceae				
<i>Chondria dasyphylla</i> (Woodward) C. Agardh	нл, лл	+	эл, эф	Рис
<i>Chondria decipiens</i> Kylin	нл, вс	+	эл, эпп	Ид, Вод, Рис
<i>Laurencia nipponica</i> Yamada	нл, вс	++	эл	П
<i>Laurencia pinnata</i> Yamada	нл, вс	+	эл	Рис
<i>Janczewskia morimotoi</i> Tokida	нл, вс	+	пп (<i>L. nipponica</i>)	Сл
<i>Neorhodomela aculeata</i> (L.P. Perestenko) Masuda	нл, вс	++	эл, эпп	П
<i>Neorhodomela munita</i> (L.P. Perestenko) Masuda	нл, вс	+	эл, эпп	Рис
<i>Melanothamnus japonicus</i> (Harvey) Diaz-Tapia & Maggs	вл, нл, вс, сл	+++	эл, эпп, эф	П
<i>Polysiphonia morrowii</i> Harvey	вл, нл, лл, вс, сл	++	эл, эпп	Вод, Рис, Ан

Таблица 2. Продолжение

Видовой состав	Зона произрастания	Обилие	Экологическая группировка	Место произрастания
<i>Polysiphonia yendoi</i> Segi	нл, вс	+	эл	Рис
<i>Symphyclocladia latiuscula</i> (Harvey) Yamada	нл, с	+	эл, эпп	Ид
<i>Symphyclocladia marchantioides</i> (Harvey) Falkenberg	нл, вс	+	эл, эф	П
Порядок Rhodymeniales				
Семейство Champiaceae				
<i>Champia parvula</i> (C. Agardh) Harvey	нл	ед	эл, эф	Ид
Семейство Lomentariaceae				
<i>Lomentaria hakodatensis</i> Yendo	нл, вс	+	эл	Ид, Рис, Ан
Семейство Rhodymeniaceae				
<i>Chrysymenia wrightii</i> (Harvey) Yamada	нл, вс	ед	эл, эпп	Рис
<i>Sparlingia pertusa</i> (Postels et Ruprecht) G.W. Saunders, I.M. Strachan et Kraft	вс	ед	эл, эпп	Рис
Отдел Ochrophyta				
Класс Phaеophyceae				
Порядок Ectocarpales				
Семейство Ectocarpaceae				
<i>Ectocarpus siliculosus</i> (Dillwyn) Lyngbye	нл, вс	ед	эл, эпп, эф	Ид
Семейство Chordariaceae				
<i>Acrothrix pacifica</i> Okamura et Yamada	нл	ед	эл, эф	Ид
<i>Chordaria flagelliformis</i> (O.F. Müller) C. Agardh	нл, вс	++	эл	Рис, Ан, Сл, Ст
<i>Coilodesme japonica</i> Yamada	вс	+	эф (<i>S. crassipes</i>)	Рис
<i>Sphaerotrichia divaricata</i> (C. Agardh) Kylin	нл, вс	++	эл, эпп	Вод, Ид
<i>Dictyosiphon chordaria</i> Areschoug	нл, вс	+	эл, эпп	Вод
<i>Halothrix lumbricalis</i> (Kützting) Reinke	нл	+	эл, эпп, эф	Ид
<i>Punctaria plantaginea</i> (Roth) Greville	лл, вл, сл, нл, вс	++	эл, эпп, эф	Вод, Рис, Ан
<i>Leathesia marina</i> (Lyngbye) Decaisne	вл, лл	++	эл, эф	П
<i>Saundersella simplex</i> (De A. Saunders) Kylin	вл, нл, вс	+	эф (<i>Chordaria</i>)	Рис, Ан
Семейство Scytosiphonaceae				
<i>Melanosiphon intestinalis</i> (De A. Saunders) M.S. Wynne	вл	+	эл	Ид, Рис
<i>Colpomenia peregrina</i> Sauvageau	лл, вл, сл, нл, вс	+	эл, эф	Рис
<i>Scytosiphon lomentaria</i> (Lyngbye) Link	вл, нл, сл, лл, вс	++	эл, эпп	Рис, Ан, Вод, Ст, Сл
Порядок Ralfsiales				
Семейство Ralfsiaceae				
<i>Analipus japonicus</i> (Harvey) M.J. Wynne	нл, вс	++	эл	Ид, Рис, Ан
<i>Ralfsia fungiformis</i> (Gunnerus) Setchell et N.L. Gardner	нл, вс	++	эл	Ид, Вод, Рис
<i>Ralfsia verrucosa</i> (Areschoug) Areschoug	вл, сл	++	эл	Ид, Ст, Сл
Порядок Desmarestiales				
Семейство Desmarestiaceae				
<i>Desmarestia ligulata</i> (Stackhouse) J.V. Lamouroux	вс	+	эл	Рис, Ан
<i>Desmarestia viridis</i> (O.F. Müller) J.V. Lamouroux	нл, вс	+++	эл, эпп	П
Порядок Laminariales				
Семейство Chordaceae				
<i>Chorda filum</i> (Linnaeus) Stackhouse	нл, вс	++	эл, эпп	Ид, Рис, Ан, Вод
Семейство Pseudochordaceae				
<i>Pseudochorda nagaii</i> (Tokida) Inagaki	нл	ед	эл	Ид
Семейство Agaraceae				
<i>Agarum clathratum</i> Dumortier	вс	+	эл, эпп	Рис
<i>Costaria costata</i> (C. Agardh) De A. Saunders	вл, нл, сл, лл, вс	+	эл, эпп	П

Таблица 2. Продолжение

Видовой состав	Зона произрастания	Обилие	Экологическая группировка	Место произрастания
Семейство Laminariaceae				
<i>Saccharina angustata</i> (Kjellman) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl & G.W. Saunders	нл, вс	+	эл	Ст
<i>Saccharina cichorioides</i> (Miyabe) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl et G.W. Saunders	с	++	эл, эпп	Рис, Ан, Вод
<i>Saccharina japonica</i> (Areschoug) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl & G.W. Saunders	с	+	эл	Ид, Вод
Семейство Alariaceae				
<i>Undaria pinnatifida</i> (Harvey) Suringar	нл, с	+	эл	Ан, Сл
Порядок Sphacelariales				
Семейство Sphacelariaceae				
<i>Sphacelaria rigidula</i> Kützing	вл, нл, лл, сл	+	эл, эпп, эф	Ид, Рис
Порядок Dictyotales				
Семейство Dictyotaceae				
<i>Dictyota dichotoma</i> (Hudson) J.V. Lamouroux	нл, вс	++	эл	Ид, Рис, Ан
<i>Dictyopteris divaricata</i> (Okamura) Okamura	нл	+	эл	Ид, Ан, Рис
Порядок Fucales				
Семейство Sargassaceae				
<i>Stephanocystis crassipes</i> (Mertens ex Turner) Draisma, Balles-teros, F. Rousseau et T. Thibaut	нл, вс	+	эл	Рис, Ан
<i>Sargassum miyabei</i> Yendo	вс	+++	эл, эпп	П
<i>Sargassum pallidum</i> (Turner) C. Agardh	нл, вс	+	эл, эпп	Рис, Ан
<i>Coccophora langsdorfii</i> (Turner) Greville	нл, с	+	эл, эпп	Рис
Семейство Fucaceae				
<i>Fucus evanescens</i> C. Agardh	вл, лл	+	эл	Ан
<i>Silvetia babingtonii</i> (Harvey) E.A. Serrão, T.O. Cho, S.M. Boo & Brawley	вл, лл	+	эл	Ан
Отдел Chlorophyta				
Класс Ulvophyceae				
Порядок Ulotrichales				
Семейство Ulotrichaceae				
<i>Urospora penicilliformis</i> (Roth) Areschoug	вл	+	эл, эф	Ид
Семейство Gomontiaceae				
<i>Monostroma grevillei</i> (Thuret) Wittrock	нл, вс	+	эл, эф	Ид
Порядок Ulvales				
Семейство Ulvaceae				
<i>Ulva clathrata</i> (Roth) C. Agardh	нл, вс	+	эл	Рис
<i>Ulva flexuosa</i> Wulfen	нл, вс	+	эл, эф	Рис
<i>Ulva lactuca</i> Linnaeus	вс, лл, сл, нл, вс	+++	эл, эпп, эф	П
<i>Ulva linza</i> Linnaeus	нл, вс	++	эл, эпп	Ид, Рис, Вод
<i>Ulva prolifera</i> O.F. Müller	вл, лл, сл, нл	+	эл, эпп, эф	Ид, Рис, Вод
<i>Ulvaria splendens</i> (Ruprecht) Vinogradova	нл, вс	+	эл, эпп	Ид
Порядок Cladophorales				
Семейство Cladophoraceae				
<i>Cladophora opaca</i> Sakai	лл, вл, сл, нл	+	эл, эф	Рис
<i>Cladophora stimpsonii</i> Harvey	нл, вс	++	эл, эпп, эф	Ид, Рис, Вод
<i>Chaetomorpha linum</i> (O.F. Müller) Kützing	лл	ед	эл, эпп	Ид
<i>Chaetomorpha moniligera</i> Kjellman	вл, лл, нл, сл	++	эл	Ан, Вод, Рис, Ид

Таблица 2. Окончание

Видовой состав	Зона произрастания	Обилие	Экологическая группировка	Место произрастания
Порядок Bryopsidales Семейство Bryopsidaceae				
<i>Bryopsis plumosa</i> (Hudson) C. Agardh	нл, вс	+	эл, эпп	Ан
Семейство Codiaceae				
<i>Codium fragile</i> (Suringar) Hariot	нл, вс	+	эл, эпп, эф	Ид
<i>Codium yezoense</i> (Tokida) K.L. Vinogradova	нл, вс	+	эл, эпп	Ид
Отдел Tracheophyta				
Класс Monocots Порядок Alismatales Семейство Zosteraceae				
<i>Zostera marina</i> Linnaeus	нл, с	++	эпп	Ан, Вод, Ид, Рис
<i>Zostera asiatica</i> Miki	нл, с	+	эпп	Ан
<i>Phyllospadix iwatensis</i> Makino	с	+	эл	Ан, Рис

Примечание. Зона произрастания: вл – верхняя литораль, сл – средняя литораль, нл – нижняя литораль, вс – верхняя сублитораль, с – sublитораль, лл – литоральные лужи; обилие видов: (+) – редкие, (++) – обычные, (+++) – массовые, ед – единичные; экологическая группировка: эф – эпифит, эл – эпилит, эпп – эпипелит, пп – полупаразит, нф – неприкрепленная форма; место произрастания: Ид – б. Идол, Рис – б. Рисовая, Ан – мыс Андреева, Вод – водолазная станция, Сл – мыс Слычкова, Ст – мыс Стенина, П – повсеместно.

доминантным сообществом *C. pillulifera* + *Neorhodomela aculeata* и/или монодоминантным сообществом *Mastocarpus pacificus* с сопутствующим видом *Ahnfeltiopsis flabelliformis*. В нижней литорали и в верхней sublиторали твердый субстрат был занят мозаичным полидоминантным сообществом с доминированием *Dictyota dichotoma*, *Chondrus armatus*, *Chordaria flagelliformis* и *N. aculeata*.

Точки 2 и 3, водолазная станция (табл. 1, рис. 2б). В точке 2 в верхней литорали скалисто-каменистый грунт был занят монодоминантным сообществом красной водоросли *Gloiopeltis furcata*, а в

средней и нижней литорали – бидоминантным сообществом *P. morrowii* + *Desmarestia viridis* с сопровождающими видами. В точке 3 в верхней литорали выделено полидоминантное сообщество с доминированием *U. lactuca*, *Leathesia marina* и *P. plantaginea* (рис. 4в). В наиболее защищенных местах верхней литорали (точки 2 и 3) каменистый грунт был занят бидоминантным сообществом *Ulva linza* + *Cladophora stimpsonii*; в верхней sublиторали на каменистом грунте преобладало бидоминантное сообщество *P. plantaginea* + *U. lactuca*, а на песчаном грунте – монодоминантное сообщество морской травы *Z. marina*, среди которой встречались *Sargassum myabei*, *Chorda filum* и др.

Точки 4, 5 (мыс Слычкова) и точка 6 (мыс Стенина) (табл. 1, рис. 2в) характеризовались сходной картиной распределения макрофитов. На литорали обоих мысов прослеживалась четкая поясность. На скалисто-каменистом субстрате самый верхний пояс (верхняя литораль) занимало монодоминантное сообщество, сформированное *Ralfsia verrucosa* (Rv) (рис. 4г), с вкраплениями *L. marina* и *Nemalion vermiculare*. В средней и нижней литорали располагалось бидоминантное сообщество *Corallina pillulifera* (Cp) + *Chordaria flagelliformis* (Cf) (рис. 4г) с мозаичным включением *N. vermiculare* и *Scytosiphon lomentaria*. Самый нижний пояс литорали был представлен монодоминантным сообществом *L. nipponica* с сопутствующим видом *Melanothamnus japonica*. В верхней sublиторали (точка 5) на отдельных валунах отмечено полидоминантное сообщество с мозаичным доминированием *C. costata*, *Undaria pinnatifida*, *S. lomentaria*, *M. japonicus* и др. В sublиторали макрофиты были представлены бедно; встреча-

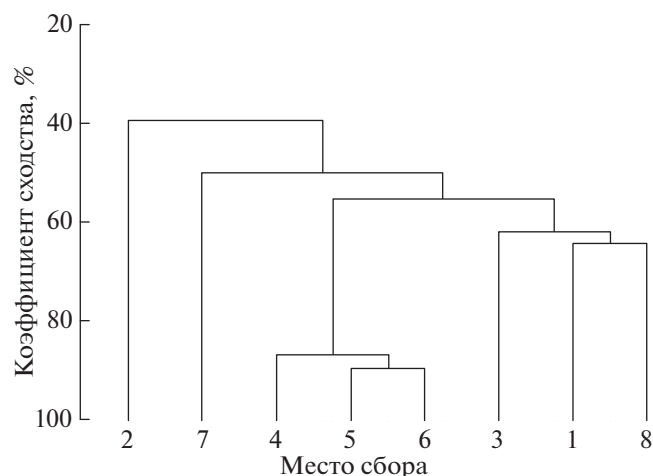


Рис. 3. Дендрограмма сходства видового состава макрофитов 6. Троицы по коэффициенту Серенсена-Чекановского. 1–8 – точки.

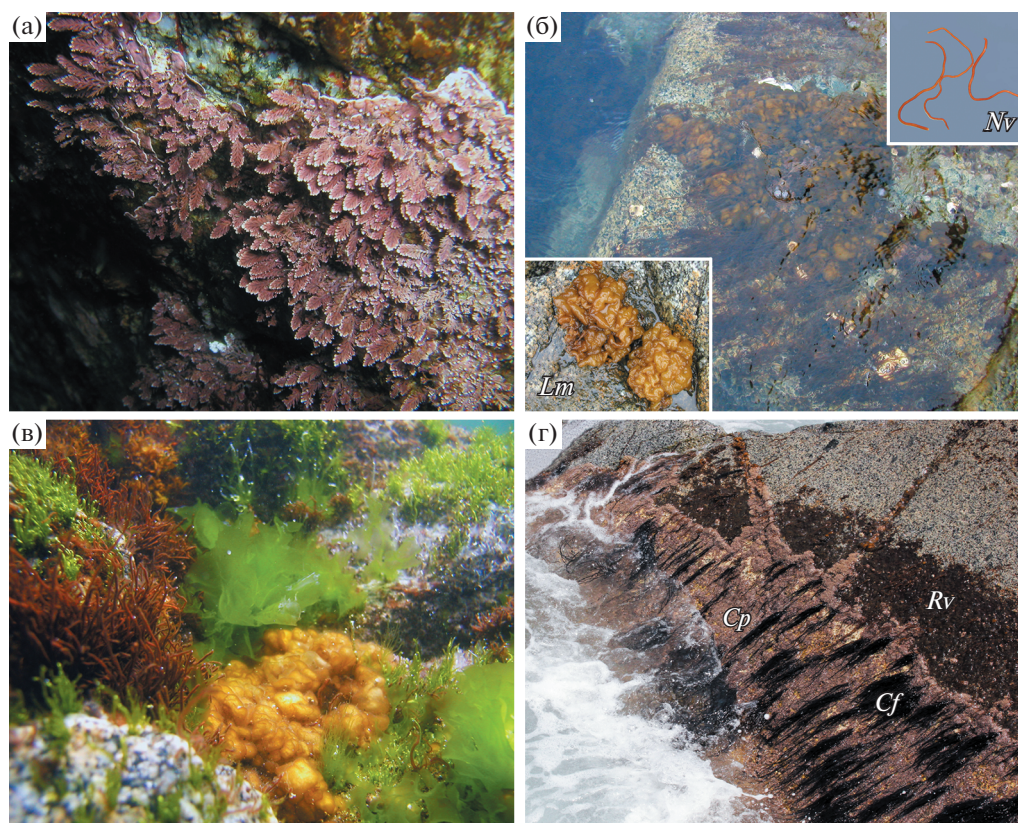


Рис. 4. Примеры водорослевых сообществ, выделенных на литорали и в верхней сублиторали б. Троицы. а – монодоминантное сообщество *Corallina pillulifera* (мыс Андреева); б – бидоминантное сообщество *Leathesia marina* (*Lm*) + *Nematolium vermiculare* (*Nv*) (б. Идол); в – полидоминантное сообщество (водолазная станция); г – монодоминантное сообщество *Ralfsia verrucosa* (*Rv*) и бидоминантное сообщество *Corallina pilulifera* (*Cp*) + *Chordaria flagelliformis* (*Cf*) (мысы Слычкова и Стенина).

лись отдельно растущие экземпляры *U. pinnatifida*, *C. costata*, *D. viridis* и др. На мысе Стенина (точка б) в нижней литорали на отвесных скалах располагалось монодоминантное сообщество *Saccharina angustata*.

Точка 7, б. Идол (табл. 1, рис. 2г). Верхняя литораль бухты была занята монодоминантными сообществами *G. furcata* и *R. verrucosa*, а также бидоминантным сообществом *L. marina* (*Lm*) + *N. vermiculare* (*Nv*) (рис. 4б). В средней и нижней литорали располагалось полидоминантное сообщество с доминированием *S. miyabei*, *D. dichotoma*, *Dictyopteris divaricata* и сопровождающими видами. В верхней сублиторали преобладало бидоминантное сообщество *S. miyabei* + *Chorda filum* с сопровождающими видами *Lithotamnion phymatodeum*, *D. dichotoma*, *D. divaricata* и *L. nipponica*.

Точка 8, б. Рисовая (табл. 1, рис. 2д). В верхней литорали на валунах располагалось монодоминантное сообщество *G. furcata*, а ниже – монодоминантное сообщество *Analipus japonicus*. В верхней и средней литорали встречалось монодоминантное сообщество *Chaetomorpha monilifera* с сопутствующими видами *Ulva lactuca*, *U. clathrata* и *U. flexuosa*, а в средней и нижней литорали – по-

лидоминантное сообщество с доминированием *M. japonicus*, *A. japonicus*, *Sargassum* spp., *Chondrus* spp., *N. aculeata*, *Ulva* spp., *Ch. flagelliformis* и др. На границе нижней литорали и верхней сублиторали доминировало монодоминантное сообщество *S. miyabei*, в котором часто встречались *Ulva* spp., *N. aculeata* и другие виды.

ОБСУЖДЕНИЕ

С мая по сентябрь в 2004–2018 гг. на литорали и в верхней сублиторали б. Троицы обнаружено 108 видов макроводорослей (54% красных, 32% бурых, 14% зеленых) и 3 вида морских трав. Собранные макрофиты составили 34% от всех известных для зал. Петра Великого видов (сборы разных авторов с 1965 по 2018 г.) (Скрипцова, 2019). По богатству видов флора б. Троицы близка к соседней б. Витязь (101 вид) (Кафанов, Жуков, 1993), также относящейся к зал. Посета.

По видовому составу и богатству флора исследованной акватории сходна с флорой других акваторий Японского моря, расположенных на этой же широте. Так, на о-ве Хоккайдо в б. Учиура-ван (Uchiura-wan) в районе Института альго-

логических исследований (Institute of Algological Research) в 1980-х годах зарегистрировано 194 вида водорослей, из которых красные водоросли составляли 57%, бурые — 30% и зеленые — 13% (Sakai, 1986). Семьдесят один вид водорослей (66% нашей коллекции) — общие с коллекцией водорослей из б. Учиура-ван, что указывает не только на значительное сходство флор, но и на большее богатство флоры западного побережья о-ва Хоккайдо по сравнению с таковым южных бухт зал. Петра Великого.

Сравнительный анализ видового состава водорослей в разных точках б. Троицы показал, что близкие биотопы имеют сходный набор водорослей. Так, сходство видового состава водорослей на входных мысах Стенина и Слычкова (характеризующихся высоким водообменном и скальным грунтом) составило около 90%. Наибольшее число видов найдено вблизи внутренних мысов бухты (точка 1 — мыс Андреева и точка 2 — камни у водолазной станции), а также на выходах коренных пород в б. Рисовая (точка 8). Схожесть флоры в этих точках составила более 60%. Наиболее бедной флора была на песчаных грунтах с редким выходом коренных пород или присутствием камней. На литорали и в верхней сублиторали бухты выделено 11 моно-, 7 би- и 5 полидоминантных растительных сообществ.

На литорали входных мысов (точки 4 и 6) в распределении монодоминантных и бидоминантных сообществ наблюдалась поясность, отсутствующая на других участках литорали и сублиторали. В центральной части бухты располагалось поле *Ahnfeltia tobuchiensis*, которое было отмечено ранее (Некрасов и др., 2000; Галышева, Христофорова, 2008).

Литоральные сообщества б. Троицы были характерны для зал. Посьета, однако в этой бухте отсутствовали такие монодоминантные сообщества, как *M. japonicus* [= *Polysiphonia japonica*], *Ulva clathrata* [*Enteromorpha clathrata*], *Palmaria stenogona*, *Neorhodomela aculeata* [= *Rhodomela larix*], и бидоминантные сообщества *Leathesia difformis* + *C. pillulifera*, *L. nipponica* + *C. pillulifera*, указанные ранее для этого залива (Перестенко, 1980). В то же время в зал. Посьета не обнаружены выделенные нами в б. Троицы монодоминантные сообщества *S. angustata*, *Ch. moniligera*, *L. nipponica*, *C. pillulifera* и бидоминантные сообщества *C. pillulifera* + *N. aculeata*, *P. morrowii* + *D. viridis*, *Ulva linza* + *C. stimpsonii*, *P. plantaginea* + *U. lactuca*.

Видовой состав водорослей в б. Витязь значительно отличался от такового в б. Троицы; здесь выделено 5 фитоценозов: *A. japonicus*, *Ch. flagelliformis* + *Coccolitha langsdorfii*, *C. langsdorfii* + *P. stenogona*, *Chondria decipiens* + *C. langsdorfii* и *Neorhodomela larix* (Кафанов, Жуков, 1993). Небольшое количество выделенных фитоценозов можно объяснить тем, что исследованы лишь три

точки в вершинной части б. Витязь. Эти фитоценозы по доминирующим видам совпадают с выделенными нами моно- и бидоминантными сообществами в точке 8 (б. Рисовая).

В заключение следует отметить, что бентосная флора б. Троицы по богатству и видовому составу водорослей-макрофитов близка к таковой соседних южных акваторий зал. Петра Великого и по видовому составу более чем на 60% сходна с флорой бухт западного побережья о-ва Хоккайдо, расположенных на этой же широте. Богатство видового состава водорослей и разнообразие условий для их вегетации предопределяют формирование более чем 20 моно-, би- и полидоминантных сообществ.

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 искреннюю признательность А.Л. Дроздову за помощь в организации сборов водорослей и А.В. Скрипцовой за критический просмотр рукописи и важные замечания, а также М.С. Белоусу за помощь в сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас океанов. Тихий океан. М.; Л.: Гл. упр. навигации и океаногр. МО РФ. 1974. 302 с.
- Белоус О.С., Дроздов А.Л. Бухта Троицы (залив Петра Великого, Японское море): физико-географическая характеристика, макробентос // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. 2015. № 1. С. 3–12.
- 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.
- Виноградова К.Л. Определитель водорослей дальневосточных морей СССР. Зеленые водоросли. Л.: Наука. 1979. 146 с.
- Вышкварцев Д.И., Пешеходько В.М. Картирование доминирующих видов водной растительности и анализ их роли в экосистеме мелководных бухт залива Посьета Японского моря // Подводные гидробиологические исследования. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. 1982. С. 120–130.
- Галышева Ю.А., Христофорова Н.К. Состав и количественное распределение макробентоса сублиторали бухты Троицы залива Посьета // Материалы науч. конф., посвящ. 70-летию С.М. Коновалова "Современное состояние водных биоресурсов". 24–26 марта 2008 г., г. Владивосток. Владивосток: ТИНРО. 2008. С. 45–51.

- Григорьева Н.И., Федосеев В.Я., Кучерявенко А.В. Абиотические условия среды в местах размещения плантаций марикультуры залива Посьета (залив Петра Великого, Японское море) // Изв. ТИНРО. 2001. Т. 128. С. 501–514.
- Гурьянова Е.Ф., Закс И.Г., Ушаков П.В. Литораль Кольского залива. Ч. III // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. 1930. Т. LX. Вып. 2. С. 17–107.
- Кафанов А.И., Жуков В.Е. Водоросли-макрофиты бухты Витязь (Японское море): видовое обилие и разнообразие в гетерогенной среде. Препринт № 16 / Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1986. 20 с.
- Кафанов А.И., Жуков В.Е. Прибрежное сообщество водорослей-макрофитов залива Посьета (Японское море). Владивосток: Дальнаука. 1993. 156 с.
- Лебедев Е.Б., Левенец И.Р., Вышкварцев Д.И. Донные сообщества бухты Миносок залива Посьета (Японское море) // Изв. ТИНРО. 2004. Т. 137. С. 378–392.
- Лоция Японского моря. Северо-западная часть моря от реки Тюмень-Ула до мыса Белкина. Ч. I. 1972. 287 с.
- Некрасов Д.А., Чербаджи И.И., Попова Л.И. Продукционные показатели популяции анфельдии тобучинской в бухте Баклан залива Петра Великого Японского моря // Биол. моря. 2000. Т. 26. № 4. С. 259–264.
- Паймеева Л.Г. Характеристика зарослей и состояние запасов zostеры в юго-западной части залива Петра Великого от бухты Бойсмана до бухты Сивучей // Изв. ТИНРО. 1972. Т. 93. С. 153–161.
- Перестенко Л.П. Водоросли залива Посьета (Японское море). 1 // Новости системат. низш. раст. 1968. Т. 5. С. 48–53.
- Перестенко Л.П. Водоросли залива Посьета, новые для флоры Южного Приморья и советских берегов Японского моря // Исслед. фауны морей. 1971а. Т. VIII (XVI). С. 7–21.
- Перестенко Л.П. Список флоры и фауны залива Посьета Японского моря. Отделы Chlorophyta, Phaeophyta, Rhodophyta, Embryophyta-Siphonogama // Исслед. фауны морей. 1971б. Т. VIII (XVI). С. 303–305.
- 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.
- Песенко В.Ф. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 1982. 287 с.
- Скрипцова А.В. Водоросли-макрофиты залива Петра Великого Японского моря // Биота и среда заповедных территорий. 2019. № 3. С. 14–57.
- Титлянов Э.А., Титлянова Т.В., Белоус О.С. Полезные морские растения стран Азиатско-Тихоокеанского региона. Владивосток: Дальнаука. 2016. 360 с.
- Титлянов Э.А., Титлянова Т.В., Ли Ш., Хуанг Х. Инвентаризация морских бентосных макроводорослей острова Хайнань (Китай) // Биол. моря. 2018. Т. 44. № 3. С. 145–154.
- Clarke K.R., Gorley R.N. PRIMER version 6: User manual/tutorial. Plymouth, U.K: PRIMER-E. 2006. 192 p.
- Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication. National University of Ireland, Galway. 2019. <http://www.algaebase.org>. Accessed January 15, 2019.
- Sakai Y. A list of marine algae from the vicinity of the institute of algological research of Hokkaido University, Muroran, Japan // Sci. Pap. Inst. Algal. Res., Fac. Sci., Hokkaido Univ. 1986. V. 8. № 1. P. 1–30.
- Saunders G.W., Hommersand M.H. Assessing red algal supraordinal diversity and taxonomy in the context of contemporary systematic data // Am. J. Bot. 2004. V. 91. № 10. P. 1494–1507.
- Tsuda R.T. Checklist and bibliography of the marine benthic algae from the Mariana Islands (Guam and CNMI), University of Guam Marine Laboratory Technical Reports. № 107. Mangilao, Guam: Univ. of Guam Mar. Lab. 2003. P. 1–37.

Inventory of Benthic Flora in the Intertidal and Upper Subtidal Zones of Troitsa Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan)

O. S. Belous^{a, b}, T. V. Titlyanova^a, and E. A. Titlyanov^a

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

^bG.B. Elyakov Pacific Institute of Bioorganic Chemistry, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022, Russia

The species composition of macrophytic algae in Troitsa Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan) was studied from June to September in 2004–2018. A total of 111 macrophytic species were found, of which 28 were epiphytes. The phylum Rhodophyta was the most diverse group, represented by 58 species (or 54% of the total number of identified species); the phylum Ochrophyta (class Phaeophyceae) was represented by 35 species (32%); the phylum Chlorophyta, by 15 species (14%); three species of sea grasses (3%) were also recorded. The species diversity increased from the tidal to subtidal zones. There were 23 plant communities identified in the intertidal and upper subtidal zones of Troitsa Bay.

Keywords: macroalgae, species composition, plant communities, Troitsa Bay, Sea of Japan